© 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. Juni 1910. № 12.

Inhalt: **Ewald**, Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen (Schluss). — **Heiberg**, Ein paar Bemerkungen über die Zellkerne und die Granula experimenteller Carcinome wie auch über Abstrichpräparate aus diesen Tumoren. — **Nüsslin**, Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koeb.

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

Von Wolfg. F. Ewald.

(Schluss.)

Der Sinn einer Benennung scheint mir, das Wesentliche der Vorgänge herauszugreifen; wenn die Definition nur auf einen kleinen Teil der Erscheinungen passt, so muss sie als spezieller Unterbegriff einem Hauptbegriff eingeordnet werden. Wir sahen aber, dass unter allen vom Licht in ihren Bewegungen regulierten Tieren eine vollkommene Orientierung mit Sicherheit nur bei höheren Formen nachgewiesen ist, als letztes Glied einer Entwickelungskette, die bei mehr oder weniger unorientierten Formen anfängt. Das Wesentliche und unmittelbar Auffällige für uns, das einer ungeheuren Zahl einfacher Organismen gemeinsam ist, besteht in der regulierenden Wirkung des Lichts auf ihre Bewegungen. Wir müssen uns daher meines Erachtens entschließen, den Orientierungsbegriff als sekundär aus der Definition der Phototaxis auszuschalten und für sich zu betrachten. — Weiterhin ist es unzweckmäßig, der Phototaxis die Unterschiedsempfindlichkeit (Photometrie, Photopathie) gegenüber zu stellen. Vielmehr ist die Empfindlichkeit für Unterschiede

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

der Belichtung in allen auf den Reaktionsvorgang selbst untersuchten Fällen als die reizbewirkende Ursache festgestellt worden. Da diese Fälle den verschiedensten Stufen der Organisationshöhe entnommen sind, scheint mir kein Grund vorzuliegen, die Existenz von Dauerwirkungen des Lichtreizes anzunehmen. Eine solche müsste erst einwandfrei bewiesen werden. Die schnelle Adaptation auf Lichtreize scheint vielmehr ein Charakteristikum aller dieser Reizwirkungen zu sein. Im ersten Teil vorliegender Arbeit ist der Versuch unternommen worden, den Orientierungsvorgang genau zu analysieren, und es hat sich dabei, wie ich hoffe, zweifellos herausgestellt, dass ein Gegensatz zwischen Intensitätswirkungen und Richtungswirkungen des Lichts nicht besteht. Um zu wiederholen: Es können auch die Richtungswirkungen des Lichts nur von dessen Intensitätsschwankungen abhängen und kommen dadurch zustande, dass anstatt einer einzigen, mehrere lichtempfindliche Körperstellen in spezifischer reizleitender Verbindung mit dem Lokomotionsapparat oder Teilen desselben stehen. Der Lokomotionsapparat wird bei dieser Anordnung instand gesetzt auf Reize von den verschiedenen Rezeptoren in verschiedener spezifischer Weise zu reagieren. In den Lichtreaktionen der Cladoceren spricht sich diese Tatsache besonders augenfällig aus; man muss aber zu der Auffassung kommen, dass bei der adaptiven Natur der Lichtreizreaktionen gar keine andere Lösung des Orientierungsproblems denkbar ist.

Wir sehen somit, dass die alte Definition der Phototaxis zwei Begriffe voneinander abhängig macht, die es nicht zu sein brauchen: Den Sinn der Reizbeantwortung (positiv und negativ) und die Orientierung. Dass dies unzweckmäßig ist, ergibt sich schon daraus, dass gerade unter solchen Organismen, die orientiert sind, viele existieren (Cladoceren, Mysiden), die weder als positiv noch als negativ bezeichnet werden können, sondern fortwährend zwischen beiden Reaktionsformen abwechseln, mit dem Erfolg, dass sie dauernd in gleichmäßiger Beleuchtung bleiben. Solche Tiere dagegen, die man als vorwiegend positiv oder negativ bezeichnen kann, sind oft (Ciliaten, Bakterien) mehr oder weniger unorientiert.

Wir stehen also vor der Notwendigkeit, die Nomenklatur umzuändern, um den Verhältnissen, wie sie sich nach den Untersuchungen der letzten Jahre darstellen, Rechnung zu tragen.

Die zugrunde liegende Erscheinung ist die Beantwortung von Lichtreizen durch lokomotorische Bewegungen. Diese Erscheinung nenne ich Photokinesis und folge dabei Engelmann, der diesen Ausdruck bereits 1883 in ähnlichem Sinne anwendet. Ich befinde mich dabei auch in Übereinstimmung mit den Vorschlägen zur Einführung einer objektiven Nomenklatur etc.“ von Beer, Bethe und v. Uexkuell. Diese Autoren nennen die Beantwortung von Reizen mit Hilfe eines Nervensystems Antikinesen,

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

ohne ein solches Antitypien. Letztere Unterscheidung erscheint mir allerdings innerhalb des kleinen Gebietes der Lichtreizbeantwortung vorläufig nicht ratsam zu sein, da es nicht sicher ist, ob das Fehlen eines Nervensystems für die Lichtreaktionen charakteristische Besonderheiten im Gefolge hat. In entsprechender Weise, wie den Begriff der Photokinesis kann man auch den der Chemokinesis bilden (Rothert). Die Photokinesen unterscheiden sich nach Intensität und Dauer. Bei den Cladoceren war die Intensität der Photokinesis innerhalb gewisser Grenzen der Intensität des Reizes in einem bestimmten Verhältnis proportional. Wie weit das auch für andere Formen zutrifft, ist mir nicht bekannt und bedarf auch noch weiterer Untersuchung. — Reizanlass für die photokinetischen Lokomotionen einer Tierform ist eine mehr oder weniger umfangreiche Veränderung der Lichtintensität, und zwar wirkt entweder die Erhöhung: additive Photokinesis, oder die Herabsetzung: subtraktive Photokinesis, als Reiz, zusammengefasst als anisodynamische Photokinesen; oder der Reizanlass kann sowohl in Erhöhung als in Herabsetzung der Intensität bestehen: isodynamische Photokinesis.

