# 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 12 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. XXXIII. 20. September 1913. № 9.

Inhalt: v. Frisch und Kupelwieser, Über den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. — Buchner, Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. — Yakowleff, Biologische Parallelen zwischen den Korallen und Brachiopoden in bezug auf ihre Veränderlichkeit. — Meyer, Das Renogenitalsystem von *Puncturella noachina* L. — Shull, Eine künstliche Erhöhung der Proportion der Männchenerzeuger bei *Hydatina senta*. — Escherich, Die angewandte Entomologie in den Vereinigten Staaten — Schäfer, Das Leben, sein Wesen, sein Ursprung und seine Erhaltung. — Jacobi, Mimikry und verwandte Erscheinungen. — Brehm's Tierleben, Die Vögel.

## Über den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse.

Von Karl v. Frisch und Hans Kupelwieser.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

(Mit Tafel III—V.)

### Inhalt.

Einleitung . . . . . 517
I. Erster Fundamentalversuch: Negativierung von Daphnien durch blaues Licht . . . . . 521
II. Zweiter Fundamentalversuch: Positivierung von Daphnien durch rotgelbes Licht . . . . . 531
III. Abgrenzung der wirksamen Spektralbezirke . . . . . 532
IV. Der Einfluss farbigen Lichtes auf die Augenbewegungen der Daphnien 539
V. Versuche mit *Artemia salina* . . . . . 548
VI. Schluss . . . . . 550
Zusammenfassung . . . . . 551

### Einleitung.

Trotz der zahlreichen Untersuchungen über die Lichtreaktionen niederer Krebse wissen wir über die Wirkung farbigen Lichtes nur wenig und der Nachweis einer spezifischen Reaktion auf Farben liegt bisher nicht vor.

Zwar hat schon P. Bert[1]) im Jahre 1869 mitgeteilt, dass Daphnien die verschiedenen Spektralfarben unterscheiden könnten: während sich die Tiere im Dunkeln gleichmäßig in ihrem Gefäße zerstreuten, sammelte sich, sobald man ein Spektrum in ihr Gefäß fallen ließ, die große Mehrzahl im Gelb, Grün und Orange, eine große Zahl auch noch im Rot, wenige waren im Blau und Violett zu finden. Doch braucht man solche und ähnliche (z. B. [2])) Beobachtungen nicht auf eine Wirkung der Farbe, also der Qualität des Lichtes zurückzuführen, es kann sich ebensogut um Reaktionen auf verschiedene Helligkeit handeln. Wir können nicht wissen, ob die Daphnien — um bei dem oben zitierten Beispiel zu bleiben — das Orange, Gelb und Grün der Farbe wegen aufsuchen, oder weil vielleicht für sie diese Region des Spektrums die größte Helligkeit hat.

Merejkowsky[3]) suchte diese Alternative auf folgendem Wege zu entscheiden: Er brachte seine Krebschen (marine Copepoden [*Dias longiremis*] und Larven von *Balanus*) in ein lichtdicht abgeschlossenes Gefäß, in welchem sie sich gleichmäßig verteilten; ließ er durch einen Spalt Licht einfallen, so sammelten sie sich an der beleuchteten Stelle an; ließ er durch zwei Spalten Licht von verschiedener Farbe einfallen, so wanderten die Tiere zu der helleren Farbe, z. B., wenn Gelb und Violett verwendet wurde, zum Gelb. Machte er aber nun das Gelb dunkler, ohne die Qualität der Farbe zu verändern, so gingen die Tiere zum Violett. Daraus schließt er, dass die niederen Kruster die Natur der verschiedenen Wellenlängen nicht unterscheiden können, sie sehen nur eine Farbe in den verschiedenen Variationen ihrer Intensität. „Nous percevons les couleurs comme couleurs; ils ne les perçoivent que comme lumière.“ Yerkes[4]) kam an Daphnien (*Simocephalus*) zu dem gleichen Resultat; in einem von oben in das Gefäß geworfenen Spektrum bevorzugten die Tiere das Orangerot und Gelb; wurden aber diese Farben relativ verdunkelt, so gingen die Tiere ins Grün, Blau und Violett.

Auch aus diesen Versuchen kann man nicht viel schließen; denn da die betreffenden Krebse auf Intensitätsunterschiede reagieren, ist es nicht merkwürdig, dass sie sich aus einer Farbe vertreiben lassen, wenn man deren Intensität stark herabsetzt; es folgt aber

1) P. Bert, Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de physiol., t. 2, 1869.

2) Loeb and Maxwell, Further proof of the identity of heliotropism in animals and plants. University of California publ., Physiol., Vol. 3, 1910.

3) Merejkowsky, Les crustacés inférieurs distinguent-ils les couleurs? Comptes Rendus Acad. Sc. Paris, t. 93, 1881, p. 1160—1161.

4) R. M. Yerkes, Reactions of Entomostraca to stimulation by light. Amer. Journ of Physiol., Vol. 3, 1899, p. 157—182.

daraus nicht, dass die charakteristische Verteilung der Tiere im Spektrum nur durch Intensitätsdifferenzen und nicht auch durch die Qualität der Farben verursacht ist. Und selbst wenn sich dies nachweisen ließe, wäre es voreilig, daraufhin den niederen Krebsen, wie es Merejkowsky will, einen Farbensinn abzusprechen; ein solcher könnte vorhanden, aber ohne Einfluss auf die phototaktischen Reaktionen sein.

Schon J. Lubbok[5]) wandte sich gegen die von Merejkowsky gezogene Folgerung; er fand, dass die Daphnien „zwischen Strahlen von verschiedener Wellenlänge unterscheiden, und jene vorziehen, welche unsern Augen als Grün und Gelb erscheinen" — und zwar nicht wegen ihrer Helligkeit, sondern wegen ihrer Farbe. Er schloss dies aus einer großen Zahl von Einzelversuchen, bei welchen er je 50 Daphnien in einen Trog brachte, der zur Hälfte mit einem Farbfilter bedeckt, zur Hälfte offen war. Bei Anwendung von gelben oder grünen Farbfiltern war nach einer gewissen Zeit fast immer im Gelb oder Grün eine größere Zahl von Daphnien zu finden als in der unbedeckten Hälfte, obwohl sie die hellere Hälfte bevorzugten, wenn man den Trog zum Teil durch eine Porzellanplatte verdunkelte oder durch Anwendung eines Spiegels eine Hälfte des Troges stärker belichtete. Wir dürfen auf Grund unserer Versuche Lubbock Recht geben. Als strengen Beweis für einen Farbensinn der Daphnien kann man jedoch seine Experimente kaum ansehen, da es möglich wäre, dass durch einen geeigneten Grad der Verdunklung einer Troghälfte derselbe Effekt zu erreichen ist wie durch die gelben und grünen Strahlenfilter.

Neuerdings hat Hess[6]) das Verhalten niederer Krebse zu farbigem Lichte untersucht. Er fand, dass sie sich so verhalten, „wie sich auch total farbenblinde Menschen verhalten würden, die, unter entsprechende Bedingungen gebracht, stets die für sie hellsten . . . Stellen aufzusuchen sich bestrebten"[7]). So gibt er an, dass Daphnien, die an mäßig helles Licht adaptiert sind, in einem lichtstarken Spektrum nicht das Gelb, das dem normalen, helladaptierten Menschenauge am hellsten erscheint, sondern das Gelbgrün und Grün aufsuchen, also die Region, die dem total farbenblinden Menschenauge am hellsten scheint. Für das total farbenblinde Menschenauge ist ferner charakteristisch, dass es — im Gegensatze zum normalen, farbensehenden Menschenauge — für rotes Licht sehr wenig empfindlich ist. Auch bei den Daphnien fand Hess ein dementsprechendes Verhalten: Wurde das Bassin mit weißem Lichte beleuchtet, und zwar die eine Hälfte heller als die andere, so gingen

5) J. Lubbock, On the sense of color among some of the lower animals. Journ. of the Linnean Society, Vol. 17, 1884, p. 205—214.

6) C. Hess, Lichtsinn, in Winterstein's Handb. d. vergl. Physiol., Bd. 4.

7) l. c., p. 644.

die Tiere in die hellere Hälfte. „Ist die eine Bassinhälfte mit lichtstarkem blauen, die andern mit einem für unser helladaptiertes Auge deutlich heller roten Glase belichtet, so eilen die Daphnien nach dem Blau, so lange dieses unserem dunkeladaptierten Auge bei passend herabgesetzter Lichtstärke deutlich heller erscheint als das Rot[8]). Steigert man aber die Lichtstärke des Rot so weit, dass es unserem dunkeladaptierten Auge heller erscheint als das Blau, so eilen die Tiere aus dem Blau ins Rot. Stellt man die Lampen für die Rot- und Blaufläche so, dass unser dunkeladaptiertes Auge bei herabgesetzter Lichtstärke beide angenähert gleich hell sieht, so verteilen sich auch die Daphnien in angenähert gleicher Weise in beide Hälften. (Unserem helladaptierten Auge erscheint . . . das Rot jetzt viel heller als das Blau)[9]).“

Durch solche und andere Methoden hat Hess zu zeigen gesucht, dass nicht nur Daphnien und sonstige niedere Krebse, sondern auch die verschiedensten anderen wirbellosen Tiere (Mückenlarven, Bienen, Käfer, Muscheln, Cephalopoden etc.) und auch Fische in ihrem Helligkeitssinn mit dem des total farbenblinden Menschen übereinstimmen, indem ihnen das Spektrum am langwelligen Ende verkürzt erscheint und die hellste Stelle für sie nicht im Gelb, sondern im Gelbgrün bis Grün liegt. Ein strikter Beweis, dass die betreffenden Tiere total farbenblind wären, ist hiermit nicht gegeben. Denn da wir nicht wissen, warum die Helligkeitsverteilung im Spektrum für den total farbenblinden Menschen eine andere ist als für den farbentüchtigen, können wir auch nicht behaupten, dass allgemein im Tierreich ein Helligkeitssinn, welcher mit dem des total farbenblinden Menschen übereinstimmt, notwendig an totale Farbenblindheit gebunden sei. Man wird zum mindesten die Berechtigung zugeben müssen, die Frage auch von einer anderen Seite her zu untersuchen. Dies ist bei Bienen[10]) und Fischen[11]) geschehen und hat zu dem Resultat geführt, dass diese Tiere, trotz der von Hess konstatierten Übereinstimmung ihres Helligkeitssinnes mit dem des total farbenblinden Menschen, Farbensinn besitzen. Demnach ist man auch nicht mehr berechtigt, bei den niederen Krebsen oder anderen Wirbellosen in einer Übereinstimmung ihres Helligkeitssinnes mit dem des total farbenblinden Menschen eine Stütze für die Annahme totaler Farbenblindheit bei diesen Tieren zu sehen.

8) Auch der normale Mensch sieht mit dunkeladaptierten Augen bei schwachem Lichte das Spektrum so, wie es der total Farbenblinde bei jeder Lichtstärke sieht.

9) C. Hess, Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 64, Ergänzungsheft, 1909, p. 52.

10) K. v. Frisch, Über den Farbensinn der Bienen und die Blumenfarben. Münchn. mediz. Wochenschr., 1913, Nr. 1.

11) K. v. Frisch, Sind die Fische farbenblind? Zoolog. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 33, 1912; daselbst weitere Literaturangaben.

Überblicken wir die Angaben über die Reaktionen niederer Krebse auf farbiges Licht, so finden wir somit weder für noch gegen die Annahme eines Farbensinnes bei diesen Tieren zwingende Argumente. Wir haben nun bei Daphnien (*D. magna* und *pulex*) und bei *Artemia salina* charakteristische Farbenreaktionen feststellen können, bei einer Versuchsanordnung, welche die Möglichkeit ausschließt, dass es sich nur um Reaktionen auf Intensitätsdifferenzen handle, und die nicht anders zu erklären sind als durch die Annahme, dass die genannten Tiere einen Farbensinn besitzen.

## I. Erster Fundamentalversuch: Negativierung der Daphnien durch blaues Licht.

Wir bringen eine größere Anzahl von *Daphnia magna* in die Dunkelkammer und belichten sie mit einer seitlich angebrachten Lichtquelle von mäßiger Intensität. Nach einiger Zeit sind die Daphnien an dieses Licht adaptiert und mehr oder weniger gleichmäßig in dem Gefäß verteilt. Setzt man nun die Lichtintensität herab, so nähern sich die Daphnien der Lichtquelle, sie werden positiv-phototaktisch. Steigert man die Lichtintensität, so entfernen sich die Tiere von der Lichtquelle, sie werden negativ-phototaktisch. Nach einiger Zeit sind die Daphnien in beiden Fällen wieder gleichmäßig im Gefäß verteilt. Wir setzen nun eine geeignete Blauscheibe vor die Lichtquelle. Würden die Farben von den Daphnien nur als Helligkeitsdifferenzen wahrgenommen, dann wäre das Vorschalten der Blauscheibe für die Tiere gleichbedeutend mit einer Herabsetzung der Lichtintensität, denn es wird von dem vorhandenen Licht etwas weggenommen. Sie müssten sich also der Lichtquelle nähern. Tatsächlich geschieht das Gegenteil, die Tiere werden „negativ". Dies ist somit eine spezifische Wirkung der blauen Farbe und hat mit der Reaktion auf Intensitätsänderung des Lichtes nichts zu tun[12]).

Zum Nachweis dieses Verhaltens ist folgende Versuchsanordnung geeignet:

Als Lichtquelle dient eine 100kerzige Osramlampe (*L*, vgl. Fig. A), welche in den außen schwarz überkleideten Kasten (*K*) lichtdicht eingefügt ist. Der Kasten hat (in der Abbildung links) eine mit einer Mattscheibe ($M_1$) versehene Öffnung, vor welcher eine Irisblende (*I*) lichtdicht angepasst ist. Der Durchmesser der Blendenöffnung beträgt maximal 10 cm. An die Irisblende schließt eine innen weiße, außen schwarz überkleidete Röhre aus Pappe (*R*) an, deren Abschluss eine zweite Mattscheibe ($M_2$) bildet. Diese ist an ihrer freien Seite mit schwarzem Papier (*P*) beklebt, das mit einem kreisrunden Ausschnitt (*A*) von 9 cm Durchmesser versehen

12) Details und Abweichungen von dem geschilderten Verhalten werden weiter unten beschrieben.

ist. Die Daphnien sind in einem Gefäß (*D*) mit planparallelen Wänden untergebracht (Länge 20 cm, Breite 12 cm, Höhe 10 cm). Die Vorderwand (*V*) des Gefäßes ist 20 cm von der Mattscheibe $M_2$ entfernt. Der Boden des Gefäßes ist mit dem unteren Rande des Ausschnittes *A*, der Wasserspiegel mit dem oberen Rande desselben auf gleicher Höhe.

