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


Wie beim Generationswechsel die ungeschlechtliche Fortpflanzung der geschlechtlichen in die Hände arbeitet, indem sie das jugendliche Individuum in viele zerlegt und dadurch in kurzer Zeit eine große Zahl von Geschlechtstieren hervorbringt, so würde es nach unserer Auffassung sich auch bei der Phylogenie verhalten, die gleichsam einen ins Riesenhafte vergrößerten Generationswechsel darstellen würde: im Zeichen der ungeschlechtlichen Vermehrung würden die ersten Lebensformen sich ausgebreitet und bis an die Grenze ihres individuellen Differenzierungsvermögens entwickelt haben, und dann erst würde die geschlechtliche Fortpflanzung ihr Werk begonnen und mit dem dafür vorbereiteten Material den Bau der organischen Welt vollendet haben.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung zerstreut die Anlagen des einzelnen Individuums und verteilt sie auf viele; die geschlechtliche Fortpflanzung sammelt die Anlagen vieler Individuen und konzentriert sie in einem. Dieses Widerspiel der beiden Vermehrungsarten scheint auch in ihrer phylogenetischen Wirksamkeit seinen Ausdruck zu finden. In einer Zeit ursprünglicher Lebensfülle konnte die ungeschlechtliche Fortpflanzung mit freier Hand den Samen auswerfen; als ihr Vorrat erschöpft war, musste die geschlechtliche Fortpflanzung das Gegebene zusammenhalten, um für die Zukunft zu sorgen. Indem sie bei jeder Vermehrung die Anlagen zweier verschiedener Individuen auf die Nachkommen übertrug, bewirkte sie, dass mit der Zahl der Generationen auch die Erbmasse wuchs und so der Verarmung vorgebeugt wurde.

3. Januar 1910.

---

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

Von Wolfg. F. Ewald.

## Teil III.

### A. Zur Theorie der Orientierung.

Im vorausgegangenen Teil dieser Arbeit wurden neben meinen eigenen Versuchen eine Reihe von Beobachtungen von Jennings, Rádl und Bauer angeführt, welche den Vorgang der Reaktion auf Lichtreize bei einer Anzahl von Organismen sehr verschiedener Organisationshöhe genauer analysieren. Überblicken wir die Resultate dieser Untersuchungen, so drängt sich uns die Tatsache auf, dass die Frage nach dem Vorhandensein und der Ausbildung der Lichtsinnesorgane von eminenter Bedeutung für das Verständnis der Phototaxis ist — eine Tatsache, die, so naheliegend sie ist, doch, soweit mir bekannt, in der Literatur noch nicht die zu er-

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


wartende Würdigung gefunden hat. Es liegt dies wohl hauptsächlich an dem Mangel zusammenfassender Arbeiten auf diesem Gebiet, zumal erst die neueren Versuche genügend auf die Einzelheiten des Reaktionsvorganges eingehen. Ich will im folgenden versuchen, die Entwickelung der Phototaxis nach den bisher bekannten Stichproben kurz zu skizzieren.

Zahlreiche Tiere, bei denen keine spezifischen Lichtsinnesorgane gefunden wurden, können auf Lichtreize reagieren, ohne natürlich eine Orientierung zur Lichtquelle zu zeigen; aber auch bei augenbegabten Tieren sehen wir den Lichtreiz einfach als Reiz wirken, vergleichbar jedem anderen Reizmittel. Er bewirkt, wie auch andere Reize, Erregung, die zu bestimmten Bewegungsreflexen führen kann. Ein solcher ganz einfacher Vorgang ist die Lichtreaktion der Ciliaten, deren Übereinstimmung mit der Reaktion auf chemische und andere Reize von Jennings zur Evidenz bewiesen worden ist. Eine Einstellung des Körpers findet nur unter Umständen statt. Regelmäßig vorhanden ist allein eine stereotype Bewegungsreaktion, die schließlich zu einer zweckmäßigen Lokomotion führen muss, ohne dass man von einer dauernden Orientierung im Raum sprechen könnte. Denn zur vollkommenen Orientierung gehört die Ausbildung verschiedener spezifischer Lokomotionsreflexe auf solche Reize, die aus verschiedenen Richtungen kommen. Diese Bedingung kann allein durch die Anordnung der lichtempfindlichen Körperstellen und deren reizleitende Verbindungen mit den Bewegungsorganen in mehr oder weniger komplizierten Weise erfüllt werden.

