

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel**      und      **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

---

**Bd. XXX.**

**1. Januar 1910.**

**N<sup>o</sup> 1.**

---

Inhalt: Ewald, Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. — Nüsslin, Zur Biologie der Gattung *Chermes* (1. a. S.) III. — Capparelli, Ueber das Verhalten einiger fester, in Flüssigkeiten schwebenden Körper bei den Phänomenen der Hygrometrie. — Heidenhain, Plasma und Zelle. — Aufforderung. — Berichtigungen.

---

## Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen.

Von Wlfg. F. Ewald.

### Einleitung.

Den Anstoß zu meinen im folgenden zu beschreibenden Versuchen über die Lichtreaktionen einiger Süßwassercladoceren gab der Wunsch, eine Erklärung des merkwürdigen Phänomens der täglichen Vertikalwanderungen dieser Tiere zu versuchen. Es wird daher nötig sein, der Arbeit einige Worte über diese biologische Erscheinung vorzuschicken, um die Problemlage klarzustellen. Schon von Weismann und Forel, später auch von Hofer, Steuer und neuerdings besonders Ruttner wurde gezeigt, dass ein großer Teil der zu aktiven Schwimmbewegungen befähigten Planktonorganismen nachts in ungeheuren Mengen an der Oberfläche des Wassers anzutreffen ist, während tagsüber die höheren Wasserschichten fast frei von Zooplankton bleiben. Es zeigte sich, dass die Hauptmenge der Tiere während des Tages in einer Tiefe anzutreffen war, die augenscheinlich ganz von der Klarheit des Wassers abhing. So fand Forel für den Genfer See als untere Grenze der täglichen

Wanderung die Tiefe von 20 m, während sich nach Apstein in den flachen trüben Seen der norddeutschen Tiefebene die Wanderung innerhalb der ersten 2 m abspielt. Auch die Jahreszeiten bringen hier naturgemäß einen Wechsel, da im Herbst und Winter das Wasser klarer, also auch die Wanderung größer zu sein pflegt. Schon diese Beobachtungen wiesen auf das Licht als Ursache der Wanderungen hin. Noch wahrscheinlicher wurde ein solcher Zusammenhang, als Ruttner genaue Zahlen für das Anwachsen und Abnehmen der Planktonmenge an der Oberfläche des Plönersees lieferte. Es wurde für alle Tages- und Nachtstunden die relative Anzahl von Individuen jeder vorkommenden Planktonspezies in einem Liter Oberflächenwasser bestimmt. Dabei zeigte sich, dass für die meisten Spezies die Menge der Tiere im Laufe des Nachmittags langsam zunahm, um gegen oder nach Mitternacht ihr Maximum zu erreichen. Bei Sonnenaufgang wurden die Zahlen schnell geringer; manche Arten verschwanden ganz. Um die Mittagszeit war das Minimum erreicht und es begann wieder das Ansteigen. Leider fehlen bis jetzt noch Angaben über den Verbleib der Tiere unterhalb der Oberfläche, und doch wären solche Untersuchungen zur Erkenntnis der Ursachen des gesamten Phänomens dringend notwendig. Nur Steuer hat bisher in der alten Donau mit aneinandergereihten Glasrohren Versuche gemacht, die im Wasser versenkt wurden und in verschiedener Höhe gegeneinander abgesperrt werden konnten. Es ließ sich in dieser Weise feststellen, in welchem Teil der Gesamtlänge des Rohres die vorher eingesetzten Tiere zurzeit aufhielten. Es ergab sich, dass stets nur ein Teil der Tiere einer und derselben Spezies sich an der Wanderung beteiligte, die übrigen aber gleichmäßig in der ganzen Länge des Rohres verteilt waren. Gegen die Versuchsanordnung lässt sich allerdings manches einwenden. Sowohl von Steuer wie von Ruttner wird konstatiert, dass die jungen Tiere (Nauplien, Cyclopidstadien) regelmäßig früher an der Oberfläche erscheinen und später verschwinden als die erwachsenen. Nach Untersuchungen von Francé u. a. soll auch die Witterung (Wind, Regen) einen Einfluss auf die Wanderungen haben, ebenso starker Mondschein. Ostwald hält die Zunahme der inneren Reibung des Wassers durch die nächtliche Abkühlung für die Ursache der Erscheinung, berücksichtigt dabei aber nicht, dass dann auch das Phytoplankton an der Wanderung teilnehmen müsste, was nach Ruttner nicht der Fall ist. Aus Untersuchungen von Regnard und Verfasser geht hervor, dass die Absorption des Lichtes innerhalb der ersten 2 m eines Gewässers bereits so stark ist, dass die Lichtstärke auf mindestens  $\frac{1}{10}$  ihres Wertes an der Oberfläche reduziert wird. Wir haben demnach in der Abnahme des Lichtes im Wasser ein sehr kräftiges physiologisches Agens vor uns, welches wohl geeignet erscheint, zur Erklärung der besprochenen

Erscheinungen herangezogen zu werden. Das ist denn auch geschehen und es war zuerst Loeb, der über die physiologischen Bedingungen einer solchen Wirkung des Lichtes größere Klarheit schaffte. Loeb untersuchte als erster den tierischen „Heliotropismus“ und schloss aus dem Vorhandensein dieser Reaktionsform bei zahlreichen Planktonorganismen, dass die täglichen Vertikalwanderungen zu dem Heliotropismus in Beziehung stehen müssten. Da aber Loeb die neueren Untersuchungen über die Wanderungen nicht zur Verfügung standen und auch sonst der in dieser Weise angedeutete Zusammenhang nicht näher untersucht worden ist, so schien mir in dieser Richtung eine Lücke in unseren Kenntnissen vorzuliegen. Ich habe daher versucht, unter Berücksichtigung aller erreichbaren Arbeiten über tierische und pflanzliche Lichtreaktionen sowie der erwähnten Beobachtungen über die täglichen Wanderungen, das ganze Problem von einer neuen Seite anzugreifen, sowohl praktisch wie theoretisch. Ich habe dabei in den biologischen Beobachtungen ein äußerst wertvolles Corrigenes des physiologischen Experimentes gefunden. Meine Versuche wurden in der Hauptsache unter Anleitung von Herrn Professor Doflein, dem ich für seine wissenschaftliche Unterweisung zu bleibendem Danke verpflichtet bin, im Münchener Zoologischen Institut angestellt. Wo es die Sache erfordert, beziehe ich mich außerdem auf eine Reihe von Versuchen, die ich selbständig im Jahre 1906 angestellt und in einem Vortrage vor dem zoologischen Seminar des Instituts im Juli 1906 zusammengefasst habe. Die verwendete Versuchsanordnung ist aus der Abbildung 1 ersichtlich. Ich bin davon abgekommen, für gewöhnliche Versuche mit flachen Schalen zu operieren, wie dies bisher meist geschehen ist, weil die natürlichen Bewegungen der Tiere sich vorwiegend in vertikaler Richtung abspielen und durch seitlichen Lichteinfall wesentlich modifiziert werden, wie sich weiter unten ergeben wird. Flache Schalen wurden nur verwendet, wo dies im Wesen des Versuches lag.

