

Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere.

Von

Theo. T. Groom,

und

Dr. J. Loeb,

St. John's College, Cambridge.

Assist. a. phys. Inst. z. Straßburg i. E.

I.

Ein Teil derjenigen Seetiere, welche man in der Nacht regelmäßig an der Oberfläche der hohen See findet, pflegt bekanntlich bei Tage diese Regionen zu verlassen und in die Tiefe zu wandern. Ueber die Ursachen, welche die Tiere zu diesen periodischen Wanderungen zwingen, hat man bisher nur Vermutungen geäußert; Versuche, diese Ursache experimentell zu ermitteln, sind unseres Wissens bisher noch nicht angestellt worden. Die sorgfältige Zusammenstellung aller Beobachtungen über die bathymetrische Verteilung der Seetiere führte Fuchs zu dem Schlusse, dass nur das Licht diese Verteilung bestimme und dass unter Anderem auch die periodischen Tiefenwanderungen der Tiere vom Licht abhängig seien. Er stellt sich vor, dass die täglich in die Tiefe wandernden Tiere „Tiere der Dunkelheit“ sind, welche durch das Licht von der Oberfläche verscheeucht werden¹⁾. Eine Stütze findet diese Anschauung darin, dass die pelagischen Tiere am Tage nicht etwa bis auf den Grund des Meeres gehen, sondern nur in eine mäßige Tiefe, welche für die verschiedenen Species verschieden ist und die im Maximum etwa 150 Faden beträgt. Diese Grenze koinzidiert nun annähernd mit der Grenze, bis zu welcher das in das Meer eindringende Sonnenlicht chemische Wirkungen ausübt²⁾. Dass nicht etwa die Temperaturzunahme, welche das Meer unter dem Einflusse der Sonnenstrahlen erleidet, die bathymetrische Verteilung der Meeresorganismen bestimmt, geht nach Fuchs erstens daraus hervor, dass dieselbe in den arktischen Meeren, in welchen die Temperatur jahraus jahrein von der Oberfläche bis in die Tiefe circa 0° beträgt, ungefähr die gleiche ist wie in den dem Aequator näheren Meeren; zweitens aber wird das evident durch Beobachtungen über die Verteilung der Algen im Golfe von

1) Fuchs: 1. Ueber die pelagische Flora und Fauna. — 2. Was haben wir unter der Tiefseefauna zu verstehen und durch welches physikalische Moment wird das Auftreten derselben bedingt? — 3. Beiträge zur Lehre über den Einfluss des Lichtes auf die bathymetrische Verbreitung der Meeresorganismen. Verhandl. der k. k. geologischen Reichsanstalt. Wien 1882 u. 1883.

2) Fol und Sarasin fanden, dass Mittags am 7. April bei völlig klarem Himmel in einer Tiefe von 400 Meter unter der Meeresoberfläche sehr empfindliche Bromgelatineplatten nicht mehr affiziert wurden. Unter den gleichen Umständen war in einer Tiefe unter 390 Meter deutliche Lichtwirkung vorhanden. — Fol et Sarasin, Sur la pénétration de la lumière dans la profondeur de la mer. Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences. Tome 102. p. 1014.

Neapel¹⁾. In den Sommermonaten nämlich, in welchen die Temperatur des Wassers an der Oberfläche eine Höhe von 26° und darüber erreicht, verschwinden die Algen von der Oberfläche des Meeres. Dass aber auch dieses Verschwinden nicht durch die Temperaturzunahme des Wassers, sondern durch das Licht bedingt ist, wird dadurch bewiesen, dass hinter den Tuffsteinfelsen und in Tuffsteingrotten am Posilipp und bei Capri die Algen im Schatten, auch im Sommer dicht an der Oberfläche des Meeres gefunden werden. Die Temperatur des Wassers ist aber natürlich hinter den Tuffsteinfelsen und in den Grotten die gleiche wie in den daneben gelegenen, direkt insolierten Teilen der Meeresoberfläche. Wenn nun nach diesen und noch andern von Fuchs angeführten Thatsachen zu vermuten ist, dass das Licht auch auf die täglichen periodischen Wanderungen der Seetiere einen Einfluss übt, so fehlt doch noch der Nachweis, dass die pelagischen Tiere durch das Licht gezwungen werden in die Tiefe zu gehen, dass sie lichtscheu oder „Tiere der Dunkelheit“ sind. Und wenn man selbst das ohne weitere Prüfung glauben wollte — da es ja nicht an Tieren fehlt, welche eine Lichtquelle fliehen — so bleibt doch noch aufzuklären, was denn die Tiere zwingt, in der Nacht wieder an die Oberfläche des Meeres emporzusteigen. Wir haben nun Versuche über den Einfluss des Lichtes auf die Bewegung eines Tieres angestellt, welches sich seit sechs Monaten konstant und relativ reichlich unter dem von den Fischern der Zoologischen Station in Neapel erbeuteten Auftrieb befindet und welches wir daher als ein typisches pelagisches Tier ansehen können: nämlich an den Larven (Nauplien) eines niedern Krebses, *Balanus perforatus*²⁾. Dass die Nauplien von Cirripedien tägliche Tiefenwanderungen vornehmen, ist von v. Willemoes-Suhm an den Nauplien von *Lepas fascicularis* unmittelbar beobachtet worden. „In the daytime these larvae were scarcer (many of them came up however from a depth of 60 fathoms) but at night they were so common that large bottles could be filled with them“³⁾. Bei unseren Versuchen hat es sich erstens ergeben, dass die Bewegungen dieser Tiere in einer solchen Weise vom Lichte abhängig sind, dass unter dem Einflusse dieser Reizursache in der That tägliche periodische Wanderungen von der Oberfläche in die Tiefe und wieder zurück entstehen müssen; es hat sich aber zweitens damit auch herausgestellt, dass die Be-

1) Falkenberg, Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. I, 1879.

2) Agassiz (Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College in Cambridge. Vol. XIV. 1888. p. 174) führt die Nauplien von *Balanus* unter den typisch pelagischen Tieren an.

3) R. v. Willemoës-Suhm, On the development of *Lepas fascicularis* and the *Archizoöa* of *Cirripedia*. Philosophic. Transact. of the Royal Society. London 1877. Vol. 166. p. 131.

wegungen dieser Tiere in einer ganz andern Weise vom Lichte abhängen, als wie man nach den Anschauungen von Fuchs und den Meinungen einiger Zoologen hätte glauben sollen, welche die pelagischen Tiere als schlechthin „lichtscheu“ oder als „Tiere der Dunkelheit“ bezeichnen.

Wir wollen unsere Versuche über den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen der Nauplien von *Balanus perforatus* zunächst mitteilen und dann auf den Zusammenhang dieser Erscheinungen mit der täglichen Tiefenwanderung der pelagischen Tiere zurückkommen. Den Umstand, dass, wie in unserem Falle, die Tiere gezwungen sind ihren Körper in bestimmter Weise gegen eine Lichtquelle zu orientieren, bezeichnen wir wieder als „Heliotropismus“.

II.

