©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Kontrolltiere. Der gleiche Effekt läßt sich noch mit folgenden Gasen erzielen: H_2, N_2, CO_2, CO, C_2H_2, dagegen nicht mit O_2.

Zum Leuchtgaseffekt vereinigen sich, wie die Analyse zeigt, zwei verschiedene Ursachen:

1. Eine rein physikalische Mit Gasen von bedeutend geringerer Dichte als Luft (H_2, Leuchtgas) erzielt man eine Steigerung des Effektes dadurch, daß man innerhalb einer Minute einen mehrfachen Wechsel zwischen Gas und Luft eintreten läßt; die Tiere erwachen dann meist augenblicklich. Diese Tatsache erklärt sich durch die Differenz der Diffusionsgeschwindigkeit der Moleküle von H_2 einerseits und der Luftgase und Narkotikumdämpfe anderseits. In den kapillaren Tracheenenden kommt dadurch ein kurz dauernder Überdruck zustande, bei dessen Ausgleich durch Massenbewegung Narkotikum aus dem Tracheensystem entfernt wird.

2. Eine physiologische Mit Gasgemischen aus O_2 und den übrigen erwähnten Gasen ist eine Narkoseverkürzung nur dann zu erzielen, wenn das betreffende Gasgemisch an sich (bei nicht narkotisierten Tieren) in der Einwirkungszeit eine asphyktische Lähmung bewirkt. Der den Effekt aufhebende Sauerstoffgehalt der Gemische ist dabei von der Natur der übrigen Konstituentien (ob indifferent, ob physiologisch aktiv) abhängig. Diese Tatsache führt zu der Auffassung, daß der Eintritt einer anoxybiotischen Stoffwechsellage der Tracheenendzellen bzw. der Ganglienzellen von Drosophila das Erwachen aus der Narkose beschleunigt.

(Aus dem Zoologischen Institut der Deutschen Universität in Prag.)

Die positiv phototaktische Einsteilreaktion des Komplexauges von Daphnia pulex im Zweilichterversuch.

Von Friedrich Eckert.

Mit 3 Abbildungen.

Wenn sich ein bilateral gebauter, auf Horizontalbewegungen beschränkter niederer Organismus positiv phototaktisch orientiert, so erklärt sich dies nach der ursprünglichen Fassung der Loeb'schen Tropismentheorie durch die Annahme, daß die Lichtsinnesorgane einer jeden Körperseite wechselsinnig je eine Hälfte des Lokomotionsapparates beherrschen: Einseitiger Lichteinfall bewirkt bei solchen Organismen eine Dre-

hung nach der gereizten Seite — wobei der Bewegungsimpuls umso stärker ist, je größere Lichtmengen das Auge wirksam treffen —, während bei gleichzeitiger und gleich intensiver Reizung beider Körperseiten („Reizmengengleichgewicht") die beiden entgegengesetzt wirkenden Drehmomente sich gegenseitig aufheben, so daß eine stabile intermediäre Einstellung des Tieres selbst auf größere Systeme von Lichtquellen möglich wird.

Unter den Modifikationen, welche Loeb's Theorie im Laufe der Zeit erfahren hat, sei zunächst die Erkenntnis hervorgehoben, daß ein orientierender Reiz nicht einfach auf unveränderlicher Bahn zum Bewegungsorgane geleitet wird, sondern daß vielmehr der „tropistische" Reflexbogen der Kontrolle übergeordneter Zentren unterliegt, welche u. a. bestimmen, ob die Orientierung während eines Lokomotionsvorganges eintritt oder im Ruhezustand durch bloße Lageänderung zustandekommt, und die auch eine „intrazentrale" Kompensation antagonistischer Reize zu bewirken vermögen (vgl. Dolley's Nachweis, daß beiderseitige Zunahme der Lichtintensität an sich noch keine Geschwindigkeitssteigerung hervorrufen muß).

Ungeachtet dieser Entwicklung aber war auch weiterhin mit der Möglichkeit zu rechnen, daß wenigstens in einfacheren Fällen die Intensität der tropotaktischen Reaktion bzw. ihr Einstelleffekt quantitativ genau von dem Verhältnis der äußeren Reizmengen abhängen könnte, welche auf das Tier beiderseits seiner Medianebene auftreffen. Eine allgemeine Gültigkeit konnte freilich für eine so extrem mechanistische Fassung der Loeb'schen Theorie von vornherein nicht beansprucht werden; denn zweifellos wird ja das Bewegungszentrum nicht unmittelbar von den Lichtreizen selbst beeinflußt, sondern von den optisch induzierten Erregungen, welche ihm von den beiden Körperseiten her zufließen, und es spielen daher nicht nur die Form und Verteilung der Sehorgane sondern auch die Erregbarkeit ihrer Elemente neben dem allfälligen spezifischen Einfluß höherer Zentren bei der Orientierung eine zunächst ganz unübersichtliche Rolle.

Das bei der Diskussion dieses Fragenkomplexes am meisten angewendete Verfahren zum quantitativen Vergleich der tropotaktischen Wirksamkeit von Lichtreizen beruht darauf, daß man dem Versuchstier als Orientierungsziel zwei Lichtquellen zugleich darbietet, deren Helligkeitsverhältnis variabel ist. Auf Grund der Bewegungsbahn, welche das Tier in einem solchen „Zweilichtversuch" einschlägt, kann man nachträglich zu rekonstruieren suchen, in welchem Einfallswinkel die Lichtstrahlen jede einzelne Augenpartie während der aufeinander folgenden Phasen des Experimentes getroffen haben; man ermittelt so die von den antagonistischen Körperseiten per-

doi:10.5169/seiten/...gie.at

zipierten Reizmengen und kann nun auch deren Einfluß auf den motorischen Effekt beurteilen.

Im allgemeinen lassen sich bei diesen Versuchen zwei sehr verschiedene Haupttypen des positiv phototaktischen Verhaltens beobachten: Das Versuchstier stellt sich entweder so ein, daß seine Mediane in irgendeine dem Stärkeverhältnis der beiden Lichter annähernd entsprechende „Binnenlage" zwischen den sich kreuzenden Strahlenrichtungen gerät (s. u.), oder es orientiert sich der Hauptsache nach in der Richtung auf die eine der beiden Lichtquellen, ohne dann mehr von der anderen in erheblichem Maße beeinflußt zu werden. Ein jeder von diesen zwei Reaktionstypen bietet naturgemäß seine speziellen Probleme dar, welche eine gesonderte Behandlung wohl rechtfertigen. In der Praxis aber haben sich darüber hinaus geradezu zwei eigene Forschungsrichtungen entwickelt, deren Hauptvertreter die Möglichkeit eines inneren Zusammenhanges der beiden Fragenkomplexe z. T. überhaupt nicht erörtern.

1. Einstellung zwischen zwei Strahlenbündel.

Die exakte (vorwiegend von nordamerikanischen Schulen durchgeführte) Untersuchung jener Prozesse, welche ein Tier in die „Binnenlage" einstellen, knüpfte an die Beobachtung an, daß vor zwei gleich stark leuchtenden Lampen eine stabile Orientierung nach der Winkelhalbierenden eintritt, während bei Verwendung verschieden starker Lichtquellen die Mediane des orientierten Tieres in einer umso stärkeren Abweichung nach dem helleren Lichte hin festgehalten wird, je größer der Intensitätsunterschied der beiden Lichtquellen ist.

Bei der Analyse dieser tropotaktischen Reaktionsnorm wurde zunächst die Annahme zugrunde gelegt, daß man für die Lichtsinnesorgane einer jeden Körperseite des Tieres theoretisch je eine ebene lichtempfindliche Epithelfläche mit anterolateral gerichteter Front als physiologisch gleichwertig substituieren darf.

In einem derartigen Organisationsschema kommt den zugehörigen Flächennormalen eine besondere Bedeutung zu, denn sie geben die Richtung an, in welcher ein Lichtstrahl auf dem Sinnesepithel die maximale Beleuchtungsintensität erzeugt, und im Zusammenhange damit ist ihre Lage auch für das Verhalten der Tiere im Zweilichterversuche ausschlaggebend:

Sofern der Winkelabstand zweier gleich starker Ziellampen kleiner bleibt, als der von den Flächennormalen eingeschlossene Winkel, befindet sich das betreffende Tier bei der Einstellung in die Winkelsymmetrale der Strahlenbündel in einem stabilen Reizgleichgewicht; bei jedem zufälligen Ab-

weichen nach der Seite eines der Ziellichter treffen dann nämlich die Strahlen desselben auf das gleichseitige Sinnesorgan unter einem kleineren Einfallswinkel und jene des anderen Lichtes auf das Auge der Gegenseite unter einem größeren Winkel auf als bei reizsymmetrischer Orientierung, und die so entstehende Differenz der Beleuchtungsintensitäten muß nach dem eingangs erwähnten Loeb'schen Prinzip sogleich eine kompensatorische Rückdrehung des Rumpfes bewirken. Wenn aber die Ziellampen einen größeren Winkelabstand aufweisen als die Flächennormalen der beiden Sinnesepithel-„Ebenen", so kann eine stabile phototaktische „Binnenlage" offenbar nicht zustandekommen.

Ähnliche Überlegungen gelten für den Fall, daß man das Intensitätsverhältnis der beiden Lichtquellen verändert: Das entstehende Reizungleichgewicht löst eine Drehung nach der Seite der stärkeren Lampe aus; da aber hiebei das Licht der letzteren auf das ihr zugewendete Auge in einem immer flacheren Neigungswinkel einfällt, während von dem weniger intensiven Strahlenbündel der anderen Lampe ein immer größer werdender Ausschnitt zur Wirkung gelangt, wird die kompensatorische Drehbewegung von selbst verlangsamt, und es kann auch hier eine stabile Gleichgewichtsstellung erreicht werden. Voraussetzung dafür bleibt aber stets, daß der Winkelabstand beider Ziellampen kleiner ist als der Winkel zwischen den Flächennormalen der beiden hypothetischen Augenebenen.

Jedenfalls führt eine Diskussion des geschilderten vereinfachten Schemas der phototropotaktischen Reaktionen zu der heuristischen Vermutung, daß im Zweilichterversuch funktionelles Seitengleichgewicht im Lokomotionsapparat immer dann besteht, wenn das Produkt aus der Lichtintensität und aus dem Querschnitt des perzipierten Lichtbündels — d. h. also die vom Auge in der Zeiteinheit aufgenommene Lichtmenge — auf beiden Seiten gleich groß ist. Die letztere Forderung wurde von Patten 1914 auf Grund von Experimenten mit negativ phototaktischen Fliegenlarven formuliert und zugleich durch den Nachweis gestützt, daß hier die graphische Konstruktion des Winkels der hypothetischen ebenen Sinnesflächen — wie man sie auf Grund des Strahlenganges der beiden Lichtquellen und der tatsächlich beobachteten stabilen Winkeleinstellung des Tieres vornehmen kann — für die Lichtstärkenkombinationen 1 2 bis 1 6 praktisch immer zu dem gleichen Werte führt (nämlich 82°—83°).

Eine so weitgehende Übereinstimmung (die freilich angesichts der unregelmäßigen Anordnung der meisten primitiven Photoreceptoren nur als Ausnahme gewertet werden kann)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

spricht jedenfalls zugunsten einer extrem mechanistischen Auslegung der Loeb'schen Theorie, insofern als der Orientierungseffekt hier streng von dem Verhältnis der beide Retinaflächen treffenden äußeren Reizmengen abzuhängen scheint. Im übrigen wurde neuerdings versucht, das Drehmoment, welches durch die Belichtung des einen Auges ausgelöst wird, nicht mittelst einer Reizung des zweiten Auges auszukompensieren, sondern durch eine anderweitige (etwa geotaktische oder galvanotaktische) Reizung, die man ebenfalls antagonistisch zum ersten Lichtreiz wirken ließ; Crozier und seine Schule haben diese Methode bei ganz verschiedenen Bilateraliern angewendet und feststellen können, daß dabei die vom Licht hervorgerufene Drehreaktion in strenger Gesetzmäßigkeit proportional ist zur perzipierten Lichtmenge.