Für die Daphnien stellt der Abschnitt *A* der von hinten beleuchteten Mattscheibe $M_2$ die Lichtquelle dar. Die Intensität dieser leuchtenden Kreisfläche war (bei vollständig geöffneter Irisblende) = der Intensität von 6 Normalkerzen.

Bei Verengerung der Irisblende sieht man vom Standpunkt der Daphnien aus die Intensität der leuchtenden Fläche (*A*) abnehmen, ohne dass ihre Ausdehnung sich ändert; denn die Mattscheibe $M_1$ und die Röhre *R* bewirken, dass auch bei enger Blendenöffnung die Fläche *A* in allen Teilen gleichmäßig beleuchtet wird.

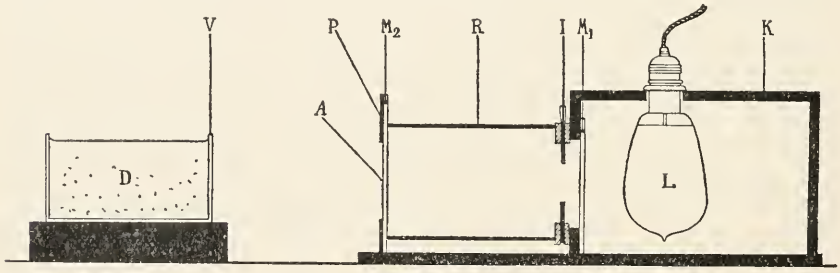


Fig. A.

Um die Intensität der leuchtenden Fläche *A* in einer kontrollierbaren Weise abstufen zu können, wurde folgende Einrichtung getroffen: Fig. B zeigt den die Lampe enthaltenden Kasten mit der Irisblende in der Ansicht von vorne, nach Entfernung der Röhre (*R* in Fig. A); die Handhabe (*H*) der Irisblende steht bei *I*, wenn die Blende vollständig geöffnet ist; bei *XII*, wenn sie vollständig geschlossen ist; neben der Irisblende ist am Kasten ein Blech (*Bl*) befestigt; in diesem sind zwei Serien von Löchern angebracht, in welche ein Stift (*St*) passt.

Die Löcher der inneren Serie (mit römischen Ziffern bezeichnet) sind derart angeordnet, dass, wenn der Stift im Loch *II* steckt und die Handhabe (*H*) so weit verschoben wird, bis sie an den Stift anstößt, die Intensität der leuchtenden Fläche *A* (vgl. Fig. A) angenähert auf die Hälfte herabgesetzt wird (= 3 Normalkerzen); wird die Handhabe bis *III* gedreht, so ist die Intensität der Fläche *A* angenähert = $^1/_4$ der ursprünglichen Intensität = 1,5 Normalkerzen; bei *IV* = $^1/_8$ der ursprünglichen Intensität = 0,75 Normalkerzen etc. Auf eine genaue Abstufung der Intensität kam es bei unseren Versuchen nicht an.

Diese innere Einteilung ergibt sehr feine Abstufungen bei starker Herabsetzung der Lichtintensität. Die ersten Sprünge, von *I* nach *II*, von *I* nach *III*, sind dagegen beträchtlich und es wurde deshalb noch die äußere Serie von Löchern (mit arabischen Ziffern bezeichnet) angebracht; steckt der Stift im Loch *2* und wird die Handhabe bewegt, bis sie anstößt, so ist der Durchmesser der Irisblende von 10 auf 9 cm verkleinert, die Intensität der leuchtenden Fläche *A* angenähert um $^1/_{10}$ vermindert; beim Loch *3* beträgt der Durchmesser 8 cm, die Intensität der Fläche *A* angenähert $^8/_{10} = ^4/_5$ der ursprünglichen Intensität etc.

Die Versuche begannen wir in der Regel damit, dass wir einige hundert Daphnien[13]), welche in schwachem diffusem Tageslicht gestanden hatten, in dem Parallelwandgefäß in die Dunkelkammer brachten und in der oben beschriebenen Anordnung bei vollständig geöffneter Blende etwa $^1/_2$ Stunde an das Lampenlicht adaptieren ließen. Sie pflegten nach dieser Zeit ziemlich gleichmäßig durch das ganze Gefäß zerstreut zu sein und kehrten, wie dies schon mehrfach beschrieben ist (Rádl, W. F. Ewald u. a.), ihren Rücken der Lichtquelle zu; die ganze Masse verschiebt sich weder zum

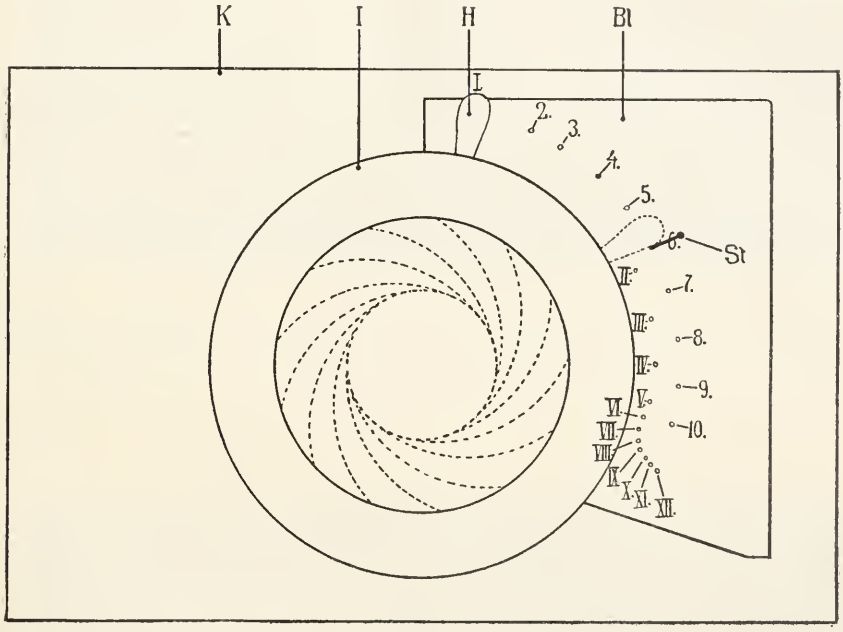


Fig. B.

Licht noch vom Licht fort, nur einzelne Tiere sieht man ab und zu plötzlich positiv oder negativ werden. Schwache Herabsetzung der Lichtintensität (etwa von *1* auf *2* oder *3* [auf $^9/_{10}$ oder $^8/_{10}$ der ursprünglichen Intensität, vgl. Fig. B und die Erläuterung dazu im Text]) hat keinen merklichen Einfluss auf ihre Bewegungen; öffnet man die Blende wieder und setzt (nach einigen Minuten) die Intensität etwas stärker herab[14]), so bewegt sich unmittelbar nach der Verdunklung die ganze Masse der Daphnien ein kurzes Stück auf die Lichtquelle zu; bei Steigerung der Lichtstärke auf die ursprüngliche Intensität reagieren die Tiere durch kurzes Fort-

13) *Daphnia magna* eignet sich zu den Versuchen besser als *D. pulex*, bei welcher die Farbenreaktionen oft undeutlich sind.

14) Allgemein gültige Zahlen lassen sich nicht angeben, da verschiedenes Daphnienmaterial sehr verschieden empfindlich ist.

schwimmen vom Licht. Diese Reaktion wird nun immer deutlicher, wenn man die Intensitätsdifferenzen steigert[15]): Bei Verminderung der Intensität etwa von *I* auf *VI* oder *VII* drehen sich die Daphnien sogleich um und schwimmen mit dem Kopf voraus auf die Lichtquelle zu, sinken an der dem Lichte zugewandten Gefäßwand ab (woran der Wirbel schuld sein dürfte, den die schräg nach unten schlagenden Ruderantennen erzeugen) und mühen sich am unteren Rande der Gefäßwand weiter ab, dem Lichte zuzueilen; öffnet man nun die Blende, so beginnen die Daphnien sofort, sich durch das ganze Gefäß gleichmäßig zu zerstreuen; lässt man aber die Intensität längere Zeit herabgesetzt, so beginnt die „positive Ansammlung" nach etwa 1 Minute von selbst sich aufzulösen und nach etwa 3—4 Minuten sind die Tiere gleichmäßig im Gefäß verteilt. Öffnet man jetzt die Blende, so eilen die Tiere von der Lichtquelle weg und es kommt zu einer „negativen Ansammlung" (an der dem Lichte abgewandten Gefäßwand). Auch diese Ansammlung löst sich nach einigen Minuten von selbst auf und macht wieder einer gleichmäßigen Verteilung der Tiere Platz. Setzt man die Lichtintensität noch stärker herab als in den früheren Fällen, so nimmt die Lebhaftigkeit, mit der die Tiere auf die Lichtquelle zueilen, wieder ab; außerdem bemerkt man nun ein Aufsteigen der Daphnien aus den tieferen Regionen des Gefäßes zur Oberfläche. Beim Öffnen der Blende sinken die Tiere ab und eilen dann vom Licht fort. Erfolgt das Aufsteigen bei starker Verdunklung zunächst noch schräg, in der Richtung zum Licht hin, so nimmt doch die horizontale Komponente der Bewegung immer mehr ab, je stärker man verdunkelt; bei einer Herabsetzung der Intensität etwa von *I* auf *XI* erfolgt kaum mehr eine merkliche Annäherung an das Licht, aber allgemeines Aufsteigen; beim Öffnen der Blende sodann Absinken und Fliehen vor dem Licht. Auch bei völliger Verdunklung steigen die Tiere meist an die Oberfläche auf.

Die Daphnien reagieren also auf schwache Herabsetzung der Intensität nicht, auf mittelstarke Herabsetzung durch Annäherung an das Licht, sie werden positiv-phototaktisch, auf sehr starke Herabsetzung der Intensität durch Aufsteigen an die Oberfläche, und diese Reaktionsweisen sind untereinander durch kontinuierliche Übergänge verbunden.

15) Die hier beschriebenen Reaktionen auf Intensitätsveränderungen sind im wesentlichen schon bekannt. Vgl. z. B. W. F. Ewald (Über Orientierung, Lokomotion und Lichtreaktionen einiger Cladoceren und deren Bedeutung für die Theorie der Tropismen, Biolog. Centralbl., Bd. XXX, 1910, p. 13 ff.); auf p. 16 sagt er: „Es lässt sich demnach für die Cladoceren der Satz aufstellen: das „Optimum" der Belichtung ist relativ bestimmt durch die Lichtintensität, an welche die Tiere adaptiert sind. Herabsetzen der Intensität hat Bewegung zum Licht hin, Erhöhen die Flucht vom Licht fort zur Folge."

Fig. 1.

Verteilung der Daphnien in einem Parallelwandgefäß nach längerer Adaptation an das seitlich einfallende weiße Licht. Der Pfeil gibt die Einfallsrichtung des Lichtes an. (Die dunkle Masse, welche in der Mitte des Gefäßes auf dem Boden liegt, ist Detritus, dessen Lage sich natürlich auf den folgenden Bildern nicht verändert.)

Fig. 2.

Verteilung der gleichen Daphnien $^1/_2$ Minute nach Verminderung der Lichtintensität. Die Hauptmasse der Tiere hat sich an der Lichtseite unten angesammelt.



Sinsel & Co. G.m.b.H., Leipzig-Oetzsch.

Fig. 3.

Nachdem die Lichtintensität auf die normale Stärke zurückgebracht worden war und die Daphnien sich wieder so verteilt hatten, wie es die Fig. 1 darstellt, wurde eine Blauscheibe vor die Lichtquelle gesetzt. Obwohl hiermit eine Verminderung der Lichtintensität verbunden ist, sammeln sich die Daphnien an der vom Lichte abgewandten Seite des Gefäßes an. (Die Aufnahme ist ca. 1 Minute nach dem Vorsetzen der Blauscheibe gemacht).

Fig. 4.

Die gleichen Daphnien einige Minuten nach Entfernung der Blauscheibe. Sie haben sich wieder durch das ganze Gefäß zerstreut.



Sinsel & Co. G.m.b.H., München

Fig. 5

Reaktion auf Steigerung der Lichtintensität. Die Daphnien sammeln sich an der vom Lichte abgewandten Getäßwand, wie nach dem Vorschalten der Blauscheibe (Aufnahme $^1/_2$—1 Minute nach der Intensitätssteigerung).



Sinsel & Co. G.m.b.H., Leipzig-Oetzsch

Wenn man nun bei geöffneter Irisblende eine Blauscheibe vor die Mattscheibe $M_2$ (Fig. A) setzt, so eilen die Daphnien sofort von der Lichtquelle weg und es kommt zu einer negativen Ansammlung, wie sonst bei Steigerung der Lichtintensität, obwohl durch das Vorsetzen der Blauscheibe die Intensität herabgesetzt wird. Entfernt man die Blauscheibe, so eilen die Tiere auf das Licht zu, und es kommt zu einer positiven Ansammlung, wie sonst bei Herabsetzung der Intensität, obwohl durch das Entfernen der Blauscheibe die Intensität gesteigert wird.

Es sei aber gleich betont, dass dieser Versuch mit den meisten käuflichen Blauscheiben nicht gelingt, weil sie zu dunkel sind; es ist dann mit dem Vorschalten der Blauscheibe eine so starke Herabsetzung der Lichtintensität verbunden, dass die Verdunklungsreaktion über die Farbenreaktion das Übergewicht bekommt und die Tiere positiv werden; dies mag auch der Grund sein, warum die früheren Beobachter die hier beschriebene Reaktion übersehen haben. Wir werden weiter unten eine Farblösung angeben, die leicht herzustellen ist und ebenso wirkt wie unsere Blauscheibe (p. 538).

Um eine Vorstellung davon zu geben, mit welcher Deutlichkeit die Reaktionen stattfinden, bringen wir auf Taf. I und II einige Blitzlichtaufnahmen. Alle fünf Aufnahmen sind an dem gleichen Material binnen 50 Minuten gemacht. Eine störende Nachwirkung von dem kurzen Aufleuchten des Blitzlichtpulvers war an den Daphnien nicht zu bemerken. Die dunkle Masse, welche in der Mitte des Gefäßes auf dem Boden liegt, ist Detritus, dessen Lage natürlich unverändert bleibt.

Taf. III Fig. 1 (aufgenommen $2^{10}$ h) zeigt die Verteilung der Daphnien im Gefäß nach längerer Adaptation an das Lampenlicht. Die Tiere sind durch das ganze Gefäß zerstreut, an der „positiven“ wie an der „negativen Seite“ bemerkt man, namentlich unten, eine größere Ansammlung von Tieren; die Bildung eines solchen „positiven“ und „negativen Lagers“ konnten wir öfter beobachten.