## I.

### Deskriptiver Teil.

#### A. Die Orientierung.

Zu einer genauen Betrachtung lokomotorischer Reaktionen eines Tieres ist es notwendig, sich über die Orientierungsmittel des Versuchsobjektes im Raum klar zu sein. Während die höheren Crustaceen, aber auch die Medusen, mit Statocysten ausgerüstet sind, die ihnen eine Orientierung mit Hilfe der Schwerkraft ermöglichen, scheinen den Cladoceren wie vielen anderen planktonischen Organismen solche Orientierungsorgane zu fehlen. Es ist von vornherein nicht anzunehmen, dass die Schwerkraft für diese Tiere eine orientierende Bedeutung hat, wenn ihnen die Organe fehlen, um

Schwerkraftsreize zu rezipieren<sup>1)</sup> und auf den lokomotorischen Apparat zu übertragen. Sollten dennoch primitive Organe dieser Art vorhanden sein, so spielen sie jedenfalls für die Orientierung der Tiere eine ganz untergeordnete Rolle. Denn aus den weiterhin zu beschreibenden Erscheinungen der Orientierung zum Licht wird sich ergeben, dass eine Orientierung zur Schwerkraft sich im Verhalten der Tiere in keiner Weise bemerkbar macht.

Dagegen wirkt die Schwerkraft stets dadurch, dass ein Absinken der Tiere eintritt, sobald die lokomotorischen Bewegungen aufhören. Je nach der besonderen Bauart des Organismus wird hierbei eine ganz bestimmte Körperlage eingehalten, welche sich aus der Verteilung von Widerständen und Massen am Körper des Tieres ergibt. Bei *Daphnia* z. B., wo die Antennen mit ihrem großen Reibungswiderstand am oberen Teile des Leibes angesetzt sind, der Schwerpunkt dagegen ziemlich tief liegt, tritt das passive Gleichgewicht bei annähernd senkrechter Körperstellung ein, während bei *Bythotrephes* der ungeheure Schwanzstachel ganz andere Reibungswiderstände und damit eine andere, etwa horizontale, passive Gleichgewichtslage bedingt. Die Schwerkraft wirkt also in direkter (nicht durch ein statisches Organ vermittelter), durch die Körperbeschaffenheit der Tiere bedingter Weise allein auf die passive Orientierung im Raum.

a) Augen. In ganz anderer Art wirkt das Licht, welches für die aktive Bewegung, und nur für diese, von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auf die näheren Umstände dieses Vorganges hat m. W. zuerst Rádl hingewiesen, der die Abhängigkeit der Orientierung vom Licht für eine große Anzahl von Tierformen durch sorgfältige Versuche festgestellt hat. Ich habe diese Versuche an zahlreichen Cladocerenarten nachgeprüft und dabei mit einigen Abweichungen die Rádl'schen Befunde bestätigt gefunden.

Rádl experimentierte u. a. an Daphniden und entdeckte bei ihnen die eigenartige Tatsache, dass ihre Augen zur Lichtquelle eine feste Einstellung behalten, wie auch die Körperstellung wechselte. Legt man eine *Daphnia* auf einen Objektträger, der auf dem Tisch eines Mikroskops befestigt wird, so vollführt das Tier solange Bewegungen mit den Antennen, bis es in eine bestimmte Lage zur Lichtquelle (Fenster, Lampe) kommt. Diese Lage ist die gleiche, wie sie von im Wasser freischwebenden Exemplaren eingehalten wird. Das Tier steht dabei mit seiner Längsachse in einem kleinen Winkel (etwa 20°) zur Vertikalen und zwar so, dass der ganze Körper um diesen Winkel kopfübergedreht zu sein scheint. Dreht man nun den Tisch des Mikroskops langsam herum, nachdem man

---

1) Ich nenne im folgenden nach Beer, Bethe und von Uexküll „Vorschläge zur Einführung einer objektivierenden Nomenklatur in die Physiologie“ die Wahrnehmung eines Reizes Rezeption, das Sinnesorgan Rezeptor.

zuvor die *Daphnia* durch ein Deckgläschen festgeklemmt hat, so muss der Körper des Tieres der Drehung folgen. Das Auge dagegen behält seine Einstellung zum Licht bei und beginnt daher, sich gegen den Körper zu drehen. Dabei sieht man, wie der obere und untere Augenmuskel, die in der Ausgangsstellung gleich lang waren, sich in ihrer Länge verändern. Der dem Licht zugewendete verkürzt sich, der Antagonist wird gedehnt. Das Tier macht dabei mit den Antennen heftige Bewegungen, um der Verschiebung entgegenzuarbeiten und die Spannungsdifferenz der beiden Muskeln auszugleichen. Nach einer Winkel-

strecke von  $45-60^{\circ}$  von der Ausgangslage hat die Kontraktibilität des einen Augenmuskels ihre Grenze annähernd erreicht und das Auge vermag nun das Licht nicht mehr zu fixieren. Es muss jetzt ebenfalls der Körperdrehung immer mehr folgen. Dieser Zustand hält an bis die Drehung des Objektisches  $180-280^{\circ}$  beträgt. Auf dieser Strecke sieht man das Auge erst hin und her zucken und dann plötzlich in die entgegengesetzte extreme Stellung überspringen. Der vorher kontrahierte Muskel erschlafft, während der Antagonist maximal kontrahiert wird. Dadurch kann das Auge wieder in der alten Weise die Lichtquelle fixieren, nur diesmal von der anderen Seite. Bei weiterer Drehung wird dann bald die Ausgangsstellung und damit die gleichmäßige Kontraktion der Augenmuskeln wieder erreicht. Diese Körperstellung, welche für den Beobachter durch den gleich-