Eine einfache Orientierung durch das Licht könnte dann gegeben sein, wenn ein hochgradig symmetrischer Organismus, wie der vieler Protozoen, nach allen Seiten des Raums mit Bewegungsorganen ausgerüstet ist, die selbst auf Lichtreiz reagieren resp. von dem nach allen Seiten gleichmäßig lichtempfindlichen Protoplasma in ihren Bewegungen beeinflusst werden. Sei es nun, dass auf Beschattung oder Erhellung einseitige Reizimpulse auf die Bewegungsorgane treffen, so müssen diese an verschiedenen Körperseiten ungleichmäßig schlagen und dadurch eine Orientierung herbeiführen. Meines Wissens ist aber eine derartig schematische Orientierungsweise noch nicht mit Sicherheit festgestellt worden.

Sind die Bewegungsorgane an ein oder zwei Körperstellen zentralisiert, so bedarf es unbedingt eines ziemlich komplizierten Systems von Reizübertragungen, um sie auf Impulse von verschiedenen Körperstellen her in spezifischer Weise reagieren zu lassen. Wir finden daher bei zahlreichen primitiven Organismen, auch solchen mit hochgradiger Symmetrie und allseitiger Bewimperung (*Paramaecium*), einen weit einfacheren Weg eingeschlagen, der sie wenigstens unter Umständen zur Reizquelle orientieren kann, und werden sehen, dass die Entwickelung zur vollkommenen Orientierung

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


durch Verbesserung dieser einfachen Methode vor sich gegangen ist. Es braucht nämlich nur die Lichtempfindlichkeit auf einen Körperpol beschränkt zu sein, um sofort eine Art Orientierung herbeizuführen (*Stentor*). Die Lichtempfindlichkeit kann für Erhöhung oder Herabsetzung der Intensität bestehen. Jedesmal, wenn der lichtempfindliche Körperpol aus der Richtung der Lichtstrahlen fortgedreht wird, erhält er das Licht unter einem weniger günstigen Winkel, der die Intensität verändert. Er rezipiert einen Reiz und es erfolgt ein Bewegungsreflex, der erst mit der Beseitigung des Reizes aufhört. Bei dieser Reaktionsform ist das Tier aber nicht in der Lage, sofort zweckmäßige Korrekturbewegungen auszuführen, denn das Tier reagiert nicht auf die Winkeländerung der Lichtstrahlen als solche, sondern nur auf den Reiz schlechthin. Außerdem sind derartige primitive Lichtsinnesapparate, wie es scheint, nicht sehr empfindlich, denn bei mäßigen Intensitäten, an die das Tier adaptiert ist, wirken auch Winkeländerungen nicht mehr als Reiz und es erfolgt desorientiertes Umherschwimmen. Nach dem gleichen Prinzip sind nun, wie es scheint, auch die einfachsten „Augen" konstruiert. Sie bestehen aus einem lichtbrechenden Körperchen und einem Pigmentfleck, auf den, wie man annimmt, das Körperchen als Linse das Licht konzentriert (*Euglena*). Wenn Linse und Pigmentfleck in der Bewegungsachse des Tieres liegen, so muss sich jede Abweichung der Achse aus der Strahlenrichtung des Lichts als eine Verminderung der Lichtintensität auf dem Pigmentfleck bemerkbar machen, der nicht mehr durch das von der Linse konzentrierte Licht bestrahlt wird. Ein solcher Apparat kann natürlich nur die Lichtabnahmen rezipieren, er kann also den mit ihm ausgerüsteten Körperpol nur auf das Licht hin richten. Dem diffus lichtempfindlichen Körperpol gegenüber hat das einfache Auge den Vorzug größerer Lichtempfindlichkeit und genauerer Einstellung. Es teilt mit ihm den Mangel, dass es Abweichungen aus der eingeschlagenen Richtung nur allgemein als Reiz rezipiert, dagegen keine Auskunft darüber geben kann, nach welcher Seite die Abweichung stattfand. Auch die Organismen mit einfachen Augen müssen sich also durch „probieren" (method of trial and error) wieder zurechtfinden. Ich möchte diese Orientierungsweise, um anthropomorphisierende Ausdrücke möglichst zu vermeiden, als indirekte Orientierung bezeichnen. Im Verlauf der Entwickelung wird diese primitive Methode dadurch verbessert, dass mehrere Lichtrezeptionssysteme der beschriebenen Art in verschiedenen Richtungen angeordnet werden und durch besondere Reizleitungen mit dem Bewegungsapparat in Verbindung treten. Jedes dieser Einzel-„Augen" rezipiert Reize aus einer besonderen Richtung und veranlasst den Bewegungsapparat zu einer besonderen Reflexbewegung. Bei jeder Körperdrehung müssen die Einzelaugen ihre Stellung

