

# Beiträge zur vergleichenden Psychologie.

Von

KARL L. SCHAEFER.

## I.

### Das Verhalten wirbelloser Tiere auf der Drehscheibe.

An der Spitze einer größeren Reihe vergleichend psychologischer Untersuchungen, die in erster Linie die Reaktion wirbelloser Tiere auf passive Rotationsbewegungen zum Gegenstande haben werden, möge hier einiges aus einer früheren Untersuchung: „*Über die Wahrnehmung eigener passiver Bewegungen durch den Muskelsinn*“<sup>1</sup> Platz finden; zunächst eine kurze Zusammenfassung der Erscheinungen, welche Menschen während und unmittelbar nach dem Aufhören passiver Bewegungen darbieten. 1. Bei einer passiven progressiven, d. h. geradlinigen Bewegung ist man auch unter Ausschluss aller etwaigen Hilfsmittel, wie Augen, Tastempfindungen, Luftströmungen u. s. w., im stande, ganz genau den Moment des Beginns, die Richtung und ungefähre Geschwindigkeit einer Bewegung anzugeben. 2. Von Rotationsbewegungen gilt ganz das Nämliche. 3. Man hält bei Rotationsbewegungen die Richtung der resultierenden Massenbeschleunigung für die Vertikale. 4. Die meisten aktiven Bewegungen sind während der Rotation sehr erschwert, einige unmöglich. 5. Man empfindet bei allen passiven Bewegungen nur die positive oder negative Beschleunigung, nicht die Geschwindigkeit. 6. Positive und negative Beschleunigung wird bei progressiven Bewegungen weniger gut empfunden, als bei Kreisbewegungen. 7. Es ist noch streitig, ob eine konstant gegen den Beobachter dieselbe Richtung einhaltende Beschleunigung schliesslich aufhört, empfunden zu werden, oder

---

<sup>1</sup> *Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol.*, Bd. XLI, S. 566 ff.

nicht. 8. Man hat bei Verminderung der Geschwindigkeit einer Rotationsbewegung und in noch höherem Grade bei plötzlicher Arretierung das Gefühl, in entgegengesetztem Sinne gedreht zu werden. 9. Bei diesem Gefühl von Gegendrehung hat man die Empfindung, dieselbe geschähe unter einem gewissen Widerstande. 10. Beim Aufhören einer Progressivbewegung fehlt ein analoges Gefühl von Rückwärtsbewegung. 11. Alle scheinbaren Bewegungen lassen sich durch wirkliche von entgegengesetztem Sinne kompensieren. [MACH.]

Die analogen Tierexperimente, welche von anderen und in vervollständigender Weise (von mir auf Vertreter so ziemlich aller mit drei Halbzirkelkanälen jederseits versehenen Vertebratengruppen ausgedehnt wurden, ergeben folgende gemeinsamen Resultate. Auf progressive Bewegungen findet eine sichtbare Reaktion nicht statt. Sobald aber eine Rotation auf der horizontalen Drehscheibe beginnt, verdreht das Tier den Kopf in dem der Rotation entgegengesetzten Sinne. Diese Erscheinung tritt regelmässig ein und bleibt während der ganzen Rotation bestehen, wenn nicht — was bei nur irgend günstigen Versuchsbedingungen mit Vorliebe geschieht — der Kopfdrehung ein Umwenden des ganzen Leibes folgt und das Tier alsdann anfängt, immer gegen die Drehung am Rande der Centrifuge entlang zu laufen. Im Momente des Aufhörens der Rotation beginnen die Tiere meist stürmisch dieselbe aktiv fortzusetzen und ein getreues Abbild der passiven zu produzieren. Hatten sie sich im Radius der Scheibe befunden, und war der Kopf dem Centrum zugewandt oder im Centrum selbst gewesen, so erfolgt die sogenannte Uhrzeigerbewegung, d. h. das Tier steht mit den Vorderbeinen fest auf dem Boden, und die Hinterfüsse führen den Körper im Kreise um diese als Axe herum. Waren die Hinterfüsse im Centrum gewesen, so bleiben diese in Ruhe, und die Vorderextremitäten besorgen die Rotation. Hatte man das Versuchsobjekt in die Peripherie gestellt, so läuft es nachher fortwährend im Kreise um eine imaginäre Axe — dies die sogenannte Manègebewegung. Auch ist es gleich, um welche Axe des Tieres die Drehung stattfand: sie wird immer um diese weiter fortgesetzt; war z. B. das Tier um seine Längsaxe oder um eine dieser Parallelen gedreht, so wälzt es sich nachher fortwährend um seine Längsaxe: Rollbewegung. Diese Zwangsbewegungen kommen allerdings nicht immer mit

vollkommener Deutlichkeit zum Ausdruck, da hierzu eine bestimmte Dauer und Intensität der Rotation nötig ist. Stets aber bildet den Schluß der Reaktion auf die passive Drehung ein Hin- und Herpendeln des Kopfes, welches noch eine Weile von nystagmischen Augenbewegungen im entgegengesetzten Sinne der Rotation überdauert zu werden pflegt.

