

Die Orientierung der Tiere im Raum

3., unveränderte Auflage
Nachdruck der 2. Auflage von 1975

Prof. Dr. Geza Altmann, Saarbrücken



Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 369
Westarp Wissenschaften · Hohenwarsleben · 2011

Mit 101 Abbildungen

3., unveränderte Auflage
Nachdruck der 2. Auflage von 1975

Alle Rechte vorbehalten, insbesondere die der
fotomechanischen Vervielfältigung oder Übernahme
in elektronische Medien, auch auszugsweise.

© 2011 Westarp Wissenschaften-
Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben
<http://www.westarp.de>

Gesamtherstellung: Westarp, Hohenwarsleben

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	3
2. Orientierungsmechanismen	4
3. Einzeller (<i>Protozoa</i>)	7
A. Geißeltiere (<i>Flagellata</i>)	8
B. Wurzelfüßler (<i>Rhizopoda</i>)	12
C. Wimpertiere (<i>Ciliata</i>)	14
4. Hohltiere (<i>Coelenterata</i>)	19
5. Stachelhäuter (<i>Echinodermata</i>)	22
6. Würmer (<i>Vermes</i>)	26
A. Strudelwürmer (<i>Turbellaria</i>)	28
B. Ringelwürmer (<i>Annelida</i>)	35
7. Weichtiere (<i>Mollusca</i>)	41
A. Muscheln (<i>Lamellibranchiata</i>)	43
B. Schnecken (<i>Gastropoda</i>)	45
C. Tintenschnecken (<i>Cephalopoda</i>)	51
8. Gliederfüßler (<i>Arthropoda</i>)	54
A. Krebse (<i>Crustacea</i>)	57
B. Insekten (<i>Insecta</i>)	72
9. Wirbeltiere (<i>Vertebrata</i>)	115
A. Fische (<i>Pisces</i>)	116
B. Lurche (<i>Amphibia</i>)	123
C. Kriechtiere (<i>Reptilia</i>)	128
D. Vögel (<i>Aves</i>)	132
Die Fernorientierung der Vögel	142
E. Säugetiere (<i>Mammalia</i>)	146
Die Orientierung der Fledermäuse	163
Die Orientierung der Wale	169
Literatur	174
Namen- und Stichwortverzeichnis	176

1. Einleitung

Die Organismen leben teils sessil und teils frei beweglich. In der Regel unterscheidet sich das Tier durch die freie Beweglichkeit von den pflanzlichen Organismen. Nur relativ wenige niedere Pflanzenarten, wie Algen und Flagellaten, sind in der Lage, sich im Wasser frei umherschwimmend zu bewegen, während es umgekehrt auch eine Anzahl von sessilen Tierarten gibt. Die Bewegung der tierischen Organismen im Raum ist kein wahlloses Umherirren, sondern erfolgt in den meisten Fällen nach verschiedenen Gesetzmäßigkeiten. Das tierische Verhalten umfaßt ein weites Gebiet, und nur ein Teil desselben ist die Orientierung. Ein Grund der Fortbewegung ist z. B. die Notwendigkeit der Nahrungssuche, das Aufsuchen des Fortpflanzungspartners und die Flucht vor Feinden. Eine gute Orientierung und Bewegung im Raum setzt vor allem entsprechende Sinneszellen oder -organe voraus, mit welchen sich das Tier einen Eindruck von der Umgebung verschaffen kann. Einzelne Außenreize können so stark auf die Sinnesorgane einwirken, daß das Tier auf ganz charakteristische Weise reagieren muß. Ein bestimmtes Verhalten der Tiere, das sich nach der Organisationshöhe und der Entwicklungsstufe des Gehirns richtet, ist notwendig, um ein sinnvolles Handeln zu gewährleisten. Die Bewegungsreaktionen erfolgen entweder nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum bei primitiven Organismen, oder die Tiere suchen eine Richtung zur Reizquelle oder weg von dieser zielstrebig einzuhalten, wie es bei Tieren mit gut entwickelten Sinnesorganen und Gehirnen der Fall ist.

Als einfachste Orientierungsmechanismen können wir die Reaktionen ansehen, welche die Tiere in ihre Normallage bringen und sie in ihr erhalten. Es wird eine bestimmte Grundposition angestrebt, von der alle Bewegungen ihren Ausgang nehmen. Dieser aktive Prozeß wird als primäre Orientierung bezeichnet. So wird das Schweben eines Fisches im Wasser in Normallage durch das Gleichgewichtsorgan reguliert. Die primäre Orientierung richtet sich hier, wie bei vielen anderen Tierarten, nach der Schwerkraft. Für die Insekten hingegen ist der Kontakt mit der Unterlage zur Orientierung wesentlicher als die Schwerkraft. Für die Normallage während des Fluges sind andere Regulationsmechanismen von Bedeutung, auf die später noch hingewiesen wird. Den primären sind die sekundären Orientierungen übergeordnet, die das Tier in seinem normalen Biotop halten bzw. in günstige oder notwendige Situationen bringen. So behaupten Fische ihren Platz in der Strömung und orientieren sich nach ihr, während Insekten von Licht, Wärme oder Ge-

rüchen angelockt werden. Die meisten Reaktionen auf Außenreize sind angeboren, spontan und finden sich in gleicher Weise bei allen Individuen derselben Art ohne vorherige Übung und Erfahrung. Bei manchen Tiergruppen kommt noch ein bestimmter Grad von Lernvermögen durch Erfahrungen, die im Laufe des Lebens erworben werden, dazu. Besonders bei den Warmblütern erlangt dieses Lernvermögen eine außerordentliche Bedeutung. Während die Kaltblüter von der Führung durch Außenfaktoren abhängig sind, haben sich die Vögel und Säuger der alleinigen Leitung durch Sinnesreize entzogen. Trotz der erhöhten Bedeutung des Lernvermögens bei dieser Gruppe findet man auch hier noch Verhaltensweisen elementarer Art, wie sie primitive Organismen zeigen.

Die nun folgenden Kapitel sollen entsprechend der Organisationshöhe der Tiere die wichtigsten Orientierungsmechanismen in systematischer Reihenfolge behandeln.

2. Orientierungsmechanismen

Die eingehende Erforschung der Orientierungsmechanismen geht bis in das vorige Jahrhundert zurück. Allerdings war in den meisten Fällen eine richtige Deutung der Beobachtungen zunächst noch nicht möglich. Die ersten wichtigen Arbeiten auf diesem Gebiet stammen von Jacques Loeb, der Reaktionen der Tiere mit denen der Pflanzen verglich. Mit seinem 1890 veröffentlichten Buch: „Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen“ begann die wissenschaftliche Erforschung dieses Gebietes.

Alfred Kühn schuf im Jahre 1919 als erster eine grundlegende Klassifikation der tierischen Reaktionen. Während Loeb mit dem Begriff Tropismus eine direkte Bewegung meinte, werden heute im allgemeinen darunter nur Bewegungen festgewachsener Pflanzen und festsitzender Tiere verstanden. Für Orientierungsreaktionen frei beweglicher Tiere führte man den Begriff Taxis ein. Ein Tier kann unterschiedlich auf den Reiz reagieren. Bewegt es sich auf die Reizquelle zu, spricht man von einer positiven, im gegenteiligen Fall von einer negativen Taxis. Man kann also eine Taxis definieren als Reaktion eines freibeweglichen Lebewesens auf einen gerichteten Reiz, wobei es seine Körperachse in Beziehung zur Reizrichtung bringt (Ortsbewegung). Nach der Art des orientierenden Reizes und der Rezeptoren, die diesen aufnehmen, unterscheidet man:

Phototaxis	Orientierung nach dem Licht
Chemotaxis	Orientierung nach chemischen Reizen
Thermotaxis	Orientierung auf Grund von Wärmereizen
Geotaxis	Einstellung zur Schwerkraft
Thigmotaxis	Orientierung auf Grund von Tastreizen
Rheotaxis	Einstellung zur Wasserströmung

Hydrotaxis	Orientierung nach der Feuchtigkeit
Anemotaxis	Einstellung zur Luftströmung
Phonotaxis	Orientierung auf Grund von Gehörreizen
Galvanotaxis	Orientierung nach dem elektrischen Strom

Die Auslösung der verschiedenen Taxien ist natürlich nur möglich bei Vorhandensein adäquater Rezeptoren.

In verschiedenen Fällen wird beim Verhalten der Organismen der Begriff Phobotaxis oder phobische Reaktion angewandt. Die Tiere reagieren auf unterschiedliche Reizqualitäten durch Zurückschrecken und Rückwärtsbewegen, um aus einer bestimmten Reizzone zu gelangen. Durch solche Reaktionen sammeln sich Tiere in bestimmten Vorzugszonen an. Ungerichtete lokomotorische Reaktionen, bei denen die Geschwindigkeit der Bewegungen und die Rückzugsbewegungen von der Intensität der Reizquelle abhängen, nennt man jetzt jedoch Kinesen.

