

## Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden.

Von Dr. **Em. Rádl** (in Pardubitz, Böhmen).

### I. Die Bewegungen des Cladocerenauges.

Als ich einmal das schöne Auge von *Daphnia* unter dem Mikroskop untersuchte und dabei das von oben einfallende Licht mit der Hand zufällig abblendete, bin ich durch eine eigentümliche, sehr deutliche Zuckung des Auges überrascht worden, die sich jedesmal wiederholte, als ich von neuem den Schatten auf die *Daphnia* warf. Zuerst habe ich dieser Erscheinung keine spezielle Bedeutung zugeschrieben und glaubte, dass dieses Auge in einer ähnlichen Weise auf die Beschattung reagiert, wie einige Mollusken, von denen es schon längere Zeit durch die Untersuchungen von R. Du Bois<sup>1)</sup>, W. Nagel<sup>2)</sup>, B. Ravitz<sup>3)</sup> und W. Patten<sup>4)</sup> bekannt ist, dass sie auf die Beschattung plötzlich entweder ihren Siphon zusammenziehen, die Schalen schließen oder sonstwie reagieren. Einige Erscheinungen aber haben mich genötigt, die beobachtete Lichtreaktion von *Daphnia* gründlicher zu untersuchen. Es ist mir nämlich bald aufgefallen, dass die Reaktion nicht bei jedem beobachteten Individuum in derselben Weise verlief, ja, dass sie auch bei einem und demselben Individuum, wenn ich es einigemal nacheinander beobachtete, variierte, ohne dass ein Grund dafür einzusehen war. Das Auge zuckte nämlich nicht bei der Beschattung bei allen Individuen gleich intensiv, ja bei einigen blieb die Zuckung fast völlig aus, und ich sah dann eine mehr oder weniger deutliche Drehung des Auges um seine sagittale Achse. In jedem einzelnen Falle aber, mag die Reaktion auf welche Art und mit welcher Kraft immer geschehen sein, wiederholte sie sich in derselben Art, wenn der Versuch ununterbrochen wiederholt wurde, und das Auge zuckte dann, sovielmal ich es eben gewünscht habe. Dadurch war ein großer Unterschied von der analogen Lichtreaktion der Mollusken gegeben, welche nach einigen Reaktionen ihre Schale auf größere Dauer schließen oder sich auf eine andere Weise dem weiteren Experimentieren entziehen; ich habe dagegen bei *Daphnia* die erwähnte Bewegung des Auges 200 mal, ein anderesmal 410 mal hintereinander ohne Pause wiederholen lassen können, ohne dass ihre Intensität im geringsten abgenommen hätte. Auch die Verschiedenheit der Reaktion bei verschiedenen Individuen und bei demselben Individuum unter verschiedenen mir unbekanntem Bedingungen lud ein, der Erscheinung eine größere Aufmerksamkeit zu widmen.

1) Comptes rendus Ac. Sc. Paris T. 109, 1889.

2) Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln, Biol. Centralbl. XIV. 1894.

3) Der Mantelrand der Acephalen, Jenaische Zeitschrift XXII. 1890.

4) Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. St. Neapel VI. 1886.

Ich bemerke im vorhinein, dass die im Folgenden referierten Erscheinungen nicht an eine einzige *Daphniden*spezies gebunden sind, sondern, dass ich sie, wohl mit verschieden großer Deutlichkeit, bei allen von mir untersuchten Cladoceren konstatieren konnte. Aus diesem Grunde habe ich der näheren Bestimmung der einzelnen Spezies eine geringere Aufmerksamkeit gewidmet und kann nur die Gattungen *Daphnia*, *Bonnira*, *Euryceras* und *Simocephalus* anführen, an denen die Beobachtung geschah. Am deutlichsten und intensivsten verlief die Reaktion bei der genügend durchsichtigen Gattung *Simocephalus* (*S. sima* Liév.).

Das Cladocerenauge wird bekanntlich durch besondere Augenmuskeln bewegt, welche so angeordnet sind, dass das Auge in jeder Richtung und — bis zu einem gewissen Grade — um einen beliebig großen Winkel gedreht werden kann. Das Auge ist selten ruhig, sondern zittert fast beständig; dass es nur die durch die Augenkammer stoßweise strömende Blutflüssigkeit wäre, welche dieses Zittern verursachen würde, glaube ich nicht. Denn erstens ist es deutlich genug zu sehen, dass das Zittern aktiv, durch die Kontraktionen der Augenmuskeln geschieht und dass der Rhythmus desselben ein anderer ist als der der Blutströmung; zweitens ist dieses Zittern nicht nur bei den Cladoceren zu finden, sondern es zittert in derselben Art auch das Auge der Copepoden, wenn es überhaupt beweglich ist (z. B. bei *Diaptomus*). Ferner habe ich dieselbe zitternde Bewegung auch bei den Wassermilben beobachtet. Da die Augen bei jeder dieser drei Gruppen ganz anders gebaut sind, wenigstens was ihre Lage im Körper und ihre Muskulatur betrifft, so glaube ich, dass diese zitternde Bewegung nichts Zufälliges, sondern etwas mit der Funktion der Augen Zusammenhängendes sein muss. Wie sie erklärt werden soll, das weiß ich noch nicht.