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


zum Licht ändern und sind Reizungen durch Zu- oder Abnahme der Intensität ausgesetzt. Eine Gruppe solcher Einzelaugen, zu einem zusammenhängenden, nach allen Richtungen des Raums gerichteten Organ vereinigt, finden wir bei den Cladoceren, die, wie wir eingangs dieser Arbeit sahen, tatsächlich durch das Licht jederzeit vollkommen im Raum orientiert sind.

Im letzten Stadium der Entwickelung finden wir zwei solche Gruppen von Photorezeptoren zu beiden Seiten des Kopfes vor, denen dann hauptsächlich die seitliche Orientierung zukommt, während die „Statocysten" bereits daneben eine Orientierung mit Hilfe der Schwerkraft, also zum Erdzentrum vermitteln (Mysiden). Es können also sehr wohl zwei Orientierungsweisen bestehen, die sich unter normalen Umständen einfach ergänzen. Es ist schade, dass von Bauer keine Versuche mit Unterlicht gemacht worden sind, um herauszufinden, wie sich beide Orientierungsweisen zueinander verhalten, wenn ein zweckmäßiges Zusammenwirken ausgeschlossen ist. Einer der beiden Reize müsste sich dann als der stärker richtende herausstellen.

Die Lichtsinnesorgane bieten also diesen Tieren, soweit nicht andere Reize mit lokalisierter Reizquelle den Erfolg des Lichtreizes aufheben, in mehr oder weniger vollkommener Weise einen Ersatz für statische, d. h. Balanceorgane, eine Tatsache, auf die schon der Bau dieser Organe hinweist. Bei der Statocyste läuft der Bauplan des Organs auf die Möglichkeit der Rezeption von Reizen aus verschiedenen Richtungen und die Ausbildung besonderer Reflexbewegungen auf jede der verschiedenen Reizwirkungen hinaus; beim Auge der Daphniden fanden wir den gleichen Typus wieder. Logisch dürfte man also nicht von der Statocyste als dem statischen Organ schlechthin sprechen. Man müsste sie vielmehr als barostatisches Organ vom photostatischen Organ unterscheiden. Da aber vermutlich sowohl die Statocyste als auch das Auge verschiedene Funktionen besitzen können, so ist eine Benennung nach der Funktion überhaupt nicht zweckmäßig und man spräche am besten einfach vom Schwerkrafts- und Lichtsinnesorgan (Baro- und Photorezeptor), also nicht nach der Funktion, sondern nach der spezifischen Reizbarkeit. Als Qualifikation ist aber der Begriff der Photostatik, der Orientierung mit Hilfe des Lichtreizes von bedeutendem Wert, insofern er den vollendeten Parallelismus der statischen Erscheinungen deutlich zum Bewusstsein bringt. Em. Rádl gebührt das Verdienst, auf diese Verhältnisse zuerst hingewiesen zu haben[1]).