Unter dem Eindruck der verschiedenen Erfolge, welche demnach die Tropismenlehre bei der Analyse der Mechanik der phototropotaktischen Orientierung aufzuweisen hatte, ist aber lange Zeit hindurch die Sonderstellung unbeachtet geblieben, welche in dieser Frage den bildentwerfenden Augen zukommt: An einem Komplexauge mit divergierend angeordneten Ommatidien z. B. vermag das Licht einer entfernten Lichtquelle offenbar immer nur diejenigen Sehelemente zu reizen, deren Längsachsen genau oder annähernd in der Richtung des Lichtstrahles liegen; wird die letztere variiert, dann ändert sich hier nicht die Gesamtmenge des auffallenden bzw. in den Rezeptor gelangenden Lichtes, sondern nur die Lage des Bildes der Lichtquelle, dessen Dimensionen im übrigen — außer bei sehr ungleichmäßiger Ommatidienanordnung — praktisch konstant bleiben. Aus diesen Überlegungen (die sich auch auf die Funktionsweise des Becher- bzw. Linsenauges anwenden lassen) geht nun aber hervor, daß die meisten phototaktischen Reaktionen von Tieren mit bildperzipierenden Augen durch das Prinzip der Orientierung nach dem Mengenverhältnis der beiderseits von außen her auftreffenden Lichtreize überhaupt nicht erklärt werden können. Selbst in einem einfachen Falle wie der positiv tropotaktischen Einstellung auf zwei gleiche, gleichweit entfernte Lichtquellen ist die von solchen Augen perzipierte Lichtmenge rechts und links der Medianen bei jeder beliebigen „Binnenlage", welche die Längsachse des Körpers einnehmen kann, praktisch immer die gleiche, und es wäre gar nicht einzusehen, weshalb die Tiere, wie sie es doch in diesem Falle nachweislich tun, im Durchschnitt stets die Richtung der Winkelhalbierenden zwischen den beiden orientierenden Lichtstrahlen einhalten; umso weniger vermöchte die extrem mechanistische Fassung des Loeb-

schen Prinzipes der Tatsache gerecht zu werden, daß sich derartige Tiere auch vor zwei ungleich starken Lampen ganz im Sinne der tropotaktischen Reaktionsnorm orientieren (indem sie also analog wie die oben besprochenen primitiven Formen gut reproduzierbare, mit dem Helligkeitsunterschied zunehmende Abweichungen nach der Seite der stärkeren Lichtquelle erkennen lassen).

Es war S. O. Mast, der zuerst diese Schwierigkeit erkannte und zugleich den Weg zur Lösung derselben gewiesen hat. Die betreffenden Untersuchungen wurden an der positiv phototaktischen Imago von Eristalis durchgeführt: Auf einer horizontalen Fläche, die von zwei parallelstrahligen, unter einem Winkel von 90° sich kreuzenden Lichtbündeln von variabler Intensität überstrichen wird, bewegt sich diese Fliege längs einer annähernd geraden Bahn dahin. Wenn die beiden Lichter verschieden stark sind, so befindet sich dabei zwar das Lokomotionssystem physiologisch im Seitengleichgewicht (da ja das Tier geradlinig kriecht), nicht aber der reizperzipierende Apparat denn die Strahlen der helleren Lichtquelle reizen eine Gruppe relativ vorn gelegener Ommatidien, während jene des schwächeren Lichtes eine (praktisch ebenso große) Gruppe weiter rückwärts befindlicher Sehelemente treffen. Um nun zu erklären, wieso dennoch die Effektoren beider Körperseiten die gleichen Bewegungsimpulse erhalten, macht Mast die Annahme, daß die einzelnen Ommatidien eine umso größere „sensitiveness"*) besitzen — d. h. auf eine Reizung hin einen relativ umso stärkeren Drehimpuls nach der gereizten Seite auslösen — je weiter rückwärts am Auge sie liegen. Es muß dann für jede Lichtstärkenkombination eine tropotaktische Stabileinstellung mit innerem Erregungsgleichgewicht geben, und zwar — wenn man sich die im Bewegungszentrum eintreffende Erregung sowohl zu der perzipierten Lichtmenge als auch zur spezifischen „Empfindlichkeit" der belichteten Ommatidien proportional denkt — jeweils bei derjenigen Körperlage, in welcher das Produkt dieser beiden Werte rechts und links der Medianen das gleiche ist.

---

*) Die synonymen Ausdrücke „Empfindlichkeit" „effectiveness" (Patten) und „sensitiveness" bezeichnen im Rahmen der einschlägigen Arbeiten immer nur die Reaktionsfähigkeit in Bezug auf den phototropotaktischen Einstellvorgang, wobei die Möglichkeit qualitativ andersartiger Auswirkungen optischer Reize bewußt außer Betracht gelassen wird. Im übrigen bleibt es durchaus dahingestellt, ob die „Empfindlichkeit" eines bestimmten Sehelementes durch dessen zelleigenen Erregbarkeitsgrad festgelegt ist, oder ob erst „intrazentral" eine spezifische „Bewertung" der von ihm gelieferten Opticusreize stattfindet.

download unter www.biologiezentrum.at

Zur Erläuterung der Sachlage verweise ich auf Abb. 1: Sind die beiden Strahlenbündel gleich lichtstark, dann ist das Tier orientiert, solange sie die symmetrisch gelegenen Ommatidien bei a und a' erregen. Ersetzt man nun das erste Lampenpaar AA' durch die verschieden lichtstarken Leuchtkörper B und B', dann wendet sich das Tier nach einem näher zur stärkeren Lichtquelle B gelegenen „Zielpunkt" (vgl. die gestrichelten Pfeile, welche diese Relativbewegung andeuten), und es wird nunmehr B in den Ommatidien bei b, und die schwächere Lampe B' in b' wahrgenommen; nach Mast's Postulat aber ergibt sich hieraus, daß b' empfindlicher ist als b, und zwar im reziproken Verhältnis der durch B' und B erzeugten Helligkeiten. Läßt man

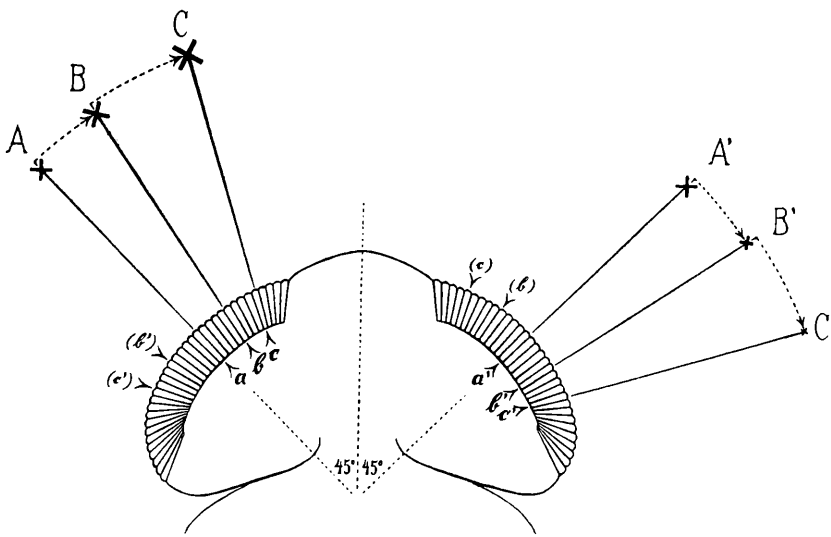

Abb. 1. Die Beleuchtungsverhältnisse im Zweilichterversuch nach Mast bzw. nach Dolley u. Wierda, schematisiert für den Kopf der Imago von Eristalis. Näheres im Text.

dann die Helligkeitsdifferenz beider Lichtbündel noch um einen weiteren Schritt zunehmen, und tritt daraufhin eine noch engere Annäherung der Mediane an die stärkere Lichtquelle C ein, so daß etwa das Bild der letzteren in c und jenes von C' in c' erscheint, dann ist damit nicht nur der besonders hohe Empfindlichkeitsunterschied von c und c' erwiesen, sondern auch gezeigt, daß entweder c weniger empfindlich sein muß als b oder c' empfindlicher als b', und daß sehr wahrscheinlich beides zugleich zutrifft. Ob tatsächlich die Änderungen der „sensitiveness" innerhalb der gesamten Ommatidienreihe kontinuierlich den gleichen Richtungssinn aufweisen, kann danach beurteilt werden,

download unter www.biologiezentrum.at

ob sich die Winkeleinstellung des Körpers zu den beiden Lichtern auf zahlreiche gleichstufig fortschreitende Änderungen ihres Helligkeitsunterschiedes hin gleichförmig ändert oder nicht. Überall wo sich das erstere nachweisen läßt, werden wir jedenfalls mit Mast annehmen müssen, daß die „sensitiveness" der Sinneszellen im geprüften Längsschnitt des Auges von vorn nach den Seiten hin stetig zunimmt; für eine derart planmäßige Anordnung von Empfindlichkeitswerten aber sollte schon aus praktischen Gründen eine besondere Bezeichnung eingeführt werden, und ich werde daher in solchen Fällen von Gradienten der „Empfindlichkeit" sprechen. (Auch Linsen- und Becheraugen müssen offenbar — sofern sie die geschilderten Orientierungsreaktionen vermitteln — eine analoge Empfindlichkeitsverteilung aufweisen, nur liegen bei ihnen wegen der Bildumkehr die zentralen Stellen geringerer „effectiveness" am kaudalen Pol der Retina und der Gradient nimmt von da aus nach den Seiten hin zu.)

So groß Mast's Verdienst erscheinen muß, die älteren Nachweise einer „different action of different parts of the eye" zu einer geschlossenen Theorie der Mechanik der phototaktischen Orientierungsbewegungen bei Tieren mit bildlokalisierenden Augen weiterentwickelt zu haben, so wenig Beachtung hat merkwürdigerweise gerade dieser eine Haupterfolg des amerikanischen Forschers gefunden; in der gesamten deutsch geschriebenen Originalliteratur z. B. findet sich vor 1935 meines Wissens nur zweimal eine ausdrückliche Wiedergabe der Mast'schen Gradientenvorstellung, nämlich bei Kühn 1929, Ste. 32 und bei Henke Ste. 547 (vgl. ferner noch eine Andeutung bei L. Pincussen, Photobiologie, Leipzig 1930). Dieser geringe Widerhall dürfte sich wohl aus dem Umstand erklären, daß Mast lange damit gezögert hat, die postulierten quantitativen Unterschiede der „sensitiveness" für einen konkreten Fall zahlenmäßig festzulegen. Erst 1929 haben Dolley u. Wierda Mast's Versuche an dem gleichen Objekt und wiederum mit annähernd rechtwinklig gekreuztem Strahlengang wiederholt und dabei für 8 verschiedene Intensitätskombinationen der zwei Strahlenbündel den jeweiligen mittleren Orientierungswinkel der Tiere genau bestimmt. So fanden sie z. B. bei einem Intensitätsunterschiede beider Lichter von 558 158 M.K., daß die mittlere Bahnstrecke aus der Winkelsymmetralen um 9½° nach der Seite des stärkeren Lichtes abweicht (wie dies in unserem Schema Fig. 1 ungefähr der Belichtung von B und B' her entspricht) und folgern hieraus, daß von den dabei während des Laufes belichtet gewesenen Ommatidiengruppen die weiter hinten gelegene (etwa b' entsprechende) im Verhältnis 558 158, d. h. also um das 3½fache „sensitiver" sei als die antagonistisch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gereizte, im Schema durch b repräsentierte Gruppe. Analog wurden auch für die anderen Ommatidienpaare exakte Verhältniszahlen der „sensitiveness" ermittelt (wobei der größte der untersuchten Intensitätsunterschiede 1 55,8 eine Gleichgewichtseinstellung ergab, welche ungefähr der Simultanreizung von c und c' entsprechen würde), und diese Verhältniszahlen lassen sich insgesamt — von den vordersten Ommatidien bei (c) bis nach c' hin — ganz ungezwungen in eine kontinuierlich ansteigende Kurve eingliedern.