1) Wir müssen mit einigen Vorbemerkungen über die Methode der Versuche beginnen. Um klare Resultate zu erzielen, ist es nötig, die Nauplien, welche eben noch mit bloßem Auge als weiße Pünktchen im Wasser sichtbar sind, in großer Menge und mit völlig intakter Reizbarkeit zur Verfügung zu haben. Die mit dem Netze gefangenen Nauplien ließen häufig inbezug auf beide Umstände zu wünschen übrig. Wir mussten uns deshalb Balaniden mit befruchteten Eiern verschaffen und die Larven im Laboratorium aus den Eiern schlüpfen lassen. Die Eier eines Tieres befinden sich meist alle im gleichen Entwicklungsstadium. Bringt man die Eier einer Balanide im Zeitpunkt der Reife in ein Wasserglas, so schlüpfen im Laufe von wenigen Minuten sämtliche Larven und zwar zu Tausenden aus. An solchem Materiale stellten wir unsere Versuche an. Als Lichtquelle diente uns das durch ein nach Norden gelegenes Fenster einfallende Himmelslicht. Wo in der Abhandlung nichts Näheres über die Art der Lichtquelle gesagt ist, ist diese Lichtquelle gemeint. Im andern Falle heben wir besonders hervor, dass es sich um Anwendung von Gaslicht oder direktem Sonnenlicht handelte. — In Vergleich mit einander kommen in Folgendem immer nur Tiere ein und derselben Kultur. — Es ist zweckmäßig, die Versuche in Bechergläsern von großer Grundfläche, aber nicht allzugroßer Höhe (circa 5 cm) anzustellen.

2) Lässt man etwa einen Tag alte Nauplien des Nachts in einem Becherglase am Fenster stehen, so findet man morgens früh gewöhnlich eine Schaar von Tieren dicht zusammengedrängt in stetiger, oft kreisförmiger Bewegung an der Fensterseite des Glases, den Rest der Tiere dagegen ebenso dicht zusammengedrängt auf der entgegengesetzten Seite des Glases, der Zimmerseite desselben. Im ganzen übrigen Glase findet man an einem hellen Tage kein Tier, ausgenommen etwa, dass einzelne Nauplien in gerader Richtung von der Fensterseite zur Zimmerseite eilen, oder umgekehrt. Noch ein zweiter, bathymetrischer Unterschied in der Orientierung der beiden

Tiergruppen fällt auf: Die Tiere an der Fensterseite des Behälters bleiben oben dicht unter dem Wasserspiegel, die an der Zimmerseite dagegen unten dicht auf dem Boden des Gefäßes. Dreht man das Glas vorsichtig um 180° um eine vertikale Axe, so dass die erst an der Zimmerseite befindlichen Nauplien an die Fensterseite gelangen und vice versa, so sieht man, dass, sobald das Glas zur Ruhe gekommen ist, beide Schaaren von Nauplien die frühere Orientierung wiederzugewinnen suchen; die vorher an der Fensterseite befindlichen gehen wieder zur Fensterseite zurück, die andern wieder zur Zimmerseite, beide in gerader Linie. Eine Verwechslung beider Tiergruppen ist bei diesem Versuche dadurch ausgeschlossen, dass die die Fensterseite aufsuchenden Tiere, die wir fortan als positiv-heliotropische bezeichnen, stets an der Oberfläche des Wassers bleiben, die andern die Zimmerseite suchenden (negativ-heliotropischen) Tiere hingegen am Boden ihre Bewegungen ausführen. Will man jeden Zweifel ausschließen, dass es stets dieselben Tiere sind, welche sich zur Fensterseite resp. zur Zimmerseite bewegen, so ist es nur nötig, die eine Gruppe — etwa die an der Fensterseite — mit einer Pipette vorsichtig aufzusaugen und in ein zweites Becherglas zu bringen; man wird dann finden, dass das eine Glas nur positiv-heliotropische Tiere, das andere nur negativ-heliotropische Tiere enthält. — Wir werden später sehen, dass es möglich ist die negativ-heliotropischen Nauplien durch besondere Mittel positiv-heliotropisch zu machen und umgekehrt. Einstweilen aber wollen wir so verfahren, als ob wir es mit konstant positiv und konstant negativ-heliotropischen Tieren zu thun hätten.

3) Bei den positiv-heliotropischen Nauplien ist nun die Abhängigkeit ihrer Bewegungen von einer Lichtquelle derart, dass die Tiere gezwungen sind ihre Medianebene in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen und dauernd mit dem oralen Pole voran gradlinig zur Lichtquelle hinzueilen; bei den negativ-heliotropischen Tieren ist die Richtung der Bewegung die gleiche, nur der Sinn derselben ist umgekehrt; sie sind gezwungen das aborale Ende der Lichtquelle zuzuwenden und sich dauernd von der Lichtquelle fortzubewegen. Dass die positiv-heliotropischen Nauplien zur Lichtquelle hin, die negativ-heliotropischen in dem entgegengesetzten Sinne sich bewegen, hängt aber nicht etwa davon ab, dass die einen Tiere die Stelle der größten Lichtintensität im Raume aufsuchen, die andern die Stelle der kleinsten Intensität, dass die einen etwa „hellliebend“, die andern „dunkelliebend“ sind. Denn die negativ-heliotropischen Tiere entfernen sich auch dann von der Lichtquelle, wenn sie dabei von Stellen schwacher zu Stellen starker Lichtintensität gelangen und wenn selbst der Uebergang ein ganz plötzlicher ist. Um das nachzuweisen, setzten wir die Nauplien in ein langes, schmales Glasgefäß mit rechteckigem Querschnitt an ein

Fenster, durch welches Sonnenlicht einfiel. Die Längsaxe des Gefäßes stand senkrecht gegen die Ebene des Fensters. Mit Hilfe eines Schirmes war dafür gesorgt, dass die dem Fenster zugewendete Seite des Behälters nur von Himmelslicht getroffen wurde, während die Zimmerseite des Behälters den Sonnenstrahlen ausgesetzt war. Bei Beginn des Versuches saßen die negativ-heliotropischen Nauplien an der Fensterseite des Behälters. Sie gingen sofort in gerader Richtung von der Lichtquelle an die Zimmerseite des Behälters, aus dem Schatten in die Sonne; sie überschritten die Grenze vom beschatteten in den sonnigen Teil, ohne zu stutzen oder einen Versuch zur Umkehr zu machen. Wie auch sonst blieben die Tiere hier im direkten Sonnenlicht an der Zimmerseite des Glases dauernd sitzen, vorausgesetzt dass die Richtung der Lichtstrahlen keine Aenderung erlitt. — In entsprechender Weise konnten wir jederzeit nachweisen, dass die positiv-heliotropischen Nauplien auch dann unentwegt in geradliniger Richtung zur Lichtquelle sich bewegen, wenn sie dabei aus dem direkten Sonnenlicht in den Schatten gelangen.