mäßigen Kontraktionszustand der Augenmuskeln angezeigt wird, ist die Normallage zum Licht. Dadurch, dass das Tier diese Lage reflexmäßig einzuhalten bestrebt ist, zeigt es sich im Raume orientiert. Da das Licht im Wasser äußerst gleichmäßig von oben kommt (der schrägste Einfallswinkel des Lichts beträgt  $48^{\circ}$  zur Vertikalen) und reflektiertes Licht wegen der starken Absorption im Wasser keine große Rolle spielt, so sind die lichtorientierten Planktonten fast genau so eindeutig orientiert wie die statisch orientierten Formen; die orientierende Kraft greift in einem Falle von oben, im anderen von unten an.

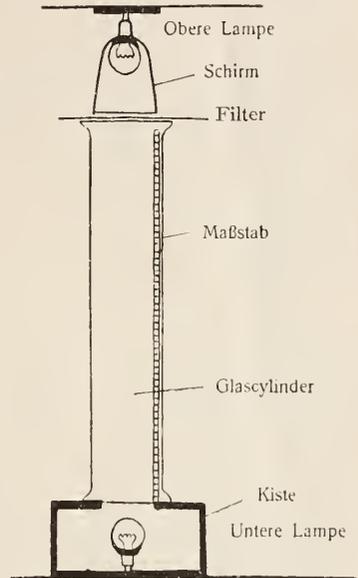


Fig. 1. Versuchsanordnung: Der Apparat wird in einer Dunkelkammer aufgestellt. Obere und untere Lampe können für sich eingeschaltet werden.

Die vorstehend geschilderten Augendrehungen beobachtete ich außer bei *Daphnia* auch bei *Bythotrephes*, während ich sie bei *Sida* und *Leptodora* nicht feststellen konnte, obwohl sich diese beiden Formen in ihrem Verhalten zum Licht sonst nicht abweichend zeigen. Ich muss daraus schließen, dass die Beweglichkeit des Auges zur Orientierung nicht nötig ist und wohl nur die Bedeutung hat, das Fixieren der Lichtquelle bei den fortwährenden Lageveränderungen des schwimmenden Tieres zu erleichtern, ihm gewissermaßen mehr Spielraum zu lassen. Wenn also die Augendrehungen auch zur Erklärung der ganzen Orientierungserscheinungen wesentlich beigetragen haben, so sind sie doch nur ein Nebenumstand. Nimmt man an, dass die Reizung der einzelnen Augennerven auf dem Weg über das Ganglion opticum und G. cerebrale Reflexbewegungen der Antennen auslöst, die ihrerseits die Regulierung der Lage herbeiführen, so folgt daraus ohne weiteres, dass die Bewegungen der Augenmuskeln sekundäre Erscheinungen sind. Der Bau des Cladoceren-Auges, das aus einer größeren Anzahl auf der Peripherie einer Kugel in allen Richtungen des Raumes angeordneter Kristallkegel besteht, an deren Grunde Optikusfasern endigen, legt eine solche Auffassung nahe.

b) Körper. Wenn die angeführten Beobachtungen über die Orientierung im Raum richtig sind, so muss sich zeigen lassen, dass die Cladoceren sich auch bei ihren freien Bewegungen in bestimmter Weise zur Lichtquelle einstellen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Rádl führt die Beobachtung an, dass sich *Daphnia* stets mit dem Rücken der Lichtquelle zuwendet, sei es, dass das Licht von oben, von der Seite oder von unten komme. Das ist richtig mit einer Einschränkung, die ich weiter unten behandeln werde (kleine Lokomotionsperioden).

Ich habe in dieser Richtung an einer ganzen Reihe von Cladocerenarten Versuche angestellt und fand überall das gleiche Verhalten. *Daphnia* dreht seitlichem Licht den Rücken zu und kann durch von unten kommendes Licht stundenlang in verkehrter Körperlage gehalten werden, wobei die Tiere aber schließlich stets zugrunde gingen. (Die Heizwirkung der elektrischen Lampe wurde bei diesen Versuchen durch eine Umströmung des Versuchsgefäßes mit kaltem Wasser aufgehoben.) Eine Spezies, *Daphnia sima* aus dem Starnberger See, welche von Natur mit abwärts gewendetem Rücken schwimmt, wendet diesen bei Unterlicht nach oben. Einige Exemplare von *Sida crystallina* brachte ich in einem Glaszylinder zwischen zwei gleich starke Glühlampen. Die Tiere hielten sich genau in der Mitte zwischen beiden Lichtquellen auf und da sie abwechselnd der oberen und der unteren näher kamen, schwammen sie bald aufgerichtet, bald verkehrt. So beschrieben sie dauernd in der Mittelzone Kreise, wie sie in Fig. 2 dargestellt sind. Die

Erklärung für die Regelmäßigkeit der Bewegung ist in dem weiter unten zu beschreibenden negativen Phototropismus der Tiere zu finden. Ich habe einigen *Daphnia magna* die Augen durch Quetschen oder Ausstechen mit einer feinen Nadel zerstört. Die so operierten Tiere krochen stundenlang mittels kurzer rascher Antennenschläge auf dem Boden einer Glasschale umher, konnten sich aber nur äußerst langsam vom Fleck bewegen und die Normallage nicht mehr einnehmen. Obwohl ich so vorsichtig wie möglich verfuhr, ist natürlich bei der Kleinheit des Objektes nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob die beobachteten Ausfallserscheinungen, was Kraft und Orientierung der Lokomotion betrifft, allein auf Rechnung der Augenexstirpation zu setzen sind.