Diesen Ergebnissen der Schule Mast's reihen sich die neuerdings (nach Abschluß meines Manuskriptes) erschienenen Untersuchungen Lüdtke's an, der bei Notonecta im horizontalen Augenlängsschnitt ebenfalls einen kontinuierlichen Empfindlichkeitsanstieg von der Mitte nach der Seite hin festgestellt und exakt ausgemessen hat.

So sehr sich nach alledem die Orientierungsmechanik der Tiere mit einfachen, annähernd ebenflächig angeordneten Sinnesepithelien von jener der Organismen mit bildperzipierenden Augen unterscheiden mag, so stimmen doch die beiden Augentypen hinsichtlich des äußeren Einstelleffektes, welchen sie bei der positiv phototropotaktischen Reaktion vermitteln, weitgehend überein:

1.) Vor allem gilt für beide, daß man allgemein — sobald einmal stabile Orientierung nach einem System von Ziellichtern eingetreten ist — durch Steigerung der Helligkeit eines beliebigen solchen seitlichen Lichtes eine Ablenkung der Körperachse nach eben dieser Seite erzielen wird (während umgekehrt bei einer Helligkeitsabnahme eine Bewegung nach der Gegenseite resultieren muß).

Diese Reaktion entspricht im vereinfachten Fall des Zweilichterversuchs annähernd dem Verhalten eines Gegenstandes, welcher sich unter dem Einfluß zweier anziehender Kräfte in der Diagonalen des zugehörigen Kräfteparallelogramms fortbewegt, und es wird daher für den geschilderten tropotaktischen Orientierungsprozeß vielfach der Ausdruck „Resultanteneinstellung" angewendet. Abgesehen davon aber, daß die tatsächliche Geltung des Resultantengesetzes nur beim Vorhandensein eines Paares entsprechend angeordneter, ideal ebener Flächenaugen zu erwarten wäre, erscheint mir diese Umschreibung noch aus einem anderen prinzipiellen Grunde unglücklich gewählt: Nach dem Schema des Kräfteparallelogrammes wird mit jeder nach außen gerichteten Ablenkung einer Komponente auch eine Verlegung der Resultierenden nach eben dieser Seite erzielt; eine Übertragung dieses Postulates auf die phototropotaktischen Reaktionen ist aber — wie aus dem Folgenden hervorgeht — nur in beschränktem Umfange möglich.

2.) Der Effekt, welchen die seitliche Verschiebung eines der Ziellichter zur Folge hat, hängt von etwas komplizierteren Vorbedingungen ab.

Bei Tieren, für deren Augen eine Reduktion auf einfache ebene Epithelflächen zulässig ist, kann offenbar der orientie-

rende Einfluß einer seitwärts bewegten Lichtquelle nur so lange zunehmen, bis die Flächennormale (s. o.) des betreffenden Auges erreicht ist, während jenseits der Flächennormalen mit der Seitwärtsbewegung eines dort befindlichen Ziellichtes stets eine Senkung der am Auge erzielten Belichtungsintensität und damit ein Abweichen der Körpermediane nach der entgegengesetzten Seite verbunden ist. Man kann also das Sehfeld solcher Augen in einen „positiven" inneren Raum einteilen (innerhalb dessen die Lateralverschiebung einer Lichtquelle deren tropotaktische Wirkung verstärkt), und in einen „negativen" Außenraum jenseits der Flächennormalen (wo die Wirksamkeit einer Lichtreizung lateralwärts abnimmt).

Der an bildwahrnehmenden Augen nachgewiesene, vom Sehzentrum nach der Seite hin zunehmende Empfindlichkeitsgradient entspricht in seiner tropotaktischen Wirksamkeit weitgehend der Reaktion des „Flächenauges" auf die Belichtung aus einem Punkt des „positiven" Sehfeldabschnittes, denn bei einer Lateralverschiebung der Lichtquelle fallen hier die Strahlen sukzessiv in immer empfindlichere Sehzellengruppen. Es ist nur die Frage, ob sich diese Empfindlichkeitszunahme bis an den hinteren Rand des Komplexauges fortsetzt, oder ob sich an den „positiven" Gradienten der Empfindlichkeit, wie ich ihn nach Analogie der eben erwähnten Sehfeldabschnitte nennen möchte, ein „negativer" Gradient anschließt (bzw. ob allenfalls auch eine unregelmäßige Verteilung verschiedener Empfindlichkeitswerte am Augenlängsschnitt vorkommt). Mast selbst und seine Mitarbeiter sowie neuerdings auch Lüdtke waren durch die ausschließliche Verwendung rechtwinklig gekreuzter Lichtbündel daran verhindert, die nach seitlich-rückwärts gerichteten Ommatidien (welche auf unserem Schema Fig. 1 ungefähr den von c' nach hinten anschließenden Partien entsprechen) in ihre Messungen einzubeziehen, haben aber wiederholt der Meinung Ausdruck gegeben, daß die „sensitiveness" der Ommatidien auch jenseits der untersuchten Bezirke noch weiter zunehme — eine Ansicht, deren Berechtigung weiter unten zu diskutieren sein wird.

2. Orientierung nach einer von zwei Lichtquellen.

Wie eingangs erwähnt, beobachtet man im Zweilichterversuch neben der „tropotaktischen Reaktionsnorm" unter entsprechend geänderten Voraussetzungen auch den anderen Extremfall, in welchem nur das eine der beiden Lichter angesteuert wird, während das andere keinen oder nur einen sehr geringen Einfluß auf die Bewegungsrichtung ausübt. Ein solches Verhalten bietet dem Verständnis keine Schwierigkeiten bei Tieren,

download unter www.biologiezentrum.at

deren Gesichtsfeld streng auf einen vorderen Sehwinkel von bestimmter Größe beschränkt ist, und bei denen im Zweilichterversuch der Übergang von der Binnenstellung zur ausschließlichen Orientierung nach einem der beiden Lichter immer dann eintritt, wenn das andere Ziellicht außerhalb des Sehfeldes zu liegen kommt und somit die Augenfläche nicht mehr wirksam treffen kann.

Nun hat aber v. Buddenbrock immer wieder betont, daß eine ähnliche Erscheinung auch bei Tieren mit bildlokalisierenden Augen von sehr weit nach hinten reichendem Gesichtsfeld vorkommt: Solche Tiere bewegen sich so lange in der Richtung zwischen zwei Lichtern fort, bis deren Winkelabstand einen (z. T. artkonstanten) charakteristischen Wert, den „Entscheidungswinkel" überschreitet; wird von da an nurmehr eines der beiden Lichter gerade oder in leichtem Bogen angesteuert (wie dies mittelst zahlreicher Spurbilder belegt erscheint), und ist der Sehwinkel des Tieres wesentlich größer als der Entscheidungswinkel, dann trifft zwar das andere Strahlenbündel immer noch voll auf weiter rückwärts gelegene Ommatidien des ihm zugewendeten Auges, es vermag aber damit keinen Reiz mehr auszulösen, der sich in einer adäquaten Komponente der Orientierungsbewegungen auswirken würde.

Hieraus folgern zu wollen, daß die seitlich und rückwärts gelegenen Ommatidien schlechthin „zu unempfindlich sind, um irgend eine nennenswerte Erregung zu induzieren", wäre offenbar „durchaus willkürlich" (Buddenbrock 1931, St. 708), da ja bei auschließlich unilateraler Reizung erfahrungsgemäß selbst ein schwaches seitlich stehendes Licht vollauf genügt, um das Tier in die reizsymmetrische Einstellung hereinzudrehen.

Es ist daher wiederholt versucht worden, Spurbilder der geschilderten Art anders als durch die Annahme dauernder phototaktischer Unwirksamkeit der seitwärts und rückwärts gerichteten Rezeptoren zu erklären. So hat Henke für die Rollassel Armadillidium, welche bei manchen Einzelläufen geradlinig auf eines von zwei für sie sichtbaren Lichtern zusteuert, mittelst statistischer Behandlung den Nachweis führen können, daß es sich hier um extreme „Abweicher" einer breiten Fehlerkurve handelt, welche sich um den Normalfall symmetrisch intermediärer Einstellung gruppiert, und deren Zustandekommen sich auf individuelle „morphologische und physiologische Asymmetrien" zurückführen läßt. Bei anderen Formen aber (vgl. etwa die von v. Buddenbrock 1931, Abb. 9, zusammengestellten Beispiele) ist die individuelle Variation sicher-

lich zu gering, als daß Henke's Interpretierung auf dieselben anwendbar wäre.

In solchen Fällen könnte nun angenommen werden, daß zwar sämtliche Ommatidien zur Auslösung orientierender Drehimpulse befähigt sind, daß aber die „sensitiveness" bei den Sehelementen desjenigen Augenareals, welches dem Entscheidungswinkel entspricht, dauernd wesentlich größere Werte aufweist als bei den außerhalb davon gelegenen Ommatidien. Die Frage, warum der äußere Effekt, welchen man mit einer Reizung von seitlichen Ommatidien erzielt, je nach den Versuchsbedingungen beträchtlich oder unbedeutend sein kann, ließe sich dann nach dem Prinzip beantworten, daß ein einzelner Reiz einen umso geringeren Einfluß auf die Orientierungsreaktion ausübt, je mehr andere Faktoren mit ihm gleichzeitig auf das Bewegungszentrum einwirken: Wenn die seitlich auftreffende Reizung keine Interferenz mit antagonistischen Erregungen erfährt, so muß eine vielleicht langsame, aber im äußeren Effekt auffallende Drehbewegung eintreten, während dort, wo infolge einer gleichzeitigen Medianbelichtung die Längsachse des Tieres durch die starken von den vorderen Ommatidien gelieferten Reizwirkungen nach dem Gradientenprinzip festgehalten wird, ein seitlicher Reiz allenfalls nur eine leichte (bogenförmige) Ablenkung des Spurbildes bewirken kann.

Diese Hypothese versagt jedoch, wenn im Zweilichterversuch die eine der Lampen regelmäßig auf einer praktisch geraden Bahn angesteuert wird. v. Buddenbrock nun, der speziell auf das Vorkommen solcher gerader Spurbilder Gewicht legt und dieselben allgemein auf „Fixierreaktionen" zurückführt, glaubt neuerdings (1931) eine einfache, reflexbiologische Erklärung dafür geben zu können, warum ein Seitenommatidium, das auf Einzelreize hin deutliche Reaktionen auslöst, bei gleichzeitiger Reizung des Auges von vorne her praktisch völlig unempfindlich wird: Er vermutet, „daß hier das Einfallen des Lichtes in die vorderen Facetten als eine Hemmung wirkt für alle Reflexe, die von den seitlichen Facetten ausgehen" Diese Bemerkung, mit welcher gewisse schon 1923 angedeutete Vorstellungen über die Mechanik des „Fixierens" näher präzisiert werden (vgl. auch das von Alverdes 1930 verwendete Erklärungsprinzip der „intracentralen Ausschaltung" optischer Reizquellen), scheint mir ungeachtet ihrer Kürze besonders darum wichtig, weil sie den Ausblick auf ein weites Gebiet künftiger Forschung erschließt. Während nach der bisherigen Auffassung die Empfindlichkeit einer jeden Retinastelle im adaptierten Zustand als konstant gelten könnte, praktisch also durch die Erregbarkeit des Ommatidiums bestimmt wäre und im äußeren Effekt nur noch durch ihr quantitatives Verhältnis zur Gesamtheit

download unter www.biologiezentrum.at

der übrigen simultan wirkenden Orientierungsreize modifiziert würde, liegt der Vermutung v. Buddenbrock's die Annahme zugrunde, daß der Wirkungsgrad der Reizung eines seitlichen oder rückwärtigen Ommatidiums spezifisch von der Richtung beeinflußt wird, aus welcher die übrigen Lichtreize auftreffen, d. h. also vom Gesamtbild der Helligkeitsverteilung in der Umwelt! Wenn der experimentelle Nachweis der Verwendung eines derartigen „Mechanismus" beim „Fixieren" einer Lichtquelle für einen konkreten Fall erbracht werden könnte, so wäre damit eine besonders primitive Form von Telotaxis im Sinne Kühn's aufgedeckt, deren näheres Studium wegen der Einfachheit der hier in Betracht kommenden zentralen Korrelationen außerordentlich erfolgversprechend sein müßte.