Die Phototaxis ist das Resultat gewisser photokinetischer Lokomotionen.

Wir müssen diesen Hauptbegriff so weit wie möglich fassen und definieren daher nach dem Erfolg als Phototaxien die regulatorischen photokinetischen Lokomotionen[3]), d. h. diejenigen, welche eine Regulierung der Lage des Tieres in bezug auf die Lichtquelle herbeiführen, und zwar sowohl auf deren Intensität als auf deren Richtung.

Diese Lokomotionen unterscheiden wir weiterhin nach zwei Richtungen: Erstens nach dem Sinne (Vorzeichen) und zweitens nach der Ausbildung der dabei auftretenden Bewegungsreflexe. In ersterer Beziehung unterscheiden wir positive (+), negative (—) und amphitrope (+ —) Phototaxien, je nachdem die Bewegung auf Lichtreiz das Tier zum Licht hin oder vom Licht fort führt, oder beide Richtungen einschlagen kann. In zweiter Hinsicht müssen wir unterscheiden, ob das Tier auf Lichtreize aus verschiedenen Richtungen mehrere Bewegungsreflexe ausführt oder nur eine stereotype Reaktionsform besitzt. Wir scheiden demnach die Phototropismen in direkte und indirekte.

In engstem ursächlichem Zusammenhang mit der Phototaxis steht die Photostatik, und zwar so, dass die Photostatik eine Folge der Phototaxis sein kann, aber nicht muss. Das Verhältnis ist also das gleiche wie zwischen Phototaxis und Photokinesis.

---

3) Lokomotorische Bewegungen verhalten sich zu Lokomotionen wie die Ursache zur Wirkung.

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

Wir können auf Grund der oben verfolgten Entwickelung der Photostatik entsprechend der Ausbildung der photostatischen Organisation der Begriffe die Astatik, Dysstatik und Eustatik aufstellen. Je nachdem eine Orientierung im Raum gar nicht, nur unter gewissen Umständen oder völlig vorhanden ist, sagen wir von einer Tierform, sie sei astatisch, dysstatisch oder eustatisch.

In die Definition der Phototaxis nicht einbegriffen ist die etwas ferner liegende Frage, auf welchen Reiz hin überhaupt die Tiere dauernd lokomotorische Bewegungen ausführen. Auch hier kommen neben noch unerkannten inneren Reizen sicher auch äußere Agentien, wie chemische und besonders photische Reize in Betracht. Diese Verhältnisse sind aber vorläufig nicht genügend untersucht. Es sei nur betont, dass es sich bei der angeführten Nomenklatur der phototaktischen Erscheinungen lediglich um die regulatorischen Lokomotionen handelt, also diejenigen, die eigens zum Zweck einer Veränderung der Lage des Tieres in bezug auf die Lichtquelle unternommen werden, — sei es im Sinne einer Annäherung oder Entfernung, sei es zur statischen Orientierung. Zu einer entscheidenden Untersuchung über der Phototaxis einer Tiergruppe gehört also eine genaue Analyse der Reaktionsvorgänge. Der Nachweis positiver oder negativer Reaktionen allein genügt dazu nicht.

Zur ersten Gruppe der Bezeichnungen ist ferner zu bemerken, dass, wie es nach den bisherigen Untersuchungen scheint, letzten Endes die positiven Phototaxien die Folge einer Herabsetzung, die negativen aber die Folge einer Erhöhung der Lichtintensität sind. Die ersteren kommen also durch subtraktive, die letzteren durch additive Photokinesen zustande. Es gibt Tiere, die nur die Erhöhung und solche, die nur die Herabsetzung der Intensität als Reiz rezipieren und demgemäß auf Lichtreiz stets nur negative, resp. nur positive Lokomotionen ausführen. Von diesen führen wahrscheinlich zahlreiche Übergänge zu den Arten, die sowohl auf Erhöhung wie auf Herabsetzung der Intensität durch einen besonderen Reflex reagieren, also doppelsinnig reizbar sind (isodynamische Photokinesis) und daher amphitrope Phototaxis zeigen.

Eine Übergangsform ist z. B. *Euglena*, die für alle gewöhnlichen Intensitätszunahmen ganz unempfindlich ist, dagegen auf maximale Helligkeiten doch ihre Reaktion umkehren kann. Bei dieser Form ist also die Empfindlichkeit für Lichtzunahmen sehr viel geringer als für Lichtabnahmen. Bei wirklich amphitropen Formen (Cladoceren) sind beide Empfindlichkeiten annähernd gleich fein ausgebildet.

Man wird sich dazu entschließen müssen, viele Tiere, die heute schlechthin als positiv phototropisch gelten, noch einmal genauer auf ihre Phototaxis zu untersuchen. Es wird sich dabei, wie ich

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

glaube, bei vielen herausstellen, dass sie nur vorwiegend positiv oder gar amphitrop sind — wie das sogar für die so viel untersuchten Daphnien zutrifft.