Aus den vorstehend zusammengestellten Tatsachen geht jedenfalls hervor, dass die aktiven Schwimmbewegungen der Cladoceren vom Licht orientiert werden, d. h. dass diese Tiere ihre Lage im Raum dadurch einhalten, dass sie stets die Lichtquelle fixieren und gewöhnlich den Körper zur Augeneinstellung in eine bestimmte, als Normalstellung zu bezeichnende Lage bringen. Die Körperlage ist nicht notwendig immer die gleiche; sie kann unter ungleicher Spannung der Augenmuskeln verändert werden. Wann das geschieht, soll im folgenden gezeigt werden. Vorwiegend vollzieht sich die Bewegung der Cladoceren so, dass sie in der Richtung auf die Lichtquelle durch Abwärtsschlagen der Antennen der Schwerkraft entgegenarbeiten.

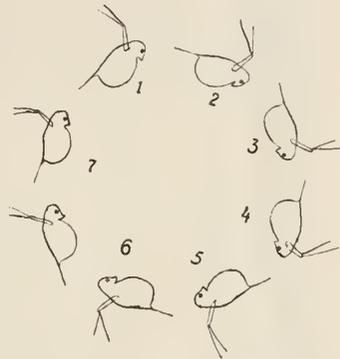


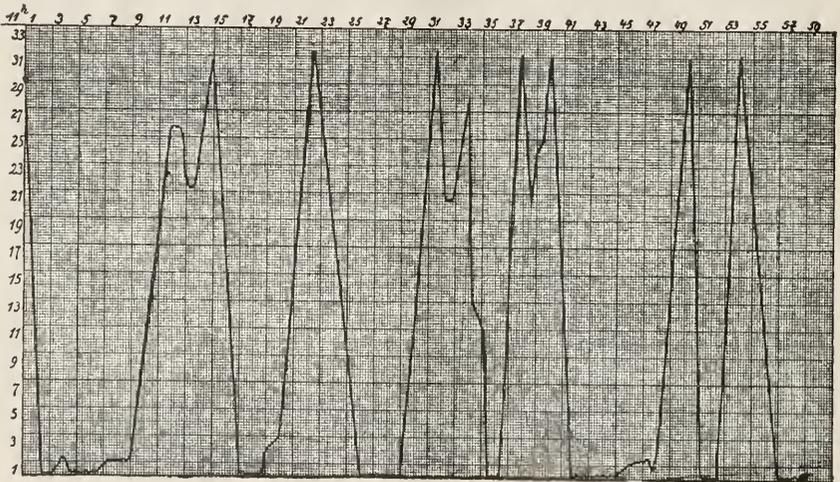
Fig. 2. *Daphnia*.

### B. Die Lokomotion.

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich nun merkwürdigerweise, dass die Antennenschläge durchaus nicht gleichmäßig stattfinden. Vielmehr konnte ich bei allen von mir untersuchten Formen, einschließlich einiger Copepodenarten, feststellen, dass ihre aktiven Bewegungen periodischen Intensitätsschwankungen unterworfen sind, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen. Ich habe, um die lokomotorischen Reaktionen meiner Versuchstiere möglichst einwandfrei beschreiben zu können, zu dem Aushilfsmittel der graphischen Darstellung in Form einer Kurve gegriffen. Das Beobachtungsgefäß war mit einem Zentimetermaßstab versehen, so dass ich die auf- und abführenden Bewegungen des Versuchstieres (es wurden nie mehrere Tiere gleichzeitig im Gefäß belassen) in ein Koordinatensystem eintragen könnte, in welchem die Zeit (von Minute zu

Minute) die Abszisse, die Höhe des Tieres über dem Gefäßboden (in Zentimetern) die Ordinate bildet. Ich registrierte, indem ich mit dem Bleistift den Bewegungen des Tieres folgte, dessen Stellung im Gefäß von Minute zu Minute. Einige Beispiele solcher Kurven finden sich in den beigegebenen Figuren abgedruckt. Die graphische Registrierung der Bewegungen zweier *Daphnia pulex* geben z. B. die Kurven 1 u. 2. Die große Regelmäßigkeit der Bewegungen kommt darin sehr deutlich zum Ausdruck. (Auffallend ist die bedeutende Amplitude der Perioden; sie lässt darauf schließen, dass sich die Tiere in einem Erregungszustand befinden, dessen Ursache vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass der Versuch nach 24stündigem Aufenthalt der Tiere im Dunkeln stattfand.) Die dargestellten Bewegungen sind von

Kurve I. 3. VII. 1908.

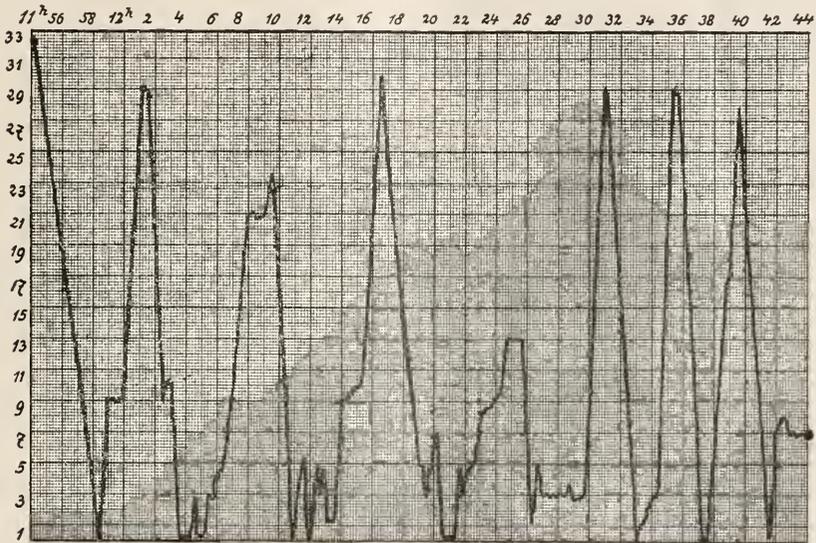


*Daphnia magna* 1. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

beiden Versuchstieren bei konstanter Beleuchtung, unter Ausschluss aller weiteren Reizursachen, während je fast einstündiger Beobachtungsdauer ausgeführt worden. Ähnliche periodische Bewegungen zeigten nun alle untersuchten Formen. Die Amplituden der Perioden können kleiner und größer sein, die Perioden selbst können sich über längere und kürzere Zeiträume ausdehnen, sie können mehr oder weniger unregelmäßig sein oder bei geringer Beweglichkeit der Tiere fast ganz verschwinden. Wenn sich aber deutliche Lokomotionen finden, so zeigen sie sich periodischen Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen unterworfen. Der genaue Ablauf der periodischen Lokomotion ist ebenfalls sehr verschieden und hängt von dem Reizungszustand resp. der Beweglichkeit der Tiere ab. Bei Abwesenheit besonderer Reize pflegt der aufsteigende Teil der

