© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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 Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXX. 15. Januar 1910. № 2.

Inhalt: Ewald, Ueber Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen (Schluss). — **Nüsslin**, Zur Biologie der Gattung *Chermes* (i. a. S.) III (Schluss). — **La Baume**, Ueber den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. — **Comes**, Sui movimenti di maneggio e sul loro significato nella teoria segmentale. — **Jordan**, Ueber „extraintestinale" Verdauung im allgemeinen und bei *Carabus auratus* im besonderen.

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

Von Wolfg. F. Ewald.

(Schluss.)

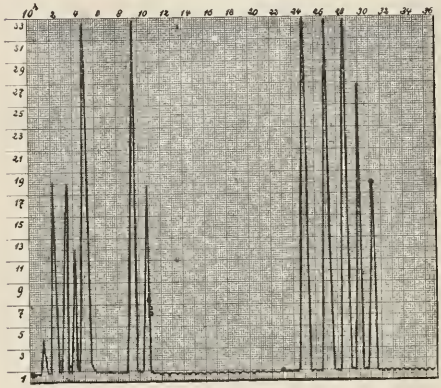
b) Reizschwellen. Die Verkleinerung der Amplitude der periodischen Lokomotion bei Herabsetzung der Lichtintensität lässt sich ebensogut beobachten, wie wir es bei der entgegengesetzte Erscheinung gesehen haben. Es kann bei ausreichender Verdunkelung bei manchen Formen sogar bis zu völliger Bewegungslosigkeit kommen. Kurve VI zeigt solche Ruheperioden bei *Leptodora* nach Einschalten eines Filters aus rotem Papier zwischen Lichtquelle und Gefäß, während auf Kurve V gut erkennbar ist, wie nach Auflegen der größten Filterzahl eine merkliche Verkleinerung der Perioden eintritt. Nach Entfernung zweier Schichten erreicht dort die Bewegung wieder ihren alten Umfang. Im ersteren Falle sank die Belichtungsintensität unter die „untere Reizschwelle", d. h. diejenige Stärke, bei der das Licht überhaupt noch Reizwirkungen ausüben kann.

Aus dem Vorhandensein einer unteren Lichtreizschwelle geht hervor, dass es möglich sein muss, die verstärkte Reizwirkung bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

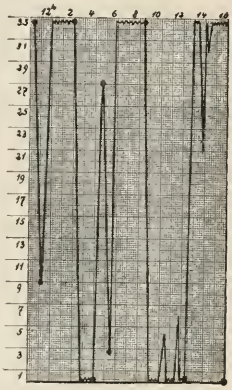
Änderungen der Lichtintensität zu vermeiden, wenn der Unterschied in der Zeiteinheit sehr gering bleibt. Man muss also imstande sein, durch ganz allmähliches Steigern der Lichtintensität einen Lichtreiz „einzuschleichen", wie das für den elektrischen Reiz der Fall ist. Man wird dabei keine momentane Reaktion, sondern nur eine allmähliche Verschiebung der Perioden beobachten können. Ich füge hier einen Versuch ein, der das Einschleichen des Lichtreizes zeigt.

Kurve VI. 8. VII. 1908.



Leptodora hyalina. Oberlicht (Liliput-Bogenlampe). 10^h 11′ Blende aus rotem Papier aufgedeckt. 10^h 23′ Blende abgedeckt. 10^h 31′ Blende wieder aufgedeckt.

Kurve VII. 7. VII. 1908.



Bythotrephes longimanus. Elektr. Oberlicht und Unterlicht.

11^h 58′	Oberlicht
11^h 59′	Unterlicht
12^h 2′	Oberlicht
12^h 4′	Unterlicht
12^h $4^1/_2$′	Oberlicht
12^h $5^1/_2$′	Unterlicht
12^h $8^1/_2$′	Oberlicht
12^h $12^1/_2$′	Unterlicht

Versuch vom 23. V. 1906. Ich deckte auf ein Gefäß mit Daphnien ganz allmählich eine Schicht eines sehr dünnen Pauspapieres nach der anderen. Es zeigte sich kein positiver Reflex. Wenn ich dagegen mehrere Blätter abdeckte oder wieder aufdeckte, so erfolgte deutliche Reizbeantwortung.

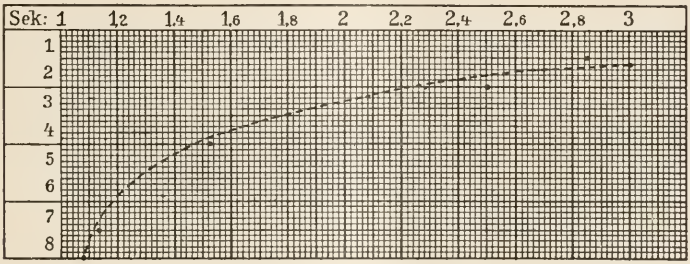
Erhöht man den Lichtreiz plötzlich um einen großen Betrag, so treten Schreckreaktionen ein, die auf Überreizung beruhen. Das Versuchstier beginnt dauernd kopfüber zu purzeln und schließlich wie ein Kreisel in horizontaler Richtung um sein Auge als Mittelpunkt zu rotieren. Diese Bewegung stellt eine krampfartige Summation von Fluchtbewegungen der weiter oben beschriebenen Art dar. Man kann diese übermaximale Lichtreizung sehr lange fortsetzen, wenn man abwechselnd Licht und Dunkel auf das Tier wirken lässt. Bis zum Eintreten eines Tetanus konnte ich aber die Summation nicht verstärken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine ähnliche, wenn auch weniger heftige und andauernde Reizwirkung konnte ich oft durch Erschütterung des Beobachtungsgefäßes erzielen, besonders wenn die Tiere schon erregt waren. Es ist dies ein deutlicher Beweis dafür, dass verschiedene Reizmittel gleiche Effekte herbeiführen können.