Dass für die Richtung des Progressivübergangs der Tiere wesentlich die Richtung der Lichtstrahlen bestimmend ist, geht endlich sehr klar aus folgendem Versuch hervor: Wenn man Abends positiv- und negativ-heliotropische Tiere in demselben runden Becherglase hat und als Lichtquelle eine helle Gasflamme benutzt, die sich etwa in der Höhe des Becherglases befindet, so sammeln sich die Tiere im Glase in der Höhe der Flamme an den beiden Enden desjenigen Durchmessers des Glases, der durch den Ort der Flamme geht. Die positiv-heliotropischen Tiere sammeln sich an dem der Lichtquelle zugewendeten Ende des Durchmessers, die andern am entgegengesetzten Ende. Führt man nun die Flamme im Kreise um das Becherglas herum, so kann man die Tiere an der Peripherie des Glases stetig, solange und so oft man will, mitherumführen. Die Tiere machen die Kreisbewegung der Flamme immer in gleichem Sinne mit, die einen stets an der Lichtseite, die andern an der Zimmerseite, wobei sie stets auf demselben Durchmesser bleiben. Natürlich darf die Geschwindigkeit, mit der die Flamme bewegt wird, eine gewisse durch die maximale Geschwindigkeit der Progressivbewegung der Nauplien bestimmte Größe nicht übersteigen. — Auf dem Einfluss der Richtung der Strahlen beruht auch der früher erwähnte Umstand, dass am Fenster die positiv-heliotropischen Tiere an der Lichtseite nur oben am Wasserspiegel, die andern auf der Zimmerseite nur unten am Boden des Gefäßes sich befanden. Die Strahlen des Himmelslichtes fallen schräg von außen und oben durch das Fenster in das Becherglas. — Bringt man die Tiere in einen dunklen Raum, so zerstreuen sie sich alsbald allseitig im Glase.

4) Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass die Tiere auch bei konstanter Intensität des Lichtes dauernd ge-

zungen werden, sich zur Lichtquelle (oder im entgegengesetzten Sinne) zu bewegen. Ueberdeckt man ein Gefäß, in dem sich positiv-heliotropische Nauplien befinden, an der Fensterseite zur Hälfte mit einem undurchsichtigen Körper, so gehen die positiven Tiere nur bis zur Grenze der offenen und bedeckten Hälfte des Behälters und bleiben hier, solange die Richtung der Strahlen sich nicht ändert, dauernd sitzen. In dem Augenblicke aber, indem die undurchsichtige Hülle entfernt wird, treten die Tiere sofort ihre Progressivbewegung in gerader Richtung zur Lichtquelle an, bis die Grenze des Behälters ihrer Wanderung ein Ende macht; sie bleiben jetzt hier an der Lichtseite des Behälters dicht zusammengedrängt sitzen. Es handelt sich eben darum, dass die Tiere durch den Lichtstrahl gerichtet werden und in der ihnen durch das Licht aufgezwungenen Richtung dauernd sich bewegen müssen.

5) Die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspektrums sind heliotropisch wirksamer, als die schwächer brechbaren Strahlen. Um sich hiervon zu überzeugen, ist es am einfachsten, den folgenden Versuch anzustellen. Positiv-heliotropische Nauplien einer Kultur werden in zwei Bechergläser verteilt; beide befinden sich in einem nach Norden gelegenen Fenster. Das eine Becherglas wird zur Hälfte und zwar an seiner Fensterseite, mit dunkelrotem Glase überdeckt, das andere in der gleichen Weise mit dunkelblauem Glase.

In dem letztern Behälter sammeln sich die positiv-heliotropischen Nauplien an der Fensterseite, wie wenn das Becherglas unbedeckt wäre; in dem zweiten mit rotem Glase bedeckten Behälter dagegen sammeln sich die positiv-heliotropischen Nauplien an der Grenze des von rotem Glase bedeckten und des unbedeckten Teiles des Behälters auf der unbedeckten Seite desselben, wie wenn statt des roten Glases ein undurchsichtiger Körper aufgelegt worden wäre.

Bei dem Versuche mit dem roten Glase handelt es sich aber nur darum, dass das durch das Fenster einfallende Licht, wenn es durch rotes Glas gegangen ist und seine stärker brechbaren Strahlen eingebüßt hat, auf die Bewegungen der Nauplien weniger Einfluss hat, als das von den Zimmerwänden reflektierte Licht, welches der Intensität nach schwächer ist als das Himmelslicht, aber noch stärker brechbare Strahlen enthält. Wirkungslos jedoch sind die durch rotes Glas gehenden, stärker brechbaren Strahlen des Himmelslichtes keineswegs; denn bedeckt man den Behälter ganz mit rotem Glase, so gehen die positiv-heliotropischen Tiere doch an die Fensterseite des Behälters, ebenso wie wenn man den Behälter ganz mit blauem Glase bedeckt oder denselben ganz unbedeckt lässt. Nur erfolgen die Orientierungsbewegungen unter rotem Glase langsamer als unter blauem. Unter rotem Glase ist auch die Ansammlung der positiv-heliotropischen Tiere an der Fensterseite des Glases keine so dichte; die Tiere nehmen einen etwas größern Raum an der Fensterseite ein.

Unter blauem Glase hingegen verhalten sich die Tiere ganz wie im unbedeckten Behälter. — Die negativ-heliotropischen Tiere werden sowohl unter blauem, als unter rotem Glase stets an die der Lichtquelle abgewendete Seite des Behälters getrieben; nur dass auch der Erfolg unter rotem Glase meist etwas langsamer eintritt und die Ansammlung an der Zimmerseite etwas weniger dicht ist, als unter blauem Glase. Die stärker brechbaren Strahlen wirken also in gleichem Sinne, nur dem Grade nach stärker als die schwächer brechbaren Strahlen.

6) Bei höherer Temperatur, bei 25° beispielsweise, laufen die Erscheinungen viel deutlicher und schneller ab, als bei einer Temperatur von etwa 15°.

Die gesamten bisher geschilderten Versuche sind der Methode und dem Erfolge nach die gleichen wie diejenigen, welche Loeb schon früher an einer großen Zahl von Tieren durchgeführt und beschrieben hat¹⁾. Wir wollen uns deshalb bei diesen Erscheinungen nicht länger aufhalten und zu dem zweiten Umstand im Heliotropismus der Nauplien übergehen, der für die pelagischen Wanderungen derselben ganz besonders inbetracht kommt.

III.

Wie wir schon am Eingange des zweiten Abschnittes andeuteten, ist es möglich, durch geeignete Mittel den Sinn des Heliotropismus der Nauplien nach Belieben zu verändern. Diese Mittel wollen wir jetzt näher anführen; es handelt sich dabei wieder wesentlich um Einflüsse, welche das Licht übt. Wir werden sehen, dass erstens die Nauplien, wenn sie längere Zeit im Dunkeln gewesen sind, ausnahmslos positiv heliotropisch werden, und zwar gegen direktes Sonnenlicht sowohl wie gegen diffuses Himmelslicht oder gegen Lampenlicht; dass zweitens aber Licht von einer genügenden Intensität, wenn es einige Zeit auf die Nauplien eingewirkt hat, dieselben ausnahmslos negativ heliotropisch macht; je stärker das Licht ist, um so rascher erfolgt diese Umwandlung. Wir wollen die dahingehörigen Versuche nun einzeln anführen.