Orthokinesen sind reine Ansammlungsreaktionen, wobei sich Tiere zwanglos in einer Zone sammeln, diese aber jederzeit verlassen können. Die Vorwärtsbewegung hängt von der Intensität des Reizes ab, wobei die Vorzugszone nur zögernd verlassen wird (z. B. Vorzugszone für Luftfeuchtigkeit und Temperatur).

Bei den Klinokinesen findet man eine ausgesprochene Unterschiedsempfindlichkeit, die in Schreckbewegungen zum Ausdruck kommt. Die Zahl der Schreck- und Rückwärtsbewegungen ist Ausdruck der Reizintensität. Man findet hier deutlich eine Tendenz, die ursprüngliche Bewegungsrichtung nach dem Schock zu ändern und die Bewegung in geändertem Winkel fortzusetzen (z. B. Reaktionen der Paramaecien gegen chemische Reizquellen).

Während bei der Phobotaxis bzw. Kinese die ungerichtete Bewegung charakteristisch ist, wählt das Tier beim topotaktischen Verhalten (Topotaxis) eine bestimmte Richtung, die angestrebt und beibehalten wird. Diese Orientierungsform ist für alle Tiere mit Nervensystem charakteristisch. Im allgemeinen sind dabei symmetrisch angeordnete Sinnesorgane notwendig, um die Reizrichtung festzustellen. Die Topotaxis kann man in einzelne Untergruppen einteilen:

1. **Tropotaxis**: Hier kommt es auf eine erregungssymmetrische Einstellung an. Das Tier stellt mit seinen symmetrisch angeordneten Sinnesorganen (bilaterale Tiere) durch Ausgleichsbewegungen Erregungsgleichheit in diesen her. Bei Vorhandensein von zwei Reizquellen verläuft die eingeschlagene Richtung in der Resultante.

Als Untergruppe der Tropotaxis wäre noch die Klinotaxis zu erwähnen, bei der nach Vergleich der Reizintensitäten durch Testen der Umgebung allmählich die Resultante eingeschlagen wird (Thermotaxis der Planarien).

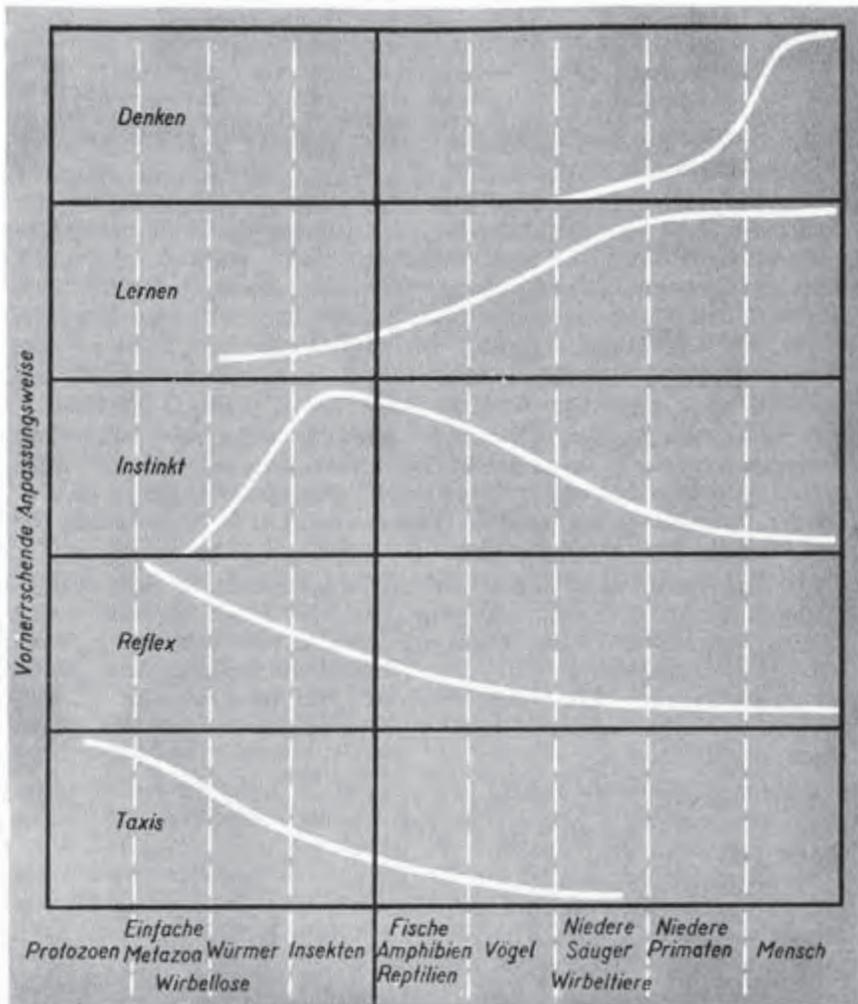


Abb. 1. Schematische Darstellung der Anteile von Taxis, Reflex, Instinkt, Lernen und Denken am Verhalten der Tiere (aus Dethier-Stellar).

2. *Telotaxis*: Sie ist eine Fixier- oder Zielbewegung. Das Tier wählt eine Orientierungsreizquelle und strebt dieses Ziel an.
3. *Menotaxis*: Man kann sie als eine modifizierte *Telotaxis* auffassen. In diesem Falle wird ein zur Reizquelle beliebig gewählter Winkel beibehalten (Lichtkompaßorientierung).

die Meduse *Polyorchis* die Tentakeln und den Mundstiel gegen die Kathode richtet (Bancroft, 1904).

Alles in allem ist das Verhalten der Coelenteraten noch außerordentlich primitiv.

5. Stachelhäuter (*Echinodermata*)

Die Stachelhäuter sind, wie die Hohltiere, radiär-symmetrisch gebaut. Ihr Bau ist jedoch viel komplizierter. Die Muskulatur im Integument spielt wegen der Ausbildung eines starken Außenskeletts keine besondere Rolle. Die meisten Stachelhäuter (Seesterne, Seeigel und z. T. Seewalzen) bewegen sich nur kriechend vorwärts. Die typischen Bewegungsorgane der Echinodermen sind die Ambulakralfüßchen. Es handelt sich hier um ein Saugfüßchensystem, bei dem der Körper durch Verkürzen der festgesaugten Füßchen vorgezogen wird. Schlangensterne hingegen wandern stelzenförmig auf ihren Armen. Die Stachelhäuter können sich in jeder Richtung vorwärts bewegen. Beim Seestern kann auch jeder Arm zum Leitarm werden und vorangehen. Die Lokomotorik und das gesamte Verhalten dieser Tiergruppe stehen in engem Zusammenhang mit der Organisation des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Besonders wichtig ist das ektodermale, orale Nervensystem, aus einem Nervenring und fünf abgehenden radiären Nerven bestehend. Der orale Ringnerv der Seesterne ist zuständig für die Bewegung der Arme, die sinnvolle Zusammenarbeit der Muskeln und für die Tätigkeit des Ambulakralsystems. Diese Nerven bewirken eine geregelte Bewegung aller Füßchen der Radien in einer Richtung. Eine zwei- oder mehrmalige Durchtrennung des Ringnerven hat den Verlust einer koordinierten Reaktion zur Folge.

Im allgemeinen sind unsere Kenntnisse über die Leistungen der Sinnesorgane noch recht lückenhaft. Tastfunktionen haben die Ambulakralfüßchen der Seesterne, die Terminalfühler am distalen Ende der Radiargefäße (Seeigel, See- und Schlangensterne) sowie die verschiedenen Tentakeln und Ambulakralpapillen. Die gleichen Organe dienen ebenfalls auch als Chemorezeptoren.

Wenn man einen Seestern mit einer Pinzette kneift, kriecht er in entgegengesetzter Richtung davon. Die meisten Echinodermen sind gegen Licht empfindlich. Seesterne haben relativ einfach gebaute Lichtsinnesorgane, Ocellen, die als rote Erhebungen an der ventralen Basis der Endtentakeln sichtbar sind. Die Sphaeridien der Seeigel, Hautgebilde, die aus einem Kalkköpfchen mit Stiel bestehen, werden als statische Organe gedeutet.

Die Seeigel und Seesterne zeigen wie die bereits besprochenen Tiergruppen ein taktisches Verhalten. Eine Thigmotaxis der normalerweise den Boden berührenden Körperfläche könnte auch bei Umkehrbewegungen der auf den Rücken gefallenen Tiere eine Rolle spielen. Beim Seeigel verlaufen diese auch ohne Hilfe irgendwelcher vertikaler Flächen. Die Bewegungen der Füßchen und Stacheln bringen das Tier in die Normallage zurück.