c) Bewegungsintensität. Nachdem über die Relativität des Optimums Gesagten ist es wohl selbstverständlich, dass die Reaktionsbewegungen der Cladoceren auf Lichtreiz nicht immer proportional zur Intensitätszunahme des Lichts an Stärke (d. h. Wegstrecke pro Zeiteinheit) zunehmen, wie dies von Parker behauptet wurde. Solange die Lichtintensität innerhalb derjenigen Grenzen bleibt, die überhaupt das Zustandekommen normaler Reaktionen erlaubt, d. h. weder inframinimal noch supramaximal wird, hat die absolute Lichtstärke keine Bedeutung für die Reaktionsgröße. Vielmehr besteht die Proportionalität nur für die relative Reizintensität, und zwar ebensowohl für Verdunkelungs- wie für Erhellungsreiz. Die Kurve VIII

Kurve VIII. 30. VI. 1908.



Daphnia magna. Reaktionsgrößen bei Verdunkelungsreizen. Ordinate: Anzahl der Pauspapierfilter. Abszisse: Zahl der Sekunden, die zur Zurücklegung von 1 cm Weg benötigt wurden. (Interpolierte Kurve.)

zeigt die Reaktionsgrößen bei zunehmenden Verdunkelungsreizen für eine *Daphnia magna.* Es wurde bei jeder Reizung die Zeit gemessen, die das Versuchstier nach Eintreten des Reizes zur Zurücklegung einer bestimmten Strecke benötigte. Diese Kurve bedarf allerdings noch der weiteren Bearbeitung. Auch hier will ich noch einen Versuch anführen:

Versuch vom 22. V. 1906. In einem Glaszylinder befanden sich Daphnien verstreut. Durch Aufdecken eines Pauspapierfilters wurden alle zum Aufsteigen gebracht. Weitere Filter verstärkten diese Bewegung beträchtlich. Als aber acht Filter aufgedeckt waren, ließen die Bewegungen sichtlich nach und es erfolgte langsames Absinken der Tiere.

Aus diesem Versuch geht ebenfalls das Anwachsen der Reaktionsgröße mit der relativen Reizgröße hervor. Außerdem ist die Wirkung ersichtlich, welche durch das Überschreiten der unteren Reizschwelle, also inframinimale Belichtung, hervorgebracht wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich habe versucht, die Augenbewegungen von *Daphnia* auch zu ihren Reizreaktionen in Beziehung zu setzen. Die Versuchstiere reagierten aber auf Beschattung des Auges meist durch Kontraktion des oberen Augenmuskels, gleichgültig, wie sie zum Licht orientiert waren. Die Reaktionen waren zudem so unsicher, dass ich von einem genaueren Eingehen auf diese Frage Abstand nehme.

3. Hemmungsreflexe.

Es erübrigt sich noch, über eigenartige Lähmungserscheinungen bei Lichtreizen zu berichten, die ich an *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Waldteich bei München beobachtete. Diese Tiere reagierten auf Lichtreize jeder Art nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen unmittelbar nach Veränderungen der Lichtintensität. Fünf Exemplare, die ich genauer daraufhin untersuchte, brauchten normaliter für fünf Antennenschläge die Zeit von 10 Sekunden. Bei Verdunkelungsreiz wuchs die benötigte Zeit auf 20 Sekunden, also um das Doppelte, bei Erhellung sogar auf 25 Sekunden. Es sind bei der Berechnung nur die ersten fünf Antennenschläge nach der Reizung in Betracht gezogen worden. Ich muss hinzufügen, dass das Gewässer, aus dem die Tiere stammten, tiefbraun und sehr undurchsichtig war und dass alle darin befindlichen Cladoceren und Copepoden merkwürdig intensiv rot oder blau gefärbt waren. Die schön durchsichtigen pelagischen Formen des klaren Starnberger Sees reagieren dagegen mit größter Feinheit auf Lichtreize. Es ist aus dieser Tatsache ersichtlich, eine wie große Rolle das Milieu der Tiere für ihr biologisches Verhalten spielt. Ebenso sahen wir verschiedene Altersstufen verschieden reagieren, und es ist selbstverständlich, dass auch die einzelnen Spezies Abweichungen zeigen, die durch ihre Organisationsunterschiede bedingt sind. Durch diese Mannigfaltigkeit der Erscheinungen entstehen dem Beobachter ganz besondere Schwierigkeiten, die sich auch in der Verschiedenheit der Befunde und theoretischen Anschauungen der Autoren aussprechen, welche auf diesem Gebiete gearbeitet haben.

Zusatz: Als Zusatz möchte ich noch eines Versuches über den Einfluss der chemischen Beschaffenheit des Wassers auf die Lichtreaktion bei Cladoceren Erwähnung tun, der mir nicht ohne Interesse zu sein scheint.