1) Hat man frische, etwa einen Tag alte Nauplien in einem Becherglas und beginnt man die Beobachtung am Morgen hinreichend früh, so findet man alle Nauplien positiv-heliotropisch. Sie sitzen alle dicht gedrängt an der Lichtseite des Glases (die wir fortan auch die positive nennen wollen, während wir die Zimmerseite als die negative bezeichnen). Dreht man das Glas um 180°, so eilen sie

1) Loeb, Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.

alle in gerader Linie zur positiven Seite zurück. Allmählich aber beginnen einzelne Tiere in gerader Linie zur Zimmerseite des Gefäßes zu eilen und hier sitzen zu bleiben; die Zahl dieser Tiere, die sich bei näherer Prüfung als negativ-heliotropisch erweisen, nimmt mit der Zeit mehr und mehr zu, es kommt alsbald zu jener Gruppierung, die wir am Anfang unserer Schilderung schon erwähnt haben, nämlich dass eine Partie der Tiere dicht zusammengedrängt an der Fensterseite des Glases, die andere ebenso dicht zusammengedrängt an der Zimmerseite desselben sich befindet. Wir haben auch erwähnt, dass fortwährend Tiere von der Fensterseite zur Zimmerseite eilen, bis endlich alle oder nahezu alle an der Zimmerseite sich befinden und negativ heliotropisch geworden sind. Wie man jetzt auch das Gefäß gegen das Fenster stellen mag, die Tiere gehen stets sofort wieder an die Zimmerseite. Setzt man die Beobachtung mit derselben Kultur eine Reihe von Tagen fort, so kann man jeden Morgen wieder dieselbe Erscheinung konstatieren: Die Tiere sind früh morgens positiv-heliotropisch und werden im Laufe des Tages, meist des Vormittags, je nach der Intensität der Beleuchtung, negativ-heliotropisch.

2) Man könnte auf Grund der vorangehenden Beobachtung glauben, dass es sich um einen, durch innere Ursachen begründeten, periodischen Wechsel im Sinne des Heliotropismus handle, ähnlich dem periodischen Wechsel von Schlaf und Wachen, der bis zu einem gewissen Grade vom periodischen Wechsel der Beleuchtung unabhängig sein kann. Es lässt sich aber leicht zeigen, dass es sich hier lediglich um einen direkten Einfluss des Lichtes handelt und nicht um eine durch innere Umstände bedingte periodische Schwankung der Reizbarkeit. Verteilt man die Tiere einer Kultur in zwei Bechergläser und setzt man das eine Gefäß unter eine durchsichtige Glasglocke, das andere unter einen undurchsichtigen, großen Zinkkasten, so werden die Nauplien in dem unter der Glasglocke stehenden Behälter wie gewöhnlich im Laufe des Vormittags alle negativ-heliotropisch. Zu welcher Tageszeit man aber den Zinkkasten entfernt, ob am Morgen, ob am Mittag oder gegen Abend, stets findet man die Tiere, wenn man sie ans Licht bringt, zunächst alle positiv-heliotropisch; lässt man dann diese Tiere dem Himmelslichte ausgesetzt, so werden sie nach einiger Zeit ebenfalls wieder negativ-heliotropisch. In diesen Zusammenhang gehört wohl auch die folgende Beobachtung. Wenn man die reifen Eier, die vor Licht völlig geschützt in der Tiefe des Gehäuses sich entwickeln, ans Licht bringt, so gehen die ausschwärmenden Larven alle ausnahmslos an die Lichtseite des Gefäßes; sie erweisen sich als positiv-heliotropisch. Unter dem Einflusse des Lichtes werden sie aber alsbald im Laufe von 15 Minuten bis zu zwei Stunden oder noch mehr — je nach der Lichtstärke und nach individuellen Verschieden-

heiten — negativ-heliotropisch. Diese Erscheinung tritt ein, gleichviel zu welcher Tageszeit die reifen Nauplien ans Licht gebracht werden. Wir würden nun gern ausfindig gemacht haben, wie die Nauplien sich verhalten, wenn man die Eier schon vor dem Zeitpunkt der Reife dem Lichte aussetzt. Merkwürdigerweise sind die Nauplien solcher Eier nie ausgeschlüpft, obwohl die Entwicklung der Eier unter dem Einflusse des Lichtes weitergehen kann.

3) Eine Weiterführung der eben mitgeteilten Beobachtungen zeigt, dass es falsch wäre, schlechtlin zu behaupten, die Tiere seien bei starkem Lichte negativ, bei schwachem Lichte positiv-heliotropisch. Der Umstand, dass die Tiere früh morgens stets positiv-heliotropisch sind und im Laufe des Vormittags negativ-heliotropisch werden, sowie andere, noch zu erwähnende Erscheinungen könnten auf einen solchen Gedanken führen. Schon der folgende Versuch widerlegt diese Annahme. Wenn wir Mittags zur Zeit der größten Lichtintensität reife Nauplien ausschlüpfen ließen, so wurden dieselben oft erst zwischen 3 und 4 Uhr Nachmittags negativ-heliotropisch. Da unsere Versuche Ende November und Anfangs Dezember ausgeführt wurden, so fand dieser Umschlag im Sinne des Heliotropismus zur Zeit der beginnenden Dämmerung statt. In diesen Fällen waren also die Nauplien im stärkeren Lichte positiv, im schwächeren negativ-heliotropisch gewesen. — Ebenso fiel der Versuch aus, wenn man ältere Nauplien bis zum Mittag im Dunkeln hielt. Auch dann waren die Tiere Mittags zur Zeit der größten Lichtintensität positiv-heliotropisch, während sie später, wenn es dunkler wurde, negativ-heliotropisch wurden. Der beste Beweis liegt aber in folgender Thatsache, dass die Larven, aus dem Dunkeln ins Sonnenlicht gebracht, sich positiv heliotropisch erwiesen, während sie, wenn man sie ins diffuse Tageslicht zurückbrachte, in diesem nach einiger Zeit negativ-heliotropisch wurden.

4) Bringt man Tiere, die längere Zeit im Dunkeln waren, etwa früh morgens ins direkte Sonnenlicht, so sind sie hier, wie schon erwähnt, positiv-heliotropisch wie im diffusen Tageslicht. Allein im direkten Sonnenlicht werden sie viel schneller negativ-heliotropisch, als im Himmelslicht. In einem Falle hatten wir die Tiere einer Kultur in 2 Bechergläser verteilt. Das eine blieb dem Himmelslichte ausgesetzt, das andere wurde früh morgens in direktes Sonnenlicht gebracht. Im direkten Sonnenlichte blieben die bis dahin positiv-heliotropischen Tiere zunächst alle positiv-heliotropisch. Wie man auch den Behälter gegen das Fenster orientieren mochte: die Tiere gingen regelmäßig an die Fensterseite des Behälters und blieben da sitzen. Aber nach 5 Minuten etwa begannen die ersten Tiere negativ heliotropisch zu werden, sie gingen in der Richtung der Strahlen gradlinig an die negative Seite des Behälters, um hier zu bleiben. Nach einer halben Stunde waren alle negativ-heliotropisch. Um diese

Zeit waren aber die Tiere der andern Hälfte der Kultur, die dem diffusen Himmelslichte ausgesetzt waren, noch alle positiv-heliotropisch. In diesen Versuchen war es leider versäumt worden die Wärmewirkung der Sonnenstrahlen auszuschließen. Deshalb müssen wir noch folgende weitere Thatsachen anführen, die zeigen, dass die Umwandlung des positiven Heliotropismus in negativen im stärkeren Lichte rascher vor sich geht als im schwächeren. Wenn wir die eine Partie einer Kultur in die Nähe des nach Norden gelegenen Fensters brachten, die andere aber in weiterer Entfernung von demselben an eine dunklere Stelle setzten, so wurden beide Parteien im Laufe des Tages negativ-heliotropisch, die dem Fenster nähere, aber viel früher, als die an der dunkleren Stelle befindliche. — Sehr auffallend wird der Unterschied, wenn die eine Partie dem Himmelslichte ausgesetzt bleibt, während die andere einer Gasflamme ausgesetzt wird. Während im Himmelslichte die Tiere schon nach wenigen Stunden negativ werden, tritt dieser Effekt im Gaslichte (wenn er hier überhaupt eintritt, worüber wir sogleich berichten werden) erst nach 10 oder noch mehr Stunden ein.