Wir sehen hier also eine lange Reihe vor uns, in der wir immer wieder zwei Erscheinungen begegnen, die aufs engste ver-

1) Die Veröffentlichung Rádl's, in der sich diese Hinweise finden (Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 87, 1901), ist mir erst nach Drucklegung des ersten Teils dieser Arbeit zu Gesicht gekommen. Ich hätte sonst Rádl's Beobachtungen noch eingehender gewürdigt.

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


knüpft sind, ja ohne einander undenkbar wären: die Reaktion auf Lichtveränderungen durch Bewegungen und die Regulierung dieser Bewegungen in der Weise, dass weitere Lichtreize vermieden, resp. die bereits eingetretenen abgeschwächt werden. In der Art aber, wie die Regulierung erreicht wird, finden wir die mannigfachsten Abstufungen. Diese beziehen sich zunächst darauf, ob, wie bei *Euglena*, meist nur zum Licht hinführende Bewegungen auf Lichtreiz ausgeführt werden, oder, wie bei *Stentor*, nur vom Licht fortführende, oder endlich, wie bei den Cladoceren, beide Arten. Zweitens aber auf die soeben behandelten Unterschiede in der Art und Vollkommenheit der Orientierung, die bis zu einer vollendeten Photostatik führen kann. Trägt nun die bisherige Nomenklatur diesen Verhältnissen Rechnung? Das scheint mir nicht der Fall zu sein.

Nach der ursprünglichen, in Loeb's grundlegenden Arbeiten mit der größten Schärfe ausgesprochenen Definition fasst man als Heliotropismus (Phototropismus, später für Organismen mit freier Ortsbewegung Phototaxis) alle diejenigen Erscheinungen zusammen, welche mit Hilfe einseitig regulierender Bewegungen zu einer Orientierung des Organismus zur Lichtquelle führen, d. h. die Einstellung einer „Symmetrieachse" des Körpers in die Richtung des Lichteinfalles bewirken. Dabei nimmt man an, dass das einmal orientierte Tier sich von selbst auf das Licht zu oder vom Licht fort bewegen müsse, je nachdem auf Grund einer bestimmten Disposition die Regulierbewegung eine Einstellung des vorderen Körperpols zum Licht hin oder vom Licht fort bewirkt. Diese Disposition kann sich in ihrem Sinne umkehren, je nachdem das Tier „schwachem" oder „starkem" Licht ausgesetzt ist. Jedenfalls wird die Positivität oder Negativität der Bewegungen von der Einstellung des Körpers in die Strahlenachse abhängig gemacht und es können daher nach dieser Definition Tiere, die keine derartige Orientierung zeigen, nicht phototaktisch sein. Organismen, die auf Lichtreize reagieren, ohne sich zu orientieren, heißen nach Loeb „unterschiedsempfindlich", nach Oltmanns photometrisch, nach Davenport und Cannon photopathisch. Sie sind dadurch charakterisiert, dass allein der Unterschied resp. die Intensität der Belichtung bei ihnen als Reiz wirkt, was für die phototaktischen Tiere nicht angenommen wird. — Diese Gedankengänge finden sich besonders bei Loeb, aber auch bei Rádl mit aller wünschenswerten Deutlichkeit ausgesprochen. Der erstere betont wiederholt, die „heliotropischen" Tiere seien „gezwungen, ihre Körperachse in die Richtung der Lichtstrahlen einzustellen". Rádl seinerseits vergleicht das „phototropische" Tier mit der Magnetnadel, die von einer richtenden Kraft mit zwingender Notwendigkeit in eine bestimmte Richtung eingestellt wird, sofern nicht andere Kräfte störend dazwischentreten. Die gerichtete Bewegung ist für ihn eine