Etwas komplexer sind die Umdrehreaktionen bei Seesternen. Die Füßchen und Arme arbeiten dabei sinnvoll zusammen. Durch den mangeln-

den Kontakt wird die Umdrehreaktion ausgelöst. Die Umkehrbewegungen werden durch den Dorsalreflex, d. h. ein Dorsalwärtsbiegen der Armspitzen, eingeleitet. Das Tier streckt die Arme starr aus, die Füßchen der Armspitzen berühren den Untergrund. Dann ziehen 1, 2 oder 3 Arme mit Hilfe der Füßchen den Seestern herum. Wenn die vorherige Bewegung lebhaft war, geht auch der Leitarm bei der Umdrehbewegung voran. Bei Schlangensternen erfolgt die Umdrehbewegung in derselben Art und viel müheloser als bei Seesternen. Sie sind auch im allgemeinen lebhafter als diese. Es handelt sich ja hier um Tiere, die keine Statocysten besitzen, und so bleibt die Frage nach dem Reiz, der diese Reaktion bewirkt, noch offen. Einige Versuche deuten auf eine Wirkung der Schwerkraft. Wenn man annimmt, daß im Darminhalt sich auch feste Partikel befinden, wäre eine direkte Schwerkraftreaktion möglich. Zur Klärung dieser Frage injizierte man in den Magenraum eines Seesternes Eisenpartikel und konnte mittels eines Magneten Umdrehreaktionen bewirken. Es scheinen sich also bei der Erhaltung der Normallage (Umdrehreaktionen) sowohl geotaktische als auch thigmotaktische Reize auszuwirken.

Die negative Geotaxis ist bei den Echinodermen weit verbreitet. Seesterne, z. B. *Asterina gibbosa* (ca. 5 cm im Durchmesser), kriechen an der Glasscheibe des Aquariums empor (Kalmus, 1929 und Crozier, 1935). Die gleiche Reaktion kann auch im Verhalten der Seeigel beobachtet werden. Da die Tiere keine Statocysten besitzen, muß es eine andere Möglichkeit der Orientierung geben. Bei Seeigeln konnte nachgewiesen werden, daß der Zug, den der Körper auf die Saugfüßchen ausübt, genügt, um eine geotaktische Reaktion hervorzurufen. Wenn man das Tier auf einer horizontalen Platte in einer bestimmten Richtung zieht, kann man es dazu bewegen, die entgegengesetzte Richtung einzuschlagen. Eine Dehnung der Füßchen durch die Schwerkraft bewirkt ihre Kontraktion.

Die Ambulakralfüßchen sind chemisch reizbar. Sie befördern auch die Nahrung zur Mundöffnung. See- und Schlangensterne sind in der Lage, Beute auf eine gewisse Entfernung aufzuspüren und auf sie zuzukriechen. Für diese „Witterung“ sollen besonders die Terminalfüßchen zuständig sein. Henschel (1936) hat über den chemischen Sinn des Seesterns *Asterias rubens* interessante Ergebnisse erzielt. Bei der Darbietung verschiedener Stoffe kommt es zu charakteristischen Reaktionen der nicht festgesaugten Füßchen, zum Freilegen des Mundfeldes, Emporheben des zentralen Körperteiles und Ausstülpen des Magens. Auf einzelne Reize reiner Chemikalien reagieren die Tiere nicht mit dem Ablauf der Gesamtreaktion. Das Ausstülpen des Magens unterbleibt oft (z. B. bei *Skatol*). Der chemische Sinn ist wohl bei allen Echinodermen zu finden. Eine wichtige Bedeutung scheint er für das Sexualleben der Stachelhäuter zu haben. Bei den Seeigeln erfolgt keine Begattung. Die Geschlechtsprodukte werden in das Wasser entleert, wo die Eier befruchtet werden.

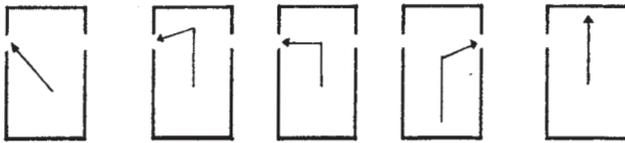


Abb. 21.
Reaktionen
von *Asterias
rubens* auf Licht-
einfall aus zwei
Spalten (n. J u s t).

Dies geschieht meist, wenn mehrere Tiere beisammen sind. Die Ablage der Geschlechtsprodukte eines Tieres scheint als Reiz auf die Tiere des anderen Geschlechtes zu wirken, die daraufhin auch ihre Geschlechtsprodukte entleeren. Sehr wahrscheinlich liegt hier ein chemischer Reiz vor. Leider fehlen noch eingehende Untersuchungen.

Die Seeigel fliehen das direkte Sonnenlicht, lieben aber diffuses Licht. Sie bewegen sich auch oft aus dem Schatten in eine diffus beleuchtete Zone. Seesterne hingegen sind im direkten Sonnenlicht vielfach positiv phototaktisch (K a l m u s , 1929), obwohl sie manchmal auch den Schatten aufsuchen. Sie orientieren sich tropotaktisch, d. h., bei Einwirkung von zwei Lichtquellen verschiedener Richtung wählen sie die Resultante, die vielfach nur bis zu einem bestimmten Entscheidungspunkt beibehalten wird. Von diesem Punkt ab wenden sich die Tiere meist einer Lichtquelle zu (v. Buddenbrock, 1923, Just, 1926, 1927). Auf Abb. 21

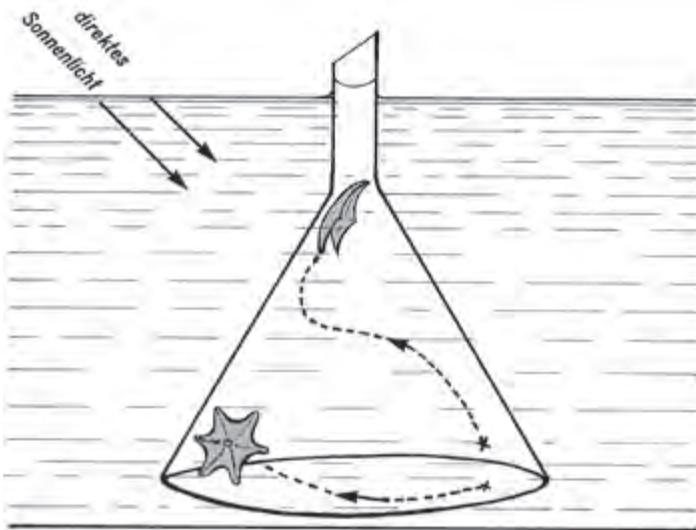


Abb. 22. Verhalten von *Asterina gibbosa* bei gleichzeitiger Einwirkung von Licht-, Schwerkraft- und Berührungsreizen (n. K a l m u s).

sind derartige Versuche dargestellt. Diese Orientierung wird möglich durch die Ocellen am Ende der Arme. Kalmus (1929) zeigte in einem Experiment gleichzeitig die positive Phototaxis, die negative Geotaxis und die positive Thigmotaxis der Seesterne. Zwei junge *Asterina gibbosa* von 5 bis 8 mm Durchmesser befanden sich in einem in Meerwasser untergetauchten Glastrichter (Abb. 22), der von der einen Seite beleuchtet wurde. Zunächst krochen die Tiere am Boden des Trichters dem Licht entgegen, dann an der Trichterwand in Richtung des Lichtes in die Höhe. Selbst bei Drehen des Trichters streben die Tiere in einer Spirale dem Lichte zu. Sie erreichen schließlich das zu enge Trichterrohr und versuchen, in dieses einzudringen, indem sie die Arme dorsalwärts biegen.

Während die Echinodermen morphologisch zu den höchsten Invertebraten zählen, sind ihre psychischen Leistungen noch sehr primitiv. Lernen und Sammeln von Erfahrungen sind nur in geringem Umfange möglich. Man kann den Echinodermen bestimmte motorische Gewohnheiten beibringen, wie schon Versuche von Jennings (1907) und Moore (1910) zeigten. So legte man den Seestern *Asterias forreri* auf den Rücken und zwang ihn, bei der Umkehrung ein bestimmtes Armpaar zu benutzen, da die anderen Arme festgehalten wurden. Bei späteren Umkehrversuchen unter normalen Bedingungen registrierte man eine bestimmte motorische Gewohnheit (Einleiten der Umkehrbewegung mit dem betreffenden Armpaar), die allerdings nur von kurzer Dauer war. In einer anderen Versuchsanordnung nach Peyer (1886) wurden die Seesterne durch 5 in den Boden gesteckte Nägel an der Basis der Arme festgehalten. Die Zeit bis zu ihrer Befreiung und die Anzahl der dazu nötigen Bewegungen wurden registriert. Eine Abnahme der Zeit nach mehrmaligen Wiederholungen konnte bei der Nachprüfung der Versuche nicht bestätigt werden. Ven (1921) verbesserte die Versuchsanordnung und verwandte statt der Nägel bei zwei Armen Haken (Abb. 23),