Kurven durch verstärkte, der absteigende durch verringerte Antennenschläge herbeigeführt zu werden. Es sieht aus, als ob das Tier periodisch zu einer größeren Beweglichkeit angetrieben werde, die es dazu bringt, mit ziemlicher Geschwindigkeit auf die Lichtquelle loszuschwimmen. Nach einer Weile werden aber die Antennenschläge langsamer, größere Bewegungspausen treten ein und das Tier sinkt wieder abwärts. Je nach dem Erregungszustande können diese Bewegungen auch heftiger ausgeführt werden, indem die Bewegung zum Licht hin rascher erfolgt und das Abwärtsgehen nicht nur durch passives Sinken, sondern auch zum Teil durch aktive, nach unten gerichtete Schwimmbewegungen bewirkt wird.

Kurve II. 4. VII. 1908.



*Daphnia magna* 2. Spontane Lokomotionsperioden bei gleichmäßigem Oberlicht (elektrisch).

Aus dem über die Orientierung Gesagten geht hervor, dass die Lokomotion auch dann nach der Lichtquelle gerichtet sein muss, wenn diese sich seitlich oder unterhalb des Gefäßes befindet. Im ersteren Falle erhalten wir jedoch durch das Zusammentreffen von Licht und Schwerkraftwirkung Mischreaktionen, die dadurch veranlasst werden, dass bei dieser Anordnung beide Kräfte rechtwinkelig zueinander angreifen. Das Tier wird gezwungen, nicht nur der seitlichen Lichtquelle zuzustreben, sondern auch der Schwerkraft entgegenzuarbeiten. Da nun z. B. *Daphnia* dem seitlichen Licht den Rücken zudrehen kann, ohne sich dabei wesentlich aus der Normallage zu entfernen und da außerdem die Bewegungsorgane durch ihre Anordnung am vorderen Körperpole von selbst eine auf-

wärts gerichtete Bewegung begünstigen, so wird die Seitenlichtperiode leicht undeutlich. Außer der horizontalen Wanderrichtung kommen schräg aufwärts oder abwärts führende Perioden vor, die mitunter sehr unregelmäßig werden. Charakteristisch für diese Versuchsanordnung ist, dass die Bewegung vom Licht fort niemals durch Absinken, sondern nur durch aktive Schwimmbewegungen erfolgen kann. Bedingung für ihr Zustandekommen ist demnach ein gewisser Reizungszustand der Tiere, wie er weiter oben schon für aktive Abwärtsbewegungen vorausgesetzt wurde. Nimmt man den Tieren durch einen sehr niederen Wasserstand die Möglichkeit, sich anders als in horizontaler Richtung zu bewegen und sind außerdem die erforderlichen Bedingungen für das Zustandekommen einer leichten Erregung erfüllt, so kann man die rein horizontalen periodischen Bewegungen sehr augenscheinlich beobachten. Folgender Versuch soll dies verdeutlichen.

Versuch vom 8. VI. 1906. In einer flachen Schale wurden nacheinander *Cyclops*, *Diaptomus*, *Bosmina*, *Daphnia quadrangula*, einem mäßigen Lichte ausgesetzt. Sie sammelten sich in der dem Fenster zugekehrten (positiven) Ecke des Gefäßes, jedoch waren stets einige Individuen durch das Gefäß zerstreut oder in der entgegengesetzten (negativen) Ecke zu bemerken. Ich fing nun eine Zeitlang alle am negativen Pol des Gefäßes erscheinenden Tiere mit einer Pipette heraus. Der Erfolg war, dass nach einiger Zeit alle Tiere aus dem Gefäße entfernt waren.

Somit hatten sich sämtliche Individuen an dieser Wanderung beteiligt und die sogen. „positive Reaktion“ charakterisierte sich als ein längeres Verweilen am positiven Pol des Gefäßes.

Ich kann bei Gelegenheit dieser Befunde auf die Einschränkung zurückkommen, die ich mit bezug auf die Rádl'sche Beobachtung über die Orientierung von *Daphnia* machen musste. Diese Tiere sind tatsächlich nicht immer mit dem Rücken gegen seitliches Licht orientiert, sondern nur dann, wenn sie keine Wanderungen unternehmen. Der positive Teil der Perioden nötigt die Tiere bei horizontaler Wanderung, ihre Einstellung zum Licht zu ändern und der Lichtquelle die Stirn zuzuwenden.

Die auffälligste Wirkung auf die Lokomotion hat von unten kommendes Licht. Da bei dieser Anordnung Licht und Schwerkraft in einer Richtung wirken, so muss notwendigerweise die Lokomotion völlig aufgehoben werden und die Tiere können nur mehr gegen den Boden des Gefäßes gerichtete Bewegungen ausführen. Das ist auch tatsächlich der Fall. Eine Ausnahme bildet

2) Im folgenden soll wie üblich der dem Licht zugekehrte Teil des Gefäßes und der Lokomotionen als positiv, der entgegengesetzten als negativ bezeichnet werden.

aber der negative Teil der Perioden, insofern das Tier die Bewegung vom Licht fort durch aktive Ruderschläge unterstützt. Da aber aktive Bewegungen vom Licht fort, wie wir sahen, nur unter gewissen Bedingungen stattfinden, so werden wir oft beobachten können, dass Daphnien bei Unterlicht nach einiger Zeit wie festgeleimt am Boden des Gefäßes liegen und das Abdomen nach oben, den Kopf nach unten gerichtet, rasche Zuckungen mit den Antennen ausführen, die höchstens ein Umherkriechen auf dem Boden zur Folge haben.

