

2. Wird zu verschiedener Grundkost stark oxydativ-ranziger Lebertran in Mengen von 10 bis 15 % beigegeben, der vorher 3 h auf 230°C erhitzt worden ist, so ist das Wachstum der Ratten signifikant besser als bei entsprechenden Diäten mit nichterhitztem (vorher ranzigem) Lebertran.

3. Wenn normaler oder schwach ranziger Lebertran auf 230°C erhitzt worden ist und die Diät 10–15 % davon enthielt, kommt es zu einem signifikant schlechteren Wachstum als bei Verabreichung dieser Trane im unerhitzten Zustand.

4. Das Wachstum der Ratten, welche auf bestimmter Diät mit 15 % normalem Lebertran nicht optimal wuchsen, kann signifikant verbessert werden, wenn grosse Dosen von  $\alpha$ -Tocopherolazetat (140 mg je Tier und Woche) separat *per os* zugeführt wurden. Die gleichen Mengen von  $\alpha$ -Tocopherolazetat sind aber wirkungslos, wenn der verabreichte Lebertran bei verschiedenen Grundkosten stark ranzig gewesen ist.

Wir werden an anderer Stelle ausführlicher über diese Untersuchungen berichten.

E. H. GROOT und H. J. KLEIN OBBINK

*Institut für Volksernährung und Laboratorium für physiologische Chemie, Universität Amsterdam, den 22. Dezember 1952.*

#### Summary

A brief description is given of growth experiments with rats, the animals receiving 10–15 % cod liver oil in their diets. Use was made of normal and rancid oils, either unheated or heated at 230°C in vacuo for 3 h. The effects of large doses of  $\alpha$ -tocopherol acetate, given *per os*, were also studied.

### DISPUTANDUM

#### Über das Wesen der optomotorischen Reaktionen<sup>1</sup>

*Erwiderung auf die Bemerkung von S. DIJKGRAAF<sup>2</sup>*

Der Unterschied, der sich zwischen DIJKGRAAF und uns in der Ausdeutung der optomotorischen Reaktionen ergeben hat, lässt sich in folgende Worte kleiden. Nach DIJKGRAAF dienen die optomotorischen Reaktionen der Kompensation passiver Vertragung schwimmender und fliegender Tiere. Nach unserer Meinung bewirken sie – soweit es sich nicht um reine Laboratoriumseffekte handelt – die Konstanterhaltung des Blickfeldes. Es besteht also, genau genommen, kein Gegensatz. Die Dijkgraafsche Auffassung ist als die engere in der unseren mit enthalten.

1. *Die passive Verfrachtung.* Wir sind der Meinung, dass die passive Verfrachtung ein Schicksal ist, das im normalen Leben nur wenige Tiere erleiden, im wesentlichen nur die Flussfische und die segelnden Vögel, zum Beispiel die Möve. Bei den normalen Bodentieren des Landes und des Wassers dürfte die passive Verfrachtung überhaupt niemals vorkommen. Da andererseits von den Insekten aufwärts bei fast allen Bodentieren opto-

motorische Reaktionen zu finden sind, können sie unmöglich nur als Kompensationen der passiven Verfrachtung gedeutet werden.

2. *Die Unterscheidung von äusseren Reizen und solchen, die durch Eigenbewegung entstehen.* DIJKGRAAF schreibt: «Wüsste ein Tier ganz allgemein nicht haargenau zwischen der Reizung seiner Sinnesorgane infolge passiver und aktiver Bewegung zu unterscheiden, so wäre es nicht nur gegen passive Vertragung mangelhaft geschützt, sondern überhaupt ständig Täuschungen ausgesetzt.» Im Gegensatz hierzu glauben wir nicht, dass diese Unterscheidbarkeit ein für allemal vorhanden ist. Wo sie vorliegt, kann sie darauf beruhen, dass die Reize objektiv verschieden sind. Beim wirklichen Bewegungssehen bewegt sich ein einzelner Gegenstand vor einem ruhenden Hintergrund. Diese Reizsituation ist für die Kröte oder für die Libellenlarve das Signal zum Zuspinnen. Bei der selbsterzeugten retinalen Bildverschiebung bewegen sich dagegen sämtliche Gegenstände im Wahrnehmungsraume eines Auges in derselben Richtung. Die Reizsituation ist also eine vollständig andere, und daher ist es ohne weiteres verständlich, dass auch die Reaktion eine andere ist, nämlich kein Zuspinnen.