Die Analyse des „Hemmungsproblems" mittelst einer exakten Zweilichtermethodik nach Mast'schen Prinzipien erscheint umso dringender erwünscht, als umgekehrt gerade auch Mast's Ansichten über die Verteilung der „sensitiveness" am bildwahrnehmenden Auge von der Diskussion der eben besprochenen Ergebnisse v. Buddenbrock's auf die Dauer nicht unberührt bleiben können. Allein schon durch den Nachweis, daß der „Entscheidungswinkel" kleiner sein kann als der Sehwinkel, ist m. E. wahrscheinlich gemacht, daß bei den betreffenden Formen keineswegs ein stabiler positiver Empfindlichkeitsgradient bis an den rückwärtigen Augenrand reichen kann — wie dies in sämtlichen einschlägigen Arbeiten der Mast-Schule ausdrücklich oder stillschweigend vorausgesetzt wird —, sondern daß im Gegenteil außerhalb des Entscheidungswinkels relativ niedrige Werte der „sensitiveness" vorkommen müssen.

Als ein gemeinsames Problem beider Forschungsrichtungen ergibt sich jedenfalls die Frage, ob sich bei Tieren mit bestimmt ausgesprochenem Entscheidungswinkel ein stabiler negativer Empfindlichkeitsgradient nachweisen läßt, oder ob je nach der allgemeinen Reizverteilung entsprechende fakultative Änderungen der „sensitiveness" einzelner Augenpartien eintreten, so daß also der Wirkungsgrad eines Ommatidiums erst durch intrazentrale Schaltung bestimmt würde.

Experimenteller Teil.

Besonders günstige Vorbedingungen für eine Analyse des besprochenen Fragengefüges schien Daphnia pulex mit ihrem kugelförmigen Hauptauge zu bieten. Nach der Darstellung, welche v. Buddenbrock 1923 gegeben hat, beträgt der Entscheidungswinkel hier 90°, d. h. also, im Zweilichterversuch mit gleichen, in der Horizontalebene einfallenden Lichtbündeln bewegt sich die positiv phototaktische Daphnie zunächst inter-

mediär längs der Winkelhalbierenden beider Strahlenbündel, um von demjenigen Zeitpunkte an, in welchem ihr die Lichtquellen infolge der wachsenden Annäherung unter einem Winkel von 90° erscheinen, nach einigen „Suchbewegungen" ausschließlich zu der Orientierung auf eines der beiden Lichter überzugehen. Wie in Dolley und Wierda's Versuch sollte nun auch die Einstellung zu zwei ungleichen Lichtquellen geprüft werden. Diese Messungen hätten auf die bisher übliche Art durch Registrierung von Schwimmstrecken vorgenommen werden können; der eigenartige Orientierungsmechanismus der Cladoceren ermöglichte mir aber ein anderes besonders zweckmäßiges Vorgehen:

Bekanntlich ist das Hauptauge von Daphnia mittels dreier Muskelpaare zu Rotationsbewegungen in beliebiger Richtung befähigt und wendet — wie man bei seitlich am Objektträger liegenden Tieren festgestellt hat (Rádl, Woltereck) — einer sagittal vor dem Kopfe befindlichen Lichtquelle (bzw. einem entsprechend angeordneten Lichterpaar, Wojtusiak) mit auffallender Exaktheit einen bestimmten Punkt des Auges zu, nämlich den vor der Nerveneintrittsstelle gelegenen „Scheitel" (v. Frisch und Kupelwieser). Nun hat bereits Woltereck angedeutet, daß der Scheitelpunkt des Auges einem Leuchtkörper auch dann nachfolgt, wenn dieser statt innerhalb der Sagittalebene aus dieser heraus nach rechts oder links verschoben wird. Wir sind also berechtigt, die bekannte Erklärung, welche Woltereck für das Zustandekommen der optisch bedingten Vertikalsteuerung ausgearbeitet hat, auch auf den Fall anzuwenden, daß sich eine freischwimmende Daphnie nach einem horizontal einfallenden Lichtstrahl seitlich orientiert: Offenbar wendet sich zuerst der „Scheitel" des Auges durch eine entsprechende Seitendrehung des letzteren dem neu auftauchenden Leuchtkörper zu, und erst diese „Augenbewegungen, bzw. die Unterschiede im Tonus der einzelnen Augenmuskeln lösen im Zentrum sekundär diejenigen motorischen Impulse aus, welche die Schwimmbewegung regulieren." Hieraus erhellt aber, daß es aussichtsreich erscheinen mußte, nicht die sekundäre Reaktion des lokomotorischen Apparates, sondern die primäre Einstellbewegung des Auges selbst als Indikator für die Empfindlichkeit der verschiedenen Ommatidien zu wählen.

Um hiezu die Tiere in der Rückenlage festhalten zu können, wird am Rande eines horizontal unter Wasser montierbaren Wachsplättchens von der Fläche her eine Vertiefung ausgehöhlt, welche groß genug ist, um den Rumpf- bzw. Schalenabschnitt einer Daphnie aufzunehmen; der Kopf des Tieres samt den verbreiterten Fornixenden muß dabei frei über den Plattenrand her-

download unter www.biologiezentrum.at

ausragen, so daß die Antennen an ihrer Bewegung nicht gehindert sind; ein Herausgleiten der Daphnie in apikaler oder ventraler Richtung wird durch ein am Wachs befestigtes feines Haarende unmöglich gemacht, welches unmittelbar hinter den Riechantennen über die Schalenränder wegzieht und die eigentliche Fixierung besorgt.

Wie ich aus einem Zitat Woltereck's ersehe, hat schon Scourfield bei Daphnia die „Fixierung des Rückens an einer Nadel mit Siegellack, Damarharz oder Kanadabalsam" ausgeführt; ich glaube aber ohne Nachprüfung annehmen zu dürfen, daß sich mein Verfahren dem Scourfield'schen gegenüber durch größere Schonung der Versuchsobjekte empfiehlt, und doch zugleich den Rumpf besser gegen den Rückstoßeffekt der Antennenschläge sichert. Jedenfalls habe ich gefesselte Daphnien tagelang in ihrer Zwangslage aushalten gesehen, ohne daß ihre Vitalität abgenommen hätte (denn daß die Antennenschläge, welche in den ersten Minuten nach dem Einsetzen eine übernormale Frequenz aufweisen, alsbald ruhiger werden und daß ihre Tätigkeitsperioden mit immer längeren absoluten Ruhepausen interferieren, hängt m. E. mit Faktoren zusammen, die nichts mit einer Schädigung zu tun haben, und auf die ich übrigens in einem anderen Rahmen noch zurückkommen möchte).

Werden hell adaptierte Tiere in der geschilderten Weise festgelegt und im Dunkelraum mittelst einer einzigen Lampe aus horizontaler Richtung vom Kopfende her belichtet, so erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung, daß der den Scheitel enthaltende sagittale Meridian des Auges (welcher die Ommatidien beider Seiten spiegelbildlich gegeneinander abgrenzt) dem Lichte zugewendet wird: Verschiebt man die Lichtquelle um einen kleineren Winkelbetrag in seitlicher Richtung, so folgt auch das Auge „mechanisch" nach, und es verharrt in einer solchen asymmetrischen Einstellung solange, als die entsprechende äußere Reizverteilung anhält. Wird die Lampe noch weiter seitwärts gedreht, dann bleibt das Auge relativ immer mehr zurück, und eine Neigung von etwa 35° gegen die Körperachse stellt bereits die extreme Seitenlage des Auges dar, welche nicht mehr überschritten wird. Die seitlichen (frontalen) Bewegungsmöglichkeiten des Daphnienauges sind also auf einen wesentlich engeren Spielraum beschränkt als die schon wiederholt beschriebenen in sagittaler Richtung erfolgenden Einstellreaktionen.

Darüber hinaus findet man weiter, daß zwei symmetrisch vor dem Kopf der Daphnie angeordnete Lampen, falls ihr gegenseitiger Winkelabstand kleiner bleibt als ca. 90°, eine stabile medina Einstellung des Auges bewirken, während bei Ungleichheit dieser Lichter der „Scheitel" des Auges mehr der stärkeren Lichtquelle genähert und somit in asymmetrischer Lage festgehalten wird.*) Ein solches Verhalten aber kann nach dem oben

*) Aus der Anwendung des neuen Verfahrens ergibt sich u. a. ein nicht unbedeutender versuchstechnischer Vorteil: Während es

Gesagten nur durch die Annahme erklärt werden, daß sich um den Augenscheitel ein positiver Empfindlichkeitsgradient anordnet.

Um verschiedene Stellen der Retina paarweise auf ihre „Empfindlichkeit" hin vergleichen zu können, und zwar auf einem weniger schwierigen Wege als dem der direkten Messung seitlicher Winkelausschläge des Auges, habe ich eine Nullpunktmethode ausgearbeitet, welche darauf beruht, daß man abwechselnd eine median vor dem Tiere fixierte Lichtquelle (die „Medianlampe") und zwei antagonistische, beliebig zu verstellende „Seitenlampen" von gleicher Lichtstärke andreht. Wenn die letzteren asymmetrisch stehen, dann beobachtet man beim Umschalten jedesmal einen ruckartigen Ausschlag, durch welchen das Auge aus der Medianlage nach der Seite des stärker wirkenden Lichtes abgelenkt bzw. wieder zurückgedreht wird. Man verändert nun die Lichtstärke der einen „Seitenlampe" solange, bis beim Umschalten keine solchen seitlich gerichteten Ausschläge mehr festzustellen sind, und findet so dasjenige Reizmengenverhältnis, bei welchem sich die okulomotorischen Bewegungsimpulse beider Seiten das Gleichgewicht halten; das reziproke Verhältnis der Lichtstärken der beiden Strahlenbündel aber entspricht dann offenbar dem Unterschied der Empfindlichkeit derjenigen zwei Augenareale, welche eben während der „reaktionslosen" Gleichgewichtseinstellung wirksam belichtet wurden.

Welche Areale dies im konkreten Falle sind, läßt sich topographisch nicht genau angeben, da ja die Stellung der Ommatidienachsen im Daphnienauge bisher noch nicht untersucht worden ist. Jedenfalls aber befinden sich sämtliche mit der Nullpunktsmethode geprüften Retinastellen auf einer Ringzone des Auges, welche von dem apikalwärts (nach dem Medianlicht) gerichteten „Scheitelpunkt" längs einer frontal geführten Schnittebene nach hinten verläuft und deren Hälften ich als die Frontalmeridiane (Fm) des Auges bezeichnen will. Indirekt lassen sich die einzelnen Stellen dieser Ringzone ohne weiteres durch die Richtung der sie maximal erregenden Lichtstrahlen

---

schon bei Tieren mit unbeweglich am Kopf verteilten Augen bisher stets unkontrolliert geblieben ist, wie die Längsachse des Kopfes während der sog. „Resultantenbewegung" nach einem ungleichen Lichterpaar eingestellt wird, wäre es bei Daphnia im gleichen Fall noch viel schwieriger, zu ermitteln, ob das Auge während des Schwimmens sagittal orientiert bleibt oder ob es nicht vielmehr irgendeine kompensatorische Ablenkung nach der Seite der stärkeren oder schwächeren Lichtquelle erfährt; wohl aber läßt sich bei der Beobachtung des Auges am festgehaltenen Tier genau feststellen, welche Ommatidien während der Reaktion auf eine bestimmte Lichterstellung gereizt werden!

festlegen: Wenn man den Winkel, welchen die von einer „Seitenlampe" her eintreffenden Lichtstrahlen im Nullpunktsgleichgewicht mit der Medianen des Tieres einschließen, als Symbol anschreibt (z. B. Fm 90°), so wird damit auch die reelle von dem Lichtstrahl wirksam getroffene Retinastelle eindeutig gekennzeichnet.