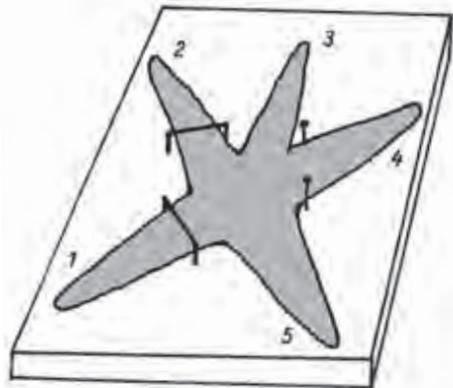


Abb. 23.
Versuchsanordnung zum Studium
der Befreiungszeiten eines
Seesternes (n. Ven).

so daß die Befreiung mit den zwei festgehefteten Armen zunächst verhindert werden konnte. Bei diesen Versuchen nahmen die Befreiungszeiten ab. Es kann nur schwer entschieden werden, ob diese Verkürzung der Befreiungszeit auf Lernen und Erfahrungsbildung oder aber auf einer Zunahme der Bewegungsgewandtheit beruht. Diebschlag (1938) verknüpfte die Beschaffenheit der Unterlage oder bestimmte Beleuchtungen mit Strafe. Es gelang ihm, *Astropecten* und *Ophiothrix* auf einem gewünschten Feld zu halten. *Astropecten* hat eine Vorliebe für eine rauhe Unterlage, zeigt aber beim Übergang auf eine glatte Fläche keine Reaktion. Durch Strafen war es möglich, daß die Tiere sich spontan bei der Erreichung der Grenze zurückzogen und nur auf dem glatten Feld blieben. Der gleiche Versuch gelang auch mit Hell und Dunkel, nur war die notwendige Zahl der Dressuren größer. Bemerkenswert ist, daß das Gelernte nur für kurze Zeit behalten wurde.

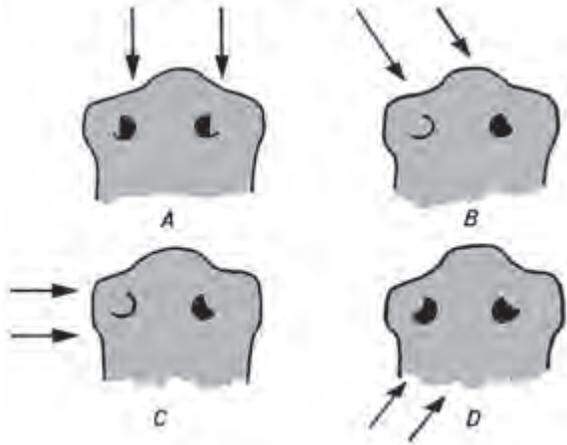
6. Würmer (*Vermes*)

Unter dem Begriff „Würmer“ werden Tiergruppen zusammengefaßt, die phylogenetisch und systematisch sehr verschieden sind und heute in der Systematik vielfach in mehrere Stämme gegliedert werden. Der Begriff „Würmer“ hat eigentlich nur eine funktionelle Bedeutung. Trotzdem sollen diese Tiergruppen in einem Kapitel behandelt werden. Die radiäre Symmetrie ist einer bilateralen gewichen. Die Würmer haben ein Vorderende, das mit verschiedenen Sinneszellen und -organen ausgestattet ist. Man unterscheidet ferner immer eine Dorsal- von einer Ventralseite. Diese Eigenschaften haben die Würmer mit allen anderen noch zu besprechenden Tieren gemeinsam.

Wenn nun ein Tier einen Reiz empfängt, auf den es nur mit einer bestimmten Reaktion antworten kann, kommt es mit einer direkten Verbindung zwischen Rezeptor und Effektor aus und kann auf das Zentralnervensystem verzichten. Bei komplexeren Reaktionen auf einen Reiz muß es entsprechende Möglichkeiten der Steuerung geben. Dies ist nur durch entsprechende Zentralisation und Organisation der Neuronen möglich, d. h. durch eine sinnvolle Verbindung von sensiblen und motorischen Bahnen. Die Vielfalt der möglichen Reizbeantwortungen entspricht der Organisationshöhe des Nervensystems.

Bei den Plattwürmern (*Plathelminthes*) findet man außer einem subepithelialen Nervenplexus erstmalig ein Zentralnervensystem. Es besteht im wesentlichen aus vier Längssträngen, die durch ringförmige Querverbindungen aus Nervenfasern, den Kommissuren, miteinander verbunden sind. Die ventralen Längsstränge sind etwas stärker ausgebildet. Die Nervenzellen sind im Vorderteil des Nervensystems besonders dicht gelagert und bilden das Gehirn, das hauptsächlich für die Innervation der Sinneszellen und -organe zuständig ist. So befinden sich auch bei den Strudelwürmern (*Turbellarien*) die Sinneszellen besonders am Kopf. Als Tastorgan dient die Oberfläche des Kopfes (Kopflappen und Tentakeln). Chemorezeptoren zum Auffinden der Nahrung liegen desgleichen am vorderen Kopfe, meist in

Abb. 24.
Erkennen der Lichtrichtung
mittels der
Pigmentbecherzellen.
Der im Schatten liegende
Teil der Ozellen
ist schwarz dargestellt;
die Pfeile geben
die Lichtrichtung an
(n. Hesse).



Wimpergruben und Rinnen, aber auch am Pharynx. Die Chemorezeptoren am Kopf dienen hauptsächlich der Wahrnehmung auf eine bestimmte Entfernung, während die Sinneszellen am Pharynx nur bei Kontakt mit dem Substrat ansprechen. Viele marine Arten weisen sogar Statocysten als Gleichgewichtsorgane auf. Am auffallendsten jedoch sind bei den Strudelwürmern die Augen, Pigmentbecherzellen, mit einer Sehzelle bzw. mehreren. Die Sehzellen mit den Stäbchensäumen sind dem Pigmentbecher zugewandt.

Die Zahl der Augen ist von Art zu Art verschieden und kann von zwei bis über hundert betragen. Mit diesen Pigmentbecheraugen sind die Tiere in der Lage, außer Hell und Dunkel auch noch die Lichtrichtung zu erkennen (Abb. 24).

Die Anneliden stellen schon eine recht hoch entwickelte Gruppe von Organismen dar. Vom Nervensystem der Turbellarien sind die zwei Ventralnervenstränge erhalten geblieben und bilden das Bauchmark oder Strickleiternervensystem. Die Längsstränge sind durch Kommissuren in den einzelnen Segmenten des Tieres miteinander verbunden. An den Verbindungsstellen häufen sich die Nervenzellen und bilden die Ganglienknotten. Das Gehirn hat an Größe zugenommen und liegt dorsal vom Darm (Oberschlundganglion). Mit dem Oberschlundganglion steht das unter dem Darm liegende Unterschlundganglion in Verbindung. Die Ganglienknotten des Strickleiternervensystems sind bei den Anneliden noch streng segmental angeordnet.

Die Sinneseinrichtungen sind in verschiedener Form vorhanden: Sinneshärchen und Tastborsten findet man am Kopf und den Anhängen. Auch Chemorezeptoren liegen an verschiedenen Stellen, z. B. in Wimpergrübchen. Am besten sind jedoch die Augen entwickelt. Wie bei den Turbellarien haben manche Arten Pigmentbecherzellen oder einen Hautlichtsinn, andere haben hochentwickelte Kameraaugen, sogar mit Linse (z. B. *Alciopé*). Unser Regenwurm hat noch recht primitive Lichtsinneszellen, die nur der Lichtwahrnehmung dienen (Hautlichtsinn). Sowohl im Cerebralganglion als auch in der Epidermis liegen Sehzellen ohne Pigmentbecher. Der Regenwurm ist somit nur in der Lage, Hell und Dunkel zu unterscheiden.

sie aber nicht. Vorderhirnlose Hunde riechen, sehen und hören nicht mehr, Tast-, Gleichgewichts- und Temperatursinn sind jedoch noch erhalten. Alle höheren psychischen Leistungen fallen aus. Ein Lernvermögen fehlt vollkommen. Für die höchsten psychischen Leistungen, wie Verstehen, Wollen und bewußte Empfindungen, sind vor allem Teile des Stirn- und Scheitellappens zuständig. Diese Teile des Gehirns sind beim Menschen bedeutend besser entwickelt als bei allen Tieren. In ähnlicher Weise haben auch die Sinnesorgane bei den Wirbeltieren eine Entwicklung durchgemacht. In der Regel sind die Leistungen der einzelnen Sinnesorgane höher als bei den bereits behandelten Invertebraten. Auch innerhalb der einzelnen Wirbeltierklassen ist eine Entwicklung der Sinnesorgane festzustellen.