Bei gewissen kleinen Formen, z. B. *Daphnia quadrangula*, *Bosmina*, gelingt es leicht, die spontanen Perioden der Lokomotion zu beobachten. Diese Tiere ordnen sich gewöhnlich in großen Scharen an einer bestimmten Stelle des Aquariums zu einer vertikalen Säule von einigen Zentimetern Breite an. Innerhalb dieser Säule von Tieren ist ein fortwährendes Auf und Ab, ein Steigen und Fallen zu beobachten, welches zunächst ganz regellos und unkontrollierbar erscheint. Fängt man aber eine Menge der Tiere mit einem Male heraus und setzt sie dann zusammen in das Gefäß zurück, so sammeln sie sich direkt unter der Oberfläche zu einem Haufen und fallen dann plötzlich alle gleichzeitig um einige Zentimeter herab. Mehr oder weniger schnell beginnen dann die einzelnen Individuen wieder aufwärts zu streben, um, an der Oberfläche angelangt, abermals abwärts zu sinken. Da aber in der Schnelligkeit der Lokomotion Unterschiede bestehen, so kommt es immer weniger zu einem Zusammenfallen der individuellen Perioden und schließlich entsteht wieder das oben geschilderte Bild regellosen Auf- und Abwimmeln.

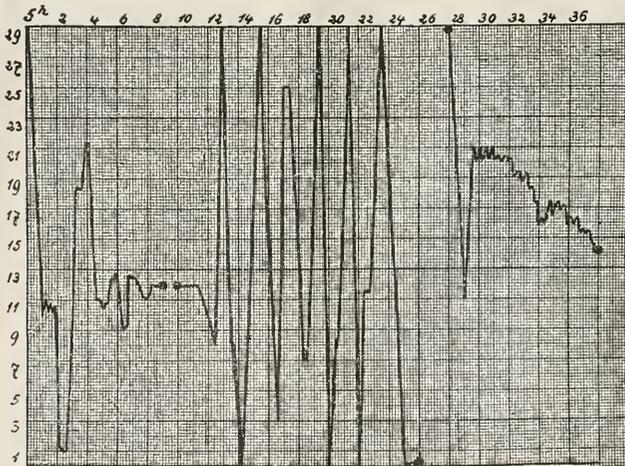
Es scheint mir in diesen „kleinen Lokomotionsperioden“ ein sehr weit verbreitetes Phänomen vorzuliegen, dessen Bedeutung für die Planktonorganismen ich im zweiten Teile meiner Arbeit teilweise zu erklären versuche. Nicht nur zeigen scheinbar alle planktonischen Entomostraken solche Perioden kurzer Dauer neben den täglichen, die eingangs beschrieben wurden; auch von Ciliaten ist mir mündlich ein Gleiches berichtet worden. Für die Mysiden finden wir eine kurze Beobachtung über „regelmäßiges Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfall“ bei Bauer. Bei Medusen habe ich im klaren Wasser der norwegischen Fjorde dieselbe Erscheinung beobachtet, und Oltmanns beschreibt bis ins einzelne entsprechende Vorgänge bei Volvociden, die er als „Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen“ bezeichnet. Auch Pfeffer spricht von autogenen, periodischem Wechsel der Lichtstimmung bei Pflanzen. Dass man auch in Mückenschwärmen, bei Eintagsfliegen und ähnlichen Insekten ein Gleiches bemerkt, sei nebenbei auch ins Gedächtnis zurückgerufen. Das Fliegen der Insekten zum Licht ist ebenfalls von periodischen entgegengesetzt gerichteten Flugbewegungen unter-

brochen, so dass auch hier kleine Lokomotionsperioden auftreten. Es ist selbstverständlich, dass im engen Beobachtungsgefäß der Ausfall der Perioden durch Anstoßen an die Gefäßwände, chemische Beschaffenheit des Wassers (s. weiter unten) etc. wesentlich modifiziert wird. Die Erscheinung selbst lässt sich aber, wie ich glaube, ganz einwandfrei beobachten. Diese Tatsache wirft auf viele bisherige Versuche über Reizreaktionen planktonischer Organismen ein neues Licht und ist für die Kritik offenbar von großer Bedeutung.

### C. Die Reaktionen auf Lichtreiz.

Das geschilderte normale Verhalten der Cladoceren ist die Folge einer Anzahl von Reizwirkungen, deren Analyse im folgenden versucht werden soll. Zu diesem Zwecke ist es nötig, die Einwirkung

Kurve III. 2. VI. 1908.



*Daphnia quadrangula* 1. 5<sup>h</sup> Normales Wasser. 5<sup>h</sup> 10' Sauerstoffarmes Wasser.  
5<sup>h</sup> 28' Sauerstoffreiches Wasser. Diffuses Tageslicht.

verschiedener Reizursachen auf die Lokomotion der Cladoceren zu untersuchen. Aus der großen Zahl äußerer und innerer Reize, die einen Organismus zu Reaktionen veranlassen, kommen zunächst das Licht und die chemische Zusammensetzung des Wassers, ferner die Temperatur, Erschütterung und elektrische Ströme für das Experiment in Betracht. Von diesen kann nun das Licht, wie wir gesehen haben, bei Ausbildung eines Lichtorientierungsorgans bewegungsrichtend wirken, da die Lichtstrahlen im allgemeinen von einer eng begrenzten Fläche, der Lichtquelle auszugehen pflegen. Im folgenden wollen wir versuchen, diejenigen Wirkungen des Lichts, die allein von seiner Intensität abhängen, von denen zu scheidern, die durch seine örtliche Konzentration zur Lichtquelle bedingt

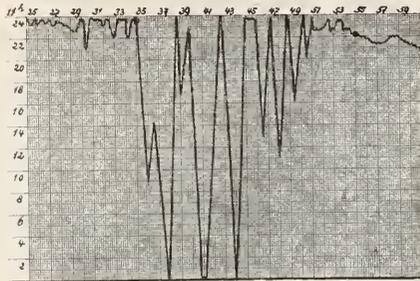
werden. Die Ergebnisse der Versuche werden die Berechtigung dieses Vorgehens ergeben.