Jedenfalls ist es durchaus erforderlich, stets bei Angabe des Vorzeichens der Phototaxis die Reizintensität zu erwähnen, für welche die betreffende Reaktion gilt. Das zu erstrebende Ziel wäre, für jede phototaktische Form das Verhältnis von subtraktiver zu additiver Photokinesis, d. h. die Reizbarkeit für Ab- oder Zunahmen des Lichts, zahlenmäßig durch einen Bruch auszudrücken: $P/N = X$. Praktisch geschieht das, indem man von der Adaptationsintensität ausgehend, Erhellungs- und Verdunkelungsreize auf das Tier einwirken lässt und die Größe der Reaktionsbewegung nach der Formel: S/t = Weg/Zeit oder umgekehrt bemisst, wie dies im ersten Teil dieser Arbeit geschehen ist. Für die amphitropen Daphnien ist z. B. $P = N$, oder doch mit großer Annäherung. Für *Euglena* dagegen ist $P > N$. Alle Tiere, bei denen $P > N$, heißen vorwiegend positiv, solche, bei denen $P < N$, vorwiegend negativ. Die Zahl der Tierformen mit einseitig vorwiegender Reizbarkeit dürfte äußerst groß sein.

Was die dritte Gruppe von Bezeichnungen (Photostatik) betrifft, so wurde bereits gesagt, dass sie sich der Entwickelung des Orientierungsvermögens anpasst, wie wir sie weiter oben verfolgt haben. Ob es astatische Formen gibt, d. h. solche, die unter keinen Umständen orientiert sind, ist mir nicht sicher bekannt. Denkbar sind sie wohl, denn man braucht sich nur vorzustellen, dass ein Stentor an allen Teilen seines Körpers gleich lichtempfindlich wäre, um sich ein Bild von völliger Astatik machen zu können. Eine Phototaxis wäre auch in diesem Falle möglich, denn die bloße Ausbildung von Rückzugsbewegungen auf Lichtreiz genügt bereits, um das Tier in Zonen bestimmter Lichtintensität zu halten. Ich glaube, dass dieser Fall bei den von Oltmanns untersuchten *Volvox* vorliegt. Diese Tiere reagieren, wie es scheint, nur auf die Unterschiede in der Belichtungsintensität, und zwar in sehr empfindlicher Weise. Von einer Einstellung in die Strahlenachse berichtet Oltmanns nichts, im Gegenteil bestreitet er sogar das Vorhandensein einer solchen Einstellung aufs entschiedenste. Es ist auch von vornherein nicht wahrscheinlich, dass diese kugelförmigen Individuenkolonien mit ihren nach allen Seiten des Raumes symmetrisch ausgebildeten Einzelzellen eine feste Einstellung zum Licht behalten, die zu wesentlichen Unterschieden zwischen dem einen, stets vom Licht abgewendeten Teil der Kolonie und seinen Antipoden führen müsste. Zudem lässt sich die rollende Bewegung dieser Flagellaten schlecht mit der Auffassung von einer Orientierung vereinbaren. Wenn also dieser Fall auch vielleicht einer erneuten Untersuchung nach den angeführten Gesichtspunkten bedarf, so scheint es mir

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

doch wahrscheinlich, dass die Volvocinen astatisch phototaktische Organismen sind. Gleichzeitig sind sie nach Oltmanns' Beschreibung offensichtlich vollkommen amphitrop. — Nach diesen Feststellungen scheint es mir ratsam, den Begriff der astatischen Phototaxis wenigstens vorzusehen.

Die dysstatischen Formen sind dadurch charakterisiert, dass sie, einmal desorientiert, ihre Orientierung meist nur auf Umwegen wiederfinden, während die eustatischen Tiere direkt zweckmäßige Regulierbewegungen machen, gleichgültig, in welcher Lage zum Licht sie sich befinden mögen. Dabei ist aber hervorzuheben, dass die statische Orientierung zum Licht jederzeit durch hinzutretende stärkere Reize vorübergehend aufgehoben werden kann (Wettstreit der Reize).

Über die Unterscheidung in direkte und indirekte Phototaxis ist nur weniges zu sagen, da ihre Berechtigung und ihre Anwendung auf der Hand liegen. Es ist klar, dass diese Begriffe von grundlegender Bedeutung für die Betrachtung der phototaktischen Erscheinungen sind, indem sie die höheren von den niederen Organisationen trennen. Insbesondere sind sie auch für die Photostatik wesentlich, da direkte und indirekte Phototaxien verschiedene Ausbildungen der Photostatik im Gefolge haben. Zur Eustatik gehört unbedingt direkter, zur Dysstatik indirekter Phototropismus. Die Astatik könnte sich a priori mit beiden Arten der Phototaxis verbinden; wie es in Wirklichkeit ist, kann sich erst durch zahlreiche weitere Versuche ergeben.

Eine Unterscheidung der verschiedenen Reaktionsformen auf Lichtreize ist bereits von Rothert versucht worden, der die Reaktionen durch Rückzugsbewegungen apobatisch, die Reaktionen durch Wendebewegungen strophisch nannte. Es will mir aber scheinen, als seien diese Bezeichnungen aus verschiedenen Gründen nicht ganz glücklich gewählt. Erstens beziehen sie sich auf ganz bestimmte Reflexbewegungen, wie sie z. B. auf *Euglena* gar nicht passen wollen, denn diese Form macht keine Rückzugsbewegungen, sondern nur Kreiselbewegungen. Zweitens treffen sie auch nicht den Kern der Erscheinung dadurch, dass sie die einfachen, stereotypen Reaktionen von den höher differenzierten trennen. Die Ausdrücke „direkt" und „indirekt" haben den Vorzug, ohne neue Wortbildung alles nötige auszudrücken.