5) Die zuletzt erwähnten Beobachtungen drängten dazu, die Frage aufzuwerfen, ob es nicht eine minimale Lichtintensität gibt, unter welcher die Tiere überhaupt dauernd positiv-heliotropisch bleiben. Zur Entscheidung der Frage brachten wir die Tiere in ein Dunkelmzimmer, in dem wir jedoch nur in den Tagesstunden Gaslicht zur Verfügung hatten. Während nun die dem diffusen Tageslichte ausgesetzten Tiere regelmäßig im Laufe des Tages bald früher, bald später, — je nach der Lichtintensität — negativ-heliotropisch wurden, blieben die der niedrigen Flamme eines einzigen Argandbrenners ausgesetzten Tiere auch nach etwa 12stündiger Beleuchtung positiv-heliotropisch, vorausgesetzt dass sie in etwa 3 Meter Entfernung sich von der Flamme befanden. Sie blieben dicht gedrängt an der positiven Seite des Becherglases und suchten sofort diese Orientierung wiederzugewinnen, wenn man die Richtung der Lichtstrahlen änderte. Die Nauplien, welche der Flamme näher waren (50 cm Abstand), blieben am ersten Versuchstage auch dauernd positiv-heliotropisch. Am Abend des zweiten Versuchstages jedoch wurde ein Teil von ihnen negativ-heliotropisch. Es scheint also, dass bei hinreichend kleiner Lichtintensität die Tiere dauernd positiv-heliotropisch bleiben können. Es mag dieser Versuch dazu dienen, dem Leser eine Vorstellung davon zu geben, wie klein die Lichtintensität ist, welche die Tiere noch orientiert und sie demgemäß zwingt dauernd an der Lichtseite des Gefäßes zu bleiben, und welche doch so mächtig ist, dass der „Wille“ des Tieres die richtende Kraft des Lichtes keinen Augenblick zu überwinden vermag. Der Schwellenwert der Intensität des Lichtes für die Auslösung der positiv-heliotropischen Bewegungen ist vielleicht kaum größer als der be-

treffende Wert für die Auslösung einer Gesichtsempfindung in unserem Auge.

6) Die Umwandlung des positiven Heliotropismus in negativen erfolgte schneller unter einem dunkelblauen als unter einem dunkelroten Glase. An einem sehr trübem Tage blieben die unter rotem Glase befindlichen Tiere dauernd positiv-heliotropisch an der Fensterseite gesammelt, während die andere Hälfte der Kultur in der gleichen Zeit und in gleichem Abstände vom Fenster unter blauem Glase zum größten Teil negativ-heliotropisch geworden war. — Tiere, die unter blauem Glase negativ-heliotropisch geworden waren, wurden unter rotem Glase sofort dauernd positiv-heliotropisch, falls das Licht hinreichend schwach war.

7) Die Zeit, welche nötig ist, damit die Tiere bei einer bestimmten Lichtintensität negativ-heliotropisch werden, ist bei den verschiedenen Individuen einer Kultur verschieden. Diese individuellen Unterschiede zwischen den Tieren einer Kultur scheinen aber dem Sinne nach ziemlich konstant zu sein. Die frisch ausgeschlüpften Nauplien eines *Balanus* gehen, wie schon erwähnt, zunächst alle an die positive Seite des Glases. Wartet man einige Zeit, so ist ein Teil der Tiere negativ geworden und an die Zimmerseite des Gefäßes gegangen. Diese zuerst negativ gewordenen Individuen der Kultur wurden vorsichtig mit einer Pipette aufgefangen und in ein anderes Gefäß (*a*) gebracht. Nach einiger Zeit war in dem ursprünglichen Gefäß wieder ein Teil der Nauplien negativ geworden; derselbe wurde in ein zweites Gefäß (*b*) gebracht; die noch übrigen Tiere wurden in ein drittes Gefäß (*c*) gesetzt, in dem sie endlich im Laufe der Zeit auch negativ-heliotropisch wurden. Am andern Morgen waren die Tiere wieder in allen 3 Gefäßen positiv-heliotropisch. Im Laufe des Vormittags wurden sie alle wieder negativ-heliotropisch und zwar erfolgte die Umwandlung des Heliotropismus in den 3 Gefäßen in derselben Reihenfolge, in der sie auch am Tage vorher erfolgt war. Zuerst wurden die Tiere in *a*, dann die in *b*, endlich die in *c* alle negativ-heliotropisch, in einem Falle fanden wir die Reihenfolge an drei aufeinander folgenden Tagen konstant. — Wir müssen bei dieser Gelegenheit bemerken, dass im diffusen Tageslicht gelegentlich ein kleiner Teil der Nauplien dauernd positiv-heliotropisch bleibt. Wir können daraus schließen, dass auch im Meere Nauplien am Tage an der Oberfläche getroffen werden.

8) Sind die Tiere längere Zeit hindurch intensiverem Lichte ausgesetzt gewesen, und bringt man sie dann, wenn sie schon negativ-heliotropisch geworden sind, in schwächeres Licht zurück, so werden sie hier wieder positiv-heliotropisch. Wir brachten Nauplien morgens früh in direktes Sonnenlicht; die Tiere, welche anfangs positiv-heliotropisch waren, wurden im Laufe einer halben Stunde negativ-heliotropisch; dann brachten wir die Nauplien an das nach Norden

gelegene Fenster zurück. Hier im diffusen Tageslichte wurden sie sofort wieder positiv-heliotropisch und blieben zunächst an der positiven Seite des Glases. Nach einer Stunde aber begannen sie wieder negativ-heliotropisch zu werden und nach zwei Stunden waren sie alle negativ-heliotropisch. — Es gelang uns auch jederzeit, Tiere, welche im diffusen Tageslichte, in der Nähe des Fensters, negativ-heliotropisch geworden waren, dadurch wieder positiv-heliotropisch zu machen, dass wir sie hinreichend weit vom Fenster entfernten. Blieben dann die Nauplien hier stehen, so wurden sie, — wenn die Intensität des Lichtes nicht allzu klein war — nach einiger Zeit wieder negativ-heliotropisch. — Diese Versuche gelingen mit der größten Sicherheit. Das Paradoxe der Erscheinung liegt in dem Umstand, dass längerer Aufenthalt in direktem Sonnenlichte, welches die Tiere am schnellsten negativ-heliotropisch macht, bei dieser Versuchsanordnung die gleiche Nachwirkung hat wie längerer Aufenthalt in einem lichtleeren Raum: in beiden Fällen sind die Tiere, wenn man sie in diffuses Tageslicht zurückbringt, positiv-heliotropisch, um nach einiger Zeit, deren Dauer von der Lichtintensität und von spezifischen Verschiedenheiten der einzelnen Tiere abhängt, wieder negativ-heliotropisch zu werden. Es wäre möglich durch eine Theorie die scheinbare Disharmonie beider Thatsachen zu beseitigen; eine derartige Theorie hat uns in der That auch zur Anstellung der entscheidenden Versuche geführt — wir wollen aber in dieser Abhandlung nur die Thatsachen darlegen.

