schwindigkeitszunahme während der Umdrehung beurtheilen könne. Alle Tafeln sind Umkehrungen der Originale und gehen daher von rechts nach links.

Ausdrücklich bemerke ich, dass die eigentlichen direct auf Papier hergestellten Phonogramme ungleich eleganter und klarer sind, als die auf Umwegen hergestellten der Tafel. Ich bin gern bereit, Instituten und Fachgenossen auf Verlangen Original-Papierphonogramme zur Verfügung zu stellen.

Der Cylinder wurde in den Versuchen für die Tafel stets mit der Hand gedreht, so dass die Geschwindigkeiten der einzelnen Curven, auch auf derselben Tafel, stets verschieden sind. Da jedoch die Tonhöhe angegeben ist, kann der Leser jede Geschwindigkeit selbst ermitteln.

Die Bedeutung der Curven ist aus der Schriftbezeichnung genau ersichtlich; auf die wesentlichen Erscheinungen ist im Texte Bezug genommen. Alle Curven, soweit nichts vermerkt ist, rühren von meiner eigenen Stimme her; nur auf Blatt 1, 5 und 6 sind die 6 untersten Curven von der Tenorstimme des Herrn Dr. Ehrenthal geliefert. Alle Noten gehören der *G-dur*-Tonleiter an (vgl. oben S. 350).

Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.

(Heliotropische Krümmungen bei Thieren.)

Von

Dr. J. Loeb,

Assistent am physiologischen Institut zu Strassburg i. E.

Hierzu Tafel IX und 2 Holzschnitte.

In einer früheren Arbeit habe ich nachgewiesen, dass die Abhängigkeit thierischer Bewegungen vom Licht die gleiche ist, wie die Abhängigkeit pflanzlicher Bewegungen von derselben Reizursache¹⁾. Ich zeigte, dass das von Sachs für den Heliotropis-

1) Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg, 1890. Verlag von Georg Hertz.

Vgl. ferner: Loeb, Die Orientirung der Thiere gegen das Licht (Thie-

mus der Pflanzen aufgestellte Gesetz, nämlich, dass die **Richtung** des Lichtstrahls die Orientirung bestimmt, auch für die Thiere gültig ist. Die freibeweglichen Thiere sind gezwungen, ihre Progressiv-Bewegungen in der Richtung des Lichtstrahls auszuführen, wie die Schwärmsporen gewisser Algen. Es liess sich ferner zeigen, dass die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspectrums die ausschliesslich, oder doch die vorwiegend bei der Bewegung der Thiere wirksamen sind, wie bei heliotropischen Bewegungen der Pflanzen u. s. f. Nachdem ich die Identität des Abhängigkeitsverhältnisses Punkt für Punkt dargethan hatte, hielt ich es für erlaubt, dasselbe bei den Thieren mit demselben Ausdruck zu bezeichnen, mit dem es auch bei den Pflanzen bezeichnet wird, nämlich als Heliotropismus.

Allein der Nachweis der Identität hatte sich damals nur auf freibewegliche Thiere erstreckt. Es blieb Aufgabe weiterer Untersuchungen, den Einfluss des Lichtes auf die Orientirung festsitzender Thiere zu ermitteln und zu prüfen, ob der Einfluss des Lichtes hier wiederum der gleiche ist, wie bei festsitzenden Pflanzen. Bei letzteren handelt es sich bekanntlich ebenfalls darum, dass die **Richtung** des Lichtstrahls die Orientirung des pflanzlichen Organs bestimmt. Charakteristisch für den Heliotropismus festsitzender pflanzlicher Organe ist der Umstand, dass hier bei einseitiger Beleuchtung heliotropische Krümmungen eintreten. Eine wachsende Sprossachse krümmt sich bei einseitiger Beleuchtung so lange, bis die wachsende Spitze in der Richtung des Lichtstrahls steht; während selbstverständlich eine Progressivbewegung in der Richtung des Lichtstrahls, welche bei frei beweglichen Pflanzen und Thieren die Regel ist, bei festsitzenden Organismen unmöglich ist. Jeder Laie, der im Zimmer Blumen gezüchtet hat, dürfte die heliotropischen Krümmungen bei Pflanzen aus eigener Anschauung kennen. Es fragt sich nun, ob bei festsitzenden thierischen Organismen im Falle einseitiger Beleuchtung ebenfalls diese heliotropischen Krümmungen eintreten. Ich will im Folgenden zeigen, dass das thatsächlich der Fall ist.

rischer Heliotropismus). Sitzungsberichte der Würzburger physik.-med. Gesellschaft 1888. Groom u. Loeb, Der Heliotropismus der Larven von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Thiere. Biolog. Centralblatt 1890, Bd. X.