Die vorgeschlagene Nomenklatur findet, wie sich wohl von selbst versteht, zum Teil auch für die übrigen Tropismen Anwendung. Ausgenommen ist die Unterscheidung nach dem Grade der Orientierung, die, soweit sie nicht etwa in der Entwickelungsgeschichte des Schwerkraftsinnesorgans wiederkehren sollte, ein Charakteristikum der Phototaxis zu sein scheint. Denn bei der Ausbildung von speziellen Orientierungsvorrichtungen werden nur solche Reize ausgenutzt werden können, die regelmäßig in

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

genügender Stärke auf den Organismus einwirken. Es wäre zwar an sich denkbar, dass sich auch thermische oder chemische Bedingungen fänden, die zur statischen Orientierung geeignet wären; doch sind diese Verhältnisse wohl im allgemeinen zu veränderlicher Natur, um so weitgehende Anpassungserscheinungen, wie sie die Photo- und Barostatik zeigen, hervorzurufen. Auch ist die Reizquelle nicht in der vollendeten Weise lokalisiert wie bei Licht und Schwerkraft. Es wird also für diese Reizmittel genügen, wenn man den Reizanlass (chemo-, thermokinetisch), resp. den Erfolg der Reaktion (Chemo-, Thermotaxis etc.), den Sinn der Reizbeantwortung (positiv, negativ, amphitrop) und die Ausbildung der Reaktionsreflexe (direkt und indirekt) beschreibt. Es ist aber besonders darauf zu achten, dass nicht Antikinesen mit Tropismen verwechselt werden, wie das bis jetzt geschieht. So z. B. kann ich mir Mechanotaxis bei beweglichen Organismen nicht vorstellen. Bewegungsreflexe auf mechanischen Reiz sind reine Mechanokinesen.

Es würde zu weit führen, wenn ich die Anwendung dieser Nomenklatur auf sämtliche bisher untersuchte Formen von Fall zu Fall erläutern wollte. Ich habe, soweit es mir möglich war, versucht, bei Aufstellung der Begriffe alle in der zoologischen und physiologischen, sowie eine Anzahl der in der botanischen Literatur mitgeteilten Fälle zu berücksichtigen und bin dabei bis jetzt nicht auf Widersprüche gestoßen. Im Gegenteil schienen sich alle mir bekannten Tatsachen diesem Rahmen willig einzufügen. Zwar ist es wohl unausbleiblich, dass Systeme dieser Art bei zunehmender Erkenntnis Mängel zeigen und der Revision bedürfen. Andererseits schien es mir aber unaufschiebbar, die Konsequenzen der neueren Untersuchungen klar auszusprechen und zusammenhängend zu behandeln. Damit ergab sich die Notwendigkeit der neuen Nomenklatur ganz von selbst.

In dem nachstehenden Schema sind die einzelnen Termini so geordnet, dass die auf gleicher Höhe stehenden Begriffe in Kausalnexus stehen, und zwar die links vom Doppelstrich stehenden unter sich, die rechtsstehenden gleichfalls. Über die Zusammenhänge zwischen Vorzeichen und Reaktionsform bei der Phototaxis lässt sich nichts Allgemeingültiges sagen.

Schema zur Nomenklatur.

Photokinesis		Phototaxis		Photostatik
		Vorzeichen	Reaktionsform	
				astatisch
subtraktiv additiv	anisodynamisch	positiv negativ	indirekt	dysstatisch
	isodynamisch	amphitrop	direkt	eustatisch

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

B. Zur Theorie der kleinen Lokomotionsperioden.

Im ersten Teile dieser Arbeit ist der Ablauf der Lokomotion bei den Cladoceren einer genaueren Untersuchung unterzogen worden. Wiederholen wir kurz die wesentlichen Punkte der dort beschriebenen Versuche. Es zeigte sich, dass die Lokomotion spontan periodischen Schwankungen unterworfen war, die zum Teil große Regelmäßigkeit zeigten. Weiterhin ergab sich, dass das Zustandekommen und die Intensität der Lokomotion von Reizwirkungen abhängt, an denen diejenige des Lichtes hervorragend beteiligt ist. Es ließ sich zeigen, dass beim Heruntergehen der Lichtintensität unter eine gewisse Schwelle die Lokomotionsintensität stark herabgesetzt wird. Es war also daraus zu schließen, dass die normale Lokomotion vom Vorhandensein gewisser Lichtreize abhing. Der Lichtreiz hatte aber keine Dauerwirkungen; vielmehr adaptierten die Cladoceren an alle mittleren Lichtintensitäten. Wir bezeichneten diejenige Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert waren, als Adaptationsintensität und diejenigen Teile des umgebenden Mediums, in denen die Adaptationsintensität herrscht, als Adaptationszone. Von der Adaptationsintensität ausgehend führte jede Veränderung der Intensität Reflexbewegungen herbei, und zwar Erhellung den „negativen Reflex“ oder zum mindesten eine Herabsetzung der Schlagfrequenz, die zu passivem Absinken führt, Verdunkelung den „positiven Reflex“. Diese Reflexe traten aber nicht ein, wenn die Veränderung der Lichtintensität in der Zeiteinheit ein gewisses Maß nicht erreichte (Einschleichen des Lichtreizes).