Es mag hier auch noch eine andere Erscheinung angeführt werden. Es handelt sich um die Thatsache, dass die Tiere morgens früh positiv-heliotropisch sind und dann später negativ werden. Beobachtet man die Tiere in dem Augenblick, in dem sie die positive Seite des Gefäßes verlassen, um an die negative Seite zu gehen, so findet man bisweilen, dass ein Tier auf halbem Wege wieder zur positiven Seite zurückkehrt, dann aber, ohne sich hier festzusetzen, abermals umkehrt und nun erst sofort oder nach einer oder mehreren Hin- und Rückbewegungen definitiv an die negative Seite des Gefäßes geht. Dem definitiven Wechsel im Sinne des Heliotropismus geht bisweilen ein wahrscheinlich sehr kurzes Stadium der Schwankung zwischen positivem und negativem Heliotropismus voraus. Hat man viele Tiere in einem Becherglase, so wird man immer einzelne Individuen auf der Wanderung von der Zimmerseite zur Fensterseite antreffen können. Dieses Stadium der Oscillation endet aber in dem erwähnten Falle fast immer mit dauerndem negativem Heliotropismus.

9) In allen bisher betrachteten Erscheinungen war die Intensität des Lichtes konstant oder konnte doch als konstant angesehen werden. Wir müssen noch erwähnen, welchen Einfluss starke, plötzliche Schwankungen der Lichtintensität haben. Ueberdeckt man den am Fenster stehenden Behälter der Tiere einige Augenblicke mit einem

undurchsichtigen Körper, und entfernt man dann die undurchsichtige Hülle plötzlich, so sieht man, dass ein großer Teil der negativ-heliotropischen Nauplien unmittelbar nach dem Öffnen eine Progressivbewegung in der Richtung zu der Lichtquelle ausführt; diese Bewegung aber wird nur einige Sekunden lang bis höchstens eine halbe Minute nach dem Öffnen ausgeführt, dann kehren die negativ-heliotropischen Tiere wieder zur negativen Seite des Behälters zurück. Von den positiv-heliotropischen Tieren lässt sich nur aussagen, dass sie die entgegengesetzte Bewegung (zur Zimmerseite) nicht ausführen.

Unsere Versuche über das Verhalten der Tiere während und unmittelbar nach einer plötzlichen Verminderung der Lichtintensität hatten nur ein negatives Ergebnis; es ist eben schwer bei plötzlicher Verdunklung diese Tiere zu beobachten. Das aber haben wir bei Gaslicht konstatiert, dass eine plötzliche Abnahme der Lichtintensität keinen deutlichen Effekt hatte, wenn eine plötzliche Zunahme von gleichem Betrage und dem gleichen zeitlichen Verlaufe eine deutliche Progressivbewegung der negativ-heliotropischen Tiere zur Lichtquelle auslöste. Ueberdeckt man den Behälter der Tiere kurze Zeit mit rotem Glase, so machen die negativ-heliotropischen Nauplien unmittelbar nach der Wegnahme des roten Glases eine Progressivbewegung zur Lichtquelle. Wählt man aber statt des roten blaues Glas, so erfolgt die Progressivbewegung nicht. Das rote Glas wirkt also auch in diesem Falle wie ein für Lichtstrahlen wenig durchgängiger Körper, das blaue wirkt wie farbloses Glas.

10) Durch plötzliche, nur wenige Grad betragende Aenderung der Temperatur des Wassers, in dem die Nauplien sich befanden, gelang es uns häufig, den Sinn des Heliotropismus der Larven plötzlich zu ändern. Plötzliche Aenderung des Salzgehaltes des Wassers hatte bisweilen den gleichen Erfolg. Jedoch müssen wir hervorheben, dass der gleiche Eingriff, beispielsweise eine plötzliche Temperaturerhöhung ebensowohl positiv-heliotropische Tiere negativ, wie negativ-heliotropische Tiere positiv-heliotropisch machen konnte. Es ist dadurch von vornherein ausgeschlossen, dass derartige Umstände das periodische Auf- und Absteigen der pelagischen Tiere bedingen könnten. — Ueber den Thermotropismus der Nauplien haben wir nur wenige Versuche angestellt. Es kam uns nur darauf an, zu ermitteln, ob es möglich sei, die Nauplien durch das Licht zu zwingen, von Stellen niedriger Temperatur zu Stellen höherer Temperatur zu gehen und umgekehrt. Das ist nun, wie wir sicher konstatieren konnten, der Fall.

IV.

1) Wir wollen kurz auf die Tiefenwanderungen der pelagischen Tiere zurückkommen. Die Erscheinung der periodischen, täglichen Tiefenwanderung der Nauplien ging im Glase Wasser vor unsern

Augen ebenso vor sich, wie sie auf hoher See beobachtet ist: die Nauplien gingen am Tage auf den Boden des Becherglases und konnten Abends und in der Nacht durch schwaches Licht wieder an die Oberfläche gelockt werden. Das starke Licht bei Tage treibt die Tiere in die Tiefe, das schwache Licht, das auch in der Nacht vom Himmel ausgesandt wird, zwingt sie wieder an die Oberfläche emporzusteigen, wie man jederzeit im Laboratorium nachweisen kann. Nur in denjenigen Punkten unterschied sich die periodische Wanderung in einem im Zimmer stehenden Aquarium von der auf hoher See vor sich gehenden, in welchen auch ein Unterschied der Beleuchtung existiert: das ist erstens der Fall inbezug auf die Richtung der Lichtstrahlen. Im offenen Meere, wo das Licht von allen Seiten, nur nicht von unten her, die Tiere trifft, sind wesentlich die vertikal einfallenden Strahlen für die Richtung der Bewegung bestimmend, die Wanderung erfolgt in vertikaler Richtung. Im Zimmer, in welches Himmelslicht schräg von außen und oben einfällt, wird die Wanderung auch in schräger Richtung erfolgen müssen; die Tiere gehen in der Nacht nicht nur nach oben, sondern auch an die Fensterseite des Behälters und morgens gehen sie nicht bloß nach unten, sondern auch an die Zimmerseite des Behälters. Der zweite Umstand, der verschieden ist, betrifft die Intensität der Beleuchtung. Die Lichtintensität ist an der Oberfläche des offenen Meeres um ein vielfaches größer als im Zimmer; da aber, wie wir sahen, die Tiere im stärkern Lichte rascher negativ-heliotropisch werden, als im schwächeren Lichte, so müssen die Tiere auf offener See auch schon früher in die Tiefe wandern, als im Laboratorium.