Schon Weismann<sup>1)</sup> hat sich die naheliegende Frage vorgelegt, wozu dient der Muskelapparat der Cladocerenaugen, ohne sie aber zu beantworten. Es wäre gewiss sehr naiv, zu glauben, dass diese Muskeln dem Tiere zur Beobachtung und Fixierung der Gegenstände oder nur der Lichtstrahlen dienen, etwa wie es bei unserem Auge der Fall ist; denn die Cladoceren sind zu einfach organisierte Tierchen, um ihren Augen eine so komplizierte Funktion zuzuschreiben. Bei einem sonst so einfachen Bau derselben darf man erwarten, dass der Zusammenhang zwischen der Funktion und dem Bau des Organs viel einfacher ist als bei den höher stehenden Organismen.

Beobachtet man eine lebendige und durch das Deckgläschen unter dem Mikroskop ein wenig fixierte *Daphnia*, so sieht man zuerst, dass das Auge nicht immer dieselbe Stellung zum Körper einnimmt, dass

---

1) Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIV. 1874.

also die Augenmuskeln nicht immer in derselben Weise gespannt sind, sondern das Auge ist aus seiner Normallage verschiedenartig, bald mehr, bald weniger gedreht. Als Normallage soll hier diejenige Stellung des Auges bezeichnet werden, bei welcher alle Augenmuskeln gleichmäßig gespannt sind. Wegen der Kleinheit des Objektes lässt sich dies wohl nur annähernd bestimmen. Ferner ist zu sehen, dass die *Daphnia* in bestimmten Körperlagen ziemlich ruhig liegt, ein anderesmal wieder — falls der Druck des Deckgläschens den Ruderantennen freie Beweglichkeit erlaubt — energische Versuche macht, um aus der ihr gegebenen Lage sich zu befreien und eine andere einzunehmen. Kann sich das Tier unter dem Deckgläschen drehen, was ihm oft leicht gelingt, so nimmt es immer eine ganz bestimmte Orientierung zu dem durch das Fenster einfallenden Licht ein, und zwar so, dass es mit dem Rücken dem Lichte zugewendet ist. Man kann sich davon leicht überzeugen, indem man den Mikroskopisch dreht. Das Tier kehrt immer in die eben erwähnte Lage — sie soll im weiteren die Ruhelage desselben genannt werden — zurück. Diese Erscheinung ist eine leichte Modifikation des schon bekannten Versuches, mit dem der positive Phototropismus der Cladoceren gezeigt werden kann. Hier interessiert uns nur, dass diese aktive Orientierung des Körpers mit der passiven Orientierung des Auges zusammenhängt. Darüber habe ich folgende Versuche gemacht.

1. Ich habe das Tier etwas schief zu der Stellung orientiert, welche es von selbst einnimmt (etwa um  $45^\circ$  gegen dieselbe geneigt), der Druck des Deckgläschens hinderte es, in die normale Stellung zurückzukehren. Bei dieser Orientierung ist der Scheitel des Auges (der dem Rücken des Körpers zugekehrte Pol desselben) nach hinten<sup>1)</sup> gekehrt; jetzt schließe ich nicht zu rasch die bisher weit geöffnete Irisblende des Abbe'schen Beleuchtungsapparates. Wie ich dieselbe schließe, dreht sich das Auge um seine sagittale Axe<sup>2)</sup> so, dass der Scheitel desselben mehr nach oben, sein ventraler Teil mehr nach unten kommt. Diese Augendrehung geschieht ganz gleichmäßig mit der Schließung des Diaphragmas, so dass jeder Oeffnungsweite desselben eine andere und ganz bestimmte Lage des Auges entspricht; öffne ich das Diaphragma wieder, so kehrt das Auge in seine ursprüngliche Lage zurück. In jeder während der Drehungen eingenommenen Lage bleibt das Auge, solange es nicht genötigt ist, durch die Veränderung der Oeffnung eine andere Lage einzunehmen. Da von der Oeffnungsweite der Blende die Menge des durchgelassenen Lichtes abhängt, so kann man auch die Größe der Augendrehung als von der Menge des durchgelassenen Lichtes abhängig betrachten. Man kann sich auch unmittelbar davon überzeugen, indem

1) „nach hinten“ unter dem Mikroskop, thatsächlich aber nach vorne, dem Fenster zu.