Ein zweites Beispiel liefert die Muschel *Pecten*, die zahlreiche, über den ganzen Mantelrand verteilte Augen besitzt. Sie reagiert in der Drehtrommel sehr scharf mit Schalenschluss oder Annäherung, wenn nur ein einziger schwarzer Streifen vor einem weissen Hintergrund bewegt wird. Biologisch ist die Situation die gleiche wie bei der Kröte. Der einzelne sich bewegende Gegenstand bedeutet für das Tier ein sich näherndes lebendes Wesen. Der Unterschied ist nur, dass bei der Muschel keine Fanghandlung erfolgt, sondern eine Schutzhandlung, der Schalenschluss. Bewegen wir dagegen 8 gleichmässig im Raume verteilte schwarze Streifen um die Muschel herum, so erfolgt gar keine oder höchstens eine ganz schwache Reaktion. Der Experimentator täuscht in diesem Falle der Muschel nicht das gleichzeitige Herannahen von 8 Seesternen vor, sondern wiederholt die Situation, die sich ergibt, wenn die am Byssus festgesponnene Muschel sich spontan um ihre Hochachse dreht. Jetzt drehen sich alle Gegenstände im selben Sinne, und auf diesen Reiz reagiert das Tier nicht. Wir lehnen es selbstverständlich ab, das Ganze tierpsychologisch auszudeuten, etwa in dem Sinne, dass die Muschel beide Reizsituationen verschieden «beurteilt». Es handelt sich, wie nachweisbar ist, um ein ganz einfaches reflexphysiologisches Phänomen.

Wir haben diese Fälle in einiger Ausführlichkeit behandelt, weil sie beweisen, dass es in der Reizphysiologie eine Logik der Dinge gibt. Die Art des Reizes beweist, dass der eine ein äusserer Reiz ist, während der andere durch die Eigenbewegung des Tieres zustande kommt. Angesichts dieser Tatsache scheint es uns überflüssig, in das Gehirn selbst der niederen Tiere Fähigkeiten hineinzulegen, die sich experimentell kaum beweisen lassen. Zu diesen Fällen gehört im übrigen auch das von DIJKGRAAF selbst angeführte Beispiel. Er schreibt von der Elritze: «Jede, auch die geringste von einem Fremdkörper hervorgerufene Wasserbewegung wird wahrgenommen, obwohl die Seitenlinien gleichzeitig von den mannigfaltigsten, durch die Schwimmbewegungen des Fisches erzeugten Wasserbewegungen getroffen werden.» Die Situation ist durchaus die gleiche wie bei den vorher besprochenen Fällen. Wenn das Tier schwimmt, werden sämtliche Endigungen des Seitenliniensystems zugleich erregt, ein Fremdkörper erzeugt dagegen eine lokale Reizung nur weniger Elemente. Dies ist ein Signal dafür, dass es sich um einen äusseren Reiz handelt.

<sup>1</sup> W. V. BUDDENBROCK und INGRID MOLLER-RACKE, *Exper.* 8, 392 (1952).

<sup>2</sup> S. DIJKGRAAF, *Exper.* 9, 112 (1953).

Sicherlich gibt es aber auch viele Fälle, in denen auf eine scheinbare Bewegung, zum Beispiel eine retinale Bildverschiebung, eine Reaktion erfolgen kann, genau so gut wie auf eine wirkliche Bewegung. Dass das laufende Insekt keine Reaktion zeigt, liegt einfach daran, dass die bei der Eigenbewegung entstehenden retinalen Bildverschiebungen sich in ihrer Reizwirkung gegenseitig aufheben. Die Scheinbewegungen, die über das linke Auge weglafen, suchen das Tier linksherum zu drehen, diejenigen, die über das rechte Auge laufen, rechtsherum. Beide Reize heben sich in ihrer Wirkung gegenseitig auf, und daher vermag das Tier völlig ungestört geradeaus zu laufen. Dieser Fall scheint uns völlig klarzuliegen.

Eine besonders elegante Lösung hat die Natur bei manchen anderen Insekten gefunden, indem bei ihnen nur solche optomotorische Reize wirksam sind, die von hinten nach vorne über das Auge verlaufen. Hierdurch sind alle Reize, die bei der Eigenbewegung entstehen, von vornherein ausgeschlossen.