Taf. III Fig. 2 (aufgenommen $2^{20}$ h) zeigt die Verteilung der Tiere nach einer mäßig starken Herabsetzung der Lichtintensität (Blende von *I* auf *IV*, also Herabsetzung der Intensität auf $^1/_8$); die Aufnahme erfolgte $^1/_2$ Minute nach der Verengerung der Blende. Man sieht die Hauptmasse der Daphnien an der positiven Seite unten angesammelt, an der vom Lichte abgewandten Seite des Gefäßes sind nur vereinzelte Tiere bemerkbar.

Nach der Aufnahme wurde die Blende sogleich wieder geöffnet und die Daphnien verteilten sich im Gefäß wieder so, wie es die Fig. 1 darstellt. Nun wurde die Blauscheibe vorgesetzt ($2^{40}$ h) und

ca. 1 Minute darauf die Aufnahme gemacht, welche auf Taf. IV Fig. 3 wiedergegeben ist. Es besteht eine dichte „negative Ansammlung", die dem Lichte zugewandte Seite des Behälters ist verödet.

Nun wurde die Blauscheibe entfernt, die Tiere zerstreuten sich wieder durch das ganze Gefäß (Taf. IV Fig. 4, $2^{50}$ h).

Einige Minuten vor $3^{h}$ wurde die Blende verengert (wieder von *I* auf *IV*); es kam natürlich zu einer „positiven Ansammlung"; nun wurde abgewartet, bis die Daphnien sich wieder gleichmäßig zerstreut hatten und dann ($3^{h}$) die Blende geöffnet und $^{1}/_{2}$—1 Minute später die Aufnahme Taf. V Fig. 5 gemacht; man sieht, dass die Steigerung der Lichtintensität die Tiere negativ gemacht hat, wie früher das Vorschalten der Blauscheibe.

Nicht selten waren die Reaktionen noch weit auffallender als bei dem hier photographisch festgehaltenen Versuche.

Um zu zeigen, wie die Versuche im einzelnen durchgeführt wurden, und als Beleg für die bisher geschilderten Reaktionen geben wir im folgenden ein Versuchsprotokoll wieder. Es wurden — aus naheliegenden Gründen — die verschiedenen Abstufungen der Blendenverengerung nicht der Reihe nach, sondern in willkürlicher, ungeordneter Reihenfolge durchprobiert und in der Regel mehrmals zwischendurch die Reaktion auf das Vorschalten der Blauscheibe geprüft (in dem hier zitierten Versuche kam die Blauscheibe erst am Schlusse zur Anwendung).

Versuch vom 23. Februar 1913. $9^{35}$ h wurde eine Anzahl *Daphnia magna* im Parallelwandgefäß in die Dunkelkammer gestellt und $^{1}/_{2}$ Stunde dem Lampenlicht bei geöffneter Blende ausgesetzt.

$10^{06}$ h. Blende von *I* auf *5*[16]; keine sehr deutliche Reaktion.

$10^{08}$ h. Blende von *5* auf *I*; deutliche negative Reaktion.

$10^{10}$ h. Blende von *I* auf *6*; die Mehrzahl der Daphnien wird sofort positiv.

$10^{12}$ h. Blende von *6* auf *I*; die Daphnien schwimmen vom Lichte weg.

$10^{14}$ h. Blende von *I* auf *3*; momentan kurzes Absinken, dann ganz schwache positive Schwankung, beides aber ziemlich undeutlich.

$10^{16}$ h. Blende von *3* auf *I*; einige Tiere zeigen eine negative Reaktion, im Ganzen keine deutliche Reaktion.

$10^{18}$ h. Blende von *I* auf *8*; sofort starke positive Reaktion; die Tiere schwimmen nach der Lichtseite, wo sie sich fast alle versammeln.

$10^{20}$ h. Blende von *8* auf *I*; alles flieht vor dem Lichte, nach $^{1}/_{4}$ Minute sind die Daphnien bereits gleichmäßig durch das ganze Gefäß zerstreut, nach $^{1}/_{2}$ Minute ist eine starke negative Ansammlung vorhanden.

$10^{22}$ h. Blende von *I* auf *4*; keine deutliche Reaktion.

$10^{24}$ h. Blende von *4* auf *I*; sehr deutliche, wenn auch nicht starke negative Reaktion.

$10^{26}$ h. Blende von *I* auf *10*; die Daphnien werden positiv; die Beobachtung ist bei der geringen Lichtintensität erschwert.

$10^{28}$ h. Blende von *10* auf *I*; jetzt sieht man erst, dass die Daphnien quantitativ an der positiven Seite angesammelt sind; nun fliehen sie vor dem Lichte,

16) Vgl. Fig. B und die Erläuterung dazu im Text.

nach $^1/_4$ Minute sind sie durch das ganze Gefäß zerstreut, dann kommt es zu einer negativen Ansammlung.

$10^{30}$ h. Blende von *I* auf *9*; deutliche positive Reaktion.

$10^{32}$ h. Blende von *9* auf *I*; die sehr starke positive Ansammlung löst sich fluchtartig auf.

$10^{34}$ h. Blende von *I* auf *7*; ziemlich schwache positive Reaktion.

$10^{36}$ h. Blende von *7* auf *I*; starke negative Reaktion.

$10^{38}$ h. Blende von *I* auf *2*; keine Reaktion.

$10^{40}$ h. Blende von *2* auf *I*; keine Reaktion.

Nun gehen wir, um noch einige stärkere Verdunklungen als von *I* auf *10* anzuwenden, auf die innere Blendeneinteilung über.

$10^{42}$ h. Blende von *I* auf *VIII*; die Intensität ist so weit herabgesetzt, dass die Daphnien nicht deutlich zu erkennen sind.

$10^{44}$ h. Blende von *VIII* auf *I*; die Daphnien sind alle an der positiven Seite angesammelt, und zwar die meisten am Boden, einige in der Nähe der Oberfläche; nun werden sie stark negativ.

$10^{46}$ h. Blende von *I* auf *X*; es ist nichts zu erkennen.

$10^{48}$ h. Blende von *X* auf *I*; etwa die Hälfte bis ein Drittel der Daphnien ist an der Oberfläche angesammelt, die übrigen sind vorwiegend in der dem Lichte zugekehrten Hälfte des Gefäßes, doch nicht unmittelbar an der Gefäßwand; nun sinken sie ab und werden negativ; um $10^{50}$ h sind sie gleichmäßig im Gefäß verteilt.

$10^{50}$ h. Blende von *I* auf *XII*; es ist nichts zu erkennen.

$10^{52}$ h. Blende von *XII* auf *I*; sie sind gleichmäßig über die ganze Länge des Gefäßes verteilt, etwa die Hälfte der Tiere ist an der Oberfläche; nun sinken sie ab, dann werden sie negativ, nicht übermäßig stark, immerhin kommt es zu einer beträchtlichen negativen Ansammlung, die sich rasch wieder auflöst.

$10^{54}$ h. Blauscheibe vorgesetzt; alles bewegt sich sofort in der Richtung vom Lichte weg und es kommt zu einer starken negativen Ansammlung.

$10^{56}$ h. Blauscheibe entfernt; deutliche positive Reaktion, die negative Ansammlung löst sich auf und die Tiere verteilen sich wieder gleichmäßig im Gefäß.

Man könnte vielleicht meinen, solche Versuche seien noch kein strenger Beweis für das Vorhandensein von Farbensinn; denn das Vorschalten des Blau könnte doch für die Daphnien gleichbedeutend sein mit einer bestimmten Herabsetzung der Intensität, deren Grad zwischen zwei Graden unserer Blendeneinteilung läge.

Dass dem so wäre, ist sehr unwahrscheinlich schon deshalb, weil — wie oben auseinandergesetzt wurde und auch aus dem Protokoll zu ersehen ist — die Reaktionsweise der Daphnien auf sehr schwache Verdunklung kontinuierlich übergeht in ihre Reaktionsweise auf starke und auf sehr starke Verdunklung; sollte der Einwand zu Recht bestehen, so müsste mitten in dieser kontinuierlichen Reihe, und zwar zwischen zwei Gradeinteilungen unserer Blende, ein zweimaliger plötzlicher Umschlag zu einer gegensinnigen Reaktionsweise stattfinden; noch unwahrscheinlicher wird eine solche Annahme dadurch, dass blaue Lösungen von recht verschiedener Konzentration in gleichem Sinne wirken; und sie lässt sich völlig zurückweisen auf Grund folgenden Versuches: Setzt man die Blauscheibe vor und verengert gleichzeitig die Blende von *I* auf *2*

oder von *1* auf *3* oder von *1* auf *4* (Fig. B), so erfolgt dennoch jedesmal eine negative Reaktion; erst wenn man gleichzeitig mit dem Vorschalten der Blauscheibe die Blende von *1* auf *5* verengert, halten sich die Farben- und die Intensitätsreaktion die Wage; es ist interessant zu beobachten, wie dann die Daphnien oft, im Wettstreit beider Reaktionen, horizontal und senkrecht zur Richtung der Lichtstrahlen hin- und herschwimmen, ohne sich der Lichtquelle merklich zu nähern oder sich von ihr zu entfernen. Noch stärkeres Verengern der Blende beim Vorsetzen der Blauscheibe hat dann, je nach dem Grade der Verengerung, langsames oder rasches Zuschwimmen auf die Lichtquelle zur Folge: es überwiegt die Verdunklungsreaktion[17]).

Wollte man nun trotzdem den oben erwähnten Einwand aufrecht halten, so müsste man annehmen, dass bei vier verschiedenen Graden der Verdunklung, und zwar immer zwischen je zwei Graden unserer Blendeneinteilung, jedesmal ein doppelter plötzlicher Umschlag zu einer gegensinnigen Reaktion stattfinde. Und zu dieser Annahme wird sich wohl niemand entschließen.

Als Beleg für das Gesagte diene die Fortsetzung des oben zitierten Versuchsprotokolls:

$10^{58}$ h. Blende von *1* auf *2* und zugleich Blauscheibe vorgesetzt; die Daphnien werden alle negativ.

11 h. Blende von *2* auf *1* und Blauscheibe entfernt; starke positive Reaktion; es kommt zu einer positiven Ansammlung.

$11^{02}$ h. Blende von *1* auf *3* und Blauscheibe vorgesetzt; allgemein negative Reaktion, starke negative Ansammlung.

$11^{04}$ h. Blende von *3* auf *1* und Blauscheibe entfernt; starke positive Reaktion und Ansammlung an der positiven Seite.

$11^{06}$ h. Blende von *1* auf *4* und Blauscheibe; deutliche und allgemeine negative Reaktion, aber schwächer und langsamer als die letzten Male.

$11^{08}$ h. Blende von *4* auf *1* und Blauscheibe entfernt; deutliche positive Reaktion, die negative Ansammlung löst sich auf.

$11^{10}$ h. Blende von *1* auf *5* und Blauscheibe; nun herrscht ziemliches Gleichgewicht; einige Tiere sieht man positiv, andere negativ werden, die meisten behalten ihren Abstand von der Lichtquelle bei.

$11^{12}$ h. Blende von *5* auf *1* und Blauscheibe entfernt; die gleiche Sache, einige Daphnien werden negativ, andere positiv, im ganzen ändert sich ihre Verteilung nicht wesentlich.

$11^{14}$ h. Blende von *1* auf 7 und Blauscheibe; deutliche, langsame positive Reaktion.

$11^{16}$ h. Blende von *7* auf *1* und Blauscheibe entfernt; im allgemeinen negative Reaktion, doch bleibt ein beträchtlicher Teil der positiven Ansammlung noch längere Zeit bestehen.

Wie wir die Reaktion bisher geschildert haben, kann sie als die normale, typische bezeichnet werden; bei der Kompliziertheit der phototaktischen Reaktionen kann man sich nicht darüber wundern,

17) Verengert man die Blende, lässt die Tiere an die herabgesetzte Intensität adaptieren und setzt dann erst die Blauscheibe vor, so erhält man auch bei geringer Lichtstärke eine deutliche Farbenreaktion.

dass nicht selten Abweichungen von diesem Verlaufe vorkommen, auf die wir kurz hinweisen müssen:

1. Manchmal verteilen sich die Daphnien auch nach $^1/_2$—1stündiger Adaptation an das Lampenlicht nicht ganz gleichmäßig durch das Gefäß, sondern sind dauernd an der positiven oder an der negativen Seite etwas dichter angehäuft; dies stört die Versuche nicht wesentlich, die Massenbewegungen sind auch unter diesen Umständen klar zu erkennen.

2. Nicht selten haben wir Daphnienmaterial bekommen, das auf Vorsetzen der Blauscheibe in gleicher Weise reagierte wie auf Verdunklung (positiv) oder so undeutlich und unzuverlässig negativ wurde, dass keine klaren Resultate zu erhalten waren. Solches Material ist für unsere Versuche unbrauchbar.

3. Zweimal ist uns im Verlaufe dieser Untersuchung, die sich über ein ganzes Jahr erstreckt, Daphnienmaterial untergekommen, das nicht nur bei Steigerung der Lichtintensität, sondern auch bei Herabsetzung derselben negativ wurde (einmal im Februar, einmal im Mai). Das eine Mal reagierten die Daphnien nur undeutlich selbst auf starke Änderungen der Lichtintensität, es war aber doch sicher erkennbar, dass sie sowohl bei Steigerung wie bei Verminderung der Intensität schwach negativ wurden. Sie zeigten tagelang das gleiche Verhalten, während anderes Daphnienmaterial zur gleichen Zeit bei der gleichen Anordnung normal reagierte. Das andere Mal zeigten die Tiere auch sowohl bei Erhellung wie bei Verdunklung eine „negative" Reaktion, aber doch in verschiedener Weise: Bei Steigerung der Intensität schwammen sie in normaler Weise von der Lichtquelle weg; bei Herabsetzung der Intensität sprangen sie im ersten Moment wild durcheinander, und zwar hauptsächlich in der Richtung vom Licht weg; dann pflegten sie sich dem Lichte wieder zu nähern. Beim Vorschalten der Blauscheibe eilten alle vom Lichte weg und waren nach kurzer Zeit fast quantitativ an der vom Lichte abgewendeten Gefäßwand versammelt. Dieselben Daphnien reagierten am nächsten Tage völlig normal.

4. Zweimal ist es uns auch vorgekommen, dass Daphnien nicht nur bei Herabsetzung, sondern auch bei Steigerung der Intensität positiv wurden. Auch hier war die Reaktion trotzdem verschieden von der Reaktion auf Entfernung der Blauscheibe, da die Daphnien bei der Intensitätssteigerung zunächst deutlich negativ wurden und erst nach $^1/_4$—$^1/_2$ Minute sich der Lichtquelle zu nähern begannen, während sie beim Entfernen der Blauscheibe sofort auf das Licht zuschwammen.