Als Ausnahme kommt es vor, daß sich das Auge einzelner Individuen bei der einfachen Beleuchtung von M her nicht median orientiert sondern eine deutliche Seitenablenkung erkennen läßt, die mehrere Bogengrade betragen kann. Es handelt sich dabei offenbar um eine physiologische Asymmetrie der Scheitelommatidien bzw. des angeschlossenen okulomotorischen Apparates, welche bei einer topographischen Verwertung der betreffenden Meßreihen entsprechend zu berücksichtigen wäre.

Die verwendete Versuchsanordnung (vgl. Abb. 2) setzt sich aus zwei konzentrisch angeordneten Hauptteilen zusammen: Der innere derselben besteht aus einer runden Glasschale mit senkrechten Wänden (von 16 cm Durchmesser und 7 cm Höhe), welche mittelst eines Stativdreifußes zentriert auf einem schweren drehbaren Untersatz aufgestellt wird, sowie aus einem Horizontalträger, welcher mit dem Untersatz fest verbunden ist und an dessen Ende sich die „Medianlampe" (M) befindet; die Glasschale ist bis zu einer Höhe von 5 cm mit Wasser gefüllt und enthält das Wachsplättchen mit der gefesselten Daphnie, welches so orientiert wird, daß der Kopf des Tieres möglichst genau in die Drehachse des Ganzen zu liegen kommt (ca. 2 cm über dem

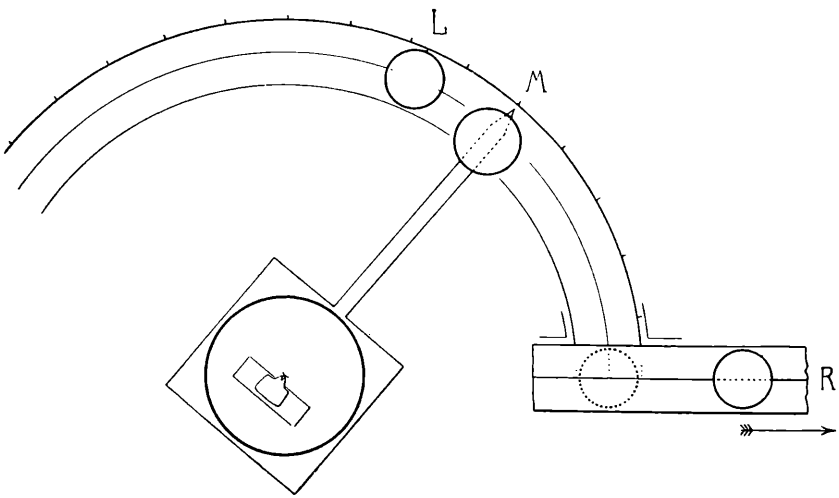

Abb. 2. Schema der Versuchsanordnung. Die Glasschale sowie die Lampen und ihre Abstände sind genau im gleichen Maßstab verkleinert. Bei der Darstellung der Bogenschiene wurde der leichteren Orientierung halber eine Gradeinteilung beigefügt. Die Radialschiene ist in Wirklichkeit mehrere Meter lang und nach Zentimetern durchgeteilt.

Boden der Schale), während der Rumpf horizontal in die Strahlenrichtung vom M eingestellt wird. — Um die Augenbewegungen besser verfolgen zu können, beleuchte ich das Tier dauernd von unten her mit einer schwachen Glühlampe, welche in dem Stativdreifuß eingebaut und nach außen gut abgeschirmt ist. Solange das Hauptauge seinen „Scheitel" der leuchtenden Medianlampe zuwendet, fällt das Licht der Hilfslampe von der Dorsalseite her gerade auf die Eintrittsstelle des Augennerven, in deren Umkreis sich ein besonders großes ommatidienfreies Areal befindet (vergl. die Abb. von Woltereck und v. Frisch u. Kupelwieser); die Hilfslampe scheint denn auch keinen direkten Einfluß auf die tropotaktische Frontaleinstellung des Auges auszuüben, und jedenfalls zeigt ein Kontrollversuch, daß ihr Auslöschen oder Aufleuchten an der Orientierung des „Scheitels" zu M gar nichts ändert.

Den äußeren Hauptteil der Einrichtung bildet eine bogenförmige, nach Längeneinheiten durchgeteilte Schiene, auf welcher das eine der Seitenlichter (L) in einer Entfernung von 30 cm vom Versuchstier konzentrisch verschoben werden kann (mit einem Spielraum von über 200°), sowie eine radial orientierte optische Bank, welche eine Führung für das 2. Seitenlicht (R) enthält. Als Versuchslampen wurden mattierte Glühkörper (für 125 V) verwendet, und zwar L und R mit 50 W, M mit 60 W Stromverbrauch. Der Durchmesser der „Seitenlampen" betrug 6, jener von M 7 cm. Wie eine Kontrolle mit Hilfe eines kleinen, an der Stelle des Versuchstieres eingetauchten Spiegels ergab, wird jede der Lampen vom Zentrum der Glasschale aus voll und mit scharfen Umrißlinien wahrgenommen, und zwar auch annähernd unter demselben Sehwinkel, unter welchem sie sich bei der Betrachtung in freier Luft darstellen würde (daß dabei der senkrechte Durchmesser der kreisförmigen Lampenperipherie etwas verkleinert erscheint, spielt praktisch kaum eine Rolle). — Die Beobachtung des Tieres erfolgte durch ein Binokular.

Vor Beginn einer jeden Meßreihe wird zunächst R in die normale Radialdistanz von 30 cm gebracht (punktierter Umriß auf Abb. 2), L in einem nicht zu großen Bogenabstand von R fixiert und schließlich die Drehscheibe so eingestellt, daß M in die Winkelsymmetrale zu liegen kommt; tritt beim Umschalten von M auf L + R und umgekehrt keine Seitenbewegung des Komplexauges auf, wohl aber dann, wenn man zuvor R in radialer Richtung verschiebt, so ist dies ein Kriterium dafür, daß das optisch-motorische System des betreffenden Individuums seitengleich entwickelt ist, und daß beim Einsetzen der Daphnie in ihre Zwangslage keine mechanischen Insulte eingetreten sind,

doi:10.5169/seiten/ ... ...at

wie sie vielfach die Reaktionsgenauigkeit dieses Systems beeinträchtigen.

Um nun bestimmte Zahlenwerte für die lokalen Empfindlichkeitsunterschiede zu ermitteln, ändert man die Stellung der Apparaturteile bei den aufeinander folgenden Messungen so ab, daß zwischen der Radialschiene und M stufenweise immer größere Winkelabstände hergestellt werden, während auf der anderen Seite L jedesmal auf eine und dieselbe Entfernung von M gebracht wird (die man möglichst gering wählt — z. B. 17° —, wobei freilich durch den Lampendurchmesser eine untere Grenze gesetzt ist). Wie zu erwarten, ist die Radialdistanz, auf welche man R einstellen muß, um Seitengleichgewicht im Bewegungsapparat des Auges zu erzielen, bei sämtlichen kleinen und mittleren Winkelabständen (bis gegen Fm = 110° hin) größer als 30 cm, und die von L bestrahlte scheitelnahe Augenpartie erweist sich also insoweit gegenüber den nach außen anschließenden Partien der Gegenseite als weniger „empfindlich"

Eine genauere Vorstellung davon, wie die Empfindlichkeitswerte über den Fm verteilt sind, läßt sich am besten auf graphischem Wege gewinnen (vgl. Abb. 3). Als Abszisse verwendet man dabei den Kreisbogen, auf welchem die Winkelabstände der Ziellampen eingestellt wurden, und denkt sich diesen Bogen von M an nach der Seite hin aufgerollt. Nun ist für die einzelnen Winkelabstände von R anzugeben, in welchem Verhältnis die ihnen koordinierten Retinastellen empfindlicher sind als die von L aus beleuchtete Stelle der Gegenseite. Dieses Zahlenverhältnis ergibt sich nicht unmittelbar aus den Distanzen, welche man bei der Nullpunktsbestimmung an der Radialschiene abgelesen hat, sondern läßt sich nur auf Grund der von R im Zentrum der ganzen Anordnung erzeugten Helligkeiten ermitteln. Die betreffenden Helligkeitswerte, welche mit dem umgekehrten Quadrat der Entfernung abnehmen, berechnen sich elementar als Verhältniszahlen in Bezug auf die als Einheit angenommene Lichtstärke von L, d. h. also als echte Brüche mit

---

Anm. zu Abb. 3. An der Doppelskala (Abb. 3 b) sind links die Radialabstände von R in cm aufgetragen; die äußere Ordinate gibt die korrespondierenden Helligkeitswerte (als Bruchzahlen) bzw. die Verhältniszahlen der „Empfindlichkeit" an, wobei immer die Wirkung der Lampe bei einer Radialdistanz von 30 cm als Einheit angenommen ist.

Um ein Urteil über die Genauigkeit der Nullpunktsmethode zu ermöglichen, bei welcher die Lage jedes Kurvenpunktes aus mehreren + und — abweichenden Einzelwerten erschlossen wurde, sind auf Abb. 3a alle diese Einzelbeobachtungen eingetragen, u. zw. mit drei verschiedenen Signaturtypen (je nach dem Grade der Sicherheit, mit welcher die Richtung der Augenreaktion zu erkennen war, sind diese Zeichen groß und spitzwinklig oder kleiner und flacher ausgeführt). Auf Abb. 3 b wurden die distalsten Signaturen z. T. weggelassen.

download unter www.biologiezentrum.at

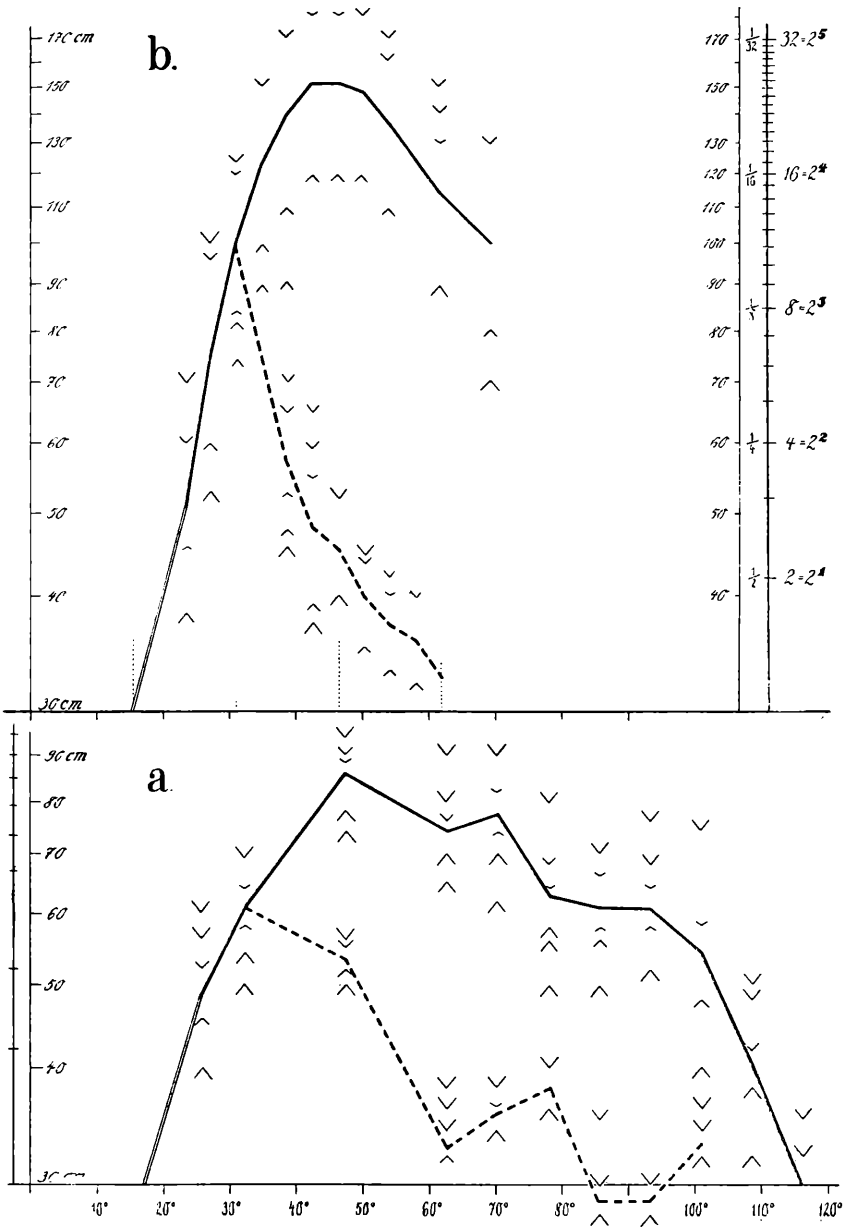

Abb. 3. Zwei Beispiele für die kombinierte Durchmessung des Fm nach der Profilmethode — gegen Fm 17° als gemeinsamen Antagonisten (voll ausgezogene Kurve) — und nach dem Alternanzverfahren — gegen die jeweils um 15° weiter vorn gelegene Fm-Stelle der Gegenseite (gestrichelte Kurve) —.