Den Beobachtungen über das Verhalten Wirbelloser auf der Drehscheibe wurde nun anfangs der Plan zu Grunde gelegt, so systematisch als möglich alle Ordnungen und Gruppen der Evertebraten zu durchmustern. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß wahrscheinlich nicht die Verwandtschaft der Tiere, wie sie im zoologischen System Ausdruck findet, sondern viel eher die Ähnlichkeit der äußeren Körperform, insofern sie auch einen ähnlichen Lokomotionsmodus bedingt, ein gleichartiges Reagieren gegen passive Rotationen zur Folge hat. So zeigen Schnecken, als deren Vertreter *H. nemoralis* gewählt wurde, und Raupen — *P. brassicae* — ein relativ übereinstimmendes Verhalten; beide bilden zusammen gewissermaßen eine Gruppe, der man eine zweite spezifisch reagierende, bestehend aus: Ameisen, Stubenfliegen, (Käfern:) *Geotrupes silvaticus* und Ohrwürmern gegenüberstellen kann.

Was nun zunächst die Versuche mit *H. nemoralis* anlangt, so war weder bei Progressivbewegungen noch nach Drehversuchen eine Reaktion auf die passive Bewegung wahrzunehmen. Anders während der Reaktion. Hierüber habe ich bereits früher a. and. O.<sup>1</sup> folgendes berichten können. Die zuerst gewählte Versuchsanordnung war folgende. Der Radius der kleinen Drehscheibe betrug etwa 10 cm. Die Position der etwa in die Mitte zwischen Peripherie und Centrum aufgesetzten Schnecken war die, daß jedesmal der Leib vor der Rotation eine genau gerade Linie bildete und seine Längsaxe mit einem Radius zusammenfiel. Der Kopf war der Peripherie zugewandt. Bei jedem Versuche kam ein frisches Exemplar zur Verwendung, das immer nur wenigen langsamen Drehungen, und zwar im Sinne des Uhrzeigers, ausgesetzt wurde. Von 100 so Behandelten drehten 84 den Kopf gegen die Drehrichtung; von dem Reste wurden 3 gar nicht

---

<sup>1</sup> Über den Drehschwindel bei Tieren. *Naturw. Wochenschr.* Bd. VI, No. 25.

affiziert, die übrigen drehten den Kopf mit der Drehrichtung. Als aber von den letzteren die meisten noch einmal geprüft wurden, wandte der größte Teil nunmehr den Kopf ebenfalls nach links zurück. — Von 100 anderen, umgekehrt wie der Uhrzeiger Gedrehten, wandten 74 den Kopf gegen die Drehrichtung; nur 2 blieben unbeeinflusst; der Rest wandte den Kopf im Sinne der Drehung; er entging aus äußerlichen Gründen einer zweiten Prüfung.

Die Frage, wie die Schnecken sich verhalten würden bei einer unter sonst gleichen Bedingungen mehrere Minuten lang fortgesetzten Rotation fand folgende Lösung. Von 40 daraufhin Geprüften erschienen 2 ganz unbeeinflusst. Die Mehrzahl indessen kehrte sich völlig um — der Kopf war also auch hier anfangs nach der Peripherie gerichtet — kroch auf das Centrum zu, wand sich an dem daselbst zur Fixation der Drehscheibe angebrachten Schraubenknopf in die Höhe und fing dann an, diesen der Drehung entgegen fortgesetzt zu umkreisen. Andere begaben sich nicht nach dem Centrum, sondern krochen in der der Rotation entgegengesetzten Richtung an der Peripherie entlang. Ein dritter Teil endlich kombinierte gewissermaßen beide Bewegungsarten und näherte sich in einer Spirale langsam dem Centrum. Im Sinne der Drehung aber bewegte sich keine.

Im ganzen betrachtet ist hiernach die Reaktion der Schnecken im Gegensatz zu der der Vertebraten auf den Beginn und die Dauer des Drehversuches beschränkt, aber auch da kaum eine streng gesetzmäßige zu nennen.