Versuch vom 15. VI. 1908. In einem schmalen hohen Glase, das fauliges Wasser enthielt und mit seiner Längsachse parallel zum Lichteinfall stand, sammelten sich *Daphnia quadrangula* an der Fensterseite dicht unter der Oberfläche. Ich deckte eine Kiste von oben über das Glas, die den oberen Teil der Wassersäule beschattete. Die Daphnien sammelten sich nun unterhalb des unteren Randes der Kiste an der oberen Grenze des Lichteinfalls. Durch weiteres

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Senken der Kiste konnte ich die Daphnien beliebig lange zwingen, sich in der Nähe des Bodens aufzuhalten. Wurden die Tiere in frisches Wasser gesetzt, so verschwand die Reaktion.

Hier verursacht also die chemische Zusammensetzung des Wassers eine Verschiebung der Perioden auf das Licht hin. Dieser Fall zeigt, wie schwer es ist, bei der Anstellung von Versuchen Nebenwirkungen auszuschließen. Ganz besonders schwierig denke ich mir diese Aufgabe bei den in dieser Beziehung so heiklen Seewassertieren.

II.

Theoretischer Teil.

A. Literatur.

Vom Licht orientierte Bewegungen wurden zuerst bei Pflanzen entdeckt und unter dem Namen der heliotropischen Krümmungen beschrieben. Später kamen zu den Heliotropismen der festsitzenden Pflanzen ähnliche Erscheinungen bei beweglichen Schwärmsporen, Bakterien u. s. w., die sich bei ihrer Lokomotion ebenfalls nach dem Licht richteten. Man stellte diese Vorgänge als Phototaxis dem Phototropismus der festsitzenden Organismen gegenüber. Nach Strasburger's Untersuchungen nahm man an, dass die Lichtstrahlen den phototaktischen Organismus nötigen, eine „Symmetrieachse“ seines Körpers in die Richtung des einfallenden Lichtes einzustellen und sich in dieser Richtung entweder in positivem oder negativem Sinne zu bewegen. Ersteres geschieht in normalem, letzteres in sehr starkem Licht. Loeb entdeckte später im Tierreich ganz analoge Verhältnisse, die er als Heliotropismus der Tiere bezeichnet. Er ist der Ansicht, dass das Licht durch besondere photochemische Wirkungen auf die Plasmaspannung der beleuchteten Körperseite das Tier zwinge, seine Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen. Er glaubt auf Grund seiner Versuche annehmen zu müssen, dass die Lichtintensität für das Zustandekommen dieser Orientierungserscheinungen keine Bedeutung besitze; denn es zeigte sich, dass bei geeigneter Versuchsanordnung negativ heliotropische Tiere gezwungen werden konnten, in stärkeres Licht zu schwimmen und umgekehrt (dass dieser Versuch den daraus gezogenen Schluss nicht rechtfertigt, wird sich weiter unten ergeben). Folgerichtig bezeichnete Loeb dann Tiere, die auf Unterschiede der Lichtintensität, ohne Rücksicht auf die Strahlenrichtung, als Reiz reagierten, nicht als heliotropisch, sondern als „unterschiedsempfindlich“.

Nur innerhalb weiter Grenzen hatte die Lichtintensität für den echten Heliotropismus insoferne eine Bedeutung, als „starkes Licht positive Tiere negativ machte, schwaches dagegen negative positiv“.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Positivität und Negativität des Tieres werden also durch eine bestimmte physiologische Disposition bestimmt. Äußere Agentien, wie z. B. extreme Lichtverhältnisse, können diese Disposition beeinflussen. Nicht allein starkes und schwaches Licht haben diese Wirkung. Loeb machte vielmehr die wichtige Entdeckung, dass Änderungen in der Konzentration des Seewassers sowie in der Temperatur umkehrend auf den Charakter des Phototropismus wirken und zwar war nicht die Änderung, sondern die absolute Höhe der Konzentration resp. der Temperatur für das Verhalten der Tiere maßgebend. Bei Reizung durch galvanische Ströme beobachtete Loeb einseitig lähmende Wirkungen auf den Bewegungsapparat der Versuchstiere, die zu einem Galvanotropismus genau nach seiner Tropismentheorie führte.

Im Jahre 1892 veröffentlichte Oltmanns eine Arbeit über die Lichtreaktionen von *Volvox* und anderen niederen Pflanzen, die zu den bahnbrechenden Werken auf diesem Gebiet gehört. Er benutzte zu seinen Versuchen ein Aquarium, dessen Seitenwände aus keilförmigen Gelatine-Tusche-Prismen bestanden, in dem also eine gleichmäßig abgestufte Lichtintensität herrschte. In einem solchen Gefäß suchten nun sämtliche *Volvox*-Individuen stets eine ganz bestimmte, durch die Lichtintensität bedingte Zone auf. Durch Verändern der Intensität der Lichtquelle konnten die Volvocinen veranlasst werden, sich hinter eine andere Stelle des Gelatinekeils zu begeben, wo die Intensität der Beleuchtung offenbar der vorherigen etwa entsprach. War die Ansammlung an einer bestimmten Stelle erfolgt, so begannen die Weibchen periodische Vertikalwanderungen, die Oltmanns als „Reihenmarsch“ bezeichnet und die nach der Beschreibung ganz mit den von mir an Cladoceren beobachteten periodischen Lokomotionsschwankungen übereinstimmen. Der Reihenmarsch war durch die Schwerkraft hervorgerufen, also vertikal. Ein absolutes Optimum der Lichtintensität wurde nicht festgestellt; vielmehr trat für alle verwendeten Intensitäten Adaptation ein. Demgemäß bewirkten nur Veränderungen der Intensität einen Reiz und die Bewegungen wurden um so stärker, je weiter die Intensität sich von der jeweiligen Adaptationsintensität nach oben oder unten entfernte. — Auf Grund dieser Befunde bestritt Oltmanns die Anschauung, als handle es sich beim Phototropismus allein um eine Einstellung des Körpers in die Achse der Lichtstrahlen. Die Intensität des Lichtes schien ihm das maßgebende, die Einstellung nur als ein Mittel, die dem Organismus zusagende Intensität aufzusuchen. Er nannte die Fähigkeit, Unterschiede der Lichtintensität zu empfinden, Photometrie.