doi:10.5169/seiten/ ... ©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dem Zähler 1, und die Nenner dieser Brüche können dann ohne weiteres als approximative Maßzahlen für die „sensitiveness" der einzelnen Retinastellen verwendet werden. — Bei der Zusammensetzung der entsprechenden Empfindlichkeitsskala ist es zweckmäßig (s. u. Ste. 64), dafür zu sorgen, daß in der Ordinatenrichtung gleiche Längen am Diagramm gleichen Zahlenverhältnissen der Empfindlichkeitswerte entsprechen. Dies wird erreicht, indem man die Empfindlichkeitseinheiten so anordnet, daß sich die Exponenten der ihnen entsprechenden Zweierpotenzen in linearer Proportion aneinanderreihen. Das Ergebnis einer solchen Konstruktion liegt in der Ordinate von Abb. 3b vor (rechts), wo zugleich innen die entsprechend umgeformte Skala der Radialschiene beigefügt ist, welche als die unmittelbare Grundlage für die graphische Eintragung der Protokolldaten dient.

Es darf wohl hervorgehoben werden, daß die Beziehung aller Einzelwerte auf einen gemeinsamen Fixpunkt der Gegenseite einen wesentlichen Vorteil des geschilderten Untersuchungsverfahrens gegenüber demjenigen ausmacht, welches von der Schule Mast's und von Lüdtke gewählt wurde: Während diese Autoren infolge der Beschränkung auf rechtwinklig gekreuzte Lichtstrahlenbündel immer nur die Verhältniszahl für je ein einzelnes isoliert herausgegriffenes Paar von Ommatidien der Frontalzone ermitteln konnten (auf Abb. 1 z. B. b b', c c', u. s. f.), ermöglicht es das neue Verfahren, die Empfindlichkeitsverteilung in Gestalt der eben besprochenen zusammenhängenden Kurven darzustellen, welchen auf Abb. 1 die Reihe c : (c), c (b), c : a', c : b', c c' ... entsprechen würde, und welche ich wegen ihrer einheitlichen Bezugsform als „Profilkurven" bezeichnen will.

Die so gewonnenen Kurven der Empfindlichkeitsverteilung zeigen nun übereinstimmend, daß die Wirksamkeit von Reizungen der frontalen Augenzone — gegen einen scheitelnahen Punkt der Gegenseite geprüft — lateralwärts zuerst stark zunimmt, daß sie aber jenseits eines Maximums, welches bei Fm 45° liegt, wieder zu sinken beginnt.

Der absteigende Schenkel der Kurven konnte allerdings nur mittelst einer Modifikation des oben beschriebenen Meßverfahrens bis zum Ende verfolgt werden: Denn sobald der Winkelabstand zwischen L und R größer wird (z. B. 90°), behält das Auge beim Umschalten von M auf L + R nicht mehr seine normale Orientierung bei, sondern es erfährt einen sagittalen, den Scheitel dorsalwärts verlagernden Drehimpuls um seine eigene Querachse; diese Bewegung endet damit, daß sich der Scheitel entweder nach der näher zu M gelegenen Lichtquelle L hinwendet, oder aber — falls R relativ lichtstark ist — in eine asymmetrisch überkippte, nach R orientierte Stellung gerät.

Das Auftreten der störenden Drehbewegung hängt damit zusammen, daß sich die okulomotorischen Reaktionen der einzelnen Sehele-

mente nicht nur in seitlichen Ausschlägen äußern sondern auch eine sagittale Komponente haben (welche z. B. bewirkt, daß sich der Scheitel nach dem Erlöschen von M sowie von L + R tropotaktisch auf die dorsale Hilfslampe einstellt). Eine nähere Untersuchung dieser Verhältnisse ist in Aussicht genommen.

Um diese bei größeren Winkelabständen von R eintretenden Drehimpulse paralysieren zu können, habe ich die Einrichtung getroffen, daß beim Andrehen der Seitenlichter die Medianlampe nicht völlig erlischt, sondern daß lediglich (durch Vorschalten eines Glühkörper-Widerstandes) ihre Leuchtkraft herabgesetzt wird. Solange dieses Dreilampensystem leuchtet, festigt M die Stabilität der sagittalen Orientierung des Auges, ohne doch den in seiner Stärke lokalspezifischen Einfluß der seitlichen Ommatidien auf den okulomotorischen Apparat zu unterbinden. Mögen die seitlichen Winkelausschläge des Auges, welche bei ungenau abgestimmten Kombinationen der Lichtstärke von A und B eintreten, durch M quantitativ verringert oder gedämpft werden, so wird damit doch die Nullpunktseinstellung, auf die es ja bei der Messung allein ankommt, nach meinen Erfahrungen nicht beeinflußt.

Bei den abschließenden Messungsserien wurden jedenfalls sämtliche Lichterkombinationen, — also auch jene mit kleinem Winkelabstand — einheitlich mittels des Dreilampenverfahrens durchgeprüft. Diesen Versuchsreihen zufolge (zu welchen auch die in Abb. 3 dargestellten gehören) nimmt die Empfindlichkeit vom Kurvengipfel nach seitlich-rückwärts hin andauernd ab, um schließlich (bei Fm 110°) auf das „Niveau" der Empfindlichkeit von Fm 17° herabzusinken. Ein Versuch, auch die noch weiter kaudalwärts gelegenen Partien der Frontalzone mit in die Messung einzubeziehen, hätte insofern mit besonderen Schwierigkeiten zu kämpfen, als bei so großen Scheiteldistanzen die von R stammenden Lichtstrahlen z. T. bereits von der Wachsplatte aufgefangen werden, welche den Körper des Versuchstieres fixiert (vgl. Abb. 2).

Die absolute Höhe der Vergleichszahlen der „sensitiveness", aus welchen sich die geschilderte Kurve zusammensetzt, kann während der mehrstündigen Dauer einer einzelnen Beobachtungsserie praktisch konstant bleiben. Individuell aber bestehen ganz beträchtliche Unterschiede, wie man aus einem Vergleich der Höhenlage von Kurve 3 a und 3 b ersehen kann, die mit zwei Exemplaren völlig verschiedener Herkunft gewonnen wurden. Nur die Gestalt der Kurve bzw. das Lageverhältnis ihrer markanten Punkte zueinander habe ich bisher immer als annähernd identisch befunden.

Im übrigen hängt die Höhenlage der Kurve als eines Ganzen offenbar noch von der jeweiligen „Stimmung" bzw. von dem Adaptations-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zustande des Versuchstieres ab: So beobachte ich nach längeren Dunkelperioden zu Beginn relativ niedrige Empfindlichkeitsunterschiede, die während der ersten Messungen beträchtlich zunehmen und erst nach einiger Zeit die stabile Endhöhe erreichen. Anderseits sei hervorgehoben, daß sich die Konstanz der Meßwerte unter Umständen auch über mehr als 24 Stunden erstrecken kann (wenn das gefesselte Tier inzwischen dauernd von M her beleuchtet wird). Eine Untersuchung dieser Fragen ist derzeit im Gang.

Als Ergebnis der besprochenen Profilmessungen ist vor allem hervorzuheben, daß bei Daphnia in der Umgebung des „Scheitels" der positive Gradient ganz so entwickelt ist, wie er von Mast's Theorie postuliert wird, nämlich als kontinuierlicher Anstieg der „sensitiveness" von der Mitte nach den Seiten hin, wobei Empfindlichkeitsunterschiede von ähnlicher Größenordnung erreicht werden (z. B. 16 1), wie sie Mast und seine Schule beobachtet haben. Diese Übereinstimmung betrifft aber nur den vorderen Teil der Retina, denn in striktem Gegensatz zur ausdrücklichen Annahme der Mast'schen Arbeitsgemeinschaft sowie Lüdtke's (s. o. Ste. 49) sehen wir die beobachteten Werte der „sensitiveness" jenseits eines Maximums, welches bei Fm 40° liegt, **allmählich** wieder **abnehmen.** Dieser Übergang des positiven Gradienten in einen lateralwärts absteigenden **negativen Gradienten** der Empfindlichkeit stellt sicherlich keine Ausnahme dar, denn es könnte ja in der Natur eine stabile phototropotaktische Einstellung von Tieren mit weit nach hinten reichendem Gesichtsfeld kaum zustandekommen, wenn seitliche relativ schwache Lichtreize wegen extrem hoher „sensitiveness" der rückwärtigen Ommatidien dauernd einen unverhältnismäßig starken Einfluß auf die Orientierungsbewegungen ausüben würden! Die von Mast's Schule und von Lüdtke befürwortete Extrapolierung kann unter diesen Umständen nicht als allgemeingültig anerkannt werden, ja es ist im Gegenteil zu vermuten, daß sich auch für die eigenen Arbeitsobjekte dieser Autoren mittelst einer genügend weit nach rückwärts ausgedehnten „Profil"-Überprüfung ein ähnlicher absteigender Kurvenast nachweisen ließe wie bei Daphnia.

Bei der Diskussion der Mast'schen Gradientenvorstellung sowie im Hinblick auf v. Buddenbrock's „Hemmungstheorie" (s. oben Ste. 51) hatte sich die Frage ergeben, ob man in einer Empfindlichkeitskurve die Zusammenstellung **stabiler,** „ommatidieneigener" Werte der „sensitiveness" zu erblicken hat, oder ob nicht vielmehr die Empfindlichkeit der einzelnen Augenpartien je nach der Lage und Intensität der anderen gleichzeitig wahrgenommenen Lichtquellen ganz verschiedene Werte annimmt.

Die Überlegungen, welche ich meinen diesbezüglichen Orientierungsversuchen zugrunde legte, lassen sich an Hand von

Abb. 1 folgendermaßen wiedergeben: Wenn die Profilmessung (mit c als gemeinsamem Antagonisten) zeigt, daß beispielsweise a' um das n-fache „sensitiver" reagiert als die davorliegende Stelle (b), dann muß sich — falls die Empfindlichkeit stabil verteilt ist — a' auch bei direkter Kompensation gegen den zu (b) symmetrisch gelegenen Punkt b der Gegenseite als n-mal sensitiver erweisen. Liefern aber die beiden Methoden ungleiche Verhältniszahlen der „sensitiveness", dann ist offenbar der Empfindlichkeitsgrad der untersuchten Fm-Stelle a' nicht konstant, sondern er hängt von der Lage der antagonistisch wirkenden Lichtquelle ab; und zwar wäre dabei eine Hemmung im Sinne der Theorie v. Buddenbrock's aufgedeckt, wenn a unter dem Einfluß der weit vorn befindlichen Ommatidiengruppe c eine relativ geringere „Empfindlichkeit" aufweisen sollte als bei der Messung gegen b als Antagonisten.