Völlig negativ fielen ihrerseits die Experimente an den Raupen aus. Die Rotationsversuche an denselben begannen meist, während sie sich vom Centrum geradlinig zur Peripherie bewegten. Als Resultat der Versuche ergab sich: Gerade ruhende Tiere wurden durch die Drehung zu einer Lokomotion nicht veranlaßt. Von den schon in Bewegung begriffenen krochen die meisten während der Drehung unbeirrt weiter und wichen von der geraden Lauflinie gar nicht oder nur ein wenig — bald mit, bald gegen die Drehung — ab; wobei ihr Leib in der Regel selbst eine gerade Linie bildete, gelegentlich aber auch unregelmäßig schlängelnd fortbewegt ward. Einige Raupen gaben die gerade Richtung auf und beschrieben Bogenlinien, mit der Konkavität dem Centrum zu, dabei aber ebenso oft mit der Drehung wie gegen dieselbe kriechend. Zuweilen kamen im

Beginn der Rotation Wendungen des Kopfes und der vorderen Segmente gegen die Drehung, aber auch im Sinne derselben vor. Eine Nachwirkung der Drehung, also Drehschwindel, wurde nicht bemerkt.

Was nun die andere Gruppe anlangt, so wurden die Ameisen und Fliegen, welche sich in allen Punkten völlig übereinstimmend zeigen, in einem parallelepipedonischen Glaskasten gedreht, dessen Größe ihnen genügenden Spielraum bot. Fast immer in lebhafter Spontanbewegung begriffen, werden sie, falls auf dem Boden oder an der Innenseite des Deckels entlang laufend, durch alle Arten der Drehung — rechts herum, links herum, rasch oder langsam — zu einer Gegendrehung veranlaßt d. h. sie beginnen alsbald in dem der Drehung entgegengesetzten Sinne eine Spirale, eine Ellipse oder einen Kreis, immer von sehr kleinem Radius, um den im Beginn des Versuchs innegehabten Platz als Centrum abzulaufen. Diese Gegendrehung tritt so maschinenmäßig prompt ein, daß man jederzeit im stande ist, das Tier durch entsprechende Rechts- und Linksschwenkungen der Scheibe genau nach einem vorher bestimmten Punkte zu dirigieren. — Nach dem Aufhören des Drehversuches wird die Laufrichtung meist momentan wieder geradlinig: Drehschwindel besteht mithin jedenfalls nicht.

Während also in aktiver Bewegung begriffene Ameisen oder Fliegen im Augenblicke des Beginns der Drehung auch schon auf diese reagieren, ist dies nicht der Fall, wenn das Tier ruhig sitzend, etwa die Fühler resp. Flügel putzend, von der Drehung überrascht wird. Es läßt dann die passive Bewegung ungestört über sich ergehen. Genau dieselbe Beobachtung wurde später auch an den Käfern und Ohrwürmern gemacht — auch die Raupen zeigten, wie wir gesehen, dasselbe Verhalten. Es scheint sich hier also um eine konstante Erscheinung zu handeln, und vielleicht waren auch die oben mehrfach angeführten, von der Drehung ganz unbeeinflusst gebliebenen Schnecken solche, welche während des Versuches ruhten, worauf seinerzeit allerdings noch nicht besonders geachtet wurde.

Ein anderer Punkt von Wichtigkeit ist das Verhalten derjenigen Ameisen und Fliegen, die sich während des Versuches an den vertikalen Seitenwänden bewegen. Die Kastenform bringt es mit sich, daß die Größe der Schwungkraft in der

vertikalen Mittellinie der Seitenwände ihr Minimum hat. Es wurden nun die Versuche stets so eingerichtet, daß das Versuchsobjekt bei einem etwaigen Gegenlaufen gegen die Drehung sich der Mittellinie nähern mußte, also mit anderen Worten gerade bei dieser Bewegungsrichtung die günstigsten Chancen für ein etwa angestrebtes Paralisieren der passiven Bewegung gefunden hätte. Indessen zeigte sich diese Richtung durchaus nicht bevorzugt. Die Tiere liefen vielmehr viel häufiger direkt aufwärts bezüglich abwärts, oder der nächsten Kante zu, oder gar mit der Drehung, oder rührten sich, in eine Ecke verkrochen, überhaupt nicht.

