

## Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere.

Von Jacques Loeb.

(From the Physiological Laboratory of the University of California, Berkeley, Cal.)

1. Durch eine Reihe von Arbeiten, von denen die erste in Gemeinschaft mit Groom veröffentlicht wurde<sup>1)</sup>, glaube ich den Nachweis erbracht zu haben, dass der Heliotropismus der Tiere ein wesentlicher, vielleicht der wesentlichste Faktor ist, der die vertikalen Tiefenbewegungen der freischwimmenden Organismen der Oberfläche der Seen und des Meeres bestimmt. Diese Versuche waren meist mit Organismen angestellt, die mit dem Planktonnetz gefangen waren und für die es gelang, im Laboratorium den Nachweis zu führen, dass vertikal von oben einfallendes Licht sie zwingt, sich an der Oberfläche des Gefäßes zu sammeln, resp. vertikal nach abwärts zu wandern. Die zur Untersuchung dienenden Formen waren Kopepoden des Süßwassers und des Ozeans, Larven von *Polygordius*, Daphnien, pflanzliche Organismen, wie *Volvox* und andere typische Planktonformen<sup>2)</sup>.

Die periodische tägliche Tiefenwanderung dieser Tiere besteht wesentlich darin, dass sie gegen Abend zur Oberfläche wandern und am Morgen ihre Abwärtswanderung beginnen; sie gelangen jedoch bei der Abwärtswanderung nie unter die Region, in welche das Licht mit einer für die heliotropische Empfindlichkeit der Organismen ausreichenden Intensität dringt. Diese periodischen Tiefenbewegungen der pelagischen Organismen führten wir darauf zurück, dass äußere Umstände einen periodischen Wechsel im Sinne des Heliotropismus derselben bestimmt; sie werden am Morgen negativ heliotropisch und wandern abwärts, während sie gegen Abend positiv heliotropisch werden und vertikal aufwärts wandern.

Der Zusammenhang zwischen dem Wechsel im Sinne des Heliotropismus und der Richtung der Vertikalbewegung dieser Organismen konnte nun durch folgende Versuche klar gemacht werden.

Es gelingt, eine Reihe von marinen pelagischen Organismen, z. B. marine Kopepoden, Larven von *Polygordius*, sowie gewisse Süßwasserkrebse, z. B. *Daphnia*, dadurch positiv heliotropisch zu machen, dass die Temperatur des Wassers erniedrigt wird. Eine Erhöhung der Temperatur beseitigt den positiven Heliotropismus, oder macht die Organismen negativ heliotropisch. Dieser Einfluss der Temperatur auf den Heliotropismus ist viel deutlicher bei den erwähnten marinen Formen als bei *Daphnia*. Die Bedeutung dieser Tatsache für die periodischen Tiefenbewegungen der Tiere lässt

1) Groom und Loeb, Biol. Centralbl., Bd. 10, S. 160, 1891.

2) Loeb, Pflüger's Arch., Bd. 54, S. 81, 1893; Bd. 115, S. 564, 1906; Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, S. 199, Leipzig 1906.

sich in wenigen Worten darlegen. Da die Temperatur des Wassers am Tage von der Oberfläche gegen die Tiere stetig abnimmt, so müssen diese Tiere bei ihrer Abwärtswanderung bald in eine Temperatur geraten, in der sie positiv heliotropisch werden. Der positive Heliotropismus hindert ihr weiteres Hinabsteigen und zwingt sie aufwärts zu wandern. Wenn gegen Abend die Temperatur des Wassers abnimmt, so müssen sie infolge ihres positiven Heliotropismus in immer höhere Regionen und endlich an die Oberfläche selbst gelangen.

An der Oberfläche werden sie infolge ihres positiven Heliotropismus festgehalten. Sobald aber am Morgen die Temperatur an der Oberfläche wieder steigt, verschwindet der positive Heliotropismus, und es ist kein weiterer Grund für das aktive Aufwärtsschwimmen der Tiere vorhanden und sie sinken oder schwimmen abwärts. Sie können aber nicht unter eine gewisse Tiefe sinken, da sie alsbald wieder in eine Schicht geraten, in der die Temperatur niedrig genug ist, um sie wieder positiv heliotropisch zu machen.