2) Die Axe, welche den Scheitel des Auges mit dem Nervenaustritt verbindet.

man, statt die Blende zu schließen, den Spiegel unter dem Mikroskopisch mit der Hand allmählich bedeckt und so das von unten kommende Licht verdunkelt; der Scheitel des Auges dreht sich dabei der steigenden Verdunkelung gemäß nach oben. Die stärkste, auf diese Art erzielte Augendrehung beträgt etwas über  $30^{\circ}$  (angenähert). Wenn bei dem Versuch das von oben einfallende Licht verdunkelt wird, so wird die Augendrehung verstärkt.

Der angeführte Versuch zeigt: Das Cladocerenauge orientiert sich anders je nach der Menge des von unten (bei der beschriebenen Orientierung der *Daphnia*) kommenden Lichtes.

2. Ich orientiere die *Daphnia* wieder wie im ersten Versuch. Von unten kommt jetzt nur soviel Licht, dass die Augenbewegungen beobachtet werden können. Nun bewege ich die Hand oder irgend einen anderen undurchsichtigen Gegenstand vor dem Mikroskop so, dass das von oben auf den Mikroskopisch fallende Licht allmählich verdunkelt wird. Die *Daphnia* wird dadurch stärker und stärker beschattet. Auf diese Art der Beschattung reagiert das Auge wieder sehr regelmäßig. Sobald der geringste, mit unserem Auge zu konstatierende Schatten auf das Daphnidenauge fällt, beginnt sich sein Scheitel schief nach unten und hinten zu drehen und dreht sich desto stärker, je mehr ich beschatte. Fällt der volle Schatten auf einmal auf die *Daphnia* ein, so springt das Auge gleich und auf einmal in die neue Lage über. Bei der Beschattung der dorsalen Seite des Auges (seines Scheitels) dreht sich dieser offenbar der jetzt unten liegenden Lichtquelle, dem Diaphragma, zu. Ein Unterschied von dem ersten Versuch, welcher auf eine Unvollkommenheit des Augenmuskelapparates hinweist, besteht darin, dass es einige Aufmerksamkeit kostet, um alle zwischen beiden Extremen liegenden Stellungen auf eine größere Dauer zu erhalten. Die Augenmuskeln sind offenbar nicht im stande, alle durch die Beschattung diktierten Lagen einzuhalten, denn das Auge springt sehr gerne gleich aus einer extremen Lage in die andere über; es gelingt aber doch bei einiger Aufmerksamkeit, es auch in den Zwischenstellungen zu fixieren. Die Amplitude bei dieser Drehungsart ist sehr groß; sie beträgt etwa  $45^{\circ}$ . Wegen der großen Deutlichkeit kann man in dieser Orientierung den Versuch beliebig lange hintereinander wiederholen. Nach 200maliger Wiederholung hat die Reaktion noch mit derselben Amplitude wie anfangs bestanden; ein anderesmal habe ich den Versuch 410 mal wiederholt und der einzige Unterschied zwischen den ersten und letzten Reaktionen war, dass sich zuletzt die Reaktion etwas verspätet hat; während der Sprung des Auges in die neue Lage und die Rückkehr in die alte anfangs etwa  $\frac{1}{2}$  Sekunde dauerte, hat sich zu Ende diese Dauer etwa verdoppelt. Man sieht daraus, wie ganz mechanisch der ganze Vorgang geschieht; der Glaube an eine Willkür seitens des Tieres

ist völlig ausgeschlossen; an der Verspätung der Reaktion ist gewiss nur die Ermüdung der Muskeln schuld.

3. Der Versuch, über den eben referiert worden ist, kann auf eine andere Weise eingerichtet werden, wobei die Abhängigkeit der Orientierung des Daphnidenauges von den Unterschieden in der Belichtung noch deutlicher wird. Statt die Verhältnisse der Belichtung zu ändern, was doch in den beiden Versuchen auf eine sehr primitive Weise geschah, kann man die Belichtung unverändert lassen und die Lage der *Daphnia* zu derselben ändern. Ich habe das Tier mit dem Rücken gegen das Licht orientiert; schon oben ist erwähnt worden, dass dies die Ruhelage des Körpers ist; auch alle Augenmuskeln sind jetzt ziemlich gleich gespannt. Der Scheitel des Auges ist der Lichtquelle zugekehrt; um mich kürzer zu fassen, werde ich diese Orientierung des Auges die Normalstellung des Auges nennen. Es fällt also jetzt die Ruhelage des Körpers mit der Normalstellung des Auges zusammen. Wenn ich nun den Mikroskopisch mit dem Objektträger drehe, so kommt der Körper aus seiner Ruhelage heraus; das Auge dreht sich dabei aber keineswegs gleichzeitig mit dem Körper, sondern steht fest, und der Körper dreht sich um dasselbe wie um eine fixierte Axe; dass dabei die Spannung der Augenmuskeln verändert wird, ist selbstverständlich. Aber nur bei kleineren Drehungen des Körpers bleibt das Auge vollkommen fix; dreht man um mehr als  $45^\circ$ , so reicht die Kraft, welche das Auge in der Normalstellung hält, nicht mehr aus, um die Spannung der Augenmuskeln zu überwinden, und das Auge wird doch etwas, wenn auch wenig, aus der Normalstellung in der Richtung der Drehung hinausgeschoben, desto mehr, je größer die Amplitude der Drehung ist. Wenn die Drehung des Tisches  $180^\circ$  beträgt, erreicht die Spannung der Muskeln ihr Extrem; das Auge sucht immer noch seine Normalstellung zu erhalten, die Muskeln der einen Seite werden aber jetzt maximal gestreckt, die der anderen maximal verkürzt; durch das Zusammenwirken der beiden dabei thätigen Kräfte wird das Auge etwa um  $30^\circ$  aus der Normalstellung in der Richtung der Körperdrehung gedreht.