Ferner gibt es sicherlich auch Fälle, besonders beim Menschen und den höheren Tieren, wo auf komplizierter, noch nicht analysierbarer Grundlage eine wirkliche Unterscheidung zwischen äusseren Reizen und selbsterzeugten besteht. Das bekannteste Beispiel ist die Tatsache, dass der Mensch sich nicht selbst kitzeln kann. Wir glauben aber nicht, dass es möglich ist, von diesen Fällen einen Rückschluss auf das Verhalten der niederen Tiere zu ziehen.

Im ganzen gibt es also in der Natur sehr viele verschiedene Möglichkeiten, durch welche die Reizwirkung scheinbarer optischer Bewegungen aufgehoben wird.

In unserem Laboratorium sind in den letzten 20 Jahren zur Klärung dieser Verhältnisse bei den Arthropoden 3 Experimentalarbeiten entstanden, die sämtliche zu dem Resultat kommen, dass die betreffenden Versuchstiere auf die bei ihrer Eigenbewegung entstehenden retinalen Bildverschiebungen reagieren. Da DIJKGRAAF schreibt: «Nach unserer obenerwähnten Auffassung liegt die biologische Bedeutung der optomotorischen Reaktionen im wesentlichen in der Kompensation passiver Vertragung. Damit wäre aber ihr Auftreten infolge aktiver Eigenbewegung des Tieres unverständlich», muss er sich mit unseren Arbeiten kritisch auseinandersetzen, und wir müssen näher betrachten, wie dies geschieht.

1. *Carcinus maenas*. BUDDENBROCKS Schüler WOLTER (1935) zeigte, dass ein *Carcinus*, der auf der Innenseite einer grossen, runden Glasschale entlangläuft und sich gegenüber eine gestreifte Wand sieht, kompensatorische Augenbewegungen und Nystagmus zeigt. Hiergegen wird eingewendet: «Das Tier läuft aktiv etwa geradeaus, wird aber durch die Biegung der Schalenwand passiv in eine krumme Bahn gezwängt, das heisst ein wenig um seine vertikale Achse gedreht. Diese passive Drehung – und nicht die eigene Bewegung – verursacht die optomotorisch wirksame retinale Bildverschiebung.»

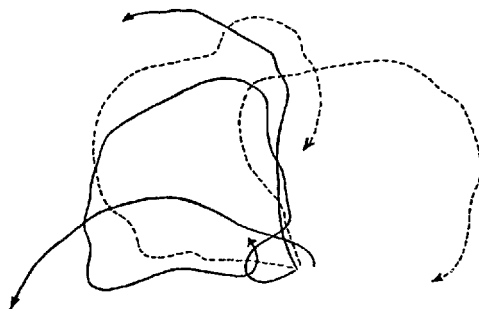
Wir haben versucht, diese Einwände durch neue Beobachtungen zu entkräften, bei denen das sich völlig selbst überlassene Tier kompensatorische Augenstielbewegungen zeigt. Die Tiere wurden in einem Aquarium beobachtet, das 1 m<sup>2</sup> Bodenfläche und 25 cm hohe Wände hatte. Die Wände waren schwarz-weiss gestreift.

Um das Weitere zu verstehen, ist es indessen notwendig, auf eine ältere Arbeit zurückzugreifen, die BUDDENBROCK und FRIEDRICH (1932) gemacht haben und in welcher zum ersten Male die Drehbewegungen der Augenstiele bei Drehung um die vertikale Achse beschrieben wurden. Es ergab sich, dass die Reaktion sehr stark von der Reizstärke abhängt. Die deutlichsten Effekte waren zu sehen, wenn zahlreiche im ganzen

Raume verteilte schwarze Streifen um das Tier herumgedreht wurden. Berücksichtigt man diesen Umstand, so ist auch beim spontan sich bewegenden Tier anzunehmen, dass die deutlichsten kompensatorischen Augenstielbewegungen bei spontaner Drehung um die Hochachse in einer reichgegliederten Umgebung auftreten. Wir haben zahlreiche solche Fälle beobachtet und einwandfrei festgestellt, dass es sich in der Tat so verhält. Dreht sich der Krebs im Sinne des Uhrzeigers, so drehen sich die Augenstiele nach links, dreht er sich gegen den Uhrzeiger, so erfolgen die Drehungen nach rechts. Wir beabsichtigen, Filmaufnahmen zu machen und sie an anderer Stelle zu veröffentlichen.