5. Schließlich ist zu erwähnen, dass wir im Juli 1912 ein Daphnienmaterial hatten, das beim Vorschalten der Blauscheibe gar nicht oder nur undeutlich negativ wurde, aber in anderer, sehr charakteristischer Weise auf das blaue Licht reagierte: Während

die Tiere bei mittlerer Herabsetzung der Intensität auf das Licht zuschwammen, bei starker Herabsetzung an die Oberfläche aufstiegen, stürzten sie beim Vorschalten der Blauscheibe mit dem Kopf voraus nach unten und sammelten sich alle am Boden des Gefäßes an; beim Entfernen der Blauscheibe stiegen sie wieder in die höheren Regionen des Gefäßes empor, während sie auf Steigerung der Lichtintensität in normaler Weise durch Fortschwimmen vom Licht reagierten.

Für all diese Abweichungen können wir keine Gründe angeben. Wir müssen uns damit begnügen, festzustellen, dass meist die gesamten Tiere eines bestimmten Fanges gut oder schlecht oder irgendwie abnorm reagierten, unabhängig von den äußeren Bedingungen, denen sie vor und während des Versuches ausgesetzt waren.

Das seitliche Anbringen der Lichtquelle hat manche Vorteile, entspricht aber nicht den normalen Bedingungen; daher schien es uns wünschenswert, auch zu prüfen, wie die Reaktionen ausfallen, wenn das Licht von oben kommt.

Zu diesem Zwecke wurde unsere Versuchsanordnung etwas verändert: der Lampenkasten wurde gehoben und vor demselben ein Spiegel aufgestellt, der, um 45° geneigt, das Licht in vertikaler Richtung in das Gefäß mit den Daphnien warf. Da bei dieser Anordnung zu erwarten war, dass die Daphnien vorwiegend in vertikaler Richtung wandern würden, kam ein höheres Parallelwandgefäß (15 cm lang, 15 cm breit, 20 cm hoch) zur Anwendung.

Der Versuch hatte folgendes Resultat: Auf jede beliebige Verengerung der Blende — wenn sie nicht zu geringfügig war — reagierten die Daphnien durch Aufsteigen an die Oberfläche, also wieder durch Annäherung an die Lichtquelle; wurde die Blende wieder geöffnet, so entfernten sie sich von der Lichtquelle und sammelten sich am Boden des Gefäßes an; es geschah dies zum Teil durch passives Absinken (schwächere Ruderschläge), zum Teil aber auch durch eine Änderung der Schwimmrichtung: die Daphnien stellten sich mit der Längsachse ihres Körpers annähernd horizontal und sanken auf diese Weise rasch ab. Nach Vorschalten der Blauscheibe sammelten sich die Daphnien in gleicher Weise am Boden des Gefäßes an wie nach Steigerung der Lichtintensität; nach dem Entfernen der Blauscheibe erfolgte ein allgemeines Aufsteigen der Tiere — wie nach Herabsetzung der Lichtintensität. Das Resultat stimmt somit völlig zu dem, was wir bei seitlich angebrachter Lichtquelle gesehen haben.

## II. Zweiter Fundamentalversuch: Positivierung der Daphnien durch rotgelbes Licht.

Im vorigen Kapitel wurde gesagt, dass Daphnien, welche beim Vorschalten einer Blauscheibe vor die weiße Lichtquelle negativ geworden waren, beim Entfernen der Blauscheibe, trotz der hiermit verbundenen Intensitätssteigerung positiv-phototaktisch werden. Da das Entfernen der Blauscheibe gleichbedeutend ist mit einem Hinzufügen von vorwiegend langwelligen Strahlen, lag die Vermutung nahe, dass ganz allgemein langwelliges Licht positivierend auf die Daphnien wirke, im Gegensatz zur negativierenden Wirkung des kurzwelligen Lichtes.

Diese Vermutung wird gestützt durch folgende Beobachtung: Lässt man die Daphnien an das weiße Lampenlicht adaptieren und schaltet man eine Rot- oder Gelbscheibe oder eine Lösung von Kaliumbichromat vor, so eilen die Tiere sofort auf die Lichtquelle zu. Nun ist aber der Versuch in dieser Form nicht verwertbar, da mit dem Vorschalten der Rotscheibe eine Herabsetzung der Lichtintensität verbunden ist und die positive Reaktion auch allein durch diese Intensitätsveränderung ausgelöst sein könnte. Man muss also das Rot einwirken lassen, ohne dabei die Gesamtintensität herabzusetzen.

Zu diesem Zwecke brachten wir in dem Kasten $K$ (vgl. Fig. A, p. 522) zwei 100kerzige Osramlampen nebeneinander an; sie waren durch eine Längsscheidewand voneinander getrennt, derart, dass die Mattscheibe $M_1$ von beiden Lampen beleuchtet wurde; das Licht wurde auf dem Wege bis zur Mattscheibe $M_2$ so weit zerstreut, dass diese in allen Teilen gleichmäßig leuchtend schien, auch wenn nur eine der beiden Lampen brannte; setzte man vor eine Lampe eine Kuvette mit einer Lösung von Kaliumbichromat und ließ beide Lampen brennen, so mischte sich das orangerote und das weiße Licht und die Mattscheibe $M_2$ erschien gleichmäßig rötlich.

Wir ließen nun Daphnien an das weiße Licht einer Lampe adaptieren; waren sie gleichmäßig im Gefäß verteilt und zündeten wir nun die zweite Lampe mit der vorgeschalteten Kaliumbichromatlösung an, so schwammen die Daphnien auf die Lichtquelle zu und es kam zu einer Ansammlung der Tiere an der positiven Seite, obwohl sie durch Verstärkung der Lichtintensität negativ werden.

Dass die Daphnien durch Steigerung der Lichtintensität negativ werden, geht aus den im vorigen Kapitel beschriebenen Tatsachen hervor; um die Sache aber auch für diese spezielle Versuchsanordnung zu prüfen, ließen wir zunächst beide Lampen ohne vorgeschaltete Kaliumbichromatlösung brennen und stellten dabei die Blende auf 6 (vgl. Fig. B); unsere leuchtende Kreisfläche ($M_2$, Fig. A)

hatte dann angenähert die gleiche Lichtintensität wie bei geöffneter Blende und einer brennenden Lampe. Nun prüften wir in beliebiger Reihenfolge die Reaktion der Daphnien auf Blendenerweiterung von *6* auf *5*, *4*, *3*, *2* und *1*; mit anderen Worten: wir nahmen zum Ausgangspunkt die Intensität bei einer brennenden Lampe und geöffneter Blende (in Wirklichkeit brannten beide Lampen bei entsprechend verengerter Blende) und prüften die Reaktion der Daphnien auf Steigerung der Intensität (in fünf Abstufungen) bis zur Intensität bei zwei brennenden Lampen und geöffneter Blende. Innerhalb dieser Grenzen muss die Intensitätssteigerung liegen, welche damit verbunden ist, dass wir zur einen brennenden Lampe die zweite Lampe mit vorgeschalteter Kaliumbichromatlösung hinzufügen. Es zeigte sich, dass jede Intensitätssteigerung innerhalb der genannten Grenzen eine negative Reaktion der Daphnien zur Folge hat, die um so deutlicher wird, je stärker der Intensitätsunterschied ist; das Hinzufügen von Orangerot hingegen machte die Tiere trotz der Intensitätssteigerung positiv; es handelt sich also auch hier um eine spezifische Wirkung der Farbe.

### III. Abgrenzung der wirksamen Spektralbezirke.

Das Spektrum der von uns verwendeten, recht lichtstarken Blauscheibe zeigte einen Absorptionsstreifen im Rot, ein starkes Absorptionsband im Orange und Gelb und ein mäßiges Absorptionsband im Grün; Blau und Violett wurde ungeschwächt durchgelassen. Das mit dieser Glasscheibe erzeugte blaue Licht war also recht heterogen. Da es uns interessierte, welcher Teil des Spektrums für die negativierende Wirkung dieses Blau verantwortlich zu machen ist, mussten wir wenig ausgedehnte, scharf begrenzte Bezirke des Spektrums zur Anwendung bringen und stellten uns zu diesem Zwecke Farblösungen nach den Angaben von Nagel[18]) her. Doch da tauchte sofort eine Schwierigkeit auf: Schaltet man vor die Lampe blaue Farblösungen von solcher Konzentration, dass man scharf begrenzte Ausschnitte aus dem Spektrum erhält, so wird dadurch die Lichtstärke viel zu sehr herabgesetzt; die Daphnien werden positiv, es überwiegt die Verdunklungsreaktion.

Wir haben uns so geholfen, dass wir als Lichtquelle statt einer Lampe zwei Lampen benutzten und vor beide Lampen Farblösungen vorschalteten, z. B. vor die eine Blau, vor die andere Gelb; die Daphnien sind nach kurzer Zeit an die durch das Vorschalten der Farblösungen herabgesetzte Lichtintensität adaptiert und nun kann man durch Auslöschen oder Anzünden der einen oder anderen Lampe beliebige Spektralbezirke wegnehmen oder

18) Biolog. Centralbl., Bd. XVIII, 1898, p. 649—655.

hinzufügen, ohne die Lichtintensität so stark zu verändern, dass die Farbenreaktionen unterdrückt werden.

Unser Lampenkasten *K* (Fig. A) musste für diese Versuche abgeändert werden; Fig. C zeigt ihn in seiner neuen Gestalt; der Deckel ist abgehoben, um das Innere demonstrieren zu können. Der Innenraum ist durch eine Längswand (*W*) in zwei Fächer geteilt; in jedem Fache hängt bei geschlossenem Deckel eine 100-kerzige Osramlampe. Die Innenwände dieser Abteilungen sind weiß gestrichen. Vorne sind die beiden Fächer durch einen Rahmen (*R*)

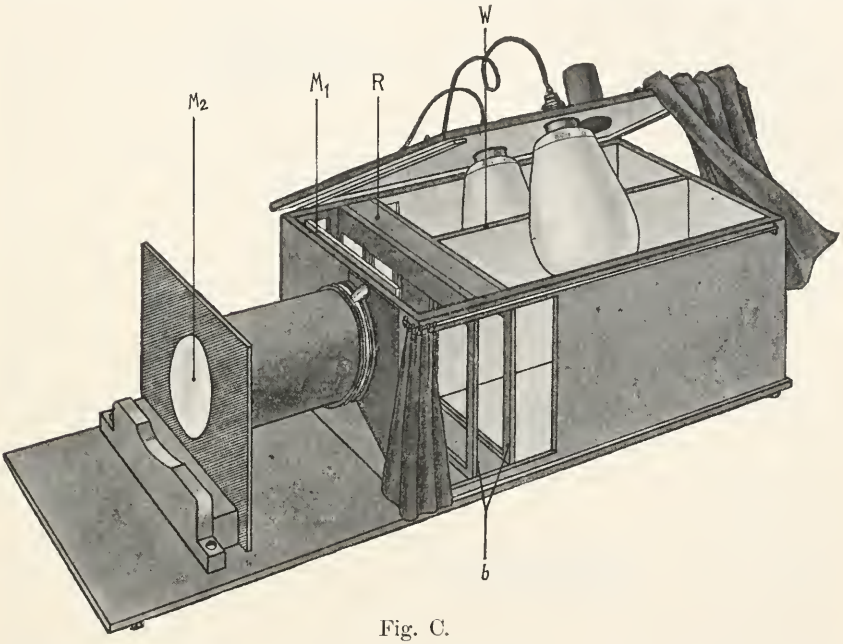


Fig. C.

begrenzt, welcher zur Aufnahme der Kuvetten mit den Farblösungen dient; die Kuvetten werden durch die seitlichen Öffnungen des Rahmens (*b*) eingeschoben. Das Licht trifft die Mattscheibe $M_1$, wird durch diese zerstreut und gelangt gut gemischt an die Mattscheibe $M_2$, welche wieder die Lichtquelle für die Daphnien darstellt. Die seitlichen Öffnungen des Kastens sind während des Versuches durch schwarze Vorhänge lichtdicht abgeschlossen.

Wir stellten uns nun, meist nach den Angaben von Nagel[19]), neun verschiedene Farblösungen[20]) her; da nun aber bei der Kom-

19) l. c.

20) Dieselben waren:
I. Rot: Lithiumkarmin,
II. Rotgelb: Kaliumbichromat,
III. Orange (lichtschwach): Saffranin + Kupferazetat + Essigsäure,
IV. Gelb: Kaliumbichromat + Essigsäure gekocht mit Kupferazetat.

bination einer dunklen Farblösung mit einer hellen wiederum der Übelstand eintreten kann, dass die Intensitätsveränderungen zu stark werden und die Farbenreaktionen unterdrücken, hielten wir jede dieser Lösungen in verschiedenen Graden der Verdünnung vorrätig und konnten nun bei jeder Farbenkombination die Helligkeit der Lösungen nach Bedarf variieren. Wir hatten so 36 Lösungen zur Verfügung, deren jede einen scharf umschriebenen Spektralbezirk repräsentierte; denn die Lösungen wurden nur so weit verdünnt, dass diese Bedingung erfüllt blieb.

Es war nicht vorauszusagen, ob die positivierende, resp. negativierende Wirkung der Farben an bestimmte Spektralbezirke gebunden sei, oder ob bei der Kombination zweier beliebiger Spektralbezirke stets der Bezirk, welcher dem kurzwelligen Ende des Spektrums näher liegt, gegenüber dem anderen Bezirk negativierend wirke. Es hat sich gezeigt, dass das erstere der Fall ist: Die langwellige Hälfte des Spektrums, das Rot, Gelb und Grün bis etwa zur Linie *b*, zieht die Daphnien an, wirkt positivierend; die kurzwellige Hälfte des Spektrums, das Blaugrün, Blau und Violett stößt die Daphnien ab, wirkt negativierend.

Um zu zeigen, auf welche Weise dieses Resultat gewonnen wurde, wollen wir einen der Versuche etwas ausführlicher besprechen: Wir stellten das Parallelwandgefäß mit Daphnien in die Dunkelkammer vor den in Fig. C abgebildeten Apparat und ließen die Tiere an das Lampenlicht adaptieren; es brannten beide Lampen und zwar war die eine Lampe mit der grünen Lösung $V_1$ versehen, die andere mit Cyanblau $VII_2$ (vgl. Fig. D). Mit den römischen Ziffern *I—IX* bezeichnen wir unsere 9 verschiedenen Farblösungen (vgl. Anm. 20 auf S. 533), die beigesetzten arabischen Ziffern bezeichnen den Grad der Verdünnung: $I_1$ ist das konzentrierteste Rot, $I_2$ der erste Grad der Verdünnung etc.). Die Lampen waren also mit Grün $V_1$ und Cyanblau $VII_2$ versehen und die Mattscheibe $M_2$ (Fig. C) leuchtete in einem entsprechenden Mischlicht. Nachdem die Daphnien adaptiert und ziemlich gleichmäßig im Gefäß verteilt sind, löschen wir das grüne Licht aus; die Mattscheibe erscheint jetzt blau; obwohl das Auslöschen des grünen Lichtes natürlich eine Herabsetzung der Intensität bedeutet, schwimmen die Daphnien vom Licht weg, es kommt zu einer starken Ansammlung an der negativen Seite. Nach 3 Minuten zünden wir das grüne Licht wieder an; die Tiere beginnen sogleich nach der positiven Seite

V. Grün: Kupferazetat + Essigsäure + wenig Kaliumbichromat,
VI. Blaugrün: Kupferazetat + Essigsäure + Methylgrün,
VII. Cyanblau: Kupferazetat + Essigsäure + Methylgrün + Gentianaviolett,
VIII. Blau und Violett: Cuprammoniumsulfat,
IX. Grün, Blau und Violett: Kupferazetat.