Es gibt ein zweites Mittel, um diese Tiere positiv heliotropisch zu machen, nämlich der Zusatz von Säure insbesondere Kohlensäure. Dieses Mittel bewährt sich vorzüglich bei Süßwasserorganismen. Die verschiedensten Formen, z. B. Kopepoden oder Algen wie *Volvox*, welche gegen diffuses Tageslicht indifferent oder schwer negativ heliotropisch sind, können durch Zusatz von etwas Säure zum Wasser sofort energisch positiv heliotropisch gemacht werden. Auch diese Tatsache spielt, wie ich glaube, eine entscheidende Rolle bei den periodischen Tiefenbewegungen der pelagischen Tiere. Am Morgen muss nämlich eine Abnahme der Kohlensäurespannung in Seen stattfinden, da ja unter dem Einfluss des Lichtes die Algen die Kohlensäure in Stärke umwandeln. Diese Abnahme der Kohlensäure bedingt eine Abnahme des positiven Heliotropismus. Die Tiere werden, da sie keine aktiven Schwimmbewegungen mehr nach oben ausführen, abwärts sinken oder schwimmen. Während am Morgen eine immer stärker werdende Kohlensäureassimilation stattfindet, tritt am Nachmittag gerade das Gegenteil ein. Der Kohlensäuregehalt des Wassers nimmt stetig zu und wird allmählich wieder einen Wert erreichen, bei dem die Tiere anfangen, positiv heliotropisch zu werden. Der positive Heliotropismus wird sie zwingen, vertikal nach oben zu wandern. Bei Daphnien lässt sich sehr schön zeigen, wie Temperaturabnahme und Zunahme der Kohlensäurespannung zusammenwirken, um die Organismen positiv heliotropisch zu machen. Wenn nämlich die Temperaturabnahme allein oder die Zunahme der Kohlensäurespannung allein nicht ausreicht, diese Tiere positiv heliotropisch zu machen, so gelingt das sehr schön durch eine Kombination beider Mittel.

Noch ein dritter Umstand beeinflusst den Sinn des Heliotropismus,

nämlich das Licht selbst. Sehr intensives Licht hat die Tendenz, gewisse Tiere negativ heliotropisch zu machen. Am schönsten lässt sich das für die ultravioletten Strahlen nachweisen. Es gelingt mit denselben leicht, die Larven von *Balanus* negativ heliotropisch zu machen<sup>3)</sup>. Auch die violetten Strahlen wirken in demselben Sinne, nur schwächer. Es ist kaum nötig, des Näheren auszuführen, dass auch dieser Umstand dahin wirken muss, die pelagischen Organismen zu veranlassen, am Tage abwärts, am Abend aufwärts zu wandern.

Außer diesen und anderen Umständen, welche auf den Sinn des Heliotropismus einen Einfluss haben, kommen noch andere Bedingungen für die täglichen Tiefenwanderungen in Betracht, nämlich der Geotropismus der Organismen und die innere Reibung des Wassers. Auf die Bedeutung der letzteren hat Wolfgang Ostwald zuerst hingewiesen und gezeigt, dass dieselbe mit der Temperatur abnimmt. Deshalb werden pelagische Tiere, deren spezifisches Gewicht größer ist als das von Wasser, am Tage leichter sinken als in der Nacht<sup>4)</sup>.

2. In einer neueren Arbeit von V. Bauer wird die Berechtigung der Zurückführung der periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Organismen auf den Heliotropismus bestritten<sup>5)</sup>. Sonderbarerweise hat aber Bauer nicht mit Planktonorganismen gearbeitet, sondern mit Mysis. Er glaubt bei dieser Form gefunden zu haben, dass dieselbe nur horizontalem Licht gegenüber heliotropisch ist, dass sie aber gegen vertikal einfallendes Licht sich ganz anders verhält. So sollen nach ihm positiv heliotropische Mysiden, wenn die Lichtstrahlen horizontal in das Aquarium fallen, zur Lichtquelle sich bewegen, wenn aber die Lichtstrahlen von oben in das Aquarium fallen, sollen diese Tiere im Gegenteil von der Lichtquelle fortgehen, d. h. nach unten sich bewegen. Er hält es für selbstverständlich, dass die Planktonformen sich ebenso verhalten und in sarkastischer Weise tadelt er mich, dass ich den Einfluss vertikal einfallenden Lichtes nie geprüft habe.

Ich bedauere, dass Bauer meine Arbeiten nicht gelesen hat, und dass er es außerdem unterlassen hat, ein paar Versuche mit richtigen Planktonformen (d. h. mit dem Planktonnetz gefangenen Organismen) anzustellen. Beides hätte er in Neapel leicht ausführen können. Hätte er das getan, so hätte er sich davon überzeugen können, dass seine Behauptungen über meine Versuche und über das Verhalten der pelagischen Planktonformen gegen vertikal einfallendes Licht unrichtig sind.

In der von Groom und mir vor 18 Jahren veröffentlichten Arbeit findet sich folgender Passus: „Wir wollen kurz auf die

3) Loeb, Pflüger's Arch., Bd. 115, S. 576, 1906.

4) Wolfg. Ostwald, Pflüger's Arch., Bd. 95, S. 23, 1903.

5) V. Bauer, Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 8, S. 343, 1908.

Tiefenwanderungen der pelagischen Tiere zurückkommen. Die Erscheinung der periodischen täglichen Tiefenwanderung der Nauplien ging im Glase Wasser vor unseren 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<sup>6)</sup>.“

In der 1893 veröffentlichten Arbeit teilte ich Versuche an marinen Kopepoden mit, die mit dem Planktonnetz gefangen waren und für welche ich besonders den Nachweis führte, dass sie durch das Licht nach oben geführt werden. Die Versuche wurden nämlich in einer vertikalen Eudiometerröhre angestellt und es wurde gezeigt, dass in einer solchen vertikal stehenden Röhre die positiv heliotropischen Tiere bis zur Oberfläche aufsteigen, wenn sie dem von oben einfallenden Himmelslicht ausgesetzt werden. Dass es sich um einen Einfluss des Lichtes und nicht der Schwerkraft handelt, wurde dadurch nachgewiesen, dass, wenn man den oberen Teil der Eudiometerröhre mit einer dunkeln Kappe bedeckte, die Tiere nur bis zum höchsten Punkt des dem Licht ausgesetzten Teiles der Röhre emporsteigen und sich hier sammelten<sup>7)</sup>.