Theoretisch möchten wir gegen die Auffassung DIJKGRAAFS das Folgende bemerken. Er unterscheidet jetzt wohlgerne nicht nur zwischen passiver und aktiver Bewegung, sondern zwei verschiedenen Arten von aktiver: solche, die ungehemmt verlaufen, und andere, bei denen die Bahn durch Umweltfaktoren irgendwie gesteuert wird. Wir bestreiten es, dass eine solche Unterscheidung biologisch haltbar ist. In der freien Natur ist schliesslich jeder Stein, der am Wege liegt, ein derartiger, die Bahn des Tieres beeinflussender Faktor. Welchen biologischen Sinn soll es haben, wenn die Krabbe zwar dann kompensatorische Augenbewegungen zeigt, wenn sie an einem solchen Stein entlangkriecht, aber nicht, wenn sie über den freien Sand läuft?

Eine ähnliche Beweisführung wird auch im zweiten Falle angewandt.



*Calandra oryzae*, rechts geblendet, Lauf in ruhender Trommel:  
 ..... Trommel weiss; ——— Trommel vertikal gestreift  
 (Streifenbreite von 3,5 cm).

2. *Calandra*. Wir haben bei unseren Versuchen mit den Rüsselkäfern *Calandra oryzae* und *C. granaria* mit der Gegenüberstellung zweier Arten gearbeitet, die sich zwar sonst fast völlig gleichen, sich jedoch in einem wichtigen Punkte unterscheiden. Bei *C. granaria* spielen die bei der Eigenbewegung entstehenden retinalen Bildverschiebungen keine Rolle, weil nur solche Bewegungen optomotorisch wirksam sind, die von hinten nach vorn über das Auge weglafen. Bei *C. oryzae* sind dagegen beide Bewegungen wirksam, und daher könnten hier die retinalen Bildverschiebungen auch einen Effekt haben. Im rechts geblendeten Zustande läuft *C. granaria* sowohl in der einfarbigen als auch in der gestreiften, ruhenden Trommel nach rechts. *C. oryzae* tut das gleiche in der einfarbigen Trommel, in der gestreiften Trommel läuft dieser Käfer dagegen, wenn er rechts geblendet ist, links herum. Hieraus, also aus dem Vergleich der beiden Arten, schliessen wir, dass bei *C. oryzae* die durch die Eigenbewegung entstehenden retinalen Bildverschiebungen es sind, welche die Linksdrehung des Tieres erzwingen. Gegen diese Beweisführung wird das Folgende eingewendet: «Die vom Tiere beabsichtigte Bewegungs-

richtung – etwa geradeaus – stimmt nicht mit der tatsächlichen überein. Die Rechtskrümmung seiner Bahn ist eine typische Zwangsbewegung. Sie ist dem Käfer infolge der ihm auferlegten Einäugigkeit offenbar ebenso unbemerkt aufgezwungen wie die Krümmung der Bahn bei *Carcinus* durch die runde Glasschale.» Hierzu ist zu bemerken, dass eine Krümmung der Bahn infolge der Einäugigkeit ja nur in der einfarbigen Trommel zu bemerken ist, aber nicht in der gestreiften. In dieser läuft der Käfer, wie unsere hier nochmals wiedergegebene Abbildung zeigt, zunächst völlig ungestört geradeaus. Erst nach einiger Zeit wird das Tier durch eine unsichtbare Gewalt nach links herumgerissen. Wir hoffen damit, auch für diesen zweiten Fall den Einwand DIJKGRAAFS widerlegt zu haben.

3. Die Libellenlarve. Die Arbeit von TONNER (1937) über die Libellenlarve nimmt unseres Erachtens einen besonders hohen Rang ein, weil hier zum ersten Male experimentell nachgewiesen wurde, dass das sich bewegend Tier auf die durch die Eigenbewegung entstehenden retinalen Bildverschiebungen reagiert. DIJKGRAAF führt auch hier ins Feld, dass das Tier, das sich an einem langen Hebelarm im Kreise bewegt, nicht frei beweglich ist, sondern Zwangsbewegungen macht, die es gewissermaßen selbst nicht als aktive Leistung anerkennt. Nachdem wir bei *Carcinus* und bei *Calandra* gezeigt haben, dass das völlig freibewegliche Tier bei Eigenbewegung optomotorische Reaktionen zeigt, halten wir es für überflüssig, nochmals auf dieses Problem einzugehen.

W. V. BUDDENBROCK und  
INGRID MOLLER-RACKE

Zoologisches Institut der Universität Mainz, den 5. März 1953.