Um mittelst des besprochenen Kriteriums eine möglichst vollständige Überprüfung der Frontalzone des Auges durchzuführen und dabei kommensurable Werte zu erhalten, wird man zweckmäßig eine Profilmessung mit gleichen Intervallen dadurch ergänzen, daß man für ein jedes ihrer Intervalle den Empfindlichkeitsunterschied zwischen der jeweils rückwärtigen Fm-Stelle und der nächstvorderen der Gegenseite unmittelbar feststellt. Die Ommatidien eines jeden „Niveaus" der Profilskala (in meinen Messungen nimmt die Scheiteldistanz schrittweise um je 15° zu) werden dabei alternierend einmal als der rückwärtige und einmal als der vordere Antagonist eines Intervalls geprüft, und ich bezeichne diese Methode daher als das „Alternanzverfahren"[1]) im Gegensatz zur „Profilmessung", welche für alle Niveaustellen einen einzigen gemeinsamen Antagonisten verwendet.

Eine der ersten Messungsserien, bei welchen beide Methoden nebeneinander zur Anwendung kamen, ist in Abb. 3a

---

[1]) Ebenso wie bei der Ermittlung der Profilkurve erreicht man auch im Alternanzverfahren (sofern dabei einfache Wechselschaltung zwischen M und L + R verwendet wird) mit zunehmendem Winkelabstand der Seitenlichter eine Konstellation, bei welcher ein „Überkippen" des Auges eintritt, wie es oben auf Seite 60 beschrieben wurde. Die Einführung des Dreilampensystems (mit permanent brennender Medianlampe) erwies sich hier, wo beide Seitenlampen von M weit abstehen, weniger erfolgreich als im „Profilverfahren"; jedenfalls konnte ich damit bei Strahlendivergenzen von mehr als 120° nicht verhindern, daß durch das Umschalten auf das Dreilampensystem diejenige Dorsalbewegung des „Scheitels" ausgelöst wurde, welche sonst das Überkippen einleitet. Solche sagittale Rotationsimpulse bleiben zwar auf relativ geringe Winkelausschläge (ca. 30°) beschränkt, sie bewirken aber immerhin, daß diejenigen Ommatidien, welche nach erreichtem Nullpunktsgleichgewicht antagonistisch erregt werden, nicht dem Frontalmeridian, sondern irgend einer anderen Zone des Auges angehören (s. u.!).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wiedergegeben. Wie zu erwarten, weist hier die (gestrichelte) Alternanzkurve von dem gemeinsamen Ausgangspunkt bei Fm (17° + 15°) = Fm 32° angefangen durchwegs niedrigere Werte auf als die Profilkurve. Im Hinblick auf die Fragestellung dieses Kapitels wäre nun darüber hinaus zu untersuchen, ob sich für je zwei um 15° differierende Fm-Stellen mit den beiden Methoden gleiche Empfindlichkeitsunterschiede ergeben oder nicht. Diese Prüfung wird durch die besondere Konstruktion der Ordinatenskala (s. o. Ste. 60) wesentlich erleichtert: Um aus einem Diagramm dieser Art unmittelbar ablesen zu können, in welchem Verhältnis die „sensitiveness" eines Fm-Punktes zu jener eines beliebigen anderen steht, braucht man nur den Höhenabstand der betreffenden Werte auf der Empfindlichkeitsskala (Abb. 3 b rechts außen) von der Abszisse nach oben hin aufzutragen und dann einfach die gesuchte Verhältniszahl abzulesen. Ist auf diese Weise aus der Profilkurve 3 a etwa zu entnehmen, daß sich (bei Fm 17° als gemeinsamem Antagonisten der Gegenseite) Fm 48° ungefähr um das 2fache empfindlicher verhält als Fm 32°, dann sollte sich — falls die Verteilung der „sensitiveness" konstant ist — Fm 48° auch gegenüber der Stelle Fm 32° der **Gegenseite** als zweimal empfindlicher erweisen; aus der Alternanzkurve ergibt sich jedoch, daß bei der tatsächlichen Ausführung dieses Versuches Fm 48° um mehr als das 3fache empfindlicher reagierte! Diese Abweichung ist in manchen Fällen für das gesamte Kurvenbild charakteristisch; innerhalb eines weiten Untersuchungsbereiches zeigt dann überall die weiter rückwärts gelegene von zwei Fm-Stellen beim direkten Vergleich mit der weiter vorn liegenden der Gegenseite einen relativ höheren Grad von „sensitiveness" als im Profilversuche, wo die entsprechenden Retinastellen der gleichen Seite miteinander verglichen werden, indem man ihre Empfindlichkeit gegen einen gemeinsamen Fixpunkt der Gegenseite prüft.

Besonders augenfällig schien das auf einigen der ersten Diagramme (vgl. Abb. 3a) im Bereiche des absteigenden Astes der Profilkurve ausgeprägt: Konstante Empfindlichkeitsverteilung vorausgesetzt, hätte sich von je zwei Stellen dieses Zonenabschnittes die rückwärtige immer — also auch beim antagonistischen Vergleich — als die weniger empfindliche erweisen sollen; statt dessen waren hier die Alternanzwerte fast durchwegs **höher als 1**, und bei 75° erreicht die gestrichelte Kurve sogar einen eigenen deutlich ausgesprochenen Nebengipfel. Der naheliegende Schluß auf eine reflektorische Veränderlichkeit der „sensitiveness" in diesen seitlichen Augenpartien ist aber durchaus nicht zwingend: Wie eben erwähnt, wird bei so starker Divergenz von R und L auch mittelst des „Dreilichtersystems" kein normales Nullpunktsgleichgewicht erzielt, sondern das Auge führt beim Umschalten auf dieses System zuerst eine sagittale Drehbewegung um ca. 30° aus, und die daraufhin — in der neuen Gleichgewichtslage — antagonistisch wirkenden Ommatidiengruppen sind also gar nicht mit jenen identisch, welche man im Profilverfahren untersucht. Mit Rück-

sicht auf diesen Umstand sind jedenfalls sämtliche Werte der Alternanzkurven jenseits von ca. 60° als unbrauchbar anzusehen, und bei den weiteren Wiederholungen des Versuches wurde denn auch von einer Ausdehnung des Alternanzverfahrens auf die seitlichen Retinabezirke zunächst Abstand genommen (vgl. Abb. 3b).

Überhaupt aber stellt das Vorkommen relativ hoher Werte in der Alternanzkurve gar nicht die Regel dar; im Gegenteil liegen mir u. a. auch Versuchsprotokolle vor, nach denen sich für sämtliche untersuchten Intervalle im Alternanzverfahren geringere Empfindlichkeitsunterschiede ergeben haben als bei der Profilmessung. Dem richtigen Sachverhalt dürften wohl diejenigen Diagramme am besten entsprechen, bei welchen die Ergebnisse beider Methoden praktisch miteinander übereinstimmen. Wie aus Abb. 3b ersichtlich ist, decken sich in solchen „günstigen" Fällen die Empfindlichkeitsdifferenzen je zweier um 15° voneinander abstehender Stellen des „Profils" (deren Auffindung im Diagramm durch die punktiert eingetragenen senkrechten Hilfslinien erleichtert ist) innerhalb der Fehlergrenzen recht gut mit den entsprechenden Verhältniszahlen der Alternanzkurve!

Wenn in einzelnen Diagrammen die Alternanzkurve durchwegs „zu hohe" (Abb. 3a) oder durchwegs „zu niedrige" Werte aufweist, so erklärt sich dies vermutlich durch Asymmetrien der Empfindlichkeitsverteilung, welche nur eben mit Hilfe der relativ einfachen Versuchsanordnung nicht als solche erkannt wurden: Wie aus den technischen Angaben über die letztere hervorgeht (vgl. Abb. 2), konnte die Symmetrie des okulomotorischen Apparates nur bei 30 cm Radialdistanz der Lampen kontrolliert werden. Nun ist aber die Exaktheit von Messungen gerade im proximalen Teil der Radialschiene relativ gering, da mit wachsender Annäherung von R an das Zentrum einige Fehlerquellen unverhältnismäßig an Bedeutung zunehmen; insbesondere kommt in Betracht, daß bei dieser Annäherung nicht nur die erzielte Helligkeit größer wird, sondern auch der Winkel, unter welchem die Lampe erscheint, und damit auch die Zahl der erregten Ommatidien (ein Faktor, welcher bekanntlich den tropotaktischen Reizeffekt bei Arthropodenaugen stark beeinflussen kann). Der Unsicherheitskoeffizient, welcher also dem antagonistischen Vergleiche von Fm-Stellen gleicher oder ähnlicher Empfindlichkeit anhaftete, hätte jedenfalls den direkten Nachweis von Asymmetrien des okulomotorischen Systems — sofern solche bei einzelnen Exemplaren ausgebildet waren — sehr erschwert.

Ich bin gegenwärtig mit der Erprobung einer verbesserten Modifikation der Versuchsanordnung beschäftigt, durch welche besonders die Kontrolle der Versuchstiere in bezug auf ihre Augensymmetrie erleichtert werden soll. Späteren Veröffentlichungen vorgreifend sei erwähnt, daß auch die neuen Ergebnisse durchaus zugunsten der eben vorgebrachten Annahme sprechen, daß die Verteilung der Empfindlichkeitsunterschiede im vorderen Bereiche der Frontalzone konstant ist. — Das Verhältnis der Profilkurve zur Alternanzkurve wäre demnach der mathematischen Beziehung der Stammkurve zu ihrer Ableitung

doi:10.3931/e-rara-9192 Osterreichische Nationalbibliothek.at

bzw. zu einer entsprechenden Reihe von Differenzenquotienten analog. Mit dieser Hypothese stimmen jedenfalls einige gemeinsame Eigentümlichkeiten der nach dem alten Verfahren gewonnenen Meßreihen überein: So nimmt z. B. die Alternanzkurve auf sämtlichen Diagrammen einen solchen Verlauf, daß ihre Werte in demjenigen Fm-Bereich, wo die Profilkurve sich ihrem Maximum nähert, bereits in vollem Abstieg begriffen sind. Und 10° jenseits des „Profil"-Gipfels sind die Alternanzwerte in jedem untersuchten Einzelfalle schon so niedrig, daß sie dem Empfindlichkeitsverhältnis 1 1, welches die „Konstanz-Theorie" fordern müßte, praktisch ziemlich nahekommen.

Soweit das in der vorliegenden Arbeit besprochene Material ein Urteil gestattet, haben also die Messungen mit variabler Antagonistenlage kein sicheres Argument gegen die Annahme einer Konstanz der Verhältniszahlen der „sensitiveness" geliefert. Wenn „Hemmungen" im Sinne v. Buddenbrock's bei Daphnia vorkommen sollten, so bleibt jedenfalls innerhalb eines vorderen Sehwinkels von etwa 110° ihr Ausmaß zu gering, als daß sie mittelst der bisher verwendeten Methodik sicher nachgewiesen werden könnten.