Wenn man diese Erscheinungen in Zusammenhang bringt, so ergibt sich für den Ablauf der periodischen Lokomotion durch Lichtreize folgendes Bild. Die Adaptationszone charakterisiert sich dadurch, dass das Tier ihre Überschreitung als einen Reiz empfindet. Man muss sich also diese Zone theoretisch von zwei Flächen begrenzt denken, die aus alle den Punkten bestehen, in welchen der besagte Reiz von dem Tier rezipiert wird. Die erforderliche Reizintensität bezeichnet man als Reizschwelle; man kann daher die genannten Flächen als positive und negative Schwellenfläche bezeichnen. Genau in der Mitte zwischen den beiden liegt die theoretische Adaptationsfläche[4]), welche jede Lokomotionsperiode in einen lichtnahen und einen lichtfernen Teil zerlegt. Die vollständige Periode besteht aus einem positiven und negativen Schenkel. Das Tier bewegt sich zunächst im positiven Teil der Periode zum Licht hin, erreicht die positive Schwelle, die es zur Umkehr durch

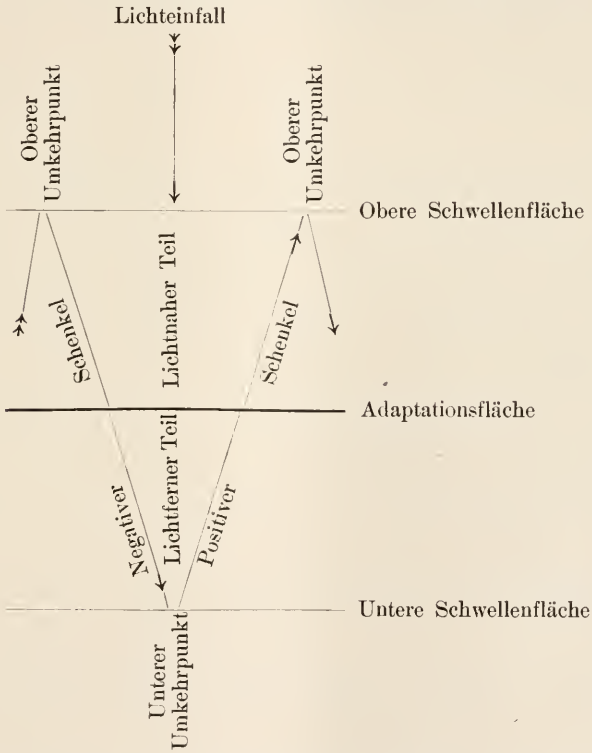
4) Diese Fläche existiert in Wirklichkeit nicht, denn sie würde die Existenz einer mathematisch genauen Adaptation voraussetzen. Tatsächlich sind die Tiere nur für eine Intensität adaptiert, die innerhalb etwas weiterer, durch den Abstand der Schwellenflächen voneinander gekennzeichneter Grenzen liegt.

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

den Erhellungsreiz veranlasst und legt darauf den negativen Teil zurück. Die Erreichung der negativen Schwelle bezeichnet das Ende der Periode. Jede Veränderung der Lichtintensität verschiebt die Periode einseitig, indem die Schwellen und damit die ganze Adaptationszone an eine andere Stelle des Raumes gerückt werden.

Natürlich spielt sich der Vorgang niemals in der geschilderten schematischen Weise ab. Es ist vielmehr im allgemeinen der Fall, dass die Tiere nach einer Reizung so stark motorisch erregt werden, dass sie bei der Reaktionsbewegung die Schwelle zunächst wesentlich überschreiten. Die Folge ist dann eine Gegenreaktion von ziemlicher Heftigkeit, die das Tier wieder beträchtlich über die gegenüberliegende Schwelle hinausführt. Auf diese Weise kommt wohl die Erweiterung der Perioden bei stärkerer Reizung zustande, wie sie aus meinen Kurven hervorgeht.

Schema einer kleinen Lokomotionsperiode.



Wenn man den Versuch machen will, sich nun auch eine Vorstellung über das Zustandekommen der spontanen kleinen Lokomotionsperioden zu machen, so wäre es wohl naheliegend, die eben entwickelten Anschauungen über die Lokomotion bei Veränderung der Lichtintensität dabei zugrunde zu legen. Die Existenz von

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

Schwellenflächen vorausgesetzt, müsste ganz von selbst eine periodisch sich umkehrende Lokomotion zustande kommen, die sich ebenfalls in jedem Umfang halten kann. Durch das passive Absinken müsste die untere Reizschwelle überschritten und ein Reizimpuls gegeben werden[5]), der zur Aufwärtsbewegung und unter Umständen zur Überschreitung der oberen Schwelle veranlasst. Dadurch würde dann entweder ein entgegengesetzter Impuls erteilt, resp. eine Verminderung der Schlagfrequenz veranlasst, oder das Absinken könnte auch ohne neuen Impuls einfach durch Eintreten einer Bewegungspause bewirkt werden, wie es ähnlich von Bethe für die Pulsationen von Medusen gezeigt worden ist. Da bei zunehmender Adaptation die Schwellenflächen immer näher zusammenrücken müssen, so wäre auch für sehr kleine Perioden eine Erklärung denkbar. In manchen Fällen von kleinen Lokomotionsperioden werden vielleicht auch periodisch eintretende Bewegungspausen im Wechsel mit Perioden lebhafter Beweglichkeit ohne Zuhilfenahme von Lichtreizen zur Hervorbringung der Erscheinung genügen. (Das würde z. B. von den Perioden bei *Bosmina* (s. S. 13), vom Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen (s. S. 26) und vom Tanzen der Mücken gelten können.)

