

- δ) Schwärzlich, Haare in Gruppen zusammengeklebt, Stromata einer Pyrenomycete.
26. Von Raupen ausgefressene, im Absterben begriffene Zweigspitze.
- 26a. Zweigspitze eines vom Blitz getroffenen Baumes mit frischen Seitentrieben.
27. Dornen von der im Chaco gefundenen gelbblühenden Mimosacee.
Acacia sp.
- a) Von Raupen ausgefressene Dornen. Größe ca. 1:1.
- I. Von außen, aus dem Loch die Puppenhülle hängend (das Innere ausgefressen von der Larve der Tineide, die aus der Puppenhülle schlüpfte).
- II. Erst teilweise ausgefressener Dorn noch mit zum Teil durch Gespinstfäden verbundene Kotmasse der Raupen; ohne Öffnung nach außen.
- III. Das Innere eines solchen Dornes (wie bei I), mit Resten von Mark und Raupenkot, noch ohne Außenöffnung, von einer Raupe besetzt.
- f) Ausgefressener Dorn, besetzt mit *Pseudomyrma Fiebriqi* Forel. Größe ca. 1:1.
- I. Ohne Öffnung nach außen, aber kommunizierend mit dem Stengel der Pflanze.
- II. Mit Öffnung (an der umgebrochenen Stelle).

Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis.

Erwiderung an J. Loeb.

Von Victor Bauer (Neapel).

J. Loeb benutzt einen gegen eine Äußerung von mir gerichteten Angriff, um die Resultate seiner bekannten Phototaxisuntersuchungen, soweit sie sich auf das Problem der periodischen Tiefenwanderung des Planktons beziehen, noch einmal im Zusammenhang darzustellen¹⁾. Ich glaube mich in der Erwiderung auf diesen Angriff um so eher kurz fassen zu können, als ich das Problem der Abhängigkeit der täglichen Vertikalwanderungen des Planktons vom Licht in meiner Arbeit nur kurz gestreift habe, in der es mir wesentlich um andere Dinge zu tun war. Auf die von Loeb mit herangezogenen Untersuchungen, welche mit meiner Äußerung in keinem direkten Zusammenhang stehen, werde ich daher hier nicht eingehen. Loeb's Vorwürfe beziehen sich auf meinen folgenden Passus: „Sie (nämlich „die vertikalen Wanderungen, welche der Tag- und Nachtperiode entsprechen“), setzen stets das Vorhandensein regulierender Apparate voraus, welche die Tiere bei abnehmender Tageshelligkeit in hellere Schichten hinaufführen und wiederum aus zu intensiver Beleuchtung in die schützende Tiefe hinabtauchen lassen. Ganz allgemein hat man nun die Tiefenregulierungsreflexe mit der Phototaxis oder gerichteten Bewegung in einem horizontalen Lichtgefälle identifiziert. Die bei der üblichen Phototaxis-

1) Loeb, J. (1908). Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Diese Zeitschr., Vol. 28, p. 732—736.

anordnung, d. h. in einem Glasgefäß mit seitlich angebrachter Lichtquelle, erhaltenen Resultate wurden auf die Verhältnisse im Freien übertragen und dementsprechend die Tiefenwanderung durch positive oder negative Phototaxis „erklärt“ (vgl. besonders die Arbeiten von Loeb, z. B. On the influence of light on the periodical depth migration of pelagic animals, in Bull. U. S. Fish. Comm. 1893, Vol. 13, p. 65).

Wir sahen jedoch oben im dritten und vierten Versuch, wie wichtig die Beachtung der Tatsache ist, dass die Lichtabnahme, die im Meer durch Absorption des Lichtes im Wasser entsteht, in vertikaler Richtung erfolgt, während wir im Phototaxisversuch ein Lichtgefälle in horizontaler Richtung erzeugen. Besonders drastisch ist für diese Betrachtung das Verhalten von *Macropsis Stabberi* v. Ben. Diese Art strebt einer seitlich angebrachten Lichtquelle unter allen Umständen zu, ist also positiv phototaktisch. Beleuchtet man sie aber von oben, wie es den natürlichen Verhältnissen im Freien entspricht, so entflieht sie dem hellen Licht durch Untertauchen in die Tiefe. Die Regulierung der Tiefenverteilung fällt, wie wir sahen, ganz anderen Muskelgruppen zu als die Regulierung der horizontalen Bewegungsrichtung.“