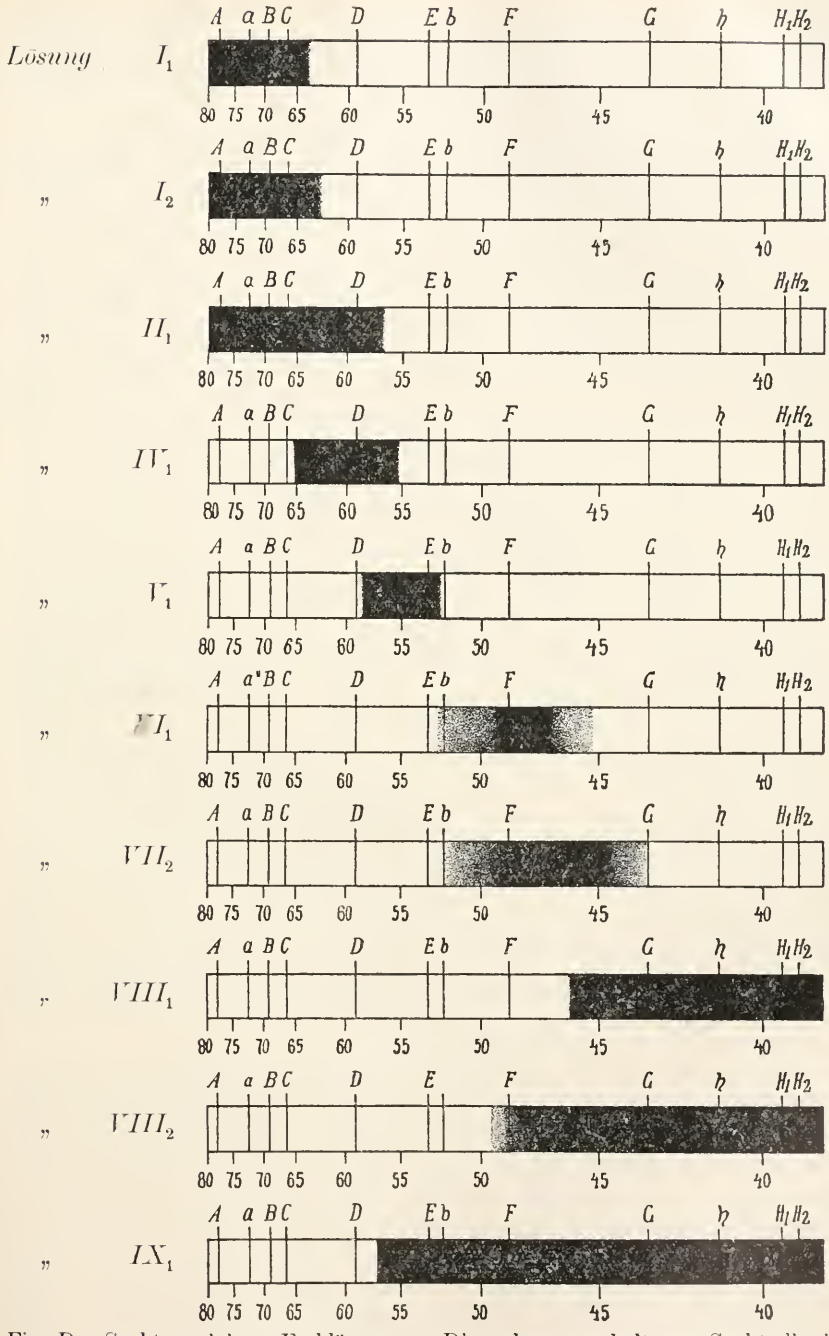


Fig. D. Spektra einiger Farblösungen. Die schwarz gehaltenen Spektralbezirke werden von den betreffenden Lösungen in voller Stärke durchgelassen, die weiß gehaltenen Gebiete vollständig absorbiert, die grauen in ihrer Intensität geschwächt.

zu wandern (bei Steigerung der Lichtintensität ohne Farbenänderung wandern sie vom Lichte weg, was wir weiterhin wohl nicht mehr zu betonen brauchen). Bei oftmaliger Wiederholung liefert dieser Versuch stets das gleiche Resultat.

Auch wenn wir die blaugrüne Lösung $VI_1$ statt $VII_2$ verwenden, also Grün $V_1$ mit Blaugrün $VI_1$ kombinieren, erfolgt mit gleicher Deutlichkeit Negativierung durch Auslöschen des grünen Lichtes, Positivierung durch Anzünden desselben. Im gleichen Sinne fällt die Reaktion aus, wenn wir Grün $V_1$ mit Violett $VIII_2$ kombinieren. Wenn wir dagegen das Grün $V_1$ mit Orange $II_1$ kombinieren und nun das orangefarbene Licht abwechselnd auslöschen und anzünden, erfolgt in keinem Falle eine Reaktion. Ebensowenig, wenn wir Grün $V_1$ mit Rot $I_1$ oder $I_2$ kombinieren. Wohl aber geben die gleichen roten und orangefarbenen Lösungen bei Kombination mit der blaugrünen Lösung $VI_1$ deutliche Reaktionen: Bei der Kombination von Rot $I_2$ mit Blaugrün $VI_1$ hat das Auslöschen des roten Lichtes ein allgemeines Wandern gegen die negative Seite, das Anzünden des roten Lichtes eine sehr starke Ansammlung an der positiven Seite zur Folge; bei der Kombination von Rot $I_1$ mit Blaugrün $VI_1$ ist die Reaktion im gleichen Sinne vorhanden, aber schwach, bei der Kombination von Orange $II_1$ mit Blaugrün $VI_1$ wieder sehr deutlich.

In gleicher Weise konnten wir zeigen, dass Blaugrün $VI_1$ in der Kombination mit Violett $VIII_1$ oder $VIII_2$ keine Reaktionen gibt, wohl aber in der Kombination mit Grün $V_1$ oder Gelb $IV_1$ (Negativierung durch Auslöschen, Positivierung durch Anzünden des grünen oder gelben Lichts). Ferner, dass Rot $I_2$ mit Gelb $IV_1$ kombiniert, keine Reaktion gibt, wohl aber mit Cyanblau $VII_2$ oder Violett $VIII_2$.

Um die eben erwähnten Einzelheiten übersichtlich darzustellen, haben wir Fig. E und F gezeichnet. Fig. E gibt die Spektra von 8 Paaren von Farblösungen wieder, bei deren Kombination man deutliche Reaktionen der Daphnien erhält: Bei jeder von den 8 Kombinationen wurden die Daphnien beim Auslöschen des langwelligeren Lichts negativ, beim Anzünden desselben positiv-phototaktisch; es ist kein Unterschied in der Deutlichkeit der Reaktionen zu erkennen, ob man nun unmittelbar benachbarte Spektralbezirke (Fig. E, *1*) oder weit auseinanderliegende (Fig. E, *8*) zur Anwendung bringt. Fig. F gibt die Spektra von 4 Paaren von Farblösungen wieder, bei deren Kombination man keine Reaktionen der Daphnien erhält: Das Auslöschen oder Anzünden des langwelligeren Lichtes bleibt wirkungslos, auch wenn die angewandten Spektralbezirke relativ weit auseinanderliegen (wie Fig. F, *2*).

Aus diesen und zahlreichen anderen Kombinationsversuchen geht hervor, dass, bei passender Wahl der Intensitäten, von zwei verschiedenen Spektralbezirken derjenige, welcher dem violetten Ende des Spektrums näher liegt, negativierend wirkt gegenüber dem anderen, langwelligeren Bezirk, sofern die beiden Bezirke auf verschiedenen Seiten der Linie *b* des Spektrums liegen; dass man dagegen keine Reaktionen erhält bei der Kombination zweier Spektralbezirke, welche beide auf derselben Seite von der Linie *b* gelegen sind. Mit anderen Worten: Rot, Gelb und Grün wirkt positivierend, Blaugrün, Blau und Violett negativierend auf die Daphnien ein.

Wir haben unsere Versuche auf die Wirksamkeit des für den Menschen sichtbaren Spektrums beschränkt. Das Ultrarot kommt für die Daphnien wohl schon wegen seiner starken Absorption im Wasser nicht in Frage. Ultraviolett konnte bei unserer Versuchsanordnung nicht mitspielen, da mehrere Glasplatten in den Strahlengang eingeschaltet waren. Es schien uns von keiner wesentlichen Bedeutung zu sein, auch diese Strahlengattung in die Untersuchung einzube-

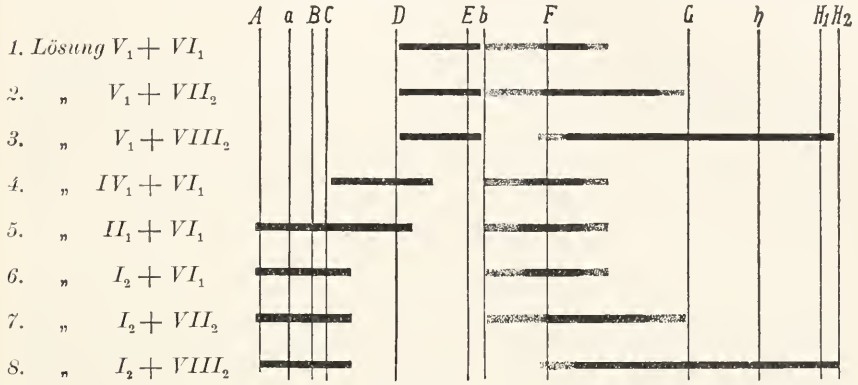


Fig. E. Spektra von 8 Paaren von Farblösungen; bei jeder der 8 Kombinationen erhält man deutliche Reaktionen der Daphnien. Wie in Fig. D geben die schwarzen Striche die Spektralbezirke an, welche von den Lösungen in voller Stärke durchgelassen werden.

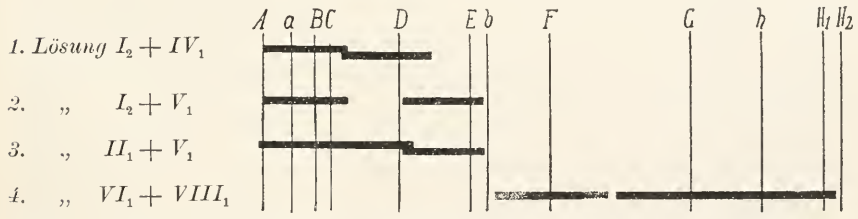


Fig. F. Spektra von 4 Paaren von Farblösungen; bei keiner der 4 Kombinationen erhält man Reaktionen der Daphnien.

ziehen, da es wahrscheinlich ist, dass das Ultraviolett nur indirekt auf das Auge einwirkt, indem es in den Augenmedien Fluoreszenz hervorruft[21]), hierbei wird es bekanntlich in Licht von anderer Wellenlänge umgesetzt.

Es sei hier noch erwähnt, dass die Deutlichkeit der Reaktion von der absoluten Lichtintensität in hohem Grade unabhängig ist, sofern die Daphnien nur an die Intensität adaptiert sind. So erhielten wir z. B. bei der Kombination von Orange $II_1$ mit Blau $IX_1$ eine sehr deutliche negative Reaktion nach Auslöschen

21) Vgl. C. Hess, Über Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 137, 1911, p. 339—349.

des orangefarbenen Lichtes, positive Reaktion nach Anzünden desselben. Wir verengerten nun die Blende von *I* auf *5* (vgl. Fig. B) und ließen die Daphnien $^1/_4$ Stunde adaptieren; Auslöschen und Anzünden des orangefarbenen Lichtes hatte nun den gleichen Effekt. Die Blende wurde von *5* auf *10* verengert; mit gut ausgeruhten Augen waren die Daphnien bei diesem Lichte noch eben zu erkennen; nach $^1/_2$stündiger Adaptation hatte Auslöschen und Anzünden der Orangelampe den gleichen Effekt wie zuvor.

---

Will man sich die Reaktionen ohne den hier beschriebenen, immerhin etwas komplizierten Apparat ansehen, so empfehlen wir als Blaufilter die Lösung *VII* (vgl. S. 533, Anm. 20); wir erhalten durch Vorschalten dieser Lösung bei der in Fig. A (S. 522) abgebildeten Versuchsanordnung ebenso deutliche Negativierung wie mit unserer Blauscheibe, wenn die Lösung so stark verdünnt ist, dass sie blassblau erscheint und in ihrem Spektrum zwei deutliche Absorptionsstreifen zeigt, einen im Rot und einen im Gelb, das fast ganz ausgelöscht ist. Um die Positivierung durch rotgelbes Licht einwandfrei zu zeigen, muss man zwei Lampen haben (vgl. S. 531); es empfiehlt sich dann, als Rotlösung für die eine Lampe eine kaltgesättigte Lösung von Kaliumbichromat anzuwenden.