Ich habe nicht angeführt, in welcher Richtung ich die Drehung des Körpers von der Normalstellung desselben aus begonnen habe. In der That ist die Drehungsrichtung gleichgiltig, nur dass bei entgegengesetzter Drehung die Muskeln entgegengesetzt verkürzt werden und dass einmal das Auge etwas rechts, das anderemal links aus der Normalstellung hinausgeschoben wird. Daraus erkennt man, dass die extreme Lage labil sein muss, indem entweder die eine oder die andere Muskelgruppe maximal verkürzt sein kann; es genügt auch thatsächlich ein kleiner Reiz, eine kurze Beschattung, oder es ist auch dies nicht nötig, und das Auge springt aus einer extremen Lage in die andere über. Man erkennt auch gleich, was geschehen muss, wenn wir noch weiter

über 180° drehen: Zuerst springt das Auge in das andere Extrem über und sucht dann auf dieser Seite die Normalstellung zu erreichen, was ihm desto mehr gelingt, je mehr sich der Körper bei der weiteren Drehung der Ruhelage nähert. Der Versuch bestätigt diese Erwartung. Man kann diese Drehungen langsam oder schnell- oder wie immer vollführen, immer entspricht einer jeden Orientierung des Körpers gegen das Licht eine ganz bestimmte Orientierung des Auges gegen den Körper, indem das Auge eine fixe Orientierung gegen das Licht einzuhalten sucht, mag der Körper wie immer orientiert sein.

Es ist nun möglich, das eben beschriebene Experiment mit den früher angeführten zu kombinieren; man giebt dem Daphnidenkörper eine beliebige Lage und ändert die Oeffnung der Irisblende oder beschattet die *Daphnia* von oben. Es kommen dadurch verschiedenartige Augendrehungen zu stande, welche in ihren Einzelheiten schwierig zu analysieren sind, welche aber immer in der Art vor sich gehen, dass 1. das Auge auf die Veränderung der Belichtung überhaupt reagiert; 2. dass bei jeder Lage des Körpers der Scheitel des Auges der Lichtquelle entweder vollständig zugekehrt ist, oder diese Orientierung wenigstens einzunehmen sucht.

4. Ich habe noch einen anderen Versuch gemacht. Während das Daphnidenauge wieder in der Normalstellung lag, habe ich auf dasselbe die direkten Sonnenstrahlen mit Hilfe eines Spiegels von oben geworfen. Keine deutliche Reaktion war zu sehen, auch dann nicht, als ich die direkten Sonnenstrahlen mit diffussem Licht schnell wechselte. Ich habe dann das Mikroskop selbst ins direkte Sonnenlicht gestellt. Auf die Drehung des Tisches reagierte die *Daphnia* wie gewöhnlich, nur etwas unregelmäßig; auch die Reaktionen auf die Beschattung waren nicht regelmäßig und fielen manchmal völlig aus. Aus dieser Erscheinung, welche gut in die bekannte Thatsache passt, dass die Daphnien das direkte Sonnenlicht meiden, folgt, dass es für die früher erwähnten Reaktionen eine obere Grenze giebt und dass die Intensität der direkten Sonnenstrahlen schon über diese Grenze reicht.

Bis wohin die untere Grenze der Reaktionen reicht, habe ich bei meinen nur qualitativen Untersuchungen nicht ermittelt, halte sie aber für niedrig genug. Das Auge reagierte auf jeden Schatten, den ich als solchen noch mit meinem Auge unterscheiden konnte.

## II. Die Augenbewegungen von *Diaptomus*.

Dass die erwähnten Lichtreaktionen nicht für eine Cladocerenart spezifisch sind, sondern für alle Cladoceren gelten, das wäre wohl im vorhinein anzunehmen; denn dafür spricht sowohl die Aehnlichkeit der Lebensweise wie der Struktur ihrer Augen. Ich bin aber recht überrascht gewesen, als ich dieselben Lichtreaktionen des Auges auch bei

dem Scheitelauge des *Diaptomus*, einer Copepodengattung, gefunden habe.