Loeb wirft mir nun zunächst vor, dass ich „nicht mit Planktonorganismen gearbeitet“ habe, „sondern mit Mysis“. Er zitiert dann meine obigen Angaben über das Verhalten der Mysiden im vertikalen und horizontalen Lichtgefälle und knüpft daran die Bemerkung: „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.“

Ich möchte dazu folgendes bemerken: Die Mysiden zu den Planktontieren zu zählen, scheint mir nicht unberechtigt, da Hensen selbst, welcher bekanntlich die Bezeichnung Plankton einführte, sie dazu zählt²⁾. Da aber Loeb ein eigenes Kriterium für „richtige Planktonformen“ anführt, indem er dazu nur „mit dem

2) Z. B. Hensen, Das Plankton der östlichen Ostsee und des Stettiner Haffs (VI. Bericht der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere, in Kiel, p. 108). Die Mysiden der Plankton-Expedition hat Hensen A. Ortmann zur Bearbeitung übergeben, welcher ihr Vorkommen sowohl im Hochsee- wie im Küstenplankton ausdrücklich betont.

Planktonnetz gefangene Organismen“ rechnet, will ich nicht unerwähnt lassen, dass die von mir untersuchten Tiere in der bequemsten Weise mit dem Planktonnetz gefangen werden können und sich häufig genug in dem an der Neapler Station täglich zur Untersuchung gelangenden Auftrieb finden.

Es beruht ferner auf einem Missverständnis, wenn Loeb meiner oben zitierten Bemerkung entnimmt, ich habe die „Berechtigung der Zurückführung der periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Organismen auf den Heliotropismus“ bestreiten wollen. Ich habe nur die Berechtigung bestritten, aus den Resultaten von Phototaxisversuchen mit horizontal einfallendem Licht ohne weiteres Schlüsse auf das Verhalten der Tiere im vertikalen Lichtgefälle, wie es den natürlichen Verhältnissen entspricht, zu ziehen. Und ich halte auch jetzt die Ansicht aufrecht, dass zum Nachweis vertikaler Phototaxis Versuche mit senkrecht einfallendem Licht, wie sie z. B. von Rádl und Parker angestellt wurden, unerlässlich notwendig sind. Dass Loeb solche Versuche in seinen älteren Arbeiten beschrieben habe, davon hat mich auch die erneute Lektüre der von ihm zitierten Stellen nicht überzeugen können.

Der erste Versuch, welchen Loeb zitiert, um zu beweisen, dass er mit senkrecht einfallendem Licht gearbeitet habe, ist der Untersuchung entnommen, welche er mit Groom zusammen über die Phototaxis der *Balanusnauplien* angestellt hat³⁾. Die Fortsetzung der wieder abgedruckten Stelle lautet dort auf p. 173: „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 in bezug auf die Richtung der Lichtstrahlen⁴⁾. 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.“

Loeb hebt also ausdrücklich hervor, dass er im Versuch nicht den im Meere herrschenden Lichteinfall hergestellt habe, sondern dass ein Unterschied in der Einfallrichtung des Lichtes gegenüber den natürlichen Bedingungen bestanden habe.

Das zweite Zitat, welches Loeb mir vorwirft, nicht berücksichtigt zu haben, entstammt seiner Arbeit „über künstliche Um-

3) Groom, Th. T. u. Loeb, J. (1890). Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Diese Zeitschr., Vol. 10, p. 160—177.

4) Von mir gesperrt.

wandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt⁵⁾. Marine Copepoden steigen in einer senkrecht gestellten Röhre bis zur Oberfläche auf, wenn sie „von oben einfallendem Himmelslicht ausgesetzt werden“. Besonderen Wert legt der Verfasser auf den Umstand, dass die Tiere, wenn man den oberen Teil der Röhre mit einer dunklen Kappe bedeckte, „nur bis zum höchsten Punkte des dem Licht ausgesetzten Teils der Röhre emporstiegen und sich hier sammelten“. Gerade an diesem Punkte aber herrschen nach meiner Ansicht Beleuchtungsverhältnisse, die von den im Meer obwaltenden möglichst verschieden sind. Denn an der Grenze des hellen und dunklen Teils der Röhre werden gerade die senkrecht von oben einfallenden Strahlen, deren Einfluss geprüft werden soll, durch die dunkle Kappe abgeschlossen. Dagegen trifft die Tiere bei dieser Versuchsanordnung viel diffuses Licht von den Seiten und von unten her. Parker hat sogar den gleichen Versuch ausdrücklich deshalb angestellt, um zu zeigen, dass bei Beleuchtung von unten her die negative Geotaxis der *Labidocera*-Weibchen durch positive Phototaxis verdeckt wird⁶⁾.