## PRO EXPERIMENTIS

### Laboratory Experiments with the Herring, *Clupea harengus*

The capture, transport and keeping of herrings is generally believed to cause great difficulties. Using a special net (Fig. 1) we were able to catch several hundred young herrings (*Clupea harengus*, 2–12 cm long). The corner of the net without holes in the plastic walls is used as gutter, through which the captured herrings are poured out with the remaining water into the wicker-bottles (orifice width 10–12 cm, capacity 60 l) in which they are transported. Under favourable conditions, only an occasional floating scale indicates that injuries to the skin, which are probably the main reason for the usual mortality of herrings in captivity, are being fairly well avoided. The animals were caught in collaboration with the local herring-fishery in the Eastern Scheldt some tens of kilometers from Bergen op Zoom in the South-West of Holland. There, in the shallow coastal waters between the isles of Tholen and Zuid-Beveland (drowned land for centuries), large V-shaped palisades are placed with the open side of the "V" directed towards the ebb-tide current. As the tide falls, the denser and denser crowding at the other end of the "V" finally enables one to capture the animals there.

The smooth inner surface of the ordinary aerated transport bottles is a guard against injuries caused by the heavy jolting during transport by car over 120 km to the laboratory at Utrecht. There the herrings are kept

in normal aquaria containing from  $\frac{1}{2}$  to 2 m<sup>3</sup> of aerated seawater and fed with beef, *Daphnia*, *Enchytraeus*, *Calliphora* larvae, etc. Quite large pieces of meat (5 × 20 mm) may be taken and swallowed by herrings of 10–12 cm. Under these conditions mortality was negligible during the 5 months of captivity, except for an epidemic disease killing all the inhabitants (some 120) of one basin within 4 days, about 6 weeks after capture.

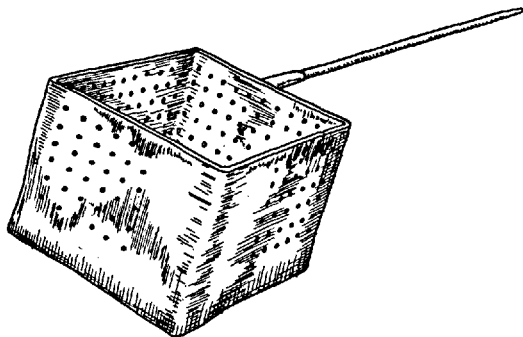


Fig. 1.

The animals were collected mainly for experimental studies concerning labyrinth functions and the sense of hearing. Preliminary results of these studies and some observations regarding feeding, shoaling and related problems will be briefly summarized. A detailed account will be given elsewhere.

As has been shown by VON FRISCH, the sense of hearing in certain teleost fishes is localised in the pars inferior of the labyrinth (sacculus and lagena), whereas the utricle plays no part in this connection<sup>1</sup>. Recent, though not quite conclusive investigations have given similar results for sharks<sup>2</sup>. Nevertheless there are some indications for an acoustic function of the utricle as well<sup>3</sup>. In the *Clupeidae* certain anatomical data point quite clearly towards this latter fact and, moreover, indicate a marked acoustical sensitivity of the animals<sup>4</sup>.

The sound producing device, used in our training experiments, consisted of a sine-wave generator, an automatically working click-free switch and an underwater speaker. Neither food nor a mechanical shock, however, appeared to elicit clear and unequivocal responses. For the present, the assumption of sound perception up to 400 cycles at medium intensity seems justified. It is the peculiar behaviour of our herrings rather than lack of sensitivity for sound, which underlies these poor results, as may be concluded, for instance, from the absence of almost any trace of tameness after having lived in the aquarium for about 5 months. The performance of all the normal actions accompanying the daily feeding, but leaving out food, only seems to frighten them. Moreover, as other experiments have revealed, the herrings rely mainly upon their eyes, while elimination, otherwise so helpful in sound conditioning, is anything but an easy matter. Consequently, further quantitative as well as qualitative studies will require specially designed techniques.

Our herrings—even larvae of 2–3 cm long—behaved definitely as preying animals. The prey is detected and

<sup>1</sup> K. V. FRISCH, Biol. Rev. 11, 210 (1936).

<sup>2</sup> T. VILSTRUP, Structure and Function of the Membranous Sacs of the Labyrinth (Ejnar Munksgaard, Copenhagen, 1951).

<sup>3</sup> S. DIJKGRAAF, Exper. 8, 205 (1952).

<sup>4</sup> T. A. WOHLFAHRT, Z. Morph. Ökol. 31, 371 (1936).