Nun ist aber eine zweifellos konstatierte Beobachtung mit dieser Anschauung zunächst schwer zu vereinbaren, nämlich die periodisch wechselnde Lokomotion in horizontaler Richtung. Rádl führt einige Fälle solcher Lokomotionen bei Insekten an; ich selbst beschrieb im ersten Teil dieser Arbeit aktive horizontal gerichtete Lokomotionsperioden bei verschiedenen planktonischen Crustaceen, die in flachen Schalen von oben beleuchtet wurden. Von einem Intensitätsgefälle, wie ich es oben voraussetzte und wie es im freien Wasser zweifellos, bei den Versuchen im vertikalen Zylinder wahrscheinlich in ausreichendem Maße vorhanden war, kann hier nicht die Rede sein. Ebensowenig von Ermüdungspausen. Wir haben es vielmehr offensichtlich mit einer ganz allgemeinen Eigenschaft in Wasser oder Luft schwebender Tiere zu tun, die einer Erklärung in ihrer Gesamtheit bedarf. Was bewegt die Tiere zur Umkehr? Ein selbsttätig periodisch sich umkehrender endogener Impuls wie beim Herzschlag einiger Ascidien? Dem widerspricht aber die Tatsache, dass nur die horizontalen Lokomotionsperioden stets aktiv erfolgen, die vertikalen dagegen meist zur Hälfte passiv (Absinken). Es muss also ein äußerer Reiz sein, der die Umkehr bewirkt. Dass dieser Reiz optischer Natur ist, scheint mir ebenfalls sehr wahrscheinlich. Das Verhalten der Insekten spricht dafür. Rádl brachte Mückenschwärme dazu, über seinem Hute oder Stock zu

5) Oltmanns sagt vom Reihenmarsch der *Volvox*-Weibchen auf Grund einiger, von ihm angeführter Versuche: „Die Fallbewegungen werden offenbar sistiert, sobald eine Zone von bestimmter Intensität des Lichtes erreicht wird.“

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

tanzen und konnte den ganzen Schwarm durch Höher- oder Tieferhalten des Hutes oder Stockes zum Steigen oder Fallen bringen. Ebenso folgte der Schwarm in horizontaler Richtung dem untergehaltenen Gegenstande. Es ist also offenbar, dass sich die Tiere in eine bestimmte Entfernung von einem bestimmten Fixpunkte einstellen und nun um diesen Punkt oszillieren, indem sie zuerst aufsteigen, sich dann wieder fallen lassen, bis sie dem Fixpunkte zu nahe kommen, wieder aufsteigen u. s. f. Sollten nun nicht auch die horizontalen Lokomotionsperioden ähnlich erklärt werden können? Es scheint mir, dass in allen beschriebenen und von mir beobachteten Fällen stets eine Grenzlinie irgendwelcher Art nachzuweisen war, die als Reiz die Umkehr der Bewegungsrichtung bewirken konnte und zwar wird es sich auch hier sehr häufig um eine Intensitätsgrenze handeln, die den Bewegungsreflex auslöst. Rádl beschreibt die Bewegungen einer Phryganide, die er dauernd über einer etwa 4 m langen Pfütze in deren längstem Durchmesser hin- und herschweben sah. Hier war offenbar der Uferrand der Pfütze die reizbewirkende Grenze. Entsprechendes lässt sich beim Flug der Insekten gegen die Flamme annehmen, wo entweder die plötzliche Abnahme des auf die Augen fallenden Lichts nach Passieren der Flamme oder die Wärme der Flamme oder aber das Anstoßen an die Scheibe der Lampe die Umkehr bewirken. Nicht anders ist es offenbar auch bei den Planktonten im Versuchsgefäß. Hier ist das Anstoßen an die Gefäßwand oder den Wasserspiegel die Ursache zur Umkehr, wie ein Blick auf die dem ersten Teil meiner Arbeit angefügten Kurven lehrt. E. Towle hat gezeigt, dass bei *Cypridopsis* Berührung mit festen Wänden sogar eine Umkehr im Sinne der phototaktischen Reaktion zur Folge hatte. Aus allen diesen Tatsachen scheint mir mit ziemlicher Deutlichkeit hervorzugehen, dass wir die Umkehr in der Richtung aktiver Bewegungen einesteils den wirklichen phototaktischen Reflexen, anderenteils aber gewöhnlichen Fluchtreflexen zuzuschreiben haben, die bei Eintritt gewisser Reize bei weitaus der Mehrzahl aller Tiere ausgelöst werden und in einer Umkehrung der Bewegungsrichtung bestehen. Dass Tiere, die mehr oder weniger ausschließlich mit Hilfe ihrer Photorezeptoren orientiert werden, für optische Reize besonders empfindlich sind, kann nicht wundernehmen.