Ich übergehe die zahlreichen Arbeiten von Verworn, Yerkes, Parker, Holt und Lee, Davenport und Cannon und vielen anderen, da sie der bestehenden theoretischen Kontroverse keine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

neue Wendung geben konnten, trotz mannigfacher Versuche zur Klärung und Entscheidung der Frage. Erst Jennings gelang es in einer Serie äußerst exakter Arbeiten, weitere Gesichtspunkte zur Kenntnis des Phototropismus zu gewinnen. Ich muss diese Versuche genauer beschreiben, da sie für die nachfolgende theoretische Betrachtung von grundlegender Bedeutung sind. Unter den von Jennings untersuchten Formen lassen sich zwei Typen unterscheiden. Der erste wird repräsentiert durch *Stentor*, ein ciliates Infusor. Dieses Tier bewegt sich in mäßig erleuchtetem Wasser, ohne eine bestimmte Richtung einzuhalten, indem es dabei Schraubendrehungen um seine Längsachse ausführt. Sobald es aber mit dem vorderen Körperpol in eine Zone helleren Lichtes gerät, hält der Schlag seiner Cilien an und setzt sich in umgekehrter Richtung fort: das Tier führt eine Rückzugsbewegung aus. Dabei dreht es sich nach einer bestimmten, durch seine Organisation bedingten Seite, so dass der vordere Körperpol etwas nach dieser Seite hin gewendet wird. Alsbald beginnt wieder die Vorwärtsbewegung und zwar in der neuen Richtung; sie wird solange fortgesetzt, bis das Tier wieder an eine Intensitätsgrenze stößt; dann erfolgt die gleiche Reaktion von neuem. Das Resultat ist, dass das Tier stets in einer Zone gleichmäßiger Lichtintensität gehalten wird. Bestrahlt man es mit starkem Licht, so fährt es solange fort, die angegebene Bewegungsreaktion auszuführen, bis sein vorderer Körperpol direkt vom Licht fortgewendet ist. Solange das Licht stark genug ist, muss jede Abweichung aus dieser Richtung eine stärkere Belichtung des vorderen Körperpols und damit einen Reiz herbeiführen, so dass das Tier dauernd vom Licht fortzuschwimmen genötigt ist.

Der zweite Typ wird durch *Euglena*, eine Flagellate, dargestellt. Auch dieses Tier bewegt sich normalerweise durch Schraubendrehungen um seine Längsachse vorwärts. Sobald es dabei eine Verminderung der Lichtintensität verspürt, was eintritt, wenn eine vom Licht abgewendete Lage des lichtempfindlichen vorderen Körperpols eingenommen wird, hält die Vorwärtsbewegung an und es treten Kreiselbewegungen um den hinteren Körperpol ein. Dabei beschreibt der vordere Körperpol eine Kreisbahn von größerem Durchmesser als bei der normalen Schraubenbewegung, und es muss in dieser Bahn eine Stelle geben, in der der vordere Körperpol voller vom Licht getroffen wird als vorher. In dieser Stellung tritt also eine Abnahme des Reizes ein und das Tier schwimmt von neuem vorwärts. Ist auch jetzt die Lage ungünstig, so wird die Reaktion wiederholt, solange bis das Tier auf das Licht hingewendet ist. Eine allgemeine Herabsetzung der Lichtintensität veranlasst natürlich auch die angegebene Bewegungsreaktion, ohne aber eine neue Richtung der Bewegung zu bewirken. — In sehr starkem Licht kann sich die Bewegung auch umkehren. Die Tiere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

drehen dann den vorderen Körperpol aus dem Licht fort und schwimmen in dieser Richtung weiter.

Wir sehen also hier zwei sorgfältig beobachtete Fälle vor uns, bei denen das Licht zweifellos eine bewegungsregulierende Wirkung besitzt und doch keine Orientierung des Körpers stattzufinden braucht. Sowohl *Stentor* wie *Euglena* sind mitunter ganz unorientiert und finden eine Einstellung zum Licht nur durch eine Reihe nicht direkt zum Ziel führender Bewegungen. Jennings wies daher daraufhin, dass seine Befunde mit der Tropismentheorie von Loeb schlechterdings unvereinbar seien. Das oben beschriebene Verhalten von *Euglena* ist auch als Vergleichsstück zu Loeb's Bemerkungen über Intensitätswirkungen von Interesse. *Euglena* würde ebenfalls, obwohl positiv phototropisch, vom Helleren ins Dunklere gehen, wenn sie sich dabei auf die Lichtquelle hin bewegt. Trotzdem ist aber die Lichtintensität allein für ihre Bewegungen verantwortlich, da jede Abweichung aus der Richtung des Lichtstrahls als Reiz empfunden wird. Nur können allgemeine Veränderungen der Intensität, die nicht mit Richtungsänderungen der Lichtquelle verbunden sind, keine neue Orientierung herbeiführen. — Jennings zeigte ferner, dass auf chemische Reize ganz analoge Reaktionen seiner Versuchstiere stattfanden, wie auf Lichtreiz, und dass der „Galvanotropismus" einen Spezialfall darstelle, der zur Erklärung der Tropismen nur mit Vorsicht herangezogen werden darf. Er nannte die Reaktionsweise durch stereotype Bewegungen, die nicht direkt zum Ziel führen müssen, „the method of trial and error".