Ich war bisher nicht in der Lage, meine Untersuchungen für eine größere Anzahl von Reizmitteln durchzuführen. Immerhin habe ich neben meinen Experimenten mit Lichtreizen einige Versuche über die Einwirkung von Sauerstoffmangel und -überfluss sowie ein paar Beobachtungen über Erschütterungsreize gemacht, die mich zu der Ansicht brachten, dass die verschiedensten Reizmittel häufig zu gleichen Reizwirkungen Anlass geben können.

Ein Reizmittel kann entweder durch seine absolute Intensität oder aber durch Schwankungen derselben wirken. Die Intensitätsschwankungen können entweder in einer Erhöhung oder Herabsetzung der Intensität bestehen. Wir werden im folgenden sehen, welche dieser Reizarten für die Cladoceren in Betracht kommen.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Kurve IV, welche das Verhalten von *Daphnia* bei Lichtreiz (Erhöhung der Lichtintensität) veranschaulicht. Wir sehen das Versuchstier zunächst in kleinen Ruheperioden auf- und abschwimmen, dann aber nach Eintritt des Reizes eine starke Beweglichkeit zeigen, die es in rascher Folge von einem Ende des Gefäßes zum anderen führt. Die einzelne Periode umfasst 2—3 Minuten. Meist bewirkt das

Kurve IV. 4. VI. 1908.



*Daphnia quadrangula* 2. 11<sup>h</sup> 25' Diffuses Licht (Oberlicht). 11<sup>h</sup> 35' Sonne  
11<sup>h</sup> 55' Diffuses Licht.

Anstoßen an die Gefäßwand, resp. die Oberfläche, mehr oder weniger schnell die Umkehr; mitunter kehrt das Tier aber auch spontan im freien Wasser um. Die Reaktion auf den Lichtreiz ist momentan. — Man sieht zunächst, wie die Reizursache eine Vergrößerung der Amplitude der periodischen Bewegungen veranlasst. Man kann diese Reaktion als eine allgemeine Reizantwortung ansehen, die als Folgeerscheinung verschiedener Reizursachen auftritt.

Bei weiterer Betrachtung der Kurve zeigt sich aber, dass die Amplituden der Bewegungen kleiner und kleiner werden, um schließlich den gleichen Umfang zu erreichen, den sie vor der Reizung besaßen. Der Reiz ist abgeklungen, resp. das Tier hat sich der veränderten Belichtung adaptiert. Wir sehen hier ein Charakteristikum der Lichtreizung vor uns; der Lichtreiz wirkt nur ganz kurze Zeit, die Adaption tritt sehr schnell ein. Daraus geht schon hervor, dass nur Veränderungen der Lichtintensität als Reize wirken können,

nicht aber deren absolute Höhe. Die besprochene Lichtreizkurve ist typisch. Ich konnte bei Cladoceren auf Lichtreiz niemals Dauerreaktionen erhalten; stets trat, wie in dem dargestellten Fall, nach kurzer Zeit Adaptation ein. Wenn im Endresultat doch dauernde Wirkungen der Lichtreizung auftreten, so müssen diese durch fortgesetzte Einzelreize verursacht sein. Dass das tatsächlich stets der Fall zu sein scheint, wird sich weiter unten ergeben.

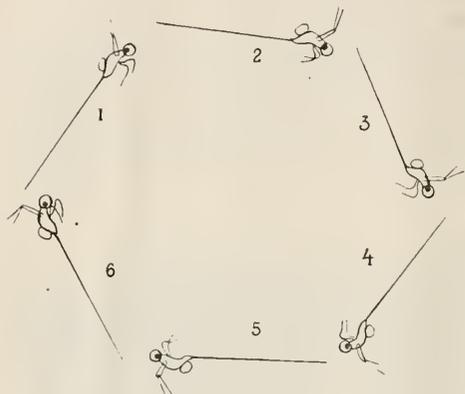


Fig. 3. *Bythotrephes*.

Ich habe mir Mühe gegeben, über das Wesen der Adaptation bei den Cladoceren Klarheit zu bekommen, indem ich die Augen von hell- und dunkeladaptierten Tieren teils *in vivo*, teils an Schnittserien untersuchte. Ich konnte aber weder Pigmentwanderungen noch sonst eine Veränderung konstatieren. Es wird sich dabei also wahrscheinlich um feinere (chemische?) Vorgänge im Sehapparat, resp. den nervösen Centren, handeln.

## 2. Bewegungsreflexe.

Wenden wir uns nun wieder der Kurve zu, so sehen wir weiter, wie unmittelbar nach Einsetzen des Lichtreizes eine rasche Entfernung des Versuchstieres von der Lichtquelle erfolgt. Damit zeigt sich uns eine zweite, für die Beantwortung von Lichtreizen bei Cladoceren ganz charakteristische Erscheinung. Ebenso

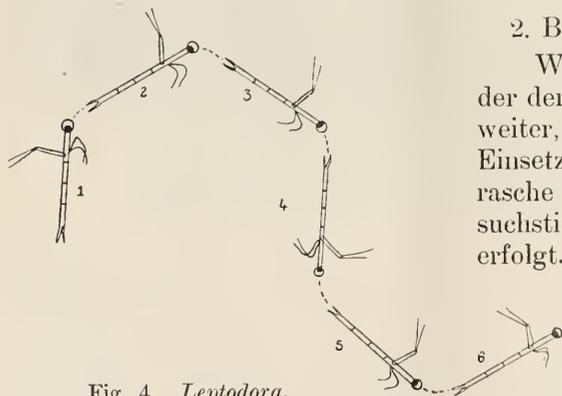


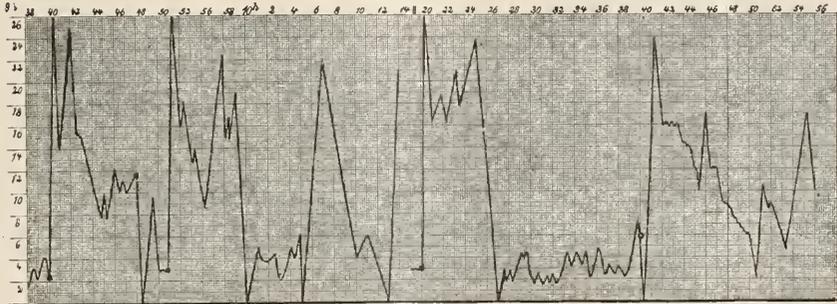
Fig. 4. *Leptodora*.

durchgehends ist das gegenteilige Phänomen zu beobachten: das Aufsuchen der Lichtquelle bei Verdunkelung. Diese beiden Bewegungsreflexe, den positiven und negativen phototropischen Reflex, konnte ich an sämtlichen untersuchten Cladoceren und auch an einigen Copepoden (Diaptomiden) konstatieren. Sie dürften ebenfalls zu den allgemeinen physiologischen Eigenschaften des Zooplanktons gehören. Über den genaueren Ablauf dieser Reflexe möchte ich noch einige weitere Angaben machen.