Wem es nur darauf ankommt, das Wesentliche der hier geschilderten Reaktionen, unter Verzicht auf einen exakten Nachweis des Farbensinnes der Daphnien, zur Anschauung zu bringen, der mache folgenden Versuch: Man stelle an einem hellen Fenster drei Glasschalen (Petrischalen) mit Daphnien nebeneinander auf schwarzem Grunde auf. Dann stülpt man über eine Glasschale eine blaue, über die zweite eine rote oder gelbe Glasglocke[22]) und über die dritte etwa eine Düte von weißem Papier. Entfernt man nun nach ca. $^1/_4$ Stunde die Hüllen und setzt hiermit wieder alle drei Gruppen von Daphnien dem gleichen, weißen Lichte aus, so reagieren sie darauf (ein geeignetes Daphnienmaterial vorausgesetzt, vgl. S. 529) in typisch verschiedener Weise: in dem Glase, das mit Papier bedeckt gewesen war, sammeln sich die Daphnien an der vom Fenster abgewandten Seite, sie werden durch die Steigerung der Lichtintensität negativ-phototaktisch; in der Schale, die unter der blauen Glocke gestanden hatte, sammeln sich dagegen die Daphnien an der dem Fenster zugewandten Seite; auch hier wird, durch das Entfernen der blauen Glocke, die Lichtintensität gesteigert; aber die negativierende Wirkung dieser Intensitätssteigerung wird unterdrückt und es kommt sogar eine starke positive Reaktion zustande dadurch, dass für die an blaues Licht adaptierten Daphnien nun

22) Senebier'sche Glocken oder farbige Glasampeln, wie sie für den Gebrauch in Kirchen und vor Gräbern käuflich sind.

das weiße Tageslicht relativ reich an langwelligen, positivierenden Strahlen ist. In dem dritten Glase hatten sich die Daphnien an rotes oder gelbes Licht adaptiert, das Tageslicht ist für sie nun relativ reich an kurzwelligen Strahlen, deren negativierender Einfluss sich zur negativierenden Wirkung der Intensitätssteigerung hinzugesellt, die negative Reaktion verstärkend. So übt also auf Daphnien, die sich in blauem, und auf solche, die sich in gelbem Lichte befunden haben, das gleiche weiße Licht die entgegengesetzte Wirkung aus — eine Erscheinung, der wohl ähnliche Vorgänge im Auge oder im Zentralnervensystem der Daphnien zugrunde liegen dürften, wie jene sind, welche es bedingen, dass uns Menschen das gleiche weiße Licht bläulich erscheint, wenn wir einige Zeit durch gelbe, gelblich, wenn wir durch blaue Gläser gesehen haben.

## IV. Der Einfluss farbigen Lichtes auf die Augenbewegungen der Daphnien.

Es ist seit Rádl's[23]) Untersuchungen bekannt, dass das große Auge der Daphnien, welches in einem Hohlraum des Kopfes durch Muskeln bewegt wird, eine bestimmte Stellung zur Lichtrichtung einzunehmen sucht und es wird wohl allgemein angenommen, dass hierdurch die Normalstellung des ganzen Daphnienkörpers bestimmt wird: das Tier pflegt, ohne Rücksicht auf „oben" und „unten", der Lichtquelle den Rücken zuzukehren und bei dieser Stellung sind alle Augenmuskeln angenähert gleichmäßig gespannt; dreht sich der Körper aus dieser Lage heraus, so behält doch das Auge seine Stellung zum Lichte bei, indem sich die Muskeln der entsprechenden Seite kontrahieren und das Auge relativ zum Körper drehen; in der Kontraktion der Augenmuskeln herrscht erst wieder Gleichgewicht, wenn der Körper seine Normallage wiedergewonnen hat. Da man bei geeigneter Versuchsanordnung auch ohne Veränderung der Einfallsrichtung des Lichtes, nur durch Änderung der Lichtintensität deutliche Augenbewegungen auslösen kann, hat man versucht, auch die Reaktionen der Daphnien auf Intensitätsschwankungen des Lichtes mit diesen Augenbewegungen in Zusammenhang zu bringen; doch ist die Durchführung dieses Gedankens bisher nicht geglückt. Tatsache ist, dass das Daphnienauge auf Intensitätsschwankungen des Lichtes in charakteristischer Weise reagiert und es lag somit für uns nahe, zu untersuchen, ob nicht auch charakteristische, von den Intensitätsreaktionen vielleicht verschiedene Farbenreaktionen des Daphnienauges nachzuweisen sind — um so mehr, als Hess bereits den Einfluss farbigen Lichtes auf die Augenbewegungen der Daphnien studiert hatte und dabei

23) E. Rádl, Über den Phototropismus einiger Arthropoden. Biolog. Centralbl., Bd. XXI, 1902.

zu dem Resultat gekommen war, dass sich auch hierin die Tiere so verhalten, wie es bei total farbenblinden Organismen zu erwarten ist.

Um das Folgende verständlich zu machen, müssen wir zunächst etwas ausführlicher die Augenbewegungen schildern, mit welchen die Daphnien der Lichtquelle folgen, wenn diese relativ zum Daphnienkörper bewegt wird.

Wir klemmen eine *Daphnia pulex*[24]) derart zwischen Objektträger und Deckglas fest, dass sie sich nicht bewegen kann, aber auch nicht zu stark gedrückt ist und bringen sie bei der aus Fig. G ersichtlichen Versuchsanordnung in der Dunkelkammer auf den

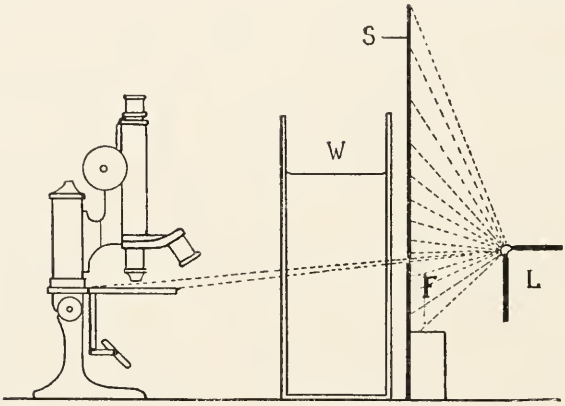


Fig. G. *L* Zeiß'sche Bogenlampe, *S* schwarzer Schirm, mit einem kleinen Loche versehen, *W* Wasserfilter zur Absorption der Wärmestrahlen.

drehbaren Objekttisch des Mikroskops, und zwar so, dass das Tier der Lichtquelle den Rücken zukehrt, wie es die Stellung *1* der Fig. H (S. 542) darstellt („Normalstellung"); die Augenmuskeln (*M*) sind gleichmäßig gespannt, der Nervus opticus (*N*) zieht in geradem Verlauf aus dem Auge zum Ganglion (*G*) und der Scheitel *S* des Auges ist der Lichtquelle zugekehrt. Diese Lage sucht das Auge auch bei allen folgenden Körperstellungen möglichst beizubehalten[25]):

24) *Daphnia pulex* ist für diese Versuche im allgemeinen besser geeignet als *Daphnia magna*.

25) Auch Rádl sagt, dass das Auge seinen „Scheitel" der Lichtquelle zuzukehren suche; doch scheint er unter „Scheitel" den dem Nervenaustritt gegenüberliegenden Pol zu verstehen, da er von einer „sagittalen Achse" spricht, „welche den Scheitel des Auges mit dem Nervenaustritt verbindet" (l. c., p. 77, Anm.); Wolterеck bemerkt hingegen in einer kürzlich erschienenen Abhandlung (Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebe-Fortsätze" pelagischer Cladoceren, Zoologica, Heft 67, p. 495), das Daphnienauge werde „im Lichtgefälle immer so orientiert, dass die Augenbasis mit dem Nervaustritt dem stärksten Licht, der Gegenpol ... dem tiefsten Schatten soweit als möglich zugewendet wird". Bei *Daphnia pulex* und *magna* können wir diese Angabe nicht bestätigen.

Drehen wir den Objekttisch so, dass der Daphnienkörper die Stellung *2* einnimmt, so verkürzen sich die ventralen Augenmuskeln, das Auge dreht sich etwas und diese Drehung kommt auch im Verlauf des Augennerven deutlich zum Ausdruck. Bei weiterer Drehung des Daphnienkörpers (Stellung *3*, *4*, *5*) wird diese Torsion des Auges stärker, reicht aber nicht mehr hin, um den Scheitel völlig dem Lichte zuzukehren und bald kommt eine Stellung (zwischen *5* und *6*), bei welcher trotz maximaler Kontraktion der ventralen Augenmuskeln der Scheitel des Auges vom Lichte abgewandt wird; nun schnappt das Auge plötzlich in eine andere Lage über (Stellung *6*), indem die erschlafften dorsalen Muskeln sich maximal kontrahieren, die ventralen Muskeln dagegen erschlaffen, und so wird neuerdings der Scheitel des Auges der Lichtquelle möglichst zugekehrt; bei weiterer Drehung des Daphnienkörpers (Stellung *7*) erschlaffen die dorsalen Muskeln allmählich, bis die Normalstellung (*1*) wieder erreicht ist.

Dreht man den Daphnienkörper, von der Normalstellung ausgehend, in der umgekehrten Richtung, so dass auf Stellung *1* Stellung *7*, dann *6*, *5* etc. folgt, so gilt auch hierfür die in Fig. H gegebene Darstellung; nur ist die Lage, bei der das Umschnappen des Auges aus der einen extremen Stellung in die andere erfolgt, etwas verschieden je nach der Drehungsrichtung, in dem Sinne, dass das Auge die Lage, in der es sich befindet, beizubehalten sucht: Bei Drehung des Körpers von Stellung *1* nach *2*, *3* etc. wird das Auge etwa knapp vor Stellung *6* dorsal umschnappen, bei der Drehung des Körpers in der umgekehrten Richtung dagegen etwa bei Stellung *5* ventral umschnappen[26]).

Dies also sind die Augenbewegungen, durch welche die Daphnien eine Lichtquelle zu fixieren suchen und welche offenbar dafür verantwortlich zu machen sind, dass diese Tiere stets — außer wenn sie gerade rasch auf das Licht zuschwimmen — der Lichtquelle den Rücken zukehren. Es wurde schon erwähnt, dass man auch durch Intensitätsveränderungen des Lichtes Augenbewegungen auslösen kann: Dreht man bei der oben geschilderten Versuchsanordnung eine Daphnie aus der Stellung *1* (Fig. H) etwa in Stellung *3*, wobei sich die ventralen Augenmuskeln verkürzen, und löscht nun das Licht der Bogenlampe aus[27]), so kehrt das Auge

26) Wir haben uns hier auf den einfachen Fall beschränkt, dass die Einfallsrichtung des Lichtes bei allen Stellungen des Daphnienkörpers in der Sagittalebene der Daphnien liegt; auf die etwas komplizierteren jedoch im wesentlichen gleichen Verhältnisse bei seitlichem Lichteinfall brauchen wir nicht einzugehen.

27) Um eine genaue Beobachtung zu ermöglichen, muss man nicht nur bei diesem, sondern bei allen in diesem Kapitel beschriebenen Versuchen außer dem auffallenden Licht der Bogenlampe ein Minimum von durchfallendem Lichte anwenden. Dieses muss so schwach sein, dass seine Abblendung keine Augenbewegung auslöst.

in die Ruhestellung (alle Muskeln gleichmäßig gespannt) zurück; Anzünden des Lichtes hat neuerliche Kontraktion der ventralen Augenmuskeln zur Folge. Auch durch relativ geringe Verminderung der Lichtintensität kann man schon die ventralen Augenmuskeln zum Erschlaffen, durch darauffolgende Verstärkung der Intensität wieder zu stärkerer Kontraktion veranlassen. Hat man

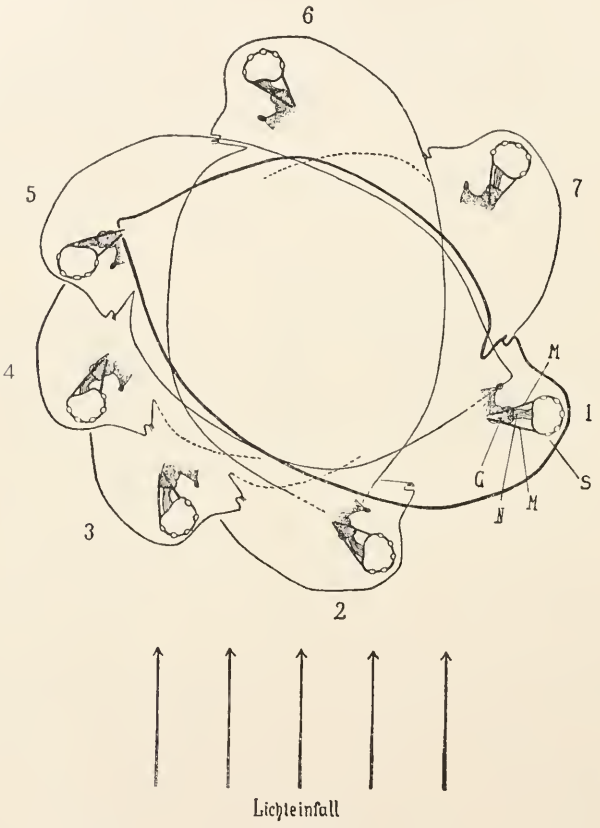


Fig. H.

die Daphnie aus der Normallage nach der anderen Richtung gedreht, also etwa in Stellung 7 gebracht, so kann man auch hier durch Verringerung der Lichtintensität ein Erschlaffen der gespannten (jetzt der dorsalen) Muskeln, durch Intensitätssteigerung ihre stärkere Kontraktion auslösen. Wir haben aber auch oft Daphnien unter dem Mikroskop gehabt, welche bei jeder Körperstellung auf Verminderung der Lichtintensität durch Kontraktion der dorsalen Augenmuskeln (und zwar oft maximale Kontraktion!) reagierten[28]).

28) Das gleiche hat W. F. Ewald (l. c., p. 52) beobachtet. Er schreibt: „Ich habe versucht, die Augenbewegungen von *Daphnia* auch zu ihren Reiz-

Diese Augenbewegungen hat nun Hess[29]) benützt, um den Einfluss farbigen Lichtes zu studieren.

Er schreibt (l. c., p. 291): „Wird ein Daphnienauge, das bei der schwächsten zur Beobachtung genügenden Belichtung geradeaus gerichtet ist, durch ein Reizlicht von bestimmter Stärke z. B. von der Seite her getroffen, so dreht es sich um einen bestimmten Winkel in der Richtung nach dem Lichte hin. Wird nun die Lichtstärke dieses Reizlichtes bei unveränderter Einfallsrichtung erhöht, so wendet das Auge sich noch weiter in der Richtung zum Lichte; wird die Lichtstärke gemindert, so kehrt es wieder mehr oder weniger weit in der Richtung zu seiner Ausgangsstellung zurück . . .“ Er bezeichnet die bei abnehmender Belichtung des Auges erfolgenden Bewegungen als „Verdunklungsbewegungen“, die bei zunehmender Belichtung erfolgenden als „Erhellungsbewegungen“ und konstatiert nun, dass, wenn man das Auge in raschem Wechsel mit verschiedenen Bezirken eines Spektrums belichtet, beim Übergang von Gelbgrün zu Rot eine starke, beim Übergang von Gelbgrün zu Blau eine schwache Verdunklungsbewegung erfolgt, umgekehrt beim Übergang von Rot oder von Blau zu Gelbgrün eine entsprechend starke Erhellungsbewegung. Der Übergang von Blau zu Rot veranlasste eine ausgiebige Verdunklungsbewegung, von Rot zu Blau eine ausgiebige Erhellungsbewegung.