Ich komme zu dem Resultat, dass wenn Loeb sagt, er habe „wohl an Tausenden von positiv heliotropischen Formen experimentiert und stets gefunden, dass sie auch vertikal einfallendem Licht gegenüber positiv heliotropisch sind“, ich diese Tatsache aus seinen bisherigen Publikationen nicht habe entnehmen können.

Auf die Versuche einzugehen, welche Loeb in dem gegen meine Äußerung gerichteten Artikel neu beibringt, verschiebe ich bis zum Abschluss eigener Untersuchungen. Ich hoffe durch sie zu zeigen, dass die Mechanismen der Tiefenregulierung bei den verschiedenen Formen recht verschiedene sind und dass die beispielsweise für eine Daphnidenform festgestellte Reaktionsweise nicht einmal für andere Arten derselben Familie, geschweige denn für alle Planktonformen verallgemeinert werden kann.

Mit einem Wort sei endlich Loeb's Kritik meiner Experimente mit Mysiden berührt. Wenn er glaubt, dass ich bei diesen Tieren eine vertikale Phototaxis deshalb nicht habe beobachten können, weil vielleicht die Mysiden überhaupt nur schwach phototaktisch seien, so muss ich demgegenüber betonen, dass sie vielmehr außerordentlich deutlich durch ein horizontales Lichtgefälle gerichtet werden, und zwar sind sie je nach ihrem Adaptationszustand bald positiv bald negativ phototaktisch. Aber auch dann, wenn sie, wie ich gezeigt habe, durch Adaptation an eine bestimmte Lichtintensität ihre Bewegungsfreiheit wiedererlangt haben, schwimmen sie zwar

5) In: Arch. ges. Physiol. Vol. 54 (1893), p. 81—107.

6) Parker, G. H. (1901). The reactions of Copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth-migrations. In: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 21, p. 115.

beliebig zur Lichtquelle hin oder von ihr weg, jedoch immer parallel zur Richtung horizontal einfallenden Lichts. Ebenso deutlich aber, wie ihnen eine bestimmte Bewegungsrichtung durch horizontalen Lichteinfall aufgezwungen wird, ebenso unabhängig sind sie bei der Vertikalbewegung. Diese besteht nämlich keineswegs darin, dass die Tiere bei Lichteinfall von oben senkrecht in die Tiefe tauchen, sondern statt wie normalerweise horizontal sind ihre Bewegungsbahnen schwach nach unten geneigt. Sie sind dies auch dann — und das ist wohl ausschlaggebend —, wenn man sie, statt senkrecht von oben, von unten beleuchtet. Der Fluchtreflex in die Tiefe ist also keine Phototaxis, denn er wird zwar durch das Licht ausgelöst, die Richtung der Bewegung ist jedoch nicht von der Richtung des Lichtgefälles, sondern von einer andern richtenden Kraft, wahrscheinlich der Schwerkraft, abhängig.

Ob sich dieses Verhalten der Mysiden für andere Planktonformen verallgemeinern lässt, ist natürlich ohne spezielle Untersuchung nicht zu sagen — am wenigsten halte ich es für „selbstverständlich“ wie mir Loeb vorwirft. Ich möchte jedoch einige Angaben aus der Literatur zitieren, welche zeigen, wie wichtig auch bei Daphniden und Copepoden, die auch Loeb zweifellos zum Plankton rechnet, die Beachtung des Unterschiedes zwischen vertikaler und horizontaler Beleuchtung ist.