Während bei den Invertebraten die Taxien, Reflexe und Instinkte für das Verhalten die ausschlaggebende Rolle spielen, treten bei den Vertebraten immer mehr das Lernen und Verstehen, d. h. die Intelligenz, in den Vordergrund. In gleichem Maße wie die Vernunft an Einfluß gewinnt, nehmen die Taxien, Reflexe und Instinkte ab (s. Abb. 1.). Man kann also auch von einer phylogenetischen Entwicklung des Verhaltens der Organismen sprechen.

A. Fische (*Pisces*)

Fische reagieren im allgemeinen recht gut auf Berührungsreize. In den Seitenlinien haben sie ein interessantes Organ, welches sogar als Fern-tastsinn angesehen werden kann. Mit Hilfe dieser Organe können die Fische feste Körper auf einige Entfernung wahrnehmen. Auch Beutetiere werden hiermit richtig geortet und die Geschwindigkeit der Annäherung festgestellt. Nach Durchtrennung der Seitenliniennerven verschwindet diese Möglichkeit der Orientierung. Nach den Untersuchungen von Dijkgraaf (1947) geht der wirksame Reiz auf die Seitenlinien der Fische von einem Stauungsdruck aus. Bei jeder Bewegung eines Körpers im Wasser entstehen Druckwellen, die einen Stauungsdruck hervorrufen können. Selbst geblendete Fische, die in einem Aquarium auf die Glaswand zuschwimmen, stoßen niemals an, sondern drehen meist im Abstand von 1 bis 2 cm ab.

Haifische reagieren äußerst sensibel auf Vibrationsreize im Wasser. Sie werden von turbulenten oder unregelmäßigen Bewegungen besonders angezogen (z. B. Zappeln eines Fisches am Angelhaken). Das Verhalten eines schwimmenden Menschen kann auch Haie, die im allgemeinen sehr neugierig sind, anlocken. Panik und schnelle, ruckartige Schwimmbewegungen können daher sehr gefährlich werden.

Mit der Rheotaxis haben jedoch die Seitenlinien der Fische nichts zu tun, da diese z. T. optischen Ursprungs ist, aber auch durch eine passive Reibung des Körpers auf dem Untergrund hervorgerufen werden kann. Wenn man nämlich einen Fisch in einer geschlossenen Flasche durch

strömendes Wasser bewegt, so daß die Seitenlinien nicht gereizt werden können, die optischen Muster der Umgebung aber gesehen werden, zeigen sich entsprechende Schwimmbewegungen gegen den Strom. Damit ist die optische Kontrolle der Rheotaxis bei Fischen bewiesen. Geblendete Elritzen stellen sich auch nicht gegen die Wasserströmung ein, sondern lassen sich passiv von der Strömung treiben. Nur nach Berührung der Körper mit dem Boden ändert sich ihr Verhalten. Das Ausschalten der Seitenlinien ändert am rheotaktischen Verhalten der Fische nichts.

Bei Fischen, die im klaren oder wenig getrübbten Wasser leben, hat das Auge für die Nahrungssuche und Orientierung die größte Bedeutung. Für gründelnde und im Schlamm lebende Fische haben die Tastfäden oder Barteln eine besondere Funktion (z. B. Stör, Wels, Schmerle und Karpfen). Der blinde Höhlenfisch *Anoptichthys* stellt mit Hilfe von Tastorganen die Reflexion von Druckwellen seiner Schwimmbewegungen fest und kann sich dadurch im Raum orientieren.

Becherförmige Geschmacksorgane sind über den ganzen Fischkörper verbreitet. Besonders zahlreich sind sie im Bereich der Mundöffnung, der Barteln und an den Flossen. Aber auch die Rezeptoren der Seitenlinien werden durch chemische Reize erregt. Die Geschmacksrezeptoren haben eine sehr hohe Empfindlichkeit. Nach *Krinner* (1934) reagiert die Elritze auf Rohrzucker 500mal und auf Kochsalz 148mal empfindlicher als der Mensch. Auch Saccharin und Dulcin werden als süß empfunden und mit Zucker verwechselt.

Die in den Nasengruben gelegenen Rezeptoren dienen der Geruchswahrnehmung. Sie stehen in engem Kontakt mit den Lobi olfactorii des Gehirns. Bei vielen Fischen ist der Geruchssinn außerordentlich gut. So haben die Haifische und Aale besonders gut entwickelte Lobi olfactorii, die sie zu bemerkenswerten Geruchsleistungen befähigen. Bei vielen Knochenfischen spielt der Gesichtssinn jedoch eine wichtigere Rolle. Grundlegende Untersuchungen der Riechleistungen der Fische stammen von *Karl v. Frisch*. *Uexküll* stellte schon 1895 fest, daß es genügt, eine Sardine anzufassen, um mit der Hand im Wasser Katzenhaie anzulocken. Nach den Untersuchungen von *Teichmann* (1959) kann der Aal schon ein Geruchsmolekül wahrnehmen. Beta-Phenyläthylalkohol wird noch in einer Konzentration von $1:2,857 \times 10^{-18}$ gerochen. Die Elritze kann nach Dressur Kumarin, Moschus und Skatol gut unterscheiden (*Strieck*, 1924). Die Piranhas (Serrasalmoninen), die gefürchteten Raubfische Südamerikas, strömen sofort zusammen, wenn Blut in das Wasser gerät. Auch hier ist also eine chemische Orientierung bei der Nahrungssuche festzustellen.

Der Geruchssinn dient nicht nur dem Auffinden der Nahrung, sondern in vielen Fällen auch dem Aufsuchen der Laichgewässer. Die Laichplätze der meisten Lachsarten liegen in den Bergbächen, wo auch die Jungtiere aus dem Ei schlüpfen. Die jungen Lachse schwimmen dem Instinkt

entsprechend stromabwärts und gelangen schließlich in das Meer, wo sie den größten Teil ihres Lebens verbringen. Sobald die Fortpflanzungszeit gekommen ist, suchen sie ihre Laichplätze in den Berggewässern wieder auf. Das Erstaunliche dabei ist jedoch, daß die Lachse, aus dem Meere kommend, jeweils die alten Heimatflüsse wieder auffinden. Eine Leistung, die außerordentlich ist! Nach den Markierungen von 469 326 Exemplaren der Art *Oncorhynchus nerca* vor der Wanderung in das Meer konnten etwa 11 000 Tiere aus dem Meere kommend im Heimatfluß (Fraßer-River) wiedergefunden werden (Pritchard, Foerster und Clemens, 1939). Sogar bei Gabelungen der Flüsse fanden 80 % der Lachse und 75 % der Forellen stromaufwärts schwimmend den richtigen Weg. Verwechslungen sind möglich, wenn bei Gabelungen Wasser aus geologisch ähnlichen Gebieten zusammenfließt (Huntzman, 1950).

Bei dieser Orientierung spielt der Geruchssinn die wichtigste Rolle, wie im Versuch durch Verschließen der Nase nachgewiesen werden konnte. Tiere mit funktionsfähigen Nasen schwammen immer in denselben Flußarm, aus dem sie gefangen und unterhalb einer Gabelung wieder eingesetzt wurden. Bei etwa der Hälfte der Tiere mit verschlossenen Nasen kamen Irrtümer vor. Es ist also bewiesen, daß die Qualität des Wassers zur Orientierung herangezogen wird. Einen weiteren Beweis für die geruchliche Orientierung mancher Fische liefert der folgende Versuch von Hasler und Wisby (1951). Dem Süßwasserfisch *Hyborhynchus notatus* wurden bei Dressurversuchen zwei Wasserqualitäten (Wasser aus einem Quarzitgebiet und Wasser aus einem Moränengebiet) zur Wahl geboten. Die Fische bekamen in der einen Wasserart Futter zur Belohnung, in der anderen jedoch einen Strafreiz. Die unterschiedliche Wasserqualität wurde wahrgenommen. Auch am 66. Tag nach der Dressur unterschieden die Versuchstiere die beiden Wasserarten recht gut. Erst nach 105 Tagen war die Dressur unwirksam geworden. Es wurde festgestellt, daß die wirksamen Stoffe des Wassers bei diesen Versuchen nicht die anorganischen Bestandteile, sondern flüchtige, aromatische Substanzen waren.

Viele Fische nehmen die Annäherung von Feinden geruchlich wahr. Elritzen reagieren auf Hechtgeruch mit Flucht und lassen sich zu Boden sinken, wenn ein Hecht in die Nähe kommt. Lachse fliehen vor Bären und anderen Säugern, wenn sie ihren Geruch im Wasser wahrnehmen. Diesbezügliche Versuche wurden von Brett und MacKinnon (1954) durchgeführt. Sie tauchten Menschenhaut, Bärenatzen, Hirschfüße, Hundefüße und Seelöwenhaut während 1 Minute in 1 Liter Wasser. Mit diesem Wasser konnte das Aufwärtsschwimmen der Lachse für mindestens 5 Minuten verhindert werden. Die Schreckreaktion tritt also schon bei einer sehr großen Verdünnung auf. Die abstoßende Wirkung ist wohl auf L-Serin zurückzuführen.