Die Cyclopiden sind zu solchen Experimenten unbrauchbar, da ihr Auge keine besonderen Muskeln besitzt und ganz unbeweglich ist; bei *Diaptomus* sind dagegen besondere Augenmuskeln vorhanden. Ich habe nur Gelegenheit gehabt, diese Copepodengattung zu untersuchen; ich glaube aber, dass die Erscheinung auch bei anderen Copepoden wird konstatiert werden können, bei welchen besondere Augenmuskeln entwickelt sind. Das *Diaptomus*-Auge ist bekanntlich dreiteilig, der eine Ocellus sieht nach unten, der andere nach rechts, der dritte nach links. Was ihre Struktur und Muskulatur betrifft, so weise ich auf diesbezügliche Beschreibungen der Autoren. Die Kontraktionen der Muskeln erlauben hier wieder eine Drehung des Auges in verschiedenen Ebenen, wohl aber mit einer viel geringeren Amplitude als bei *Daphnia*.

Das Auge ist in fortwährender zitternder Bewegung begriffen, welche durch die Augenmuskeln aktiv hervorgerufen wird, wie es schon oben erwähnt worden ist. Ich habe das Tier so orientiert, dass es mit dem Kopfe gegen das Fenster gerichtet war, und habe es von oben beschattet; das Auge (die drei Oellen als Ganzes betrachtet) hat sich dabei ganz deutlich mit seinem Scheitel nach unten gedreht; ich habe die enge Diaphragmaöffnung zur Seite geschoben und der untere Teil des Auges drehte sich in der Richtung dieser Verschiebung. Die Amplitude aller dieser Drehungen ist aber kaum größer als  $20^{\circ}$ , so dass man bei der Kleinheit des Objektes kaum mehr konstatieren kann, als dass das Auge auf die Lichtveränderungen überhaupt reagiert. Aus diesem Grunde weiß ich auch nicht, wie man das Tier orientieren muss, auf dass sein Auge in der Normalstellung sein würde, denn wenn ich das Tier unter dem Mikroskop drehe, so sehe ich zwar, dass die Orientation des Auges gegen den Körper sich verändert, aber nichts näheres kann ich darüber anführen. Ich kann also nur im allgemeinen behaupten, dass das *Diaptomus*-Auge auf die Veränderung in der Belichtung reagiert und dass es wahrscheinlich auch hier in einem gegebenen Lichtfelde eine ganz bestimmte Orientierung einzunehmen sucht.

### III. Die Orientierung der Cladoceren in dem Lichtfelde.

Einige andere Versuche habe ich gemacht, um die Bedeutung der bisher beschriebenen Erscheinungen am Cladocerenauge für die freibeweglichen Tiere zu untersuchen. Ich habe in dieser Hinsicht nur die Art *Simocephalus sima* beobachtet, glaube aber, dass dasselbe auch für andere Cladoceren, unter geringeren Modifikationen gilt. Es ist schon aus den Beobachtungen von Leydig<sup>1)</sup> bekannt, dass die Cladoceren die direkten Sonnenstrahlen meiden und nur in der Früh und

1) Naturgeschichte der Daphnien. Tübingen, 1860.

am Abend, ebenso bei bedecktem Himmel, die Oberfläche des Wassers aufsuchen. Später wurde die Frage diskutiert, inwiefern *Daphnia* farbenempfindlich ist, und sind dabei sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. P. Bert<sup>1)</sup> hat aus seinen Untersuchungen geschlossen, dass *Daphnia* dieselben Farben, wie der Mensch, und keine anderen sieht, J. Lubbock<sup>2)</sup> wieder, dass die Grenzen des Farbsehens der *Daphnia* von Rot bis zu Ultraviolett inklusive reichen, und dass *Daphnia* nicht nur licht-, sondern auch farbenempfindlich ist. M. C. Mereschowsky<sup>3)</sup> ist endlich zu dem Resultate gekommen, dass die Daphnien sehr wohl ganz schwache Modifikationen der Lichtintensität unterscheiden, für die Unterschiede der Lichtqualität aber nicht empfindlich sind. Neuerdings endlich haben sich C. B. Davenport und W. B. Cannon<sup>4)</sup> die Frage vorgelegt, wovon die positiv phototropischen Bewegungen der Daphniden abhängig sind<sup>5)</sup>.