Etwa gleichzeitig mit Jennings publizierte Rothert eine Arbeit, in der er von ganz entsprechenden Reaktionen bei einer großen Zahl von Bakterienarten berichtet. Er nennt diese Reaktionsform „apobatische Phototaxis" (Fluchtbewegungen) im Gegensatz zur „strophischen Phototaxis" (Wendebewegungen). Von letzterer nimmt er an, dass sie nicht durch Intensitätsunterschiede der Belichtung, sondern durch Richtungswirkungen des Lichtes hervorgerufen wird.

Eine ganz andere Behandlung erfuhr die Frage des Phototropismus um dieselbe Zeit durch Rádl, dessen Befunde ich zum Teile im I. Abschnitt dieser Arbeit bereits zitiert habe. Rádl legte allen Nachdruck auf die Tatsache der Orientierung und nennt jede Orientierung zum Licht einen Phototropismus, seien es die Krümmungen der Pflanzen oder die Augendrehungen der Daphnien, Insekten und höheren Tiere. Die „gerichtete Bewegung" ist nach ihm nur eine Folge der Augenorientierung und hat mit dem Phototropismus als solchem nichts zu tun. Er verwirft demgemäß die Unterscheidung zwischen Phototropismus und Phototaxis. Auf seine vortreffliche Kritik der bestehenden Begriffe einzugehen, verbietet mir der Raum. Nach Abschluss meiner Versuche lernte ich noch eine weitere Arbeit über Lichtreaktionen kennen, die ebenfalls zum theoretischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verständnis des Phototropismus wertvolle Beiträge liefert. Es ist die Abhandlung von Viktor Bauer über „die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden". Diese hochstehenden Krustazeen besitzen bereits Statocysten und es ist von großem Interesse, zu sehen, wie die Lichtorientierung neben der Schwerkraftsorientierung bestehen kann. Um ein kurzes Resumé der Arbeit zu geben, zitiere ich Bauer selbst. „Die Statocysten regulieren reflektorisch den Tonus des als Horizontalsteuer wirkenden Abdomens." „Auf den Bewegungsapparat sind die Statocysten ohne Einfluss." „Bei starkem Lichteinfall von oben tritt eine Haltung des Abdomens ein, welche die Tiere in die Tiefe führt." „Die Augen beeinflussen reflektorisch die Ruderfüße der Gegenseite und zwar im Sinne einer Hemmung." — Demnach erfolgt die seitliche Orientierung der Tiere in der Weise, dass bei Lichtreizung des einen Auges die Ruderfüße der Gegenseite gehemmt werden, also eine Regulierung der Bewegungen in bezug auf das Licht erfolgt. Sowohl Zu- als Abnahme des Lichtes wirken als Reiz, und zwar in derselben Weise, wie ich sie für die Daphniden beschrieben habe. — „Wir kommen also zu dem Resultat, dass die Mysiden nach vorhergehender Verdunkelung negativ, nach Aufenthalt im hellen Licht positiv phototaktisch reagieren. Des weiteren zeigte sich, dass diese Reaktion bald aufhört und in ein Hin- und Herschwimmen in der Richtung des Lichteinfalles übergeht, welches die Tiere abwechselnd vom Hellen ins Dunkle und zurückführt." — Letztere Angabe deutet ebenfalls auf kleine Lokomotionsperioden der von mir beschriebenen Art. Bauer legt sich auch die Frage nach dem Zustandekommen der Adaptation vor und stellt fest, dass Pigmentverschiebungen nicht dafür in Betracht kommen, da sie zu langsam vor sich gehen, und da außerdem auch bei maximaler Pigmentverschiebung noch Adaptation eintritt.

B. Zur Theorie der Lichtreaktionen der Cladoceren.

Vergegenwärtigen wir uns nach dem Gesagten kurz das Verhalten der Cladoceren dem Licht gegenüber, um zu sehen, wie sich die Ergebnisse meiner Versuche zu denen der anderen Autoren verhalten. Wir sahen zunächst, dass die Cladoceren durch das Licht dauernd genau im Raum orientiert waren und zwar dadurch, dass ihre Augen die Lichtquelle stets in einer bestimmten Lage zu fixieren suchen und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt. Ferner sahen wir, dass die Lokomotion der Cladoceren dauernd periodischen Schwankungen unterworfen war. Unter normalen Bedingungen äußerten sich diese Schwankungen einfach als ziemlich regelmäßiger Wechsel zwischen verstärkter und herabgesetzter Bewegungsintensität. Sowie jedoch aus irgendeinem Grunde