Aus der verletzten Haut einer Elritze tritt ein Schreckstoff aus, der Artgenossen zur Flucht oder zur besonderen Aufmerksamkeit veranlaßt. Diese Schreckstoffe scheinen nicht streng artspezifisch zu sein. Stoffe von nahe verwandten Arten zeigen bei Elritzen gleichfalls Wirkungen. So wirken Extrakte aus der Haut der Fische Schneider, Barbe, Laube und Gründling in der Reihenfolge der Aufzählung immer schwächer. Als Schreckstoffe wirken Extrakte der Haut von Döbel, Bitterling, Rotfeder und Schleie nur noch schwach. Unwirksam auf Elritzen sind Extrakte aus der Haut der Schlammpeitzger. Diese besonderen Kenntnisse über Fischschreckstoffe gehen auf Untersuchungen von K a r l v. F r i s c h und seiner Mitarbeiter zurück. Man kennt heute bei einer großen Zahl von Fischarten diese Stoffe, wie bei Welsen, Salmlern und Karpfen. So werden die Fische durch ihren Geruchssinn vor räuberischen Überfällen und Verlusten geschützt.

Der Artduft scheint bei vielen Fischen eine wichtige Rolle bei der Schwarmbildung zu spielen. Nach W r e d e (1932) werden Elritzen durch den arteigenen Duft angezogen. G ö z (1942) zeigte, daß Fische auf den Geruch einzelner Arten dressiert werden können. So reagierte eine Elritze nach Dressur positiv auf Wasser, in welchem sich ein Zwergwels aufhielt, negativ jedoch auf Elritzenwasser.

Da Haie über ein ausgezeichnetes Geruchsvermögen verfügen, hat man sich bemüht, Abschreckungsmittel zu finden, um Menschen, z. B. Seeleute oder notgelandete Flieger, in von Haien verseuchten Gewässern zu schützen. Haie halten sich von Stellen, wo Tintenschnecken eine Tintenvolke ausstießen oder wo verwesendes Haifleisch im Wasser liegt, fern. In der Praxis zeigte sich eine Mischung aus Kupferazetat in Verbindung mit einem schwarzen Farbstoff als abschreckendes Mittel besonders wirksam.

Ein Hörvermögen der Fische ist durch die Untersuchungen von v. F r i s c h, H e r t e r u. a. schon seit langem bekannt. Sie nehmen Vibrationen, die durch das Wasser übertragen werden, durch die Haut, die Seitenlinienorgane und das Labyrinth wahr. Dennoch sind wir über das Gehör der Fische noch sehr mangelhaft orientiert. In letzter Zeit wurde festgestellt, daß es eine ganze Reihe von Wassertieren gibt, die Geräusche hervorrufen. Unter den Fischen sind vor allem die Trommelfische (Sciaeniden) und Knurrhähne (Trigliden) in der Lage, Töne zu erzeugen. D i j k g r a a f (1947) untersuchte den Trommelfisch *Corvina nigra*. Das Männchen erzeugt zur Zeit der Paarung eigenartige Klopf-töne, wenn es ein Weibchen verfolgt oder andere Männchen verjagen will. Die Töne werden durch besondere Muskeln, die der Schwimmblase aufliegen, hervorgerufen.

Eine Dressur auf Töne ist bei vielen Fischarten möglich. M e y e r (1909) dressierte als erster Goldfische, beim Ertönen einer Glocke einen Futterplatz aufzusuchen. Zahlreiche Untersuchungen des Gehörsinns deuten

auf ein gutes Hörvermögen aller Fische hin. Obwohl sie noch keine komplizierten Hilfsapparate wie die höheren Wirbeltiere aufweisen, verfügen sie schon über ein sehr differenziertes Hörvermögen, eine gute Unterscheidungsfähigkeit für verhältnismäßig geringe Intervalle und die Fähigkeit zur Klanganalyse (W o h l f a h r t , 1948). Die Schalllokalisierung ist allerdings sehr schlecht. Leider weiß man noch kaum etwas über die Bedeutung des Hörvermögens in der freien Natur.

Bei den Wirbeltieren übernehmen die Statolithenorgane (Utriculus, Sacculus und Lagena) die Funktion eines statischen Organs. Sie werden durch Veränderung der Lage gereizt. Ein wichtiges Schweresinnesorgan liegt im Utriculus. Durch seine Beschädigung wird die Raumorientierung stark gestört und entspricht in ihrer Auswirkung einer Totalentfernung des ganzen Labyrinthes. Zur Aufklärung der Arbeitsweise der statischen Organe benutzte v. H o l s t (1950) eine neue Technik. Durch die Rotation eines Aquariums mit der Möglichkeit einer dauernden Beobachtung der Versuchsfische konnte eine Ablenkung der Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft beobachtet werden. Entsprechend der Rotationsgeschwindigkeit nehmen in diesen Versuchen die Fische bestimmte Schräglagen ein. Der einzige wirksame Reiz, der vom Schweresinnesorgan wahrgenommen wird, ist eine Scherung, d. h. eine Parallelverschiebung der Statolithen, die eine Abbiegung der Sinneshaare zur Folge hat. Durch Messungen der Aktionsströme in den entsprechenden Nerven konnte gezeigt werden, daß von den Rezeptoren im Utriculus in jeder Raumlage Erregungen ausgehen. Eine physiologische Ruhelage gibt es also nicht. V o n H o l s t erbrachte auch den Beweis, daß beide Labyrinthelotaktisch zusammenarbeiten. Durch Ausschaltung eines Labyrinthes wird die aufrichtende Kraft auf die Hälfte vermindert.

Die Augen der Fische entsprechen in ihrem Bau denen der Wirbeltiere, haben aber eine kugelige, in ihrer Gestalt nicht veränderliche Linse. Das Fischauge ist im nicht akkommodierten Zustand zum Nahsehen eingerichtet. Die Akkommodation in die Ferne erfolgt durch Verschieben der Linse. Teleskopaugen der Tiefseefische stellen eine Anpassung an geringe Helligkeiten dar. Dem Land angepaßte Fische zeigen gleichfalls eine Veränderung der Augen. Sie werden größer und beweglicher, wie es beim Schlammpringer *Periophthalmus* der Fall ist. Der Vieraugenfisch *Anableps tetraophthalmus* hat einen besonderen Augenbau. Er lebt im Mündungsgebiet des Amazonas und hält sich genau an der Wasser-Land-Grenze auf. Rücken und Oberkopf des Tieres befinden sich über Wasser, und auch die Augen sind halb in der Luft und halb im Wasser. Da die Lichtbrechungsverhältnisse in diesen beiden Medien unterschiedlich sind, ist die obere Hälfte der Cornea für das Sehen in der Luft und die untere für das Sehen im Wasser eingerichtet. Die Cornea ist in der Mitte getrübt, so daß der Eindruck von vier Augen entsteht.

In einem Winkel von ca. 97° über dem Kopf können die Fische sehen,

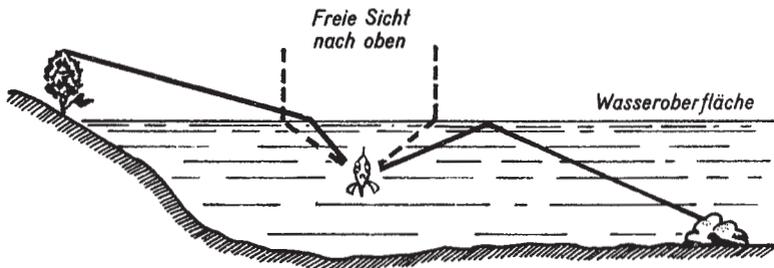


Abb. 73. Gesichtsfeld eines Fisches (n. Walls).

was über der Wasserfläche geschieht. Die Reflexion der Lichtstrahlen unter dem Wasser kann zur Folge haben, daß sie den Boden des Gewässers sowohl direkt als auch durch Reflexion sehen (Abb. 73).

Die beste optische Orientierung findet man bei den Knochenfischen, besonders bei den Raubfischen unter diesen. Viele Fische zeigen eine deutliche Phototaxis. Bred er und Rasquin (1947, 1950) wiesen nach, daß bei einer Reihe von Fischen die Pinealregion einen Einfluß auf die Tätigkeit der Melanophoren und die Reaktionen der Tiere auf Licht und Dunkel hat. Nach diesen Autoren kann man drei Typen von Fischen unterscheiden. Beim ersten Typ kann das Licht an dieser Stelle ohne weiteres von außen in den Schädelraum eindringen. Solche Fische sind streng positiv phototaktisch. Beim zweiten Typ ist ein Eindringen des Lichtes nicht möglich. Ein negativ phototaktisches Verhalten ist hier die Regel. Beim dritten Typ regeln Chromatophoren den Lichteinfall in den Schädelraum auf die Pinealregion. Fische dieser Gruppe zeigen ein unterschiedliches Verhalten dem Licht gegenüber.