Ich habe im Anschluss an die obigen Beobachtungen über das Daphnidenaugc folgende Versuche gemacht:

1. Ich habe die *Simocephali* in einem Gefäß mit undurchsichtigen Wänden in der Nähe des Fensters gehalten, wo sie ziemlich unregelmäßig verteilt waren; die meisten von ihnen schwammen mit dem Kopf nach oben und mit dem Rücken dem Fenster zugekehrt. Man sieht gleich, dass dies die oben erwähnte Ruhelage des Körpers dem Licht gegenüber ist, nur dass unter dem Mikroskop der Körper horizontal lag, jetzt ist er infolge der Wirkung der Schwere vertikal gerichtet. Es sei dabei bemerkt, dass man sich schon seit langem die Mühe gegeben hat, bei einzelnen Cladocerenarten die Orientierung des Körpers bei dem Schwimmen zu der Schwerkraft zu bestimmen<sup>6)</sup>. Darnach sollen *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*,

1) Sur la visibilité des divers rayons du spectre pour les animaux. Mon. Scient. S. 827. — Comptes rend. T. 69. S. 363. 1869.

2) On the senses of colour among some of the lower animals. Journ. Lin. Soc. Zool. XVI. 1883.

3) Les Crustacés inférieurs distinguent-ils les couleurs? Compt. rend. Paris T. 93.

4) On the Determination of the Direction and rate of Movement of Organisms by light. Journ. phys. Cambridge. Vol. 21. p. 22—32.

5) Leider kenne ich diese letztere Arbeit nur aus den Referaten (Zool. Centralbl. 1899 und Zool. Jahresbericht 1899) und so bleibt mir die Versuchsanordnung der Autoren unbekannt; nach den Referaten zu schließen, halte ich das von den Autoren aufgestellte Problem: „ob bei phototaktischen Bewegungen von Tieren die Richtung der Lichtstrahlen oder die relativen Beleuchtungsunterschiede maßgebend sind“, für absurd, da doch die Lichtstrahlen gar nichts Objektives und von den Beleuchtungsunterschieden Trennbares sind; sie werden unserem Auge eben als die Richtungen der größten Beleuchtungsunterschiede angegeben.

6) Den Autor der folgenden Angaben habe ich nicht ermittelt, da dieselben schon älteren Datums sind; ich habe sie in Brönn, Classen u. Ordnungen des Tierreichs Bd. Va. pag. 1050 sq. gefunden.



*Ceriodaphnia reticulata* und *Polyphemus oculus* Rückenschwimmer sein; ein gleiches ist nach Bronn auch von *Bythotrephes* und *Leptodora* vorauszusetzen. Die eigentlichen Daphnien sind zwar der Hauptsache nach Bauchschwimmer, doch sind auch andere Lagen zu sehen. Dieses letztere kann ich bestätigen, denn auch meine Tiere haben nicht ausschließlich die oben erwähnte Richtung des Körpers eingehalten, sondern vorübergehend waren auch alle anderen Richtungen zu sehen. Die Nichtübereinstimmung der normalen Stellung meiner Tiere mit der für sie als charakteristisch angeführten hängt von der einseitigen Belichtung ab, wie wir uns noch überzeugen werden.

Wenn ich direkte Sonnenstrahlen auf das Gefäß fallen ließ, so haben die Tiere gesucht, dieselben zu meiden; wenn ich bei diffusem Licht mit der Hand den Schatten auf das Gefäß warf, so reagierten: sämtliche Individuen mit einem Sprung auf diese Lichtveränderung. Wenn man mit der Hand einen Teil des Gefäßes auf einige Momente beschattet, so fliehen alle Tiere von diesem Orte weg.

2. Ich habe einige *Simocephali* in einem mit Wasser gefüllten Uhrgläschen beobachtet; das Uhrgläschen lag auf dunkler Unterlage und wurde seitlich belichtet: die Mehrzahl der *Simocephali* schwebte dann mit dem Rücken gegen die Lichtquelle gekehrt und nahe der Wasseroberfläche; wenn ich durch geeignete Beschattung die Richtung der Lichtstrahlen geändert habe, so änderten auch die Tiere ihre Orientierung, immer dieselbe Lage gegen das Licht behaltend. Ich habe nun das Uhrgläschen von oben mit einem undurchsichtigen Gegenstand bedeckt und die Tiere von unten beobachtet: Die meisten derselben schwammen nun mit nach unten gekehrtem Rücken und stießen mit dem Kopfe an den Boden des Uhrgläschens, fast keines war an der Oberfläche des Wassers zu sehen. Präziser lässt sich dieser Versuch ausführen, wenn man die Tierchen durch das Mikroskop beobachtet, bei dem man durch geeignete Mittel alles einfallende Licht abblendet.

Man kann aus diesen Versuchen schließen: Der freibewegliche Körper der Cladoceren orientiert sich ganz bestimmt in einem einseitlich belichteten Felde (in einem Lichtfelde, das Unterschiede der Lichtintensität erkennen lässt).