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


einfache Konsequenz der „phototropischen Orientierung". Halten wir gegen diese Auffassung die Experimente von Jennings, so wird uns ihre volle Tragweite bewusst. Hier haben wir Tierformen, die der Beobachter zunächst für „positiv" oder „negativ" phototaktisch halten müsste, und doch findet sich von einer festen Einstellung, wie sie nach der Theorie Loeb's erwartet werden sollte, keine Spur. Betrachten wir andererseits die Cladoceren. Zahlreiche Beobachter haben, von Loeb's Arbeiten angeregt, an Daphnien und verwandten Arten Versuche über Phototaxis angestellt und haben diese Tiere in der Regel als positiv phototaktische bezeichnet. Und doch verdienen die Daphnien weder das Prädikat der positiven noch der negativen Phototaxis im Sinne der alten Theorie. Sie sind zwar vollkommen — im allgemeinen positiv — nach der Lichtquelle orientiert, aber sie bewegen sich bald auf die Lichtquelle zu, bald von ihr fort, in periodischem Wechsel, je nach der Stärke der Belichtung[2]). Will man alle diese Erscheinungen aus den Phototaxien ausschließen, so wird dieser Begriff sich auf einige wenige Fälle beschränken müssen, von denen ich nicht einmal sicher bin, ob sie einer genauen Untersuchung standhalten könnten.

(Schluss folgt.)

---

## Raphael E. Liesgang. Beiträge zu einer Kolloidchemie des Lebens.

Dresden 1909. Verlag von Th. Steinkopff.

Der Autor des Buches ist seit langem bei denjenigen, welche sich mit der Kolloidchemie beschäftigt haben, durch interessante Versuche über die Niederschlagsbildung in Gallerten bekannt. Auch sein vorliegendes Buch hat zum tatsächlichen Inhalt eine große Zahl ähnlicher Versuche, an welche jedoch weiter noch Betrachtungen über den möglichen Zusammenhang des Beobachteten mit Vorgängen in den lebenden Wesen angeknüpft werden; so werden die mannigfachsten Erscheinungen, wie z. B. die Stoffaufnahme und -abgabe, die Verdauung, die Kontraktion, das Wachstum, die Zellteilung, die Vererbung, die Ablagerung von Salzen in Knochen- und Knorpelsubstanz und noch vieles andere an die Gallertversuche angeschlossen. Leider geschieht dies aber in einer Form, welche lebhaften Einspruch herausfordert; das ganze Werk ist ein Monstrum der Systemlosigkeit, sowohl dadurch, dass die vielen Experimente, wertvolle und gleichgültige, einfach der Reihe nach hergezählt werden, als noch viel mehr dadurch, dass die Hinweise auf die Biologie nur in Gestalt kurzer Gedankensplitter, halber Sätze, kleiner Fragestellungen, offenbar so, wie sie dem Autor gelegentlich der Anstellung seiner Versuche durch den Kopf gegangen und notiert worden sind, hier reproduziert werden, so dass dem Leser zugemutet wird, was Sache des Autors war, durch kritische Durchdenkung und Sichtung die Spreu vom Weizen zu trennen. So ist denn die Lektüre alles eher als ein Genuss, und das Buch ist ein beklagenswertes Beispiel dafür, wie eine geleistete, an sich wertvolle experimentelle und gedankliche Arbeit durch den Verzicht auf die letzte notwendige Überarbeitung weitgehend entwertet werden kann. **Rudolf Höber.**

---

2) Daher scheint es mir auch unzweckmäßig, die eigentliche Ursache aller Tropismen, die Reaktion auf Intensitätsschwankungen durch Bewegungsreflexe, in der Definition gänzlich auszuschalten, wie dies z. B. Rádl tut.

---

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der kgl. bayer. Hof- u. Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# 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. 379-384