Höhlenfische sind manchmal blind. Die Blindheit des in Höhlen lebenden mexikanischen Salmers *Astyanax mexicanus* beruht auf einem komplexen genetischen Effekt (Bred er und Gresser, 1941). Das Verhalten dieser Fische differiert von dem der sehenden Fische. Sehende Salmleer schwimmen zusammen in einem Verband, während die blinden Fische scheinbar ziellos umherschwimmen. Wenn man nun sehende und blinde Fische dieser Art in ein beleuchtetes Aquarium bringt, versuchen die sehenden, zusammen mit den blinden Individuen einen Verband zu bilden. Die blinden Fische sind jedoch nicht in der Lage, die Schwimmrichtung beizubehalten. Darum werden sie häufig von den sehenden angegriffen und sogar getötet. Diese blinden Salmleer reagieren negativ auf Licht. Wenn sie fünf Generationen bei Licht gehalten werden, kann man diese Eigenart immer noch feststellen. Die negative Phototaxis beruht auf dem entsprechenden Bau der Pinealregion. Sehende Fische dieser Art werden krank, wenn man sie auf die Dauer dunkel hält (Nigrelli, 1947). Hybriden zwischen sehenden und blinden Fischen nehmen in bezug auf Morphologie und Verhalten eine Zwischenstellung ein.

Fische kann man als farbsehtüchtige Tiere bezeichnen. Für alle Fische, die in Tiefen bis zu 100 m leben, sind die physikalischen Bedingungen des Farbensehens gegeben. Ein guter Hinweis für das Farbsehen ist das bunte Hochzeitskleid bei den Männchen mancher Arten während der Fortpflanzungsperiode (z. B. Stichling, Bitterling, Lachs). Das auffällig gefärbte Hochzeitskleid soll von den Weibchen gesehen werden. Nur solche Fische haben ein Hochzeitskleid, die in flachem Wasser und bei Tage laichen. Nachts oder im tiefen Wasser laichende Fische zeigen dagegen keine Hochzeitsfärbung. Maifisch (*Alosa alosa*) und Finte (*Alosa fallax*), beide nachts laichende Fische, haben kein Hochzeitskleid.

Ein Beweis des Farbensehens ist bei den Fischen der Farbwechsel, d. h. die Anpassung der Färbung an den Untergrund. Mit Hilfe des Farbwechsels können sich manche Arten sehr gut an die Farbe, die Helligkeit und die Musterung des Untergrundes anpassen. Bekannt ist die Fähigkeit zum Farbwechsel von Scholle, Flunder und Steinbutt. Wenn man eine Elritze oder einen Plattfisch auf gelbem, rotem oder blauem Grund liegen läßt, paßt sich der Fisch sehr bald an die Farbe des Untergrundes an. Dieser Prozeß wird auf hormonalem Wege über die Augen gelenkt. Auch Dressuren auf verschiedene Farben sind bei manchen Fischarten mit Erfolg durchgeführt worden.

Die Augen der Fische unterstützen bei der Lageorientierung die statischen Organe. Beide Organe bewirken die vertikale Lage der Fische im Wasser, d. h. mit dem Rücken nach oben. Wird ein entstateter Fisch im Aquarium von unten beleuchtet, so macht sich der Lichtrückenreflex bemerkbar, und der Fisch schwimmt in Rückenlage.

Eine Sonnenkompaßorientierung ist für Fische von Hasler (1956) nachgewiesen worden. Sie wurde bis jetzt bei drei Familien beobachtet (Centrarchiden oder Sonnenbarsche, Cichliden oder Buntbarsche, Salmoniden oder Lachse). Grundlegende Beobachtungen wurden im Freien (Lake Mendota, USA) gemacht. Im Versuch konnte eine gerichtete Bewegung der Weißbarsche zu den im Nordosten liegenden Laichplätzen beobachtet werden. Bei bedecktem Himmel war die Zugrichtung der Fische nicht eindeutig. Auch Richtungsdressuren im Laboratorium erbrachten gute Ergebnisse. Die Fische orientierten sich hier nach einer künstlichen Lichtquelle, die als Sonne angesehen wurde. Der Dressurwinkel wurde immer entsprechend eingehalten. Die Sonnenwanderung wird von den Fischen immer einkalkuliert, auch wenn die Sonne nicht gesehen wird (Braemer, 1959).

Eine Sonnenkompaßorientierung wird für viele Fischwanderungen angenommen. Weitgehend ungeklärt ist auch heute noch die Orientierung der Aale bei ihrer Wanderung. Unsere Flußaale sind unreife Tiere und wandern vor Beginn der Reifung stromabwärts in den Atlantischen Ozean. An den Flußmündungen konnten schon hier und da geschlechtsreife Männchen gefunden werden, wogegen geschlechtsreife Weibchen

netzhäute häufig sind, kann auf ein Farbsehen geschlossen werden. Bei verschiedenen Schildkrötenarten (*Clemmys caspica*, *Emys orbicularis*, *Testudo graeca*) wurde auch ein Farbsehen nachgewiesen. Auch Echsen (*Lacerta viridis*, *Lacerta vivipara*, *Anolis carolinensis*) unterscheiden mindestens acht Spektralfarben. Neue Ergebnisse beweisen, daß sich verschiedene Reptilien nach der Sonne orientieren (Sonnenkompaßorientierung). Gould (1957) transportierte 43 Schildkröten in unbekanntes Gelände 0,28—5,8 Meilen vom Heimatstandort entfernt. Zweiundzwanzig dieser Tiere wandten sich sofort in Heimatrichtung. Bei bedecktem Himmel war die Sonnenorientierung jedoch nicht möglich. Durch Spiegelung des Sonnenlichtes konnten entsprechende Kursänderungen hervorgerufen werden. Nach Verfrachtungen um 150 Meilen zeigten die Tiere keine Beziehungen mehr zur Heimatrichtung. Auch Smaragdeidechsen orientieren sich nach der Sonne, wie K. Fischer und Birukow (1960) und K. Fischer (1961) nachweisen konnten. Smaragdeidechsen suchen mit Vorliebe warme Stellen auf. In der Versuchsanordnung fanden nach Richtungsdressur die Smaragdeidechsen die dargebotene warme Stelle, indem sie sich nach dem Winkel zur Lichtquelle orientierten. Die scheinbare Sonnenwanderung wurde, auch zur Nachtzeit, mit einkalkuliert.

D V ö g e l (*Aves*)

Weltweit verbreitet, haben die Vögel in verschiedensten Typen fast alle auf der Erde vorkommenden Lebensräume besiedelt. Bei aller Mannigfaltigkeit der Arten ist ihnen neben anderen übereinstimmenden Merkmalen das Flugvermögen eigen. Auch für heute flugunfähige Vertreter dieser Klasse steht fast mit Sicherheit fest, daß ihre Vorfahren zu fliegen vermochten, sie selbst jedoch — sekundär in Anpassung an bestimmte Biotope unter Veränderung der Lebensweise — die Fähigkeit zu fliegen verloren haben. Aus der Flugfähigkeit sind den Vögeln spezifische Probleme der Orientierung erwachsen, die sie im Laufe ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung auf mitunter erstaunliche Weise gelöst haben.

Die Frage nach der Orientierung der Vögel wurde erst spät Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen, die bis heute noch nicht zu einem vollständigen Abschluß gelangt sind. Die Beobachtung der Vögel in ihren natürlichen Lebensräumen läßt auf vorwiegend optische und akustische, daneben auch auf geruchliche Orientierung schließen.

Der Tastsinn spielt bei der Orientierung der Vögel nur eine untergeordnete Rolle. Er tritt lediglich dort relativ gut ausgebildet in Erscheinung, wo Vögel ihre Nahrung weder optisch noch akustisch zu finden vermögen, wie das bei Schnepfen und bei Entenvögeln der Fall ist. Bei diesen Tieren liegen besonders viele Tastkörperchen auf der Zunge und

am Schnabel. Auch eine Fortbewegung schlechtsehender Vögel im Gebüsch dürfte durch den Tastsinn in gewissem Maße gesteuert werden (Berndt-Meise, 1959).