(l. c., p. 294): „Die geschilderten Versuche am Spektrum ergänzte ich durch solche mit Glaslichtern: Die Tiere werden unter dem Mikroskop . . . im auffallenden Lichte der Zeiß'schen Bogenlampe untersucht. In passenden Rahmen hatte ich z. B. ein rotes und ein blaues Glas dicht nebeneinander so angebracht, dass bei kleinen Verschiebungen des in den Lichtkegel gehaltenen Rahmens das Tier bald mit dem roten, bald mit dem blauen Lichte bestrahlt wurde. Auch hier machte das Daphnienauge bei Übergang von Blau zu Rot regelmäßig ausgiebige Verdunklungsbewegungen, bei Übergang von Rot zu Blau ausgiebige Erhellungsbewegungen.

„Meinem helladaptierten Auge erschien das Rot wieder viel heller als das Blau, während dem dunkeladaptierten das durch einen passenden Episkotister betrachtete (jetzt farblos gesehene) Blau heller als das Rot erschien.

„Bei weiteren Versuchen mit Glaslichtern hatte ich farbige durchgefärbte Glaskeile (Zeiß) in einem Rahmen nebeneinander verschieblich angebracht, so dass ich je nach Bedürfnis ein für mein helladaptiertes Auge helles Rot mit einem sehr dunklen Blau oder aber ein für mich sehr dunkles Rot mit einem sehr hellen Blau zur abwechselnden Belichtung des Daphnienauges verwenden konnte. In anderen Beobachtungsreihen brachte ich neben dem roten einen grünen Glaskeil an und nahm mit dieser Kombination in gleicher Weise wie vorher den Belichtungswechsel vor. Die Ergebnisse zahlreicher derartiger Versuche stimmten stets darin überein, dass das Rot, wenn es bei passend herabgesetzter Lichtstärke beider Reizlichter mittels Episkotisters meinem dunkeladaptierten Auge beträchtlich dunkler erschien als das Blau bezw. Grün, auch bei den in den fraglichen Versuchen benützten hohen Lichtstärken Verdunklungsbewegungen des Daphnienauges hervorrief, obschon es bei diesen meinem helladaptierten Auge beträchtlich heller erschien als das Blau bezw. Grün. Doch konnte ich bei dem fraglichen Belichtungswechsel auch mit Rot Erhellungsbewegungen und mit Blau Verdunklungsbewegungen auslösen, wenn ich die Lichtstärke des Rot so weit steigerte und die des Blau bezw. Grün so weit herabsetzte, dass auch meinem dunkeladaptierten Auge bei gleichmäßiger Herabsetzung

---

reaktionen 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.“

29) C. Hess, Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 136, 1910.

der Lichtstärken beider Reizlichter das (nun farblos gesehene) Rot beträchtlich heller erschien als das Blau bezw. Grün.

„Die mitgeteilten Beobachtungen lehren die überraschende Tatsache, dass für die fraglichen Augenbewegungen die Helligkeiten, in welchen die farbigen Lichter erscheinen, von ausschlaggebender Bedeutung sind. Bei allen meinen Versuchen zeigten die Augenbewegungen der Daphnien in den hier wesentlichen Punkten eine solche Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes, wie es der Fall sein muss, wenn die relativen Helligkeiten der verschiedenen farbigen Lichter hier ähnliche oder die gleichen sind wie für das total farbenblinde Menschenauge."

Wir haben die Hess'schen Beobachtungen nicht nachgeprüft und bestreiten nicht ihre Richtigkeit. Aber wir haben gefunden, dass bei einer bestimmten Versuchsanordnung die Augenbewegungen der Daphnien eine solche Abhängigkeit von der Wellenlänge des Lichtes zeigen, wie es nicht der Fall sein kann, wenn die farbigen Lichter dem Daphnienauge ähnlich oder gleich erscheinen wie dem total farbenblinden Menschenauge. Die Wirkung von rotem und gelbem Lichte war von der Wirkung blauen Lichtes qualitativ verschieden.

Wir brachten eine zwischen Objektträger und Deckglas festgeklemmte *Daphnia pulex* oder *D. magna* bei der aus Fig. G ersichtlichen Versuchsanordnung unter das Mikroskop und gaben ihr die der Stellung *4* (Fig. H) entsprechende Lage[30]).

Das Auge war, außer von dem starken, seitlich einfallenden Lichte der Bogenlampe, zur besseren Beobachtung von unten, durch den Mikroskopspiegel, mit relativ sehr schwachem Lichte beleuchtet; außerdem befand sich neben dem Fuße des Mikroskops eine beleuchtete weiße Fläche, um die Augenstellungen mit dem Zeichenapparat festhalten zu können (natürlich war diese letztere Nebenbeleuchtung so angebracht, dass sie für das Daphnienauge unsichtbar war). Das Auge wurde bei nicht zu schwacher Vergrößerung beobachtet (Zeiß Obj. C, Oc. 1).

Wir füllten nun in zwei Kuvetten eine orangefarbene (gesättigte Lösung von Kaliumbichromat) und eine blaue Lösung (Nr. *VII* der auf S. 533 genannten Strahlenfilter) von solcher Konzentration, dass beide Lösungen dem total farbenblinden Auge angenähert gleich hell erschienen[31]). Wenn die Sehqualitäten der Daphnien angenähert oder völlig die gleichen sind wie die des total farbenblinden Menschen, ist zu erwarten, dass die beiden Farblösungen,

30) Wir gingen meist so vor, dass wir die *Daphnia* etwa aus Stellung *1* über Stellung *7* nach *6* etc. drehten, bis das Auge ventral umschnappte.

31) Wir wählten die Konzentration der Blaulösung so, dass sie unsern dunkeladaptierten Augen bei passend herabgesetzter Lichtstärke eben deutlich etwas dunkler erschien als das Kaliumbichromat, so dass der vorhandene Unterschied, wenn er überhaupt wirksam war, zu unsern Ungunsten wirken musste.

vor die Lichtquelle vorgeschaltet, die gleiche Wirkung auf das Auge ausüben. Es zeigte sich, dass die Wirkung der orangeroten und der blauen Farbe auf die Augenbewegung einander direkt entgegengesetzt waren. Schalteten wir (bei F, Fig. G) das Kaliumbichromat vor die Lampe, so schnappte das Auge sofort nach der Dorsalseite um, in die Lage, welche es sonst bei Stellung *6* (Fig. H) einnimmt, oder es machte wenigstens eine starke Drehung in dieser Richtung; entfernten wir die Lösung, so kehrte es wieder in die ursprüngliche Lage zurück[32]). Schalteten wir nun die blaue Lösung vor die Lampe, so bemerkten wir ein schwaches Zucken des Auges, in manchen Fällen eine noch stärkere Kontraktion der ventralen Augenmuskeln. Beim Entfernen der Blaulösung erfolgte nun in manchen Versuchsreihen regelmäßig Umschnappen des Auges in dorsaler Richtung oder doch eine deutliche Verkürzung der dorsalen Muskeln, worauf das Auge nach einiger Zeit in die ursprüngliche Lage zurückkehrte. (In anderen Fällen bemerkten wir beim Entfernen der Blaulösung keine Reaktion oder nur ein schwaches Zucken des Auges.)

Es ist wichtig, hervorzuheben, dass diese Reaktionen von der Konzentration der Lösungen, also auch von der Helligkeit, in der diese einem total farbenblinden Auge erscheinen, in hohem Grade unabhängig sind. Wir erhielten genau die gleichen Resultate, als wir die Kaliumbichromatlösung mit dem 15fachen Volumen Wassers versetzten und die Blaulösung entsprechend verdünnten, so dass sie dem farbenblinden Menschenauge wieder angenähert gleich hell erschien. Wir erhielten auch die gleichen Resultate, wenn wir statt des Kaliumbichromat rote oder gelbe Glasscheiben, statt der blauen Lösung blaue Glasscheiben vorschalteten.

Verdunkelten wir die Lichtquelle, indem wir vor die Bogenlampe statt der Farblösungen farblose Mattscheiben oder Paraffinpapier oder einen undurchsichtigen Karton setzten, so wirkte dies auf das Auge in gleichem Sinne wie das Vorschalten des Kaliumbichromat: das Auge schnappte in die Dorsallage um oder bewegte sich doch deutlich in dieser Richtung, wobei aber manchmal durch keinen Grad der Verdunklung eine so starke Dorsaldrehung des Auges zu erzielen war, wie durch das rote Licht. Wir erinnern daran, dass auch auf die Bewegung freischwimmender Daphnien die Farbe des Kaliumbichromat in gleichem Sinne wirkt wie Verdunk-

32) Dieses Zurückkehren in die ursprüngliche Lage erfolgt nicht immer synchron mit dem Entfernen der Orangelösung: ließen wir das Orangerot nur sehr kurz (etwa $^1/_2$—1 Sekunde) einwirken, so blieben die dorsalen Augenmuskeln manchmal noch mehrere Sekunden kontrahiert, dagegen kehrte das Auge bei langer Einwirkung des Orangerot etwa nach $^1/_2$ Minute (allgemein gültige Zahlen lassen sich jedoch nicht angeben) von selbst in die anfängliche Lage zurück.

lung der Lichtquelle, beides macht die Tiere positiv-phototaktisch (vgl. S. 531). Entfernen der Mattscheiben, also Verstärkung der Lichtquelle, hatte Kontraktion der ventralen Augenmuskeln zur Folge, wirkte also im gleichen Sinne auf die Augenbewegung wie Vorschalten der Blaulösung; wir erinnern daran, dass auch freischwimmende Daphnien auf Vorschalten eines blauen Strahlenfilters in gleicher Weise reagieren wie auf Verstärkung der Lichtquelle, beides macht die Tiere negativ-phototaktisch (vgl. S. 521).

Fig. I, welche nach einer mit dem Zeichenapparat entworfenen Skizze angefertigt ist, stellt den Kopf einer *Daphnia magna* dar. Es wurde, bei oben geschilderter Versuchsanordnung mit vorgeschaltetem Blaufilter, die Lage des Auges, des Augennerven und der Augenmuskeln eingetragen (die ausgezogenen Linien) und

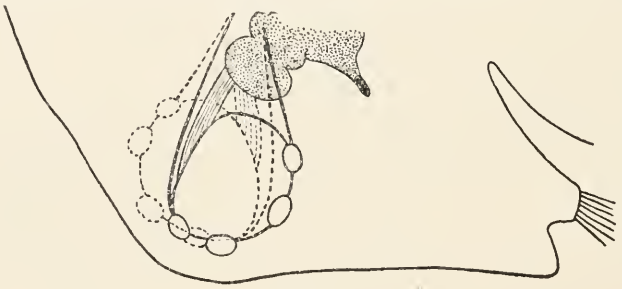

Fig. I.

dann statt der blauen die orangerote Lösung von gleichem farblosen Helligkeitswert vorgeschaltet, und neuerdings die Lage von Auge, Nerv und Muskeln gezeichnet (die punktierten Linien). Um zu zeigen, mit welcher Regelmäßigkeit die Reaktionen erfolgen können, geben wir das zu diesem Falle gehörige Versuchsprotokoll wieder:

Versuch vom 27. Juni 1913; *Daphnia magna* unter dem Mikroskop in einer der Stellung 4 (Fig. H) entsprechenden Lage. Wir verwenden als Strahlenfilter eine gelbe (ges. Kaliumbichr., 15fach mit Wasser verdünnt) und eine blaue Lösung von angenähert gleichem farblosen Helligkeitswert.

Wir schalten Blau vor die Lichtquelle: das Auge zuckt schwach.

Blaulösung entfernt: das Auge schnappt sofort nach der Dorsalseite um und kehrt dann wieder in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt.

Blau entfernt: keine Reaktion.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der Dorsalseite um. Nach 2 Sek.:

Gelb entfernt: das Auge kehrt in die frühere Lage zurück.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der Dorsalseite um. Wir lassen die Gelblösung $^1/_4$ Minute vorgeschaltet, das Auge bleibt solange in seiner dorsal tordierten Lage.

Nun nehmen wir statt der verdünnten Lösungen eine konzentrierte Lösung von Kaliumbichromat und eine Blaulösung von gleichem farblosen Helligkeitswert:

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der Dorsalseite um.

Gelb entfernt: das Auge kehrt in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: keine Reaktion.

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der Dorsalseite um und kehrt nach mehreren Sekunden in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: keine Reaktion; nach 2 Sek.:

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um, kehrt dann wieder in die frühere Lage zurück.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um; nach 3 Sek.:

Gelb entfernt: das Auge kehrt in die frühere Lage zurück.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um; wir lassen das Gelb vorgeschaltet, bis das Auge von selbst in seine frühere Lage zurückkehrt; dies findet nach 55 Sek. statt. Gelb entfernt.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt schwach, nach 15 Sek.:

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der Dorsalseite um, kehrt nach 25 Sek. in die frühere Lage zurück.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um; wir lassen das Gelb vorgeschaltet, das Auge kehrt nach 40 Sek. von selbst in die frühere Lage zurück. Gelb entfernt.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt und dreht sich noch etwas stärker nach der ventralen Seite; nach 45 Sek.:

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um, kehrt nach 55 Sek. in die frühere Lage zurück.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um; nach 2 Sek.:

Gelb entfernt: das Auge bleibt noch wenige Sekunden in der dorsalen Lage, dann kehrt es in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt schwach; nach 2 Sek.:

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um, nach ca. $^1/_2$ Min. kehrt es in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt schwach; nach 2 Sek.:

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um, kehrt nach $^3/_4$ Min. in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet und sofort wieder entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um und kehrt nach 25 Sek. in die frühere Lage zurück.

Blau vorgeschaltet: das Auge zuckt und dreht sich etwas stärker nach der ventralen Seite.

Blau entfernt: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um.

Gelb vorgeschaltet: das Auge schnappt nach der dorsalen Seite um.

Wo nichts anderes erwähnt ist, folgte die Augenbewegung so unmittelbar auf die Beleuchtungsänderung, dass beide Vorgänge dem Beobachter als gleichzeitig erschienen. Zwischen je zwei Beleuchtungsänderungen wurde, wo nichts anderes angegeben ist, nur so lange gewartet, wie nötig war, um die Beobachtung zu notieren.