Was schließlich die vertikal gerichteten kleinen Lokomotionsperioden betrifft, so gibt es für ihr Zustandekommen mehrere Erklärungsmöglichkeiten. Mitunter genügt es, die regelmäßig eintretenden spontanen Bewegungspausen zur Erklärung heranzuziehen, wie wir das schon weiter oben andeuteten. Sie sind offenbar bei den meisten schwebenden Tieren die Regel, soweit nicht eine besondere Reizung und damit eine angestrengtere Lokomotion eintritt. Das Wiedereinsetzen der Bewegung wird hier durch einen regel-

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

mäßig beim Absinken eintretenden, meist wohl optischen Reiz bewirkt, sei es durch einen Verdunkelungsreiz nach zu schnellem Durchmessen eines Intensitätsgefälles wie bei den Cladoceren; sei es durch zu starke Annäherung an einen Fixpunkt, wie bei den tanzenden Mücken und Phryganiden. Ebenso wie am unteren, so kann auch am oberen Wendepunkte das Umkehren, resp. Sistieren der Bewegung statt durch spontane Pausen durch Lichtreize bewirkt werden.

In welcher Weise dieses Phänomen bestimmend auf die täglichen Vertikalwanderungen des Zooplanktons einwirken muss, habe ich am Ende des ersten Teils dieser Arbeit zu zeigen versucht. Wir sahen dort, dass die periodisch pendelnde Lokomotion eine Reaktion auf feine Intensitätsschwankungen des Lichts ermöglichen muss. Den Tieren wird die „Nullpunktseinstellung" (in diesem Falle Einstellung in die Adaptationsfläche) durch die hin- und herführende Bewegung ebenso erleichtert wie z. B. dem Physiker, der ein Telephon mit Hilfe des Schiebers der Wheatstone'schen Brücke auf Stromlosigkeit einstellen will.

C. Über die tonusregulierende Wirkung des Lichts.

Ich habe im ersten Teile dieser Arbeit gezeigt, dass innerhalb gewisser Grenzen die Intensität der Bewegungen der Lichtreizintensität proportional ist und dass bei Herabsetzung der Lichtintensität eine Verkleinerung der Amplitude der Periode eintritt, die bis zur Bewegungslosigkeit führen kann (Kurven V und VI). Beobachtet man Daphnien in der Dunkelkammer bei rotem Licht, so ist die Verringerung der Amplitude ihrer periodischen Lokomotionen höchst auffallend. Die Tiere halten sich durch gleichmäßige Ruderschläge stets annähernd auf der Stelle, statt wie sonst mehr oder weniger lebhaft auf und ab zu schwimmen.

Meine Versuche brachten mich auf den Gedanken, dass das Zustandekommen der normalen Tageslokomotion auf Lichtreizimpulsen annähernd gleichmäßiger Intensität beruht, und ich kam folgerichtig dazu, diese Erscheinung als Phototonus aufzufassen. Zu meiner Freude fand ich neuerdings in der älteren Literatur zwei Angaben, die auf ganz analoge Verhältnisse bei freischwimmenden Pflanzen hinweisen. Die erste stammt von Engelmann und ist in seinen Untersuchungen über das *Bacterium photometricum* enthalten. Dieser Organismus vollführt überhaupt nur dann Bewegungen, wenn er vom Licht getroffen wird; sonst verfällt er in „Dunkelstarre". Die Lokomotionen sind um so kräftiger, je höher die Lichtintensität ist. Bei diesen Formen hängt also die gesamte Lokomotion allein von der Lichtstärke ab. Ganz ähnliche Beobachtungen hat auch Oltmanns an Volvocinen gemacht. Er konstatiert, dass bei starker Verdunkelung die *Volvox*-Kugeln fast unbeweglich am

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

Boden liegen und in der Nacht oder bei starker Bewölkung nur träge mit ganz langsamen Bewegungen im Wasser umhertreiben. Die Annahme eines Phototonus erscheint noch verlockender, wenn man bedenkt, dass bei den untersuchten Formen das Lichtsinnesorgan die Funktion eines statischen Organes mit übernommen hat, welches ja nicht nur eine orientierende, sondern auch eine tonusregulierende Eigenschaft in den meisten Fällen zu haben pflegt (s. auch J. R. Ewald's Theorie vom Tonuslabyrinth, meine eigenen Versuche an Aalen und besonders Bauer's Untersuchungen an Mysiden). Da die Tiere sich allen mittleren Lichtintensitäten adaptieren, erhalten sie die nötigen Reizimpulse vielleicht unter normalen Umständen durch das Überschreiten der Lichtreizschwellen. Das Absinken bei unzureichender Lokomotion muss ganz von selbst bewirken, dass stets von Zeit zu Zeit eine Reizschwelle überschritten wird. Starke Reize veranlassen eine ausgiebige Schwellenüberschreitung, während Herabgehen der Gesamtintensität unter ein gewisses Maß, die untere Lichtreizschwelle, vorübergehend ein völliges Aufhören der Reizimpulse zur Folge haben kann.

Auch hier scheint eine sehr allgemeine biologische Erscheinung vorzuliegen, die dringend noch näherer Untersuchung bedarf. Meine kurze Notiz hat nur den Zweck, auf das interessante Problem erneut hinzuweisen.

Zusammenfassung.

III. Teil.

A. Theorie der Orientierung.

1. Der einfachste Orientierungsvorgang, wie er von verschiedenen Autoren theoretisch postuliert worden ist, bestände in einer direkten Reaktion symmetrischer Bewegungsorgane, resp. des sie beeinflussenden Körperplasmas, auf Licht durch Änderung der Bewegungen auf der bestrahlten Seite.

2. Der einfachste tatsächlich nachgewiesene Orientierungsapparat besteht in der Lokalisation der Lichtempfindlichkeit am vorderen Körperpol in Verbindung mit der Ausbildung von Bewegungsreflexen, die bei Reizung des empfindlichen Pols eintreten und die Bewegungsrichtung des Tieres ändern (indirekte Orientierung).