Ein Erschütterungssinn konnte bei Vögeln mehrfach nachgewiesen werden (Schwartzkopff, 1949). Es wurde festgestellt, daß Vögel auch nach operativer Entfernung des Gehörorgans auf Erschütterungen der Unterlage reagieren und darüber hinaus auf bestimmte Schwingungen dressiert werden können. Damit wurde bewiesen, daß die durch Druckwellen hervorgerufenen Erschütterungen nicht durch das Gehör perzipiert werden. Organe des Erschütterungssinnes sind die über die gesamte Körperoberfläche mehr oder weniger dicht verstreut vorkommenden Herbstschen Körperchen, die vornehmlich in der Tibia, organartig gehäuft, auftreten (v. Buddenbrock, 1952). Aus den Untersuchungen von Schwartzkopff geht hervor, daß der Vibrationsinn der Vögel im Vergleich zum Menschen eine größere Empfindlichkeit aufweist. Der Vibrationssinn des Dompfaffen spricht noch auf $\frac{1}{6}$ der beim Menschen minimal wirksamen Schwingungsweiten an. Neben einer Schutzfunktion vor Feinden ist ihm eine Orientierungshilfe bei Kletterbewegungen zuzuschreiben. Im Unterarm der Vögel treten Herbstsche Körperchen gehäuft auf. Dies führte zu der Vermutung, daß der Erschütterungssinn auch im Dienste einer Orientierung in Luftströmungen steht (Schwartzkopff, 1954).

Über den Geruchssinn der Vögel kann keine für alle Arten gültige Aussage gemacht werden. Die Leistungen der Geruchsorgane weisen große Unterschiede auf. Es ist bekannt, daß in entsprechenden Gebieten nach dem Tod eines größeren Tieres sich bereits kurze Zeit später die Geier in großer Zahl am Kadaver versammeln. Sie verfügen über einen wohlausgebildeten Geruchssinn. Die erwähnte Erscheinung muß in den offenen Steppen der Alten Welt als eine optische Orientierung zur Nahrung hin gedeutet werden, zumal diese Vögel nach Abdecken des Kadavers diesen nicht mehr aufzufinden vermögen. Das ist jedoch in den mehr oder weniger dicht bewaldeten Gebieten Mittel- und Südamerikas nicht möglich, da ein Kadaver unter dem Laubdach der Bäume mit Sicherheit auf rein optischem Wege nicht wahrgenommen wird. Besonders Chapman (1935) untersuchte den Geruchssinn der Neuweltgeier (*Cathartiden*). Versuchsobjekt war der südamerikanische Rabengeier (Urubu = *Coragyps atratus*). In einem Gebiet, in dem längere Zeit hindurch kein Urubu gesehen worden war, wurde ein toter Nasenbär ausgelegt. Nach nicht ganz einem Tage stellten sich mehrere dieser Geier am Versuchsort ein. In einem weiteren Versuch wurde eine leere Kiste aufgestellt, die, wie erwartet, keinen Urubu anzulocken vermochte. In dieser Kiste wurde ein toter Nasenbär versteckt. Nach bereits einem halben Tage steuerten zwei Rabengeier die verschlossene Kiste zielstrebig an (n. Hediger, 1948). Diese Versuchsergebnisse lassen es zumindest ver-

muten, daß Neuweltgeier über ein vortreffliches Geruchsvermögen verfügen und dieses im Orientierungsverhalten auch einsetzen.

Die Lebensweise des Kiwi (*Apteryx australis*) auf Neuseeland deutet auf ein gutes Geruchsvermögen hin (Benham, 1906). Dieser eigenartige, fast flügellose Waldvogel sucht seine Nahrung nächtlich umherstreifend. Die Augen sind in hohem Maße rückgebildet. Die Nasenöffnungen befinden sich an der Schnabelspitze. Er soll in der Lage sein, noch in recht beträchtlicher Tiefe Regenwürmer zu wittern, um sie dann ziel-sicher mit dem Schnabel zu fassen.

Mehrere Forscher berichten von erfolgreichen Dressurversuchen mit Geruchsstoffen an verschiedenen Vogelarten. Somit steht fest, daß zu-mindest für einige Arten der Geruchssinn für die Orientierung von Be-deutung ist.

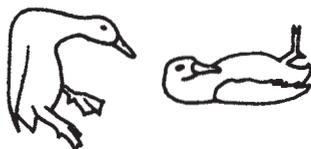
Bei einigen Vogelarten konnte ein Geschmackssinn nachgewiesen wer-den (Engelmann, 1934, 1937; Rensch, 1925). Vögel vermögen min-destens drei, wenn nicht sogar vier Qualitäten zu unterscheiden. Für ihre Orientierung ist der Geschmackssinn jedoch von sehr geringer Be-deutung.

Vögel verfügen über einen gut ausgebildeten Temperatursinn, der dem Aufsuchen der artspezifischen Vorzugstemperatur, der Besiedlung von bestimmten Arealen und der optimalen Ausnutzung der innerhalb eines Biotops gegebenen Möglichkeiten dient. Offen bleibt noch immer die Frage, in welchem Maße thermische Sinnesleistungen bei Wanderbewegungen von Bedeutung sind, in deren Verlauf kalte oder warme Luft-strömungen gekreuzt werden.

Für die Orientierung ist der Gleichgewichtssinn von grundlegender Be-deutung. Seine hohe Entwicklungsstufe beruht bei den Vögeln — ähn-lich wie bei den Fischen — auf einer Bewegung im dreidimensionalen Raum. Organe des statischen Sinnes liegen im häutigen Labyrinth. Die wesentliche Funktion des Labyrinthes besteht einerseits in der Einstel-lung des Vogels zur Schwerkraft, andererseits in der Wahrnehmung von Drehbewegungen, welche die Normallage des Kopfes verändern. Ände-rungen in der Einstellung zur Schwerkraft werden mittels des Stato-lithenapparates im Utriculus wahrgenommen, wobei die Scherung, d. h. die Abbiegung der Sinneshaare durch das veränderte Angreifen der Zug-kraft allein maßgebend ist.

Willkürliche wie unwillkürliche Drehbewegungen werden mittels des Bogengangapparates perzipiert. Das wird durch die Trägheit der Endo-

Abb. 78. Kopfstellreflex einer Ente. Der Kopf behält unter der Wirkung von Bogengängen und Utriculus jeweils die gleiche Lage im Raum bei (n. Huxley).



lymphe ermöglicht, die bei einer Drehung im Vergleich zur umgebenden Wandung der Bogengänge zurückbleibt, bzw. in entgegengesetzter Richtung strömt. Aus der Reizung der einzelnen Bogengänge wird die Richtung und Geschwindigkeit der Drehung erkannt. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß mit den Wahrnehmungen des Statolithenapparates im Utriculus ein Augeneinstellreflex gekoppelt ist, mit denen der Bogengänge ein Kopfstellreflex (Abb. 78).

Zwar setzen Tonerzeugungen im Tierreich nicht immer ein Gehör des töngebenden Organismus voraus, jedoch lassen die Lautäußerungen der Vögel im Sinne der Kontaktnahme mit Artgenossen, der Territoriumsmarkierung und der Warnung mit Sicherheit auf ein gut ausgebildetes Hörvermögen schließen. Die Fähigkeit der Lautimitation einiger Arten (z. B. Papageien) deutet auf ein sehr gutes Tonunterscheidungsvermögen und ein ausgezeichnetes Gedächtnis hin.

Mit dem Gehörorgan werden bestimmte Luftschwingungen als Töne wahrgenommen, wobei die Leistungsfähigkeit des Gehörs bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich ist.

Die Feststellung des Hörbereiches erfolgt durch Dressurversuche und Messungen der Cochleapotentiale, wobei letztere Spannungsunterschiede im Innenohr wiedergeben, aus denen sich Intensität und Frequenz des perzipierten Schalles ablesen lassen (Schwartzkopff, 1952, 1954).

Der Hörbereich der Vögel liegt etwa zwischen 40 bis maximal 30 000 Hz.

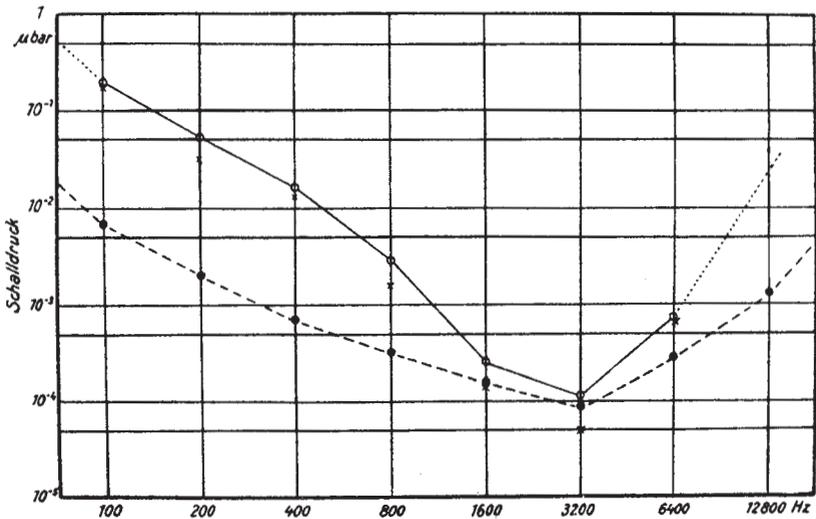


Abb. 79. Hörschwellen des Dompfaffen (durchgezogene Linie) und des Menschen (gestrichelte Linie) (n. Schwartzkopff).