Dies giebt den Anlaß zu folgender Überlegung. Entsprechend der bisher von anderen den Resultaten der Drehversuche an Vertebraten gegebenen Auslegung würde die Gegendrehung als eine beabsichtigte, überlegte Handlung, die Kompensation der unangenehm empfundenen Rotation bezweckend, anzusehen sein. Wenn aber überhaupt, so kann die Drehung nur durch die Verschiebung gewisser Körperteile gegeneinander, welche sie im Gefolge hat, zur Wahrnehmung kommen und muß daher von den ruhenden wie von den an den Seitenwänden umherlaufenden Tieren percipiert werden. Warum reagieren denn diese nicht auch mit Gegendrehung? Sollte man ferner nicht annehmen, daß Fliegen, wenn die passive Rotation sie zur Flucht triebe, an Stelle des andauernden Kreislaufes eher von dem bequemerem und gewohnteren Hilfsmittel des Wegfliegens Gebrauch machen würden? Fortfliegen wurde aber nur, und auch dann nicht regelmäßig, bei plötzlichem, ruckendem Beginn rascher Drehung beobachtet, wobei die Fliege auch einfach durch die Schwungkraft abgeschleudert sein kann. Langsamer, sozusagen einschleichender Beginn der Drehung hat nie Wegfliegen zur Folge. Schließlich wäre noch das zu bedenken, daß ein fortdauernder Anreiz zur Flucht doch auch eine ununterbrochene Reaktion hervorrufen müßte. Diesen Charakter trägt aber die Gegendrehung der Fliegen keineswegs immer. Nicht selten macht eine Fliege öfter Halt, um die Flügel erst zu putzen. Andere laufen überhaupt nur in Absätzen, ebenso wie man es an ihnen so oft in der Freiheit sieht: Es wird eine kleine Strecke durchlaufen, dann plötzlich inne gehalten, mit dem Rüssel rekognosziert, eilfertig weiter gelaufen, wieder pausiert u. s. f. Kurz es machen alles in allem



diese Gegendrehungen — ebenso wie die gleich zu erwähnenden der Käfer und Ohrwürmer — viel mehr den Eindruck von Reflexvorgängen als den einer zweckbewußten Handlung.

Die Käfer wurden auf einer rotierenden Pappscheibe untersucht. Die Drehung war auch hier bei jedem Exemplar eine vierfache, rechts- und linksherum, rasch und langsam. Außerdem wurden aber auch noch Versuche angestellt, bei denen die Scheibe, statt wie sonst horizontal gestellt zu sein, etwa  $45^{\circ}$  gegen den Horizont geneigt war. Das Resultat war immer dasselbe: völliger Mangel von Drehschwindel nach dem Versuch und Gegendrehung — ganz konform derjenigen der Ameisen und Fliegen — während desselben. Wurde die Rotationsgeschwindigkeit so gesteigert, daß von den einzelnen Konturen des Tieres nichts mehr zu unterscheiden war, so hörte die Gegendrehung und überhaupt alle spontane Lokomotion auf, die Käfer verharrten regungslos am Platze. Zum Schlusse wurden allen Käfern beide Fühler amputiert und alsdann die Versuche wiederholt. Dies geschah in Anbetracht der Möglichkeit, daß die Fühler etwa durch Vermittelung der Perception von Luftströmungen, hier verursacht durch die Drehung, oder sonst irgendwie an der Wahrnehmung der Lage und ihrer Änderung im Raum — falls eine solche überhaupt statthaben sollte — beteiligt sein könnten. Es ergab sich jedoch, daß an den beschriebenen Versuchsergebnissen der Mangel der Fühler nichts ändert.

Die Drehversuche an den Ohrwürmern gesondert zu besprechen, hieße nur Bekanntes wiederholen. Ihr Verhalten weicht in keiner Weise von dem beschriebenen Typus ab. Bemerkenswert ist aber, daß dekapitierte Ohrwürmer bei Drehversuchen stets regungslos bleiben, während sie im übrigen eine nicht unbeträchtliche Reflexerregbarkeit zeigen. So haben z. B. Versuche, das Tier auf den Rücken zu legen, Anklammern an das Instrument bezüglich sofortiges Wiederumdrehen zur Folge. Kitzelnde Berührung des Hinterleibes löst eine Fluchtbewegung nach vorn aus, oder es wird die Stelle mit dem letzten Bein derselben Seite abgewischt; ganz wie ein kopfloser Frosch gegen einen Säuretropfen verfährt. Seitliche Berührung des Thorax zwischen dem zweiten und dritten Bein führt zu einem Ausweichen nach der entgegengesetzten Seite und Abwischen der Stelle mit dem zweiten Bein. Auf Druck gegen die Amputa-

tionswunde läuft das Tier regelrecht eine Strecke rückwärts. Berühren der Fußspitzen ist stets von promptem Anziehen des betreffenden Beines gefolgt.

Aus den im Vorstehenden mitgeteilten Einzelheiten ergibt sich nun folgendes

Gesamtresultat der Untersuchung.

1. Im Beginn und während der Drehung auf horizontaler Ebene findet Gegendrehung statt; jedoch nicht ausnahmslos: nämlich

- a) bei Kohlweißlingraupen überhaupt nicht, bei *Helix nemoralis* nicht durchweg und
- b) bei Mistkäfern, Ameisen, Stubenfliegen und Ohrwürmern nur dann, wenn sie gerade in aktiver Lokomotion begriffen sind.

2. Eine Nachwirkung der Drehung findet nicht statt. Einem Drehschwindel, wie die Vertebraten, unterliegen also die bisher geprüften Wirbellosen nicht.

---