Wir glauben nun auf Grund unserer Versuche annehmen zu dürfen, dass die ganze Erscheinung der periodischen täglichen Tiefenwanderung der Tiere eben nur dadurch möglich ist, dass dieselben erstens heliotropisch sind, das heißt, dass sie durch den Lichtstrahl gerichtet werden; und zweitens, dass der Heliotropismus, wie wir entwickelt haben, Abends (im schwachen Licht) positiv, am Morgen (bei starkem Licht) negativ ist. Der richtende Einfluss einer Wärmequelle ist, wie unsere und wie schon die früheren Versuche von Loeb gezeigt haben, gering im Vergleich zum richtenden Einfluss einer Lichtquelle, so dass die Erwärmung der Meeresoberfläche am Tage, die Abkühlung in der Nacht keine wesentliche Rolle neben den Lichtwirkungen bei den periodischen Wanderungen spielen können.

Noch ein anderer die tägliche Tiefenwanderung betreffender Umstand wird durch unsere Untersuchung klar gelegt: nämlich dass die pelagischen Tiere, wie schon erwähnt, bei Tage nicht bis auf den Meeresboden hinabsteigen. Das kann einmal daher rühren, dass die

Progressivbewegung der Tiere eine zu langsame ist, um große Strecken im Laufe des Tags zurückzulegen; es ist aber noch ein ganz anderer Grund vorhanden: sobald die Tiere, die an der Oberfläche des Meeres durch das Licht negativ-heliotropisch geworden sind, in tiefere Regionen von geringer Lichtintensität kommen, so werden sie wieder positiv-heliotropisch; sie müssten umkehren und wieder nach oben kommen, sie werden aber, sobald sie an stärkeres Licht zurückkommen, wieder negativ-heliotropisch. So werden sie durch das Licht in der Schwebelage gehalten und können nicht bis auf den Boden gelangen, wenn nicht eben andere Reizursachen oder äußere mächtigere Umstände sie dahin führen.

Was die Amplitude der Tiefenwanderung bei den Nauplien betrifft, so kann dieselbe keine große sein, falls die Tiere nur mit Hilfe ihrer Ruderbewegungen auf- und absteigen können. Die Progressivbewegung der Tiere erfolgt unter dem Einfluss des Tageslichts bei einer Temperatur von 15° C. nach unsern Beobachtungen mit einer mittleren Geschwindigkeit von circa 1 mm in der Sekunde. Die Tiere können auf diese Weise in der Stunde nur einen Weg von ca. 3—4 m zurücklegen und sie können im Laufe von 10 Tagesstunden nicht tiefer als etwa 30—40 m gehen. Nun liegen aber eine Reihe von Beobachtungen von Weismann und von andern¹⁾ vor, dass viele pelagische Tiere am Tage nur bis zu einer Tiefe von 30 m, ja noch weniger, nämlich nur bis zu 10 m hinabsteigen. (Die Beobachtungen Weismann's sind im Bodensee gemacht. Die heliotropischen Erscheinungen finden sich natürlich ebenso gut bei den Tieren der Landseen wie bei den Tieren des Salzwassers, und dem entsprechend ist es nicht wunderbar, dass in Seen mit süßem Wasser die periodischen Tiefenwanderungen der Tiere ebenfalls und in der gleichen Weise stattfinden wie im Meere).

2) Man hat nun ferner beobachtet, dass neben der täglichen periodischen Tiefenwanderung noch eine zweite Tiefenwanderung von jährlicher Periode stattfindet, die darin besteht, dass die gesamte pelagische Fauna im Sommer mehr in die Tiefe rückt, dass die Tiere auch des Nachts nicht mehr bis zur Oberfläche emporsteigen. Diese zweite jährliche Periode der Tiefenwanderung pelagischer Tiere führte Chun darauf zurück, dass im Sommer die oberflächlichen Schichten des Meeres eine höhere Temperatur besitzen; er schloss weiter, dass auch die täglichen periodischen Wanderungen durch die täglichen Temperaturschwankungen der Meeresoberfläche bedingt seien²⁾. Wir

1) Weismann, Das Tierleben im Bodensee. Lindau 1877. S. 17.

Forel, La faune profonde des lacs Suisses. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. XXIX, Zürich 1885. (Am Schlusse der Arbeit gibt Forel eine sehr vollständige Zusammenstellung der Literatur.)

2) Chun, Die pelagische Tierwelt größerer Meerestiefen und ihre Beziehung zu der Oberflächenfauna. Kassel 1887.

zweifeln nicht an der Existenz dieser Temperaturschwankungen. Allein unsere Versuche an den Nauplien haben sicher gezeigt, dass das Licht unabhängig von den hier in Betracht kommenden Temperaturschwankungen derartige periodische Wanderungen notwendig herbeiführt. Eine einfache Ueberlegung zeigt aber weiter, dass der Heliotropismus notwendig auch die zweite jährliche Periode der Tiefenwanderung bedingt. Man braucht nur zu berücksichtigen, dass im Sommer die Tage länger sind als die Nächte. Die jungen Nauplien mögen sich bei Nacht oder bei Sonnenaufgang am Wasserspiegel befinden. Nach Sonnenaufgang werden die Tiere mit einer mittleren Geschwindigkeit von etwa 3—4 m der Stunde vertikal abwärts getrieben. Handelt es sich um einen Sommertag von 15 Stunden Dauer, so gehen die Tiere bis in eine Tiefe von etwa 50 m. Die Lichtintensität ist hier noch stark genug, um die Tiere negativ heliotropisch zu erhalten. Nach Sonnenuntergang werden die Tiere positiv-heliotropisch und beginnen zur Oberfläche zurückzuwandern. Die Nacht hat nur 9 Stunden und die Tiere legen in dieser Zeit nur einen Weg von etwa 30 m zurück. (Die mittlere Geschwindigkeit der Ruderbewegung ist am Tage nicht etwa kleiner, sondern eher größer als in der Nacht, weil die Geschwindigkeit mit der Temperatur zunimmt). Am nächsten Tage beginnen die Nauplien ihre Bewegung in einer Tiefe von 20 m unter der Oberfläche, kommen bis Sonnenuntergang in eine Tiefe von 70 m, erreichen aber in der Nacht nur mehr die Höhe von 40 m unter der Oberfläche. Man sieht also ein, dass eine Reihe von Tieren und zwar solche mit langsamer Progressivbewegung im Sommer auch des Nachts nicht mehr bis zur Oberfläche emporsteigen kann, sondern seine Tiefenwanderungen in einer tieferen Zone ausführen muss. Man sieht ferner ein, dass in dem Maße, als die Tage länger werden, diese Zone immer mehr in die Tiefe rücken muss. Natürlich kann die untere Grenze der beleuchteten Meeresregion von diesen Tieren, die beim Uebergang aus starkem ins schwache Licht positiv heliotropisch werden, niemals überschritten werden. Werden die Nächte länger, so rückt die pelagische Fauna näher an die Oberfläche und wird von einem gewissen Zeitpunkt an wieder in der Nacht an der Oberfläche gefunden werden. — Neben diesen Umständen, welche die Sache völlig erklären, können aber noch andere Ursachen in gleichem Sinne mitwirken; es wäre beispielsweise denkbar, dass der Heliotropismus der Sommergenerationen von dem der Wintertiere etwas verschieden ist, derart, dass die Sommergenerationen ihre täglichen Wanderungen bei hoher Temperatur in einer Zone von geringerer Lichtintensität ausführen. Es könnte im Sommer auch negativer Thermotropismus mit im Spiele sein — aber über diese zweifelhaften Momente kann nur durch geeignete Versuche eine Entscheidung herbeigeführt werden. Unsere Versuche sind ausschließlich im Winter angestellt.