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine Erregung eintrat, schwammen die Tiere mit etwa gleichmäßiger Geschwindigkeit abwechselnd auf das Licht hin und vom Licht fort. Die Bewegungsrichtung hing in allen Fällen von der Stellung der Lichtquelle ab. Eine Untersuchung der Reizreaktionen lieferte für diese Erscheinung die Erklärung, denn es zeigte sich, dass die Cladoceren jede Erhöhung der Lichtintensität mit einer Bewegung vom Licht fort, jeder Herabsetzung mit einer Bewegung zum Licht hin beantworteten. Nach der Reaktion trat jedoch sehr schnell eine Adaptation an alle Lichtintensitäten ein, so dass die Abwesenheit eines absoluten Optimums der Belichtung klar hervortrat. Wir haben uns also die Bewegungen der Cladoceren so vorzustellen, dass sie unter normalen Bedingungen durch regelmäßigen Wechsel von Phasen lebhafter Bewegung und Ermüdung sich abwechselnd auf das (von oben kommende) Licht hin bewegen und wieder absinken. Tritt nun aus irgendeinem Grunde eine Erregung ein, so bewegt sich das Tier stärker und kommt dadurch in kurzer Zeit in eine Region erheblich größerer Lichtintensität. Es rezipiert hierbei einen Erhellungsreiz, der es, wie wir sahen, zur Umkehr und aktiven Bewegung vom Licht fort, also abwärts führt. Dabei gerät es wieder schnell in eine Zone geringerer Beleuchtung und der entgegengesetzte Reflex tritt ein. So pendelt das Tier zwischen einer positiven und negativen „Reizschwelle" hin und her, bis es sich allmählich beruhigt und nur noch der normale Wechsel zwischen Bewegungs- und Ermüdungsphasen eintritt. Als Ursache der Erregung, welche Bedingung der geschilderten, durch Lichtreize hervorgerufenen Perioden ist, kommt außer der chemischen Beschaffenheit des Wassers vor allem das durch zu lange dauernde Ermüdungspausen verursachte Absinken in Zonen geringerer Lichtintensität in Betracht. Dabei muss jedesmal ein Verdunkelungsreiz erteilt werden, der zu einer Erregung und damit zu verstärkter Bewegungsintensität führt.

Wie verhalten sich nun diese Tatsachen zu den bisherigen Untersuchungen?

Zunächst sehen wir, dass für die Frage, ob die Bewegungen in positiver oder negativer Richtung erfolgen, die Lichtintensitäten resp. deren Veränderungen bei normaler chemischer Beschaffenheit des Wassers das allein maßgebende sind. Darin stimmen meine Befunde mit denen Bauer's vollkommen überein. Aber auch zur Erklärung der Orientierung spricht nichts für die Annahme besonderer Richtungswirkungen des Lichtes, wie sie Loeb für ganz einfach organisierte Formen annehmen zu müssen glaubte. Schon für augenlose Ciliaten hat Jenning's nachgewiesen, dass es allein die Veränderungen der Lichtintensität sind, welche als Reize wirken und indirekt vermittels besonderer stereotyper Bewegungsreflexe zu einer Orientierung führen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Noch weit einfacher und zugleich vollkommener ist der Orientierungsvorgang für die zusammengesetzten Augen der Cladoceren anzunehmen. Denn es ist klar, dass bei jeder Lageveränderung dieser Tiere dem Licht gegenüber ein anderes der zahlreichen Einzelaugen in die Strahlenrichtung des Lichtes fällt und dass dadurch Intensitätsschwankungen und damit auch Lichtreize für die betreffenden Einzelaugen gegeben sind. Nimmt man nun an — und das erscheint mir das nächstliegende —, dass die Reizung eines jeden der Einzelaugen eine spezifische Reflexbewegung der Antennen auslöst, die zu einer Korrektur der Lage führt, so hat man damit eine ganz zwanglose Erklärung der Orientierung auf Grund der Intensitätsschwankungen des Lichtes.

Es scheint mir demnach, dass für eine ganze Reihe von Organismen, die auf ganz verschiedene Organisationshöhe stehen, die Schwankungen der Lichtintensität zur Erklärung aller Erscheinungen des Phototropismus vollkommen ausreichen. Die theoretischen Folgerungen aus diesen Anschauungen zu ziehen, sei mir in einer später zu veröffentlichenden Fortsetzung der vorliegenden Arbeit gestattet.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderungen.

Es erübrigt sich, noch einiges über die biologischen Ergebnisse meiner Versuche zu sagen. Ihre Bedeutung für die Erklärung der täglichen Vertikalwanderungen liegt vor allem in den über die kleinen Lokomotionsperioden angestellten Beobachtungen. Nehmen wir an, dass die periodischen Schwankungen der Lokomotionsstärke auch im Freien eintreten — und es entspricht nach meinen Beobachtungen nichts gegen, wohl aber vieles für diese Annahme —, so ließe sich etwa folgendes Bild von der täglichen Periode entwerfen.

Wenn ich von der mittleren Tageszeit ausgehe, so werden die kleinen Lokomotionsperioden am Nachmittag bei abnehmendem Licht durch Höherrücken der Zonen, in denen beim Absinken Verdunkelungsreize eintreten, ganz allmählich verschoben werden. Je nach der Tiefe, in der sich die Individuen aufhielten, werden sie nach Eintreten der Dämmerung früher oder später in der Nähe der Oberfläche erscheinen. Bei Beginn der Morgendämmerung setzen die Perioden mit abwärts gerichteter Tendenz wieder ein, so dass nach einiger Zeit die Tagestiefe wieder erreicht ist.