Was zunächst die Analyse der dabei auftretenden Bewegungen

betrifft, so können die Skizzen 2, 3 u. 4 für *Daphnia*, *Bythotrephes* und *Leptodora* darüber Auskunft geben. Stellung 1 (in Fig. 4, Stellung 2) stellt die Normallage dar, während die beiden folgenden Stellungen während des Fluchtreflexes, also z. B. nach Erhöhung der Belichtung eintreten. Bei Erhellung werden nämlich die Antennen rückwärts gedrückt und damit der Körper vornübergeneigt, erst in die Horizontale, dann abwärts. Darauf lassen die Antennenschläge nach und das Tier sinkt in die Normallage langsam herab. Bei Verdunkelung dagegen erfolgt stärkeres Abwärtsschlagen der Antennen bei fast vertikaler Einstellung des Körpers. Die übrigen Figuren der Skizzen stellen die Veränderungen der Lage dar, welche das Versuchstier durchmacht, sobald es in den Bereich einer zweiten, gleichstarken, aber unterhalb des Gefäßes angebrachten Lichtquelle gerät. Der Fluchtreflex erfolgt hier einfach in verkehrter Körperlage.

Kurve V. 1. VI. 1908.



*Daphnia magna* 3. Elektrisches Oberlicht. 9<sup>h</sup> 40' Eine Papierblende aufgedeckt. 9<sup>h</sup> 48' Blende abgedeckt. 9<sup>h</sup> 55' Zwei Blenden aufgedeckt. 10<sup>h</sup> 20' Noch zwei Blenden aufgedeckt. 10<sup>h</sup> 40' Zwei Blenden abgedeckt.

a) Das relative Optimum. Aus der Tatsache der Adaptation geht bereits hervor, dass es bei den besprochenen Formen kein festes Optimum der Belichtung geben kann. Vielmehr muss das „Optimum“ jeweils bestimmt werden durch die Lichtintensität, für die das Tier adaptiert ist; Erhellung und Verdunkelung müssen als von dieser Intensität ausgehend gerechnet werden. Werfen wir einen Blick auf die Kurve V, in deren Verlauf das Versuchstier dreimal einer Verdunkelung des Lichts durch eingeschaltete Pauspapierfilter ausgesetzt wurde. Jedesmal sieht man das Tier auf den Reiz durch promptes Aufsteigen antworten; vier und zuletzt sechs Schichten Pauspapier wirken in gleicher Weise. Als aber zum Schluss durch Abdecken zweier Schichten eine geringe Erhellung eintritt, geht das Tier sofort auf den Boden des Gefäßes herab, und zwar durch rasche, aktive Bewegungen. Obwohl also die absolute Lichtintensität zuletzt die gleiche war, die vorher als

Verdunkelungsreiz Aufsteigen veranlasst hatte, so kann sie trotzdem ein Abwärtsgehen des Tieres bewirken, wenn sie auf eine geringere Intensität folgt. Das durch diese Kurve festgelegte Verhalten findet durch zahlreiche, weitere für *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Daphnia magna* u. s. f. ausgiebige Bestätigung. Ein einfacher Versuch verdeutlicht diese Verhältnisse äußerst sinnfällig.

Versuch vom 23. V. 1906. In einem länglichen Aquarium, dessen Längsachse dem Lichteinfall parallel stand, waren Daphnien ziemlich gleichmäßig verteilt. Wurde der Fenstervorhang zur Hälfte herabgelassen, so eilten sofort alle Tiere zur Lichtseite. Wurde er ganz geschlossen, so verstärkten sich diese Bewegungen. Öffnete ich aber wieder zur Hälfte, so erfolgte ein eiliger Rückzug der Tiere an die Zimmerseite.

Es lässt sich demnach für die Cladoceren der Satz aufstellen: das „Optimum“ der Belichtung ist relativ bestimmt durch die Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert sind. Herabsetzen der Intensität hat Bewegung zum Licht hin, Erhöhen die Flucht vom Licht fort zur Folge. Streng genommen ist es also nicht richtig, von einem Optimum zu sprechen, da dieses Wort zunächst für absolute Werte in Anspruch genommen wird. Man sollte daher ausdrücklich von einem „relativen“ oder „adaptiven“ Optimum sprechen, resp. diesen Ausdruck überhaupt vermeiden und „Adaptationsintensität“ dafür setzen. Diejenige örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, kann als „Adaptationszone“ bezeichnet werden. (Schluss folgt.)

---

## Zur Biologie der Gattung Chermes (i. a. S.) III.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

Mit 4 Figuren.

### I. Wirtsrelation und Migrationstheorie.

Die Börner'sche Hypothese der Umkehrung der Wirtsrelation bei den Chermesinen veranlasste mich schon zweimal (15, 16), in dieser Zeitschrift das Wort zu ergreifen, um das Irrtümliche dieser Hypothese auseinanderzusetzen. Börner hat darauf erwidert (10) und seine Hypothese neuerdings vollständig zurückgezogen. Er ist aber in bezug auf die mit seiner Hypothese zusammenhängenden Neubennungen und phylogenetischen Auffassungen, sowie in bezug auf die Wertungen der verschiedenen Generationen der Chermesinenheterogonie und ihrer Wirte keineswegs zu den bewährten früheren Auffassungen zurückgekehrt, wie dies doch selbstverständlich hätte vorausgesetzt werden dürfen.

Es liegt nicht im sachlichen Interesse, wenn ein Autor, der eine neue Grundhypothese aufgestellt und auf der Grundlage der-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Ewald Wolfgang Felix

Artikel/Article: [Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen. 1-16](#)