3. Dieser Apparat wird zunächst durch die Entstehung eines einfachen Auges verbessert. Er wird genauer und lichtstärker.

4. Durch Zusammenstellung mehrerer nach verschiedenen Richtungen angeordneter Einzelaugen in Verbindung mit der Ausbildung verschiedener spezifischer Bewegungsreflexe bei Reizung eines jeden Einzelauges wird eine direkte Orientierung ermöglicht.

5. Im letzten Stadium teilen sich die Augen mit den Statocysten in die Orientierung.

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

6. Man ist also berechtigt, den Augen mancher niederer Wassertiere eine photostatische Funktion zuzuschreiben, deren Entwickelung vom Unvollkommenen zum Vollkommenen sich verfolgen lässt.

7. Die bisherige Tropismentheorie lässt das Vorhandensein von positiver oder negativer Phototaxis von dem Vorhandensein einer direkten Orientierung abhängen und setzt die Phototaxis in Gegensatz zur Empfindlichkeit für Unterschiede der Beleuchtung. Die „Unterschiedsempfindlichkeit" wird gar nicht zu den Tropismen gerechnet.

8. Diese Definition gibt zu Missverständnissen Anlass, da jede Reizwirkung des Lichtes auf Intensitätsschwankungen beruhen muss.

9. Die Entwickelungsgeschichte der Orientierung mit Hilfe des Lichtes zeigt, dass die Einstellung des Körpers in die Strahlenachse nicht das wesentliche Charakteristikum der Phototaxis sein kann, sondern nur auf dem Grade der Ausbildung der Rezeptoren und Bewegungsreflexe beruht. Die gemeinsame Grundlage besteht in der Beantwortung von Lichtreizen durch regulatorische Bewegungsreflexe.

10. Die bisher gültige Nomenklatur, die nur positiv oder negativ phototaktische Tiere unterscheidet und sich dabei auf die Definitionen der alten Theorie stützt, genügt nicht zur Charakterisierung der durch die neueren Untersuchungen ermittelten Erscheinungen. Vor allem fasst sie die Definition der Phototaxis zu eng.

11. Es wird daher folgende Definition vorgeschlagen: Beantwortung von Lichtreizen durch lokomotorische Bewegungen: Photokinesis, unterschieden in: isodynamische und anisodynamische; letztere weiter in: additive und subtraktive. Phototaxien: regulatorische, photokinetische Lokomotionen, unterschieden: nach dem Sinne (Vorzeichen) in positive, negative und amphitrope; nach der Ausbildung der Bewegungsreflexe in indirekte und direkte. Photostatik: unterschieden nach der Ausbildung, resp. dem Vorhandensein einer photostatischen Orientierung, in: Eustatik, Dysstatik und Astatik. Diese Nomenklatur findet mit Ausnahme der letztgenannten Unterscheidung auch auf andere Tropismen Anwendung.

B. Theorie der kleinen Lokomotionsperioden.

12. Im Zustande der Erregung pendelt das Tier zwischen positiver und negativer Reizschwelle hin und her. Es entsteht also das Bild einer Adaptationszone begrenzt von einer positiven und negativen Schwellenfläche.

13. Im Zustande der Ruhe wird zumeist der negative Reflex durch einfaches Verringern der Schlagfrequenz und demzufolge passives Absinken bewirkt. Diese Wirkung kann entweder auf einer Schwellenüberschreitung oder auf dem Eintreten einer Ermüdungspause beruhen.

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

14. In gewissen Fällen lassen sich die kleinen Lokomotionsperioden allein durch regelmäßiges Eintreten von Ermüdungspausen erklären.

15. In anderen Fällen genügt weder Schwellenüberschreitung noch Ermüdungspause zur Erklärung des negativen Teiles der Periode, und es müssen teils Fluchtreflexe, hervorgerufen durch anderweitige optische Reize, teils Mechanokinesen (Berührung fester Wände) angenommen werden.

16. Zur Regulierung der Lage der Planktonten zur Lichtintensität genügt das Eintreten von Verdunklungsreizen bei Überschreitung der unteren Schwelle.

C. Über den Phototonus.

17. Die Abhängigkeit der Bewegungsintensität der Cladoceren von der Lichtintensität legt den Gedanken nahe, dass das Licht vermittelst der Photorezeptoren eine tonusregulierende Wirkung auf die Muskulatur der Tiere ausübt.

Literaturverzeichnis zu Teil II.

Bauer, V. Die reflektorische Regulierung von Schwimmbewegungen bei den Mysiden. Ztschr. f. allg. Physiol., Jahrg. 1908, Heft 3.

Beer, Bethe und v. Uexküll. Vorschläge z. Einf. einer objekt. Nomenklatur in d. Physiologie. Biol. Centralbl. Bd XIX, 1899.

Engelmann, Th. W. *Bacterium photometricum.* Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 30, 1883.

Ewald, J. R. Physiol. Untersuchungen über d. Endorgan d. Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

— Wolfg. F. Die Fortnahme des häutigen Labyrinths und ihre Folgen b. Flussaal. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 116, 1907.

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.

— Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Oltmanns, Fr. Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora, Bd. 75, 1892.

Rádl, Em. Untersuchungen über die Lichtreaktionen der Arthropoden. Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 87, 1901.

Rothert, W. Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901.

Towle, Eliz. A study in the heliotropism of *Cypridopsis.* Amer. Journ. of Physiol., Bd. III, 1900.

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. 385-399