Dazu ist freilich zu bemerken, daß v. Buddenbrock selbst eigentlich gar nicht das Vorkommen gradueller Empfindlichkeitsschwankungen zur Diskussion gestellt hat, sondern nur den Extremfall einer absoluten Hemmung von weit seitlich gelegenen Ommatidien durch die Belichtung vorderer Retinastellen. Nun kommen für eine Verifizierung dieser „speziellen" Hemmungstheorie bei Daphnia die lateralen Augenpartien jenseits von Fm 60° in Betracht, also gerade jene Außenbezirke, für welche sich bei den Alternanzmessungen derzeit noch keine zuverlässigen Werte haben erzielen lassen. Vorderhand muß also durchaus mit der Möglichkeit eines Vorkommens von Hemmungseffekten im Daphnienauge gerechnet werden. Überhaupt aber möchte ich den wesentlichen Grundgedanken der „Hemmungstheorie", nämlich die Annahme eines reflektorischen Einflusses der allgemeinen Lichtverteilung auf die „sensitiveness" einzelner Stellen des Komplexauges durchaus nicht ablehnen, sondern m. E. sind im Gegenteil von weiteren Versuchen in dieser Richtung bedeutsame positive Resultate zu erwarten.[1])

Auf alle Fälle aber werden bei der weiteren Analyse des „Hemmungsproblems" gewisse versuchskritische Erwägungen beachtet werden müssen, welche an die Fest-

---

[1]) Vgl. v. Buddenbrock u. Friedrich, welche neuerdings zeigten, daß die Reaktion des Carcinus-Auges auf nystagmusauslösende Reize durch gleichzeitige Reizung aus zwei um 180° entgegengesetzten Richtungen spezifisch erhöht wird.

stellung anknüpfen, daß bei Daphnia die okulomotorischen Wirkungen eines Systems frontal verteilter Lichtquellen nicht auf die Frontalebene selbst beschränkt bleiben:

Die Annahme des Vorkommens reflektorischer Empfindlichkeitsänderungen stützt sich auf die Beobachtung, daß sich ein positiv tropotaktischer Bilateralier im Zweilichterversuch unter gewissen Voraussetzungen gerade auf die eine Lichtquelle (A) hinbewegen kann, obwohl auch die zweite seitlich stehende (B) dauernd in seinem Gesichtsfelde bleibt; zweifellos wird dasselbe Tier, wenn man es bei Wegfall anderer optischer Reize ausschließlich aus der Richtung von B her beleuchtet, immer mit einer vollen tropotaktischen Wendung nach eben dieser Lichtquelle B reagieren, und es liegt also der Schluß nahe, daß hier eine und dieselbe Ommatidiengruppe je nach Umständen lateral orientierende Wirkungen ausübt oder „gehemmt" werden kann. Dieser Schluß gilt jedoch nur unter der bisher nie exakt nachgeprüften Voraussetzung, daß die Stellung der Augen (bzw. des Kopfes und Rumpfes) dauernd die normale bleibt. So wie am Auge der gefesselten Daphnie im Alternanzverfahren durch das Einschalten der Seitenlampen außer dem allfälligen frontalen auch ein starker sagittaler Drehimpuls ausgelöst wird, durch welchen ganz andere Retinaelemente als die im Profilversuch geprüften in den Strahlengang der „Ziellichter" geraten, so könnten derartige unerwartete Bewegungskomponenten auch sonst bei frei schwimmenden oder kriechenden Tieren eine Rolle spielen. Eine seitliche Lichtquelle würde dann — je nachdem ob die Augenachse durch eine andere vorn befindliche Lichtquelle tropotaktisch festgehalten wird oder nicht — ganz verschiedene Augenzonen in die Ebene des Lichteinfalls hereindrehen, und es könnten also bei äußerlich gleicher Einfallsrichtung des seitlichen Lichtstrahles in einem Fall Ommatidiengruppen von mittlerer „sensitiveness", in einem anderen Falle solche von geringerer Empfindlichkeit zur Wirkung gelangen, und event. auch solche, die überhaupt keine lateral gerichteten Bewegungsimpulse auszulösen vermögen.

Es wird zweifellos im konkreten Falle recht schwierig sein, diese „mechanistische" Erklärungsmöglichkeit für eine beobachtete „Hemmung" des v. Buddenbrock'schen Typus einwandfrei auszuschließen. Jedenfalls aber müßte die Ansammlung weiteren Beobachtungsmaterials zu dem „Hemmungsproblem" ohne gleichzeitige Kontrolle der Augenlage an dem in Bewegung begriffenen Tier (bzw. ohne genaue Identifizierung der gereizten Retinastelle) als gänzlich unzweckmäßig erscheinen.

Zusammenfassung.

1. Zur Untersuchung der tropotaktischen Reaktionen des okulomotorischen Apparates von Daphnia wurde eine Nullpunktsmethode ausgearbeitet, welche es gestattet, verschiedene antagonistische Stellen des Komplexauges in beliebigen Kombinationen zu beleuchten und dabei unmittelbar durch kompensatorischen Vergleich ihre „Empfindlichkeit" zu prüfen, d. h. also die Intensität der von ihnen vermittelten seitlichen (in der Frontalebene sich auswirkenden) Bewegungsimpulse.
2. Bei der Prüfung gegen eine einzelne nahe dem „Scheitel" des Auges gelegene Stelle der Gegenseite ergibt sich, daß die „Empfindlichkeit" der Ommatidien von vorn nach der Seite hin zunächst stetig zunimmt, in Übereinstimmung mit einem Postulat, welches Mast für das bildperzipierende Auge tropotaktisch reagierender Tiere aufgestellt hat. Jenseits eines deutlich ausgeprägten Maximums aber sinken die Meßwerte allmählich wieder ab. An den „positiven Empfindlichkeitsgradienten" schließt sich also seitlich ein „negativer" Gradient an, u. zw. ist das Vorkommen eines solchen offenbar nicht auf D. allein beschränkt (obwohl bisher für Komplexaugen allgemein eine fortgesetzte Empfindlichkeitssteigerung bis an den hinteren Augenrand als wahrscheinlich bezeichnet worden ist).
3. Durch Kombination dieser Methode mit einem Verfahren, bei welchem weiter seitlich gelegene Retinastellen der Gegenseite als Antagonisten verwendet wurden, sollte für D. festgestellt werden, ob v. Buddenbrock's Annahme zutrifft, daß die „Empfindlichkeit" lateraler Ommatidien durch eine Belichtung von vorne her reflektorisch gehemmt werden kann. Innerhalb eines beschränkten vorderen Augenabschnittes erwies sich dabei die Empfindlichkeitsverteilung als praktisch konstant. Ein Versuch, auch die laterokaudalen Augenbezirke analog durchzuprüfen, mußte vorderhand zurückgestellt werden, da bei antagonistischer Reizung seitlicher Ommatidiengruppen außer der frontalen Einstellbewegung auch ein starker Drehimpuls in sagittaler Richtung ausgelöst wird, welcher die Augenlage so verändert, daß die beiden Laterallichter nicht mehr Ommatidien des „Frontalmeridians" treffen, sondern Sehelemente anderer Augenareale. Damit ist eine Fehlerquelle aufgedeckt, welche an frei beweglichen Tieren nur schwer kontrollierbar sein wird, und welche doch überall dort beachtet werden müßte, wo eine „Hemmung" im Sinne v. Buddenbrock's (bzw. überhaupt eine reflektorische Empfindlichkeitsänderung einzelner Retinastellen) exakt nachgewiesen werden soll.

Literaturverzeichnis.

Alverdes, F., Tierpsychologische Analyse der intracentralen Vorgänge, welche bei decapoden Krebsen die locomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen, Z. wiss. Zool., **137**, 1930.

Buddenbrock, W. v., Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen, Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland, N. F. **15**, 1923.

— Tropismen, in: E. Gellhorn, Lehrb. d. allg. Physiol., Leipzig, 1931.

— u. H. Friedrich, Neue Beobachtungen über die kompensatorischen Augenbewegungen und den Farbensinn der Taschenkrabben (Carcinus maenas), Z. vgl. Physiol., **19**, 1933.

Clark, L. B., Adaptation versus experience as an explanation of modification in certain types of behavior (circus movements in Notonecta), Journ. Exp. Zool., **51**, 1928.

Crozier, W. J., u. W. H. Cole, The phototropic excitation of Limax, Journ. Gener. Physiol., **12**, 1929; daselbst weitere Literaturangaben über Arbeiten der Crozier-Schule.

Dolley, W. L., The rate of locomotion in Vanessa antiopa in intermittent light and in continuous light of different illuminations, and its bearing on the „continuous action theory" of orientation, Journ. Exp. Zool., **23**, 1917.

— u. J. L. Wierda, Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in Eristalis tenax, Journ. Exp. Zool., **53**, 1929.

Frisch, K. v. und H. Kupelwieser, Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse, Biol. Centralbl., **33**, 1913.

Henke, K., Die Lichtorientierung und die Bedingungen der Lichtstimmung bei der Rollassel Armadillidium cinereum Zenker, Z. vergl. Physiol., **13**, 1931.

Kühn, A., Die Orientierung der Tiere im Raum, Jena, 1919.

— Phototropismus und Phototaxis der Tiere, Hdb. d. norm. u. path. Physiol., **12**, I. Hälfte, Berlin, 1929.

Lüdtke, H., Die Funktion waagerecht liegender Augenteile des Rückenschwimmers und ihr ganzheitliches Verhalten nach Teillackierung, Z. vergl. Physiol., **22**, 1935.

Mast, S. O. Photic orientation in insects with special reference to the drone-fly, Eristalis tenax and the robber-fly, Erax rufibarbis, Journ. Exp. Zool. **38**, 1923.

— u. P. L. Johnson, Orientation in light from two sources and its bearing on the function of the eyespot, Z. vgl. Physiol., **16**, 1932.

Patten, B. M., A quantitative determination of the orienting reaction of the blow fly larva (Calliphora erythrocephala Meigen), Journ. Exp. Zool., **17**, 1914.

Rádl, E., Über den Phototropismus einiger Arthropoden, Biol. Centralbl., **21**, 1901.

Scourfield, D. J., Swimming pecularities of Daphnia, Journ. Quekett Micr. Club, Ser. II, **7**, 1900.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wojtusiak, R. J., Versuche mit Hummer- und Majalarven bei doppelter Belichtung (mit Berücksichtigung von Cladoceren), poln. m. deutscher Inhaltsang., Acta Biol. Experim., 7, 1931.

Woltereck, R., Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. „Schwebe-Fortsätze" pelagischer Cladoceren, Zoologica, 26, (Heft 67), 1913.

Sitzungen der Sektionen.

Sektion für Mineralogie, Geologie und Geographie.

6. November 1934: Ganss O.: Das Miozän von Schlesien mit besonderer Berücksichtigung des Jaklowetz bei M.-Ostrau.

20. November 1934: Dr. H. Storm 1) Radiolarien in $G\gamma_3$. 2) Das Alter der Sandsteine am Südrande des Mittelgebirges.

8. Jänner 1935: Priv. Doz. H. Karny (Graz): Fälschungen eines Zwischengliedes zwischen Mensch und Affe in Sumatra. (Lichtbilder.)

22. Jänner 1935: J. Fabian (Breslau): Die Geologie des Eulengebirges.

15. März 1935: Prof. Dr. Rudolphi (Leipzig): Verbreitung der Menschen auf der Erde.

21. Mai 1935: 1) Die Wahlen für das Studienjahr 1935/36 ergaben: Obmann Prof. Dr. Brandt; Schriftführer cand. nat. rer. Dostal; Vertreter im Ausschuß Prof. Dr. Spengler. 2) Prof. Dr. Liebus Nachruf nach Prof. Dr. J. J. Jahn. 3) Ganss O.: Palaeontologischer Nachweis von Symbiosen.

5. November 1935: Priv. Doz. Dr. H. Karny (Graz): Beobachtungen am Meeresstrande in Java. (Lichtbilder.)

Botanische Sektion.

25. Oktober 1934: Prof. Dr. A. Pascher Demonstrationen über einige fruchtbiologische Erscheinungen.

Dr. G. Klug Eigene Erfahrungen aus dem Gebiete der Pflanzenkrankheiten.

22. November 1934: Prof. E. G. Pringsheim Leistungen des Spaltöffnungsapparates.

17. Jänner 1935: Prof. Dr. K. Rudolph Ein pflanzengeographischer Querschnitt durch Mittelitalien (Bericht über die VII. internationale pflanzengeographische Exkursion 1934).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Eckert Friedrich

Artikel/Article: Die positiv phototaktische Einsteilreaktion des Komplexauges von Daphnia pulex im Zweilichterversuch 40-70