Ich möchte ferner darauf hinweisen, dass ich wohl an Tausenden von positiv heliotropischen Formen experimentiert und stets gefunden habe, dass sie auch vertikal einfallendem Licht gegenüber positiv heliotropisch sind.

Ich wollte jedoch nichts in dieser Frage dem Zufall überlassen und so verschaffte ich mir nach dem Erscheinen der Arbeit von Bauer Süßwasserplankton, das jederzeit in ausgezeichnetem Zustand hier zu haben ist. Im Dunkelzimmer wurde ein Aquarium aufgestellt, in welches durch eine Glühlampe Licht von oben her geworfen wurde. Wie in meinen früheren Versuchen bewegten sich die positiv heliotropischen Daphnien und Kopepoden an die Oberfläche des Aquariums und blieben hier gesammelt. Man sah, dass beständig einzelne Individuen langsam und passiv herabzusinken begannen, dass sie aber alsbald wieder anfangen, aufwärts zu schwimmen. Die Längsachse der Tiere war nahezu vertikal und der Kopf war nach oben gerichtet. Wenn man Daphnien wählt, welche schon natürlicherweise positiv heliotropisch sind oder welche man durch Zusatz von einer minimalen Menge von Kohlensäure positiv heliotropisch macht, so kann man folgendes feststellen. So lange die Tiere so stark positiv heliotropisch sind, dass sie sich auch gegen eine Lichtquelle bewegen, deren Licht horizontal in das Aquarium fällt, so lange schwimmen sie auch an die Oberfläche des Aquariums, wenn man dasselbe von oben erleuchtet. Die Tiere

---

6) Grom und Loeb, Biol. Centralbl., Bd. 10, S. 172, 1891.

7) Loeb, Pflüger's Arch., Bd. 54, S. 106, 1893.

hören erst dann auf, unter dem Einfluss von vertikal einfallenden Strahlen nach oben zu wandern, wenn sie auch aufhören, gegen eine Lichtquelle hin zu schwimmen, welche ihr Licht horizontal in das Aquarium schickt.

Wie es kam, dass die Mysiden in den Versuchen von Bauer sich nicht gegen eine vertikal über dem Aquarium angebrachte Lichtquelle bewegten, vermag ich nicht anzugeben. Ich vermute, dass die Mysiden, an denen dieser Autor arbeitete, nur einen geringen Grad heliotropischer Empfindlichkeit besaßen, und deshalb überhaupt nicht zu Schlüssen über das Wesen der heliotropischen Reaktionen und ihrer Beziehung zu den Tiefenbewegungen zu gebrauchen waren. Es könnte aber bei den Mysiden noch ein anderer Umstand in Betracht kommen, nämlich dass es den Tieren schwer ist, längere Zeit vertikal aufwärts zu schwimmen, oder ihren Körper vertikal im Wasser zu halten.

### A. Correction.

C. M. Child.

*In the first part of the paper entitled „Driesch's Harmonic-equipotential Systems in Form Regulation“ (Biol. Centralbl., Bd. XXVIII, Nr. 18, Sept. 15, 1908) certain accidental transpositions appear, involving parts of the text and a footnote. Unfortunately the writer failed to receive the proof-sheets of this paper in time to correct these errors before the paper appeared, and since they destroy the continuity of certain paragraphs and the sense of certain statements, he desires to note the following corrections to be made:*

*From the word „he“ in the first line of page 585 go to the word „says“ in the fifth line of the matter printed as footnote on p. 585. The sentence should read: „In Driesch's recent criticism of my work (Driesch, 1908, I, p. 413), he says: „Wo also in aller Welt habe ich von mathematisch-strikter Proportionalität geredet“ etc. All that follows in the footnote on pages 585 and 586 as printed, belongs to the text, not to the footnote, and should follow the sentence quoted above.*

*From the end of the footnote as printed, i. e., from the last word of the footnote on p. 586, continue on the sixth line of p. 586 with the words: „Driesch (1899b, pp. 120—121) has attempted“ etc.*

*The footnote requires further correction, as follows: Beginning with the words, „Repeated incorrect statements“ in the fourth and fifth lines of the footnote on p. 585, continue on the first line of the text on page. 585 with the words „such as this“. All that follows from this point to the word „entelechie“ in the fifth line of page. 586 should appear in the footnote, not in the text.*

*Hull Zoological Laboratory. University of Chicago, Octobre, 1908.*

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Loeb Jacques

Artikel/Article: [Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. 732-736](#)