Rádl beschreibt bei einer nicht näher angegebenen Cladocerenart einen Fluchtreflex in die Tiefe, welcher bei intensiver Beleuchtung eintritt und nach seiner Ansicht „nicht als Phototropismus zu deuten“, sondern eine Reizerscheinung ist, „welche in ein anderes Gebiet gehört“⁷⁾. Aber auch bei schwachem Licht, dem gegenüber die horizontal beleuchteten Tiere positiv phototaktisch sind (l. c. p. 93, 94), ist ihr Verhalten bei vertikaler Beleuchtung abweichend: „Zwar schwimmen die von oben beleuchteten Cladoceren vorzugsweise auf der Oberfläche, die von unten wieder am Boden, allein in diesen Ebenen in allen möglichen Richtungen“ (l. c. p. 92).

Parker untersuchte die gerichteten Bewegungen des Copepoden *Labidocera aestiva* Wheeler und beschreibt bei den Männchen einen Unterschied im Verhalten bei horizontaler und bei vertikaler Beleuchtung: „Although it is generally not difficult to drive a male *Labidocera* by light back and forth horizontally through a jar, I found it almost impossible to drive them up or down through a thickness of water equal to that through which they would move horizontally“ (l. c. p. 115).

Es scheint hiernach bei den verschiedensten Formen nicht gleichgültig zu sein, ob man im Versuch die Verhältnisse im Freien

7) Rádl, E. (1903). Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig, bei Engelmann, p. 93.

nachzuziehen sucht, oder ob man die Tiere durch Beleuchtung von der Seite unter mehr oder weniger künstliche Bedingungen bringt. Natürlich schließt das nicht aus, dass es auch Formen gibt, bei denen ebenso vertikale Phototaxis wie horizontale vorkommt und dass event. sogar vertikale Phototaxis allein die tägliche Vertikalwanderung bewirken kann.

Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

Die zyklische Fortpflanzung der Pflanzenläuse.

Von A. Mordwilko, Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

II. Die Migrationen der Pflanzenläuse.

3. Entstehung der gesetzmäßigen periodischen Migrationen bei den Pflanzenläusen¹⁾. Einige Eigentümlichkeiten in der zyklischen Fortpflanzung der nicht migrierenden Läuse.

Wir beabsichtigen in diesem Kapitel die Frage zu untersuchen, auf welche Weise bei vielen Pflanzenläusen die Erscheinung gesetzmäßiger, in regelmäßigen Zeitperioden sich wiederholender Migrationen von den einen Pflanzen (den Hauptgewächsen, als welche nur holzartige auftreten) auf andere (die meist krautartigen Zwischen- gewächse) — worauf die Läuse nach einigen Generationen wieder auf die Hauptgewächse zurückkehren, wo ihr Generationszyklus denn auch zum Abschlusse kommt — zur Ausbildung gelangen konnte.

Zu Migrationen, wie auch überhaupt zum Herüberfliegen von der einen Pflanze auf eine andere, sind naturgemäß nur die mit Flügeln versehenen Individuen befähigt. Diese Eigenschaft besitzt unter den Pflanzenläusen nur ein Teil der parthenogenetischen Weibchen und nur bei einigen Arten der Unterfamilie der *Aphidinae* können auch die Männchen geflügelt sein (bisweilen bei gleichzeitigem Vorkommen ungeflügelter Männchen). Die geflügelten parthenogenetischen Weibchen entwickeln sich aus noch indifferenten Larven dann, wenn die Ernährungsbedingungen auf der entsprechenden Nährpflanze ungünstiger werden. In solchen Fällen fliegen die geflügelten Weibchen meist auf andere Gewächse der gleichen, oder einer anderen, ihnen passende Ernährungsbedingungen bietenden Art über. Sie beginnen auf den neuen Gewächsen zu saugen und setzen hierauf ihre Jungen resp. Eier (*Phyllocerinae*) ab.

1) Der dem nachstehenden Aufsätze zugrunde liegende Gedanke war von dem Verf. bereits im Jahre 1901 (Zur Biologie und Morphologie der Pflanzenläuse, russisch, T. 2, Hor. Soc. Entom. Ross., T. 33, pp. 999—1103 [992—996 des Sep.-Abdr.]) kurz ausgesprochen, aber nicht weiter entwickelt worden; dieses geschieht hier zum ersten Male.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Bauer Victor

Artikel/Article: [Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis.
Erwiderung an J. Loeb. 77-82](#)