3) Wir haben neben den Balanidenlarven noch andere pelagische Tiere mit in den Kreis unserer Beobachtungen gezogen. Bei einer pelagischen Chaetopodenlarve (wahrscheinlich Spionidenlarve) fanden wir denselben periodischen Wechsel im Sinne des Heliotropismus wie bei den Nauplien von *Balanus perforatus*. Dagegen haben wir bei einigen Copepoden eine durchaus andere Art der Abhängigkeit der Bewegung vom Licht gefunden. Den Wechsel im Sinne des Heliotropismus konnten wir hier nicht konstatieren. Thatsächlich hat man auch beobachtet, dass gewisse Copepoden zu allen Tages- und Jahreszeiten an der Oberfläche der hohen See gefunden werden¹⁾.

V.

Die Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes auf die Orientierung der Nauplien von *Balanus perforatus* liefern eine neue Bestätigung der früher schon von Loeb konstatierten Thatsache, „dass die Abhängigkeit der tierischen Bewegungen vom Licht die gleiche ist wie die Abhängigkeit der pflanzlichen Bewegungen von derselben Reizursache“²⁾. Am besten wird das klar, wenn wir die von uns an den Balanidennauplien beobachteten Erscheinungen mit den von Strasburger³⁾ an Schwärmsporen von Algen, z. B. an den Schwärmern von *Ulothrix* oder *Haematococcus* gesammelten Beobachtungen vergleichen. Wie die Nauplien so sind auch die *Ulothrix*-Schwärmer gezwungen, in gerader Linie zur Lichtquelle hin oder von ihr fort zu eilen und sich am positiven oder negativen Bauche des Behälters zu sammeln. Wie die Nauplien von *Balanus perforatus*, so ändern die *Ulothrix*-Schwärmer die Richtung ihrer Bewegung im gleichen Sinne mit der Aenderung der Richtung der Lichtstrahlen. Die Theorie von Sachs, dass die Richtung der Lichtstrahlen bestimmend ist für die Richtung der Bewegung, ist für die Nauplien giltig wie für die *Ulothrix*-Schwärmer.

Wie für die Orientierung der Nauplien, so sind auch für die Orientierung der Schwärmsporen wesentlich die stärker brechbaren Strahlen wirksam; jedoch sind die durch rotes Glas gehenden Strahlen bei den Nauplien nicht so völlig wirkungslos, wie das anscheinend bei den Schwärmsporen der Fall ist. Auch der Sinn des Heliotropismus scheint bei den *Ulothrix*-Schwärmern von dem Licht selbst in ähnlicher Weise beeinflusst zu werden wie bei den Nauplien von *Balanus perforatus*. *Ulothrix*-Schwärmer sowohl wie *Haematococcus*-Schwärmer können dem direkten Sonnenlichte gegenüber sich positiv-heliotropisch verhalten, „gewöhnlich aber fliehen die letzteren dasselbe“. Dagegen blieben die Schwärmer einer Gasflamme gegenüber (die relativ arm an heliotropisch wirksamen, schwächer brechbaren

1) Chun, Die pelagische Tierwelt etc. S. 53.

2) Loeb, Der Heliotropismus der Tiere.

3) Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. XII, 1878.

Strahlen ist) dauernd positiv-heliotropisch; „nur die lichtscheuesten Schwärmer von *Haematococcus* und von *Ulothrix* gelang es auch im Gaslicht auf die Schattenseite des Tropfens zu bringen“ (S. 601); wie bei den Nauplien von *Balanus perforatus*. Wie die negativ-heliotropischen Nauplien wieder positiv-heliotropisch werden, wenn man sie in schwächeres Licht brachte, so auch die Schwärmer. „Für gewöhnlich gelang es, Schwärmer, die in 0,5 m vom Fenster an dem negativen Tropfenrand angesammelt waren, bei 5 m Entfernung auf den positiven Rand herüberzuführen“ (S. 574). Auch die Erscheinung, dass die Nauplien, wenn sie längere Zeit im Dunkeln waren, positiv-heliotropisch werden, hat Strasburger an Schwärmern beobachtet. Er schreibt darüber: „Es musste mir auffallen, dass die *Haematococcus*-Schwärmer, die ich in einer feuchten Kammer ins Dunkle brachte, dort ihre photometrische Stimmung veränderten. Sie mochten noch so lichtscheu gewesen sein, nach etwa 12 Stunden eilten sie fast alle der Lichtseite des Tropfens zu“ (S. 613).

Strasburger gibt aber weiter an, dass diese Erscheinung nicht eingetreten sei, wenn die Schwärmer sich in größeren Gefäßen befanden; hieraus sowie aus andern Beobachtungen schließt er, dass mangelhafte Durchlüftung der im Dunkeln befindlichen Tiere dieses Resultat bedingt habe. Für unsere Versuche, die ausschließlich in größeren Gefäßen angestellt wurden, trifft diese Auffassung nicht zu. Ob die Nauplien in einem fest verschlossenen Gefäß mit nur ein paar Tropfen Wasser oder in einem großen offenen Gefäße sich befanden, änderte an der Erscheinung nichts; nur darauf kam es an, ob die Tiere unter einem für Lichtstrahlen durchgängigen oder einem undurchsichtigen Rezipienten sich befanden. Ferner hat auch Strasburger an den Schwärmersporen eine Erscheinung bemerkt, welche ganz der periodischen Tiefenwanderung der pelagischen Tiere entspricht: „In den Kulturen von *Haematococcus* sahen wir am Abend diejenigen Schwärmersporen, welche nicht zur Ruhe gekommen waren, wieder an die Oberfläche steigen. Am schönsten ließ sich das gelegentlich in einem Becherglas verfolgen, in dem die Schwärmer unten am Zimmerrande eine Wolke bildeten, die dann bei Sonnenuntergange nach dem obern Fensterrande der Flüssigkeit sich in Bewegung setzte. Im Freien werden solche Schwärmer ebenfalls an die Oberfläche des Wassers steigen“ (S. 603) — ganz dieselbe Erscheinung wie bei den Nauplien. Und endlich sind die Erscheinungen bei plötzlicher Zunahme der Lichtintensität dieselben bei gewissen Schwärmersporen wie bei den Nauplien. Die Uebereinstimmung im Verhalten der *Haematococcus*-Schwärmer und der Nauplien zum Licht ist eine größere als die Uebereinstimmung im Verhalten der *Haematococcus*-Schwärmer und gewisser anderer Schwärmersporen, z. B. der *Bryopsis*-Schwärmer, gegen Licht.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Groom Theo T., Loeb Jacques

Artikel/Article: [Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und der periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. 160-177](#)