#### IV. Ueber die Bedeutung dieser Erscheinungen.

Die Augendrehungen der *Daphnia*, durch Beleuchtungsunterschiede hervorgebracht, sind nicht unter den Crustaceen eine vereinzelte Erscheinung. Etwas ihnen ähnliches sind die das letztmal von A. Bethe beschriebenen sogenannten kompensatorischen Augenbewegungen von *Carcinus maenas* und von anderen Decapoden, welche Bewegungen darin bestehen, dass das Auge bei der Drehung des Körpers um verschiedene Axen eine und dieselbe Stellung — die Normalstellung — gegen das Licht einzuhalten strebt; nur ist bei den Decapoden diese

Erscheinung komplizierter, da bei ihnen neben den Lichtwirkungen auch die Schwere — auf die Statocysten — wirkt. Auch bei dem Menschen erscheinen bei den Kopfbewegungen bekanntlich solche reflektorische „compensatorische Augendrehungen“, welche aber auch hier von der normalen Funktion des Gleichgewichtsapparats, der Bogengänge, abhängig sind. Bei *Daphnia* ist der Vorgang insofern vereinfacht, als hier kein Organ bekannt ist, das auf die richtende Kraft der Schwere reagieren würde.

Es liegt sehr nahe, die oben beschriebenen Lichtreaktionen des Cladocerenauges mit den Schwerkraftreaktionen des Statocystenapparates zu vergleichen, und ich bin überzeugt, dass die hier vorkommende Analogie der Funktion gar nicht oberflächlich ist. Die Funktion der Statocysten liegt in der Orientierung des Körpers gegen die Kraftlinien der Schwere; — wie dies geschieht, das ist wohl unbekannt. Es wird den Sinneshaaren in den Statocysten eine Art von Lokalzeichen zugeschrieben, insofern der Druck des Statolithen gegen ein bestimmtes Sinneshaar einen ganz bestimmten Muskeltonus im gesamten Körper auslöst. Man sieht, dass das Cladocerenauge eine analoge Funktion hat. Wie der Statolith immer die tiefste Lage im Statocyst sucht — man weiß nicht warum, denn das Wesen der Schwerkraft ist unbekannt — so orientiert sich das Daphnidenaug ganz bestimmt gegen die Kraftlinien des Lichtes, gegen die Lichtstrahlen — man weiß auch hier nicht warum. — Dabei kann im ersten Falle der Körper selbst wie immer gegen die Schwerkraft orientiert sein, der Statocystenapparat giebt uns immer die Fähigkeit, die Richtung der Schwere zu bestimmen; in dem zweiten Falle kann der Daphnidenkörper wie immer gegen das Licht orientiert sein, die Augen geben dem Tier immer die Nachricht über die Richtung der Lichtstrahlen. Dass sie ihm dieselbe geben, ist offenbar, da der Körper seine Ruhelage gegen das Licht immer finden kann; wie ihm das Auge diese Nachricht giebt, das ist unbekannt. Man könnte als wahrscheinlich annehmen, dass jeder Augenstellung dem Körper gegenüber ein bestimmter Augenmuskeltonus entspricht, und dass dieser mit dem Tonus der übrigen Muskulatur in irgend einem gesetzmäßigen Zusammenhange steht; diese Gesetzmäßigkeit näher anzugeben ist wohl aber unmöglich.

Ich habe oben bemerkt, dass außer den normal orientierten Tieren auch solche zu finden waren, die alle möglichen Lagen gegen die Lichtstrahlen hatten; da ich aber etwas Aehnliches an dem Auge nicht beobachtet habe, so ist anzunehmen, dass dieses immer nur ein und dieselbe Orientierung gegen das Licht hat, mag der Körper wie immer gestellt sein. So bleibt immer die Orientierung des Auges dem Körper gegenüber ein Indikator für die Richtung des Lichtes, wie es die fixe Orientierung des Statolithes ist für die Richtung der Schwerkraft.

Einige wichtige Unterschiede zwischen beiden Sinnesorganen giebt

es wohl: die Richtung der Schwere ist für einen und denselben Ort konstant und kann nicht künstlich geändert werden, wogegen der Gang der Lichtstrahlen sich nicht nur künstlich sehr leicht beherrschen lässt, sondern auch in der Natur dem größten Wechsel, je nach dem Ort und der Verschiedenheit der Lichtquellen, unterliegt. Auch ist die Intensität der Gravitation innerhalb der hier in Betracht kommenden Fälle konstant, wogegen die des Lichtes in sehr großen Grenzen variiert.

Diese Unterschiede der beiden Energiearten haben auch Unterschiede in dem Verhalten der Tiere denselben gegenüber zur Folge; denn während die Orientierung des Tieres gegen die Schwere von nichts abhängig ist als von dem Bau des Tieres (und den konstanten Verhältnissen der Erde), hängt die Orientierung derselben in Bezug auf die Lichtstrahlen von der Mannigfaltigkeit der Lichtquellen, von der Anordnung der sie zurückwerfenden, brechenden oder absorbierenden Gegenstände ab, und es folgt daraus, dass das Tier, indem es sich bei dem Ortswechsel durch Lichtstrahlen leiten lässt, oft seine Orientation ändern muss. Darin könnte man einen Nachteil dieser Art der Orientation für die Tiere sehen; aber auch unsere Orientation gegen die Sonne, resp. gegen die Sterne variiert und, was speziell die *Daphnia* betrifft, so bekommt sie unter normalen Lebensverhältnissen immer das Licht vorwiegend von oben, also in einer wenigstens bis zu gewissem Grade fixen Richtung.