Es ist einleuchtend, dass ohne die Existenz der periodischen Lokomotionsschwankung eine Tagesperiode, die sich direkt nach dem Licht richtet, nicht in der angegebenen Weise zustande kommen könnte. Denn, da die Tiere eine sehr allmähliche Lichtveränderung nicht als Reiz empfinden, würden sie höchstens bei der rapiden Erhellung und Verdunkelung in den Dämmerungszeiten zu Reaktionen veranlasst werden. Das mag auch für manche Arten zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

treffen. Es ist von Fol gezeigt worden, dass der Wechsel von Tag und Nacht im Wasser ein ganz plötzlicher ist und mit dem Augenblicke eintritt, wo die Sonnenstrahlen von der Oberfläche total reflektiert werden. Ich habe im Aquarium oft beobachtet, dass eine Zunahme der Bewölkung genügt, um bei *Daphnia* den positiven Reflex auszulösen. Andererseits ist es nach Ruttner's Untersuchungen unzweifelhaft, dass für viele Arten das Aufsteigen an die Oberfläche schon bald nach der Mittagsstunde beginnt. Diese Formen müssten also die geringe Lichtabnahme am Nachmittag bereits wahrnehmen können. Eine solche Annahme ist nur für den Fall denkbar, dass die Tiere entweder nicht adaptieren oder aber eine periodische Lokomotion besitzen. Der erste Fall widerspricht allen Beobachtungen. Im zweiten Fall dagegen macht die allmähliche Verschiebung der Reizungszone das Eintreten einer wahrnehmbaren Lichtveränderung überflüssig; der Lichtreiz (beim Absinken) ist unter allen Umständen gegeben und es braucht nur die Stelle verschoben zu werden, an der er eintritt. Diese Einrichtung lässt sich wohl mit dem sogen. subtraktiven Anemometer vergleichen, einem Windmesser, der vom Winde nicht in Rotation versetzt, sondern gebremst wird. Ein Uhrwerk besorgt die Bewegung. Das Instrument ist weit empfindlicher als die sonst üblichen, da der leiseste Windhauch eine geringe Verlangsamung der Bewegung veranlassen kann, während er nicht ausreichen würde, das Windrad in Umdrehung zu versetzen.

Es ist wohl kaum ein Zweifel möglich, dass bei den Cladoceren tatsächlich eine derartige Reguliervorrichtung besteht und dass zum mindesten die regelmäßigen Bewegungspausen und das damit verbundene Absinken zur Erteilung von Lichtreizen führen. Trotzdem ist damit noch keine genaue Einstellung des Tieres in ein bestimmtes Intensitätsfeld bewirkt, da die Adaptationsfähigkeit unter allen Umständen Verzögerungen und Ungleichheiten in der Reaktion zur Folge haben muss. Damit stimmen aber, wie es scheint, die Befunde im freien Wasser sehr gut überein. Denn auch dort zeigen sich, wie wir in der Einleitung bereits gesehen haben, ganz ungeheure Verschiedenheiten im Verhalten der einzelnen Tiere. Können doch nach Steuer die Wanderungen oft überhaupt unterbleiben. Es ist also von vornherein anzunehmen, dass die zugrunde liegenden physiologischen Vorgänge sehr variabel und komplex sein werden. Ziehen wir nun noch in Betracht, dass verschiedene chemische Zusammensetzung des Wassers und verschiedene physiologische Zustände des Organismus erwiesenermaßen bestimmend auf den Ausfall der Lichtreaktionen einwirken können, so wird es unmittelbar einleuchten, dass erst aus dem Studium aller Einzelfaktoren sich ein befriedigendes Gesamtbild entwickeln kann. Ich möchte daher zum Schlusse ausdrücklich betonen, dass ich mir wohl bewusst bin,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zur Erkenntnis des Gesamtproblems nur durch das Studium einer einzelnen Teilerscheinung einen Beitrag geliefert zu haben. Allerdings, glaube ich, dass die Phänomene des Phototropismus die wesentliche Grundlage bilden, ohne deren Erforschung ein Verständnis der übrigen Faktoren, welche die Erscheinung der Vertikalwanderungen bedingen, undenkbar ist.

Zusammenfassung.

I. Teil.

A. Orientierung.

1. Die Cladoceren sind zur Schwerkraft nur durch ihre passive Gleichgewichtslage orientiert, welche durch die Körperform bedingt wird.

2. Zum Licht sind sie dadurch genau orientiert, dass die Augen die Lichtquelle stets in bestimmter Lage fixieren und dass der Körper zur Augeneinstellung mit Hilfe der Lokomotionsorgane eine bestimmte Normallage einzuhalten strebt.

3. Die Augen brauchen zur Erzielung dieser Körpereinstellung nicht beweglich zu sein. Die Augenbewegungen von *Daphnia* und *Bythotrephes* sind also wahrscheinlich sekundäre Erscheinungen.

4. Augenexstirpation bewirkte Desorientierung und Verringerung der Schlagstärke der Antennen.

B. Lokomotion.

5. Die Lokomotion der Cladoceren zeigt sich periodischen Intensitätsschwankungen von der Dauer weniger Minuten unterworfen, die mitunter große Regelmäßigkeit zeigen.

6. Unter normalen Bedingungen äußern sich diese Schwankungen als periodischer Wechsel zwischen lebhafter und herabgesetzter Lokomotion, die das Tier abwechselnd zum Licht hin und durch passives Absinken vom Licht fortführt.

7. Im Zustande der Erregung werden die Bewegungen zum Licht hin heftiger und die Bewegungen vom Licht fort werden von aktiven Schwimmbewegungen unterstützt.

8. Bei seitlich angeordneter Lichtquelle erfolgt die periodische Lokomotion in horizontaler Richtung, soweit nicht die Schwerkraft störend wirkt. Der negative Teil der Periode muss hier stets aktiv erfolgen, so dass eine gewisse Erregung Voraussetzung für das Zustandekommen von horizontal gerichteten periodischen Lokomotionen ist.