Wir wollen schließlich nachdrücklich darauf hinweisen, dass der geschilderte Einfluss farbigen Lichtes auf die Augenbewegungen der Daphnien nicht leicht zu beobachten ist. Als wir uns im Dezember an *Daphnia pulex* die Sache zum erstenmal ansahen, war die gegensinnige Wirkung von Rot und Gelb einerseits, Blau andererseits in wundervoller Deutlichkeit zu sehen; nicht nur die Verkürzung der dorsalen Augenmuskeln (Umschnappen des Auges) bei Verdunklung der Lichtquelle und beim Vorsetzen von Rot- und Gelbscheiben, sondern auch die kleine gegensinnige Augendrehung

(noch stärkere Verkürzung der stark kontrahierten ventralen Augenmuskeln) beim Vorsetzen von Blauscheiben trat mit großer Regelmäßigkeit ein. Wir benutzten damals als Farbfilter rote, gelbe und blaue Glasscheiben, zur Herabsetzung der Lichtintensität Papierblätter und schrieben keine ausführlichen Protokolle, sondern verschoben die genauere Durchführung der Versuche auf einen späteren Zeitpunkt. Als wir die Versuche im Frühling wieder aufnahmen, erhielten wir viele Wochen lang kein brauchbares Material, obwohl wir *Daphnia pulex* und *magna* von den verschiedensten Lokalitäten heranzogen. Die Tiere reagierten in unregelmäßiger Weise auf farbiges Licht, auch auf Verdunklung und Belichtung folgten oft gar keine oder nicht die typischen Augenreaktionen. Wir waren nahe daran, die Sache aufzugeben, als wir Ende Juni plötzlich wieder gutes Material bekamen, an welchem die oben beschriebenen Versuche ausgeführt wurden. Doch auch von diesem guten Material waren bei weitem nicht alle Tiere für die Versuche brauchbar. Bei vielen erfolgte, wenn man sie auf dem Objekttisch drehte, das Umschnappen der Augen nicht regelmäßig oder nur träge; solche Tiere sind ungeeignet. Andere reagierten nur einige Male deutlich und regelmäßig auf die Farben, dann wurden die Reaktionen unregelmäßig, es hatte z. B. nicht selten das Vorschalten von Blau Verkürzung der dorsalen Augenmuskeln zur Folge, also die gleiche Wirkung wie Verdunklung, u. dgl. m.; andere Tiere zeigten die typischen Reaktionen, es erfolgte aber auch häufig ein Umschnappen der Augen aus der einen extremen Lage in die andere, ohne dass an der Beleuchtung etwas verändert worden wäre; auch an solchen Tieren ließen sich keine einwandfreien Versuchsserien anstellen. Man könnte nach alledem unseren ganzen Ausführungen über den Einfluss farbigen Lichtes auf die Augenbewegungen skeptisch gegenüberstehen. Wir sehen hierfür keinen Grund, denn wenn eine Versuchsserie überhaupt klare und einheitliche Resultate lieferte, dann fielen diese so aus, wie sie oben geschildert wurden; bei abweichenden Resultaten handelte es sich stets um Tiere, welche auf die gleichen Reize in verschiedener, unregelmäßiger Weise reagierten. Dass das letztere vorkommt, ja sogar das Gewöhnliche ist, kann nicht verwundern, wenn man bedenkt, unter welch abnormen Verhältnissen die zwischen Objektträger und Deckglas festgeklemmte Daphnie sich befindet.

### V. Versuche mit *Artemia salina*.

Vor einer Reihe von Jahren waren an der Zoolog. Station Triest Versuche in gleicher Richtung mit *Artemia salina* aus Capo d'Istria angestellt worden und es hatte sich damals auch bei diesem Material gezeigt, dass die Tiere, die bei Intensitätserhöhung regel-

mäßig negativ-phototaktisch, bei Intensitätsverminderung positiv wurden, bei Vorschaltung einer Blauscheibe trotz der Intensitätsverminderung negativ und dass sie bei Entfernung der Blauscheibe trotz der Intensitätserhöhung positiv-phototaktisch wurden.

Da von den Triester Versuchen kein Protokoll vorhanden war, mussten die Resultate überprüft werden. Die aus Triest im Herbst 1912 bezogenen Artemien erwiesen sich aber zunächst für unsere Versuche als nicht brauchbar. Erstens reagierten sie überhaupt nur äußerst träge auf Licht und zweitens war unser Fundamentalversuch mit ihnen nicht ausführbar. Vor unseren auf S. 522 beschriebenen Apparat gestellt blieben sie bei Vorschaltung der Blauscheibe indifferent oder sie wurden, wie auf Verkleinerung der Blendenöffnung, schwach positiv-phototaktisch.

Im Frühjahr 1913, als die *Artemia*-Kulturen sich anscheinend in sehr gutem Ernährungszustand befanden, wiederholten wir die Versuche neuerdings und nun mit besserem Erfolg. Angewendet wurde die auf S. 533 beschriebene Anordnung. Im Apparat befanden sich zwei brennende Lampen nebeneinander, vor die eine war eine blaue, stark verdünnte Cuprammoniumsulfatlösung ($^{VII}/_{4}$), vor die andere eine orangegelbe Kaliumbichromatlösung ($^{II}/_{1}$) geschaltet.

Wurde die Lichtintensität um mehr als etwa die Hälfte herabgesetzt (Blendenverengerung auf *6* oder mehr, Fig. B, S. 523), so wurde regelmäßig Positivierung, bei nachheriger Öffnung der Blende jedesmal Negativierung der Tiere beobachtet. Auf kleinere Intensitätsänderungen erfolgte keine deutliche Reaktion.

Wurde nun bei offener Blende die Lampe hinter der Kaliumbichromatlösung ausgelöscht, während die Lampe hinter der blauen Lösung weiter brannte, so wurden die Tiere trotz Intensitätsverminderung negativ. Bei Wiederanzünden des gelben Lichtes wurden sie trotz Erhöhung der Intensität positiv. Die Artemien verhielten sich also in dieser Hinsicht ebenso wie die Daphnien.

Mehrmals fanden wir, dass diese Farbreaktionen nach einer längeren Versuchsserie undeutlich wurden oder auch an manchen Tagen von vornherein ausblieben.

Es zeigte sich nun, dass man die undeutlich gewordene Reaktion auf die Qualität des Lichtes wieder deutlich machen konnte, wenn man die Tiere längere Zeit hindurch an rotgelbes Licht adaptierte: Wurden die Artemien 40 Minuten lang allein von rotgelbem Licht bestrahlt, dann die blaue Lampe dazu angezündet, so wurden sie, was ja wegen der Intensitätserhöhung allein schon zu erwarten war, zuerst negativ und verteilten sich nach 2—3 Min. wieder gleichmäßig. Wurde jetzt die gelbe Lampe ausgelöscht, so machte sich die vorausgegangene Gelbadaptation dadurch geltend, dass die

Tiere nun dem blauen Licht gegenüber deutlich negativ wurden. Sie waren jetzt für die kurzwelligen Strahlen wesentlich empfindlicher geworden. Auch die positive Reaktion beim Wiederanzünden der gelben Lampe war wesentlich deutlicher geworden.

An einem anderen Tage, als die Reaktion bei der gewöhnlichen Versuchsanordnung undeutlich geworden war, wurden die Artemien wieder 40 Min. lang an gelbes Licht adaptiert, ohne dass damit eine Erhöhung der Empfindlichkeit auf blaues Licht erzielt wurde. Die Adaptationszeit von 40 Min. war zu kurz; erst nach einer 75 Min. währenden Einwirkung des gelben Lichtes wurde die Blauwirkung wieder deutlich, und zwar wurden die Artemien durch Zuschaltung der blauen Lampe zuerst natürlich wieder stark negativ, dann verteilten sie sich nach 2 Min. gleichmäßig. Auf Auslöschen der gelben Lampe erfolgte allgemeine starke Negativierung, die noch $2^1/_2$ Min. lang deutlich war; und auf Wiederanzünden wurden alle Tiere stark positiv und blieben es 3 Min. lang.

Damit war aber die Wirkung der vorhergegangenen langen Gelbadaptation zum großen Teil erschöpft, denn bei neuerlichem Auslöschen der gelben Lampe war die Negativierung schon wesentlich weniger deutlich geworden.

## VI. Schluss.

Wir haben in dieser Abhandlung wiederholt von einem „Farbensinn“ der niederen Tiere gesprochen. Man könnte gegen die Berechtigung dieses Ausdruckes Einspruch erheben.

Zwar wird man nicht daran zweifeln, dass das farbige Licht, ebenso wie das weiße, die Bewegungen der Krebse durch Vermittlung ihrer Augen beeinflusst. Wir haben ja gesehen, dass die charakteristischen Reaktionen dieser Tiere auf das Einsetzen des Farbreizes ebenso unmittelbar folgen, wie ihre bekannten phototaktischen Reaktionen auf das Einsetzen eines Lichtreizes, und dass die Daphnien mit ihren Augenbewegungen so prompt auf farbiges Licht reagieren, dass dem Beobachter die Veränderung der Lichtfarbe und die hierdurch bedingte Augendrehung synchron zu erfolgen scheinen. In dieser Hinsicht besteht kein Unterschied zwischen der Wirkungsweise von farbigem und von weißem Lichte.

Man könnte aber darauf hinweisen, dass eine ganze Anzahl chemische Reaktionen bekannt sind, die durch Licht von verschiedener Wellenlänge in gegensinniger Weise beeinflusst, z. B. durch gelbes Licht (im Vergleich zum Ablauf der Reaktion im Dunklen) gefördert, durch violettes Licht gehemmt werden[33]). Man könnte also vielleicht einwenden, auch bei unseren Versuchen handle es

33) Vgl. z. B. Wo. Ostwald, Über die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biochem. Zeitschr., Bd. 10, 1908, p. 1—130.

sich nur um solche farbenempfindliche Stoffe, die etwa im Daphnienauge vorhanden sein könnten, und wir hätten somit kein Recht, von einem Farbensinn der Daphnien zu sprechen, oder müssten auch bei jenen chemischen Reaktionen den reagierenden Substanzen einen Farbensinn zuschreiben.

Darauf ist zu erwidern: Ebensowenig, wie man bei lichtempfindlichen photographischen Platten von einem Lichtsinn sprechen wird, wird man bei jenen farbenempfindlichen Substanzen von einem Farbensinn sprechen. Wenn aber ein Tier sein Gebaren danach richtet, ob langwelliges oder kurzwelliges Licht sein Auge trifft, so sprechen wir von Farbensinn, ob nun die Verschiedenheit seiner Reaktionen durch photochemische oder durch andere Wirkungen bedingt sind. Und mit demselben Rechte, mit dem wir den Daphnien auf Grund ihrer Lichtreaktionen einen Lichtsinn zuschreiben, sprechen wir nun auf Grund ihrer Farbenreaktionen von dem Farbensinn dieser Tiere.

Ganz andere Fragen sind es, wie dieser Farbensinn beschaffen, wie hoch er entwickelt ist. Wir begnügen uns mit der Feststellung, dass er vorhanden ist und können über seine Beschaffenheit keine Behauptungen aufstellen. Doch sind wohl die geschilderten Tatsachen am ehesten mit der Vorstellung in Einklang zu bringen, dass wir es hier mit einem dichromaten Farbensystem zu tun haben.

## Zusammenfassung.

1. Lässt man ein geeignetes Material von *Daphnia magna* oder *Daphnia pulex* an weißes Licht von mittlerer Intensität adaptieren, so sind die Tiere nach einiger Zeit gleichmäßig in ihrem Gefäße verteilt. Herabsetzung der Lichtintensität (wenn sie nicht zu geringfügig ist) veranlasst die Tiere sofort zu positiv-phototaktischen Bewegungen; bei sehr starker Herabsetzung der Intensität ist die Bewegung der Tiere zur Lichtquelle hin schwach oder bleibt ganz aus, bei keinem Grade der Intensitätsverminderung ist eine negativ-phototaktische Bewegung zu beobachten. Bei Steigerung der Lichtintensität werden hingegen die Daphnien negativ-phototaktisch. Schaltet man vor die Lichtquelle eine Blauscheibe, so werden die Daphnien, trotz der hiermit verbundenen Herabsetzung der Lichtintensität, negativ-phototaktisch. Fügt man zu einem weißen Licht, an welches die Daphnien adaptiert sind, gelbes Licht hinzu, so werden die Tiere hierdurch positiv-phototaktisch, obwohl sie durch Intensitätssteigerung des Lichtes innerhalb der Grenzen, welche hier in Betracht kommen, negativ-phototaktisch gemacht werden.

Demnach handelt es sich bei dem Einfluss von blauem und gelbem Lichte auf die phototaktischen Bewegungen der Daphnien nicht nur um Intensitätswirkungen, sondern die Wellenlänge des

Lichtes wirkt als Qualität in spezifischer Weise. Mit anderen Worten, die Daphnien haben Farbensinn.

2. Bei Anwendung scharf umschriebener Spektralbezirke ergibt sich, dass Rot, Gelb und Grün bis etwa zur Linie *b* des Sonnenspektrums positivierend, Blaugrün, Blau und Violett hingegen negativierend auf die Daphnien einwirkt.

3. Bei einer bestimmten Versuchsanordnung lässt sich zeigen, dass auch die Augenbewegungen der Daphnien von rotgelbem und blauem Lichte in gegensinniger Weise beeinflusst werden.

4. *Artemia salina* zeigt in den phototaktischen Reaktionen im wesentlichen die gleiche Abhängigkeit von der Qualität des Lichtes wie *Daphnia magna* und *Daphnia pulex*.

---

## Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre.

Von **Paul Buchner**, München.

(Mit 8 Figuren.)

Die folgenden Zeilen wollen auf eine bei Insekten ziemlich weitverbreitete Erscheinung von allgemeinem Interesse aufmerksam machen und gehen einer umfangreicheren, vergleichenden Untersuchung über den Gegenstand, die dessen ganze Variationsbreite umfassen will, voraus. Es ist eine zu den verschiedensten Zeiten im Zelleben auftretende Erscheinung, dass ein Kern, der einen normalen Chromosomenbestand enthält, in kleine Teilkerne oder Karyomeriten zerfällt, von denen jeder einen seiner Größe entsprechenden Anteil des ursprünglichen Chromatins mitbekommt; solche Karyomeriten enthalten dann entweder je ein einziges Chromosom oder es gehen mehrere in sie ein. So genau lässt sich die Wertigkeit eines einzelnen Karyomeriten natürlich nur bestimmen, wenn die Vielkernbildung bei kompakten Chromosomen einsetzt. Das ist der Fall im direkten Anschluss an eine Mitose oder beim Zerfall eines Spermakopfes in seine Chromosomen im besamten Ei. In den anderen Fällen, wo die Karyomeritenbildung als spontane Reaktion eines Ruhekerns auf schädigende Einflüsse eintritt, lässt sich der Inhalt der einzelnen wechselnd großen Kernchen nicht in Chromosomenzahlen ausdrücken; es ist vielmehr anzunehmen, dass hierbei eine Zerreißung von Ruhechromosomen auf verschiedene Kerne stattfinden kann, woraus sich interessante Fragestellungen bezüglich der Chromosomenzahl und -individualität bei erneuten Teilungsversuchen solcher Karyomeriten ergeben. Jedenfalls sind aber alle bisher studierten Fälle der Teilkernbildung in eine Kategorie zu stellen, die ich als mixochromatische Karyomeriten bezeichnen möchte, um damit auszudrücken, dass sie beide Erscheinungsformen des Kernchromatins in sich vereinigen, das generative, in das Chro-

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Frisch Karl von, Kupelwieser Hans

Artikel/Article: Über den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. 517-552