#### V. Einige Beobachtungen an anderen Arthropoden.

Ich glaube, dass sich die oben mitgeteilten Beobachtungen theoretisch bearbeiten ließen, und dass man dabei zu interessanten Resultaten über den Phototropismus kommen würde; dies überlasse ich mir für eine andere Gelegenheit und will jetzt noch einige Beobachtungen an Insekten mitteilen, die, wie ich glaube, mit den früher angeführten zusammenhängen.

1. Ein jeder hat Gelegenheit gehabt, das Schwärmen der *Culiciden* zu beobachten. Bekanntlich schwärmen sie namentlich bei Sonnenuntergang an ganz verschiedenen Orten, so dass es scheint, dass es ganz zufällig ist, welchen Ort sie zu ihren Spielen wählen. Das ist aber nicht der Fall. Die meisten Schwärme derselben sind in der Nähe von Bäumen, Sträuchern u. s. w. oder nicht zu hoch über der Erde zu sehen. Folgende Beobachtungen lassen die Ursache dessen ahnen. Ich habe einen Culcidenschwarm fixirt, der zufällig über meinem Kopfe schwärmte. Ich machte einen Schritt vorwärts und der ganze Schwarm folgte mir ruckweise nach und orientierte sich über meinem Kopfe wie früher; ich machte einen Schritt rechts, links, nach hinten und immer folgte mir der Schwarm. Ich habe den Schwarm etwa 30 Schritte nach vorne und wieder zurück führen können, ohne dass er die Orien-

tierung zu meinem Kopfe verändert hätte. Diese Beobachtung lässt sich sehr leicht wiederholen, nur mache ich einen jeden darauf aufmerksam, dass man einen Schwarm beobachten muss, der sich selbst gegen uns orientiert hat; wenn wir uns unter einen Mückenschwarm stellen, der gegen etwas anderes orientiert ist, so fliegt er davon, offenbar durch unsere Anwesenheit desorientiert. Manchmal verfolgen uns die Mücken mehrere Minuten lang, immer bestimmt gegen unseren Körper orientiert, was vielleicht bekannt ist, ohne dass man sich der physiologischen Bedeutung der Erscheinung bewusst sei.

Dass es sich dabei um Lichtreaktionen handelt, ist leicht zu konstatieren. Ich mache darauf aufmerksam, dass die Mücken sich sehr gerne gegen einen Weg orientieren, der durch seine graue Farbe gegen die grüne Farbe der nebenliegenden Wiese absticht; man sieht, dass längs eines solchen Weges unzählige Mücken schwärmen, über der Wiese gleich daneben fliegen gar keine oder nur sehr vereinzelt. Wenn man einen über der grünen Wiese selbst spielenden Mückenschwarm auffindet, so gelingt es sehr oft — doch nicht immer — unter ihnen auf der Erde etwas aufzufinden, was durch seinen Lichteffect gegen die Umgebung gekennzeichnet ist — z. B. einen Stein u. ä. Dass die Mücken gegen diesen bestimmten Ort orientiert sind, davon habe ich mich in der Weise überzeugt, dass ich den Stein mit dem Hut bedeckt habe; augenblicklich veränderten die Mücken ihre Orientierung, indem sie sich mehr seitlich stellten; gewiss hat die schwarze Farbe des Hutes eine andere Orientation der Mücken als der graue Stein verursacht. Ich habe auf den grünen Boden der Wiese ein Stück Papier gelegt, einige Schritte von den Mückenschwärmen; bald, kaum nach einer Minute, kam eine Mücke, begann ihre Schwingungen über dem weißen Papier, ihr folgte bald eine andere und nach kurzer Zeit stand über dem Papier ein Mückenschwarm. Es sind also in der That Richtungsverhältnisse, welche die Orientation der Mücken verursachen; wie, das weiß ich noch nicht, umsoweniger, da sich sehr oft Schwärme finden lassen, bei denen man gar nicht angeben kann, gegen was sie orientiert sind.

Diese Erscheinungen, sowie viele andere, über welche ich hier nicht referiere, sind wohl, für sich genommen, kleinlich; ich glaube aber, dass solche Beobachtungen zu einem wahren Verständnis der Physiologie der Arthropoden unbedingt nötig sind. Wie man sie dazu verwerten kann, das hoffe ich ein anderesmal zu zeigen.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Radl Em.

Artikel/Article: [Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. 75-86](#)