9. Bei von unten kommendem Lichte werden die Lokomotionen im allgemeinen verhindert, da Licht und Schwerkraft in gleicher Richtung wirken.

10. Die Erscheinung der kleinen Lokomotionsperioden lässt sich bei zahlreichen der schwimmenden und fliegenden Tiergruppen beobachten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

C. Reizreaktionen.

11. Ein Charakteristikum der Reaktionen auf Lichtreize ist die schnelle Adaptation der Tiere an die reizbewirkende Lichtintensität. Der Lichtreiz wirkt somit nur durch die Schwankungen seiner Intensität.

12. Die Cladoceren bewegen sich bei Verdunkelung zum Licht hin, bei Erhellung vom Lichte fort (positiver und negativer phototropischer Reflex).

13. Erhellung und Verdunkelung müssen als von derjenigen Intensität ausgehend gedacht werden, an die das Tier adaptiert ist (Adaptationsintensität). Die örtliche Region, in der das Licht die Adaptationsintensität besitzt, heiße Adaptationszone. Ein absolutes Optimum ist nicht vorhanden.

14. Bei Herabsetzung der Lichtintensität tritt eine Verkleinerung der Amplitude der Lokomotionsperioden ein, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann, wenn die Lichtintensität unter die untere Reizschwelle sinkt.

15. Veränderungen der Lichtintensität, die in der Zeiteinheit ein bestimmtes Maß nicht erreichen, werden nicht als Reiz empfunden (Einschleichen des Lichtreizes).

16. Maximale Lichtreize führen zu Schreckreaktionen, die als summierte negative Reflexe aufzufassen sind. Der Reiz wird durch periodische Unterbrechung gesteigert. Erschütterungsreize können die gleiche Wirkung haben.

17. Die Intensität einer Reaktionsbewegung ist der Größe der Lichtveränderung innerhalb der ersten Sekunden nach der Reizung proportional, und zwar in einem konstanten Verhältnis, das noch näherer Untersuchung bedarf. Von der absoluten Lichtintensität bleibt sie unbeeinflusst.

18. Exemplare von *Daphnia pulex* aus einem bestimmten Gewässer reagierten auf alle Lichtreize nur durch Verlangsamung der Schlagfrequenz ihrer Antennen.

19. Verschiedene Altersstufen, Tiere aus verschiedenen Gewässern und in verschiedenen physiologischen Zuständen sowie verschiedene Spezies zeigen charakteristische Verschiedenheiten in der Lichtreaktion.

20. Die chemische Zusammensetzung des Wassers (Sauerstoffreichtum etc.) beeinflusst in sinnfälliger Weise den Ausfall der Lichtreaktion.

II. Teil.

B. Zur Theorie der Lichtreaktionen der Cladoceren.

1. Die Reaktion auf Schwankungen der Lichtintensität genügt bei den Cladoceren infolge der Anordnung ihrer Lichtrezeptionsorgane vollkommen zur Erklärung des Verhaltens zum Licht. Nicht nur der Charakter der Reaktionsbewegung (positiv und negativ),

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sondern auch die Orientierung im Raum wird offenbar dadurch hervorgebracht, dass der Lokomotionsapparat auf Reizung jedes der Einzelaugen, und zwar sowohl durch Zunahme als durch Abnahme der Belichtung, in verschiedener Weise durch spezifische Bewegungsreflexe reagiert.

C. Zur Theorie der täglichen Wanderung.

2. Die Wanderungen sind wahrscheinlich eine Folge der Reaktion auf Lichtreize, hervorgerufen durch Verschiebung der Adaptationszonen. Die kleinen Lokomotionsperioden ermöglichen das Eintreten zum mindesten der Verdunkelungsreize auch bei sehr langsamer Lichtveränderung.

3. Die chemische Zusammensetzung des Wassers sowie physiologische Eigenschaften der Tiere müssen die Lichtreaktion auch im Freien wesentlich beeinflussen.

Literaturverzeichnis.

Apstein, Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig 1896.
Bauer, Viktor, Über die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1908, Heft 2.
Forel, F. A., Le Léman. Lausanne 1901.
Francé, R., Zur Biologie des Planktons. Biol. Centralbl. XIV, 1894.
Groom, T. und J. Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biol. Centralbl. X, 1890.
Jennings, H. S., Contributions to the study of the behaviour of lower organisms. Washington 1904.
Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem der Pflanzen. Würzburg 1890.
— Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negative und umgekehrt. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54, 1893.
— Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 66, 1897.
— Über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
Ostwald, Wolfg., Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie etc. Plöner Forschungsber. Bd. X, 1903.
Oltmanns, Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora Bd. 75, 1892.
Parker, in Bull. of the U. S. Fish-Commission, 1901.
Pfeffer, Pflanzenphysiologie.
Rádl, Em., Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901.
— Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere. Leipzig 1903.
Regnard, La vie dans les eaux.
Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über die taktischen Reizerscheinungen. Flora Bd. 88, 1901.
Ruttner, F., Über das Verhalten des Oberflächenplanktons zu verschiedenen Tageszeiten etc. Plöner Forschungsber. Bd. XII, 1905.
Steuer, A., Die Entomostrakenfauna der alten Donau bei Wien. Zool. Jahrb. Bd. V, 1902.
Strasburger, E., Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XII, 1878.
Weismann, Die Tierwelt des Bodensees. Lindau 1877.

ZOBODAT - 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 fuÌˆr die Theorie der Tropismen. 49-63