I.

1. Ich stellte meine Versuche an einem grösseren marinen Ringelwurm, *Spirographis Spallanzanii*, an. Derselbe lebt in einer Röhre, welche zwar sehr biegsam, aber doch hinreichend starr ist, um das Thier in einer bestimmten Orientirung dauernd zu erhalten. Diese Röhre wird durch Drüsensekretionen des Thieres gebildet und das aborale Ende der Röhre wird (ebenfalls durch ein Sekret) an Felsen oder anderen festen Körpern angeheftet. Aus dem anderen offenen Ende der Röhre ragen für gewöhnlich nur die Kiemen des Thieres hervor, die an der Spitze des Kopfes in mehreren spiraligen Windungen radiär zur Längsaxe des Kopfes angeordnet sind. Da die Röhre fast undurchgängig ist für Lichtstrahlen, so wirkt das Licht wesentlich nur auf den radiären Kiemenkranz des Thieres ein. Augen besitzt das Thier, so viel bis jetzt bekannt ist, nicht.

Das Thier ist in der Röhre, die innen völlig glatt ist, frei beweglich und kann ohne die geringste Verletzung, wenn man die Röhre aufschneidet, aus derselben herausgenommen werden. Ich habe auch, wenn das Wasser im Aquarium schlecht wurde, gelegentlich den Wurm die Röhre spontan verlassen lassen.

Der Laie, der die in der Röhre steckenden Thiere betrachtet, wenn sie ihre Kiemen voll entfaltet haben, glaubt zunächst Pflanzen vor sich zu haben, die an einem langen nackten Stamm (der Röhre) eine palmenartige Krone (die Kiemen) tragen. Bei einer leisen Erschütterung aber ziehen die Thiere ihre Kiemen pfeilschnell in die Röhre zurück. Dagegen habe ich eine Bewegung der Röhre durch die Thiere niemals unmittelbar wahrgenommen.

Wenn man ein aus der See entnommenes Thier in ein Aquarium bringt, so verhält sich das Thier zunächst gleichgültig gegen das Licht. Das dauert so lange, bis das Thier das Fussende der Röhre am Boden festgeheftet hat, worüber oft mehrere Tage vergehen. Sobald das aber geschehen ist, beginnt der orientirende Einfluss des Lichtes sich bemerkbar zu machen. Fällt das Licht nur von einer Seite her auf das Thier, so treten bei ihm heliotropische Krümmungen der Röhre ein. Es wendet seinen oralen Pol zur Lichtquelle und krümmt seine Röhre so lange, bis die Axe seines Kiemenkranzes in

die **Richtung** der Lichtstrahlen fällt. In dieser Orientirung verharrt das Thier alsdann dauernd, vorausgesetzt, dass die **Richtung** der Lichtstrahlen nicht geändert wird.

2. Um genauer zu prüfen, inwieweit die Richtung der Lichtstrahlen bestimmend ist für die Orientirung der Thiere, setzte ich dieselben in ein Aquarium, welches am Fenster stand und das durch einen Zinkkasten völlig verdunkelt werden konnte. Die Conturen des Aquariums sind in der Zeichnung (Fig. 1 und 2), welche dieser Abhandlung beigegeben sind (Taf. IX), mit vollständigen Linien, die Conturen des Zinkkastens mit unterbrochenen Linien gezeichnet. Die eine schmale Wand *a, b, c, d* des Zinkkastens war in verticaler Richtung verschiebbar, und mittelst dieses Schiebers wurde der Lichteinfall ins Aquarium modificirt. Der Zinkkasten, dessen Wände innen geschwärzt waren, wurde so über das Aquarium gestülpt, dass der Schieber auf der Fensterseite des Aquariums sich befand. War der Schieber weit heruntergelassen, wie es in Fig. 2 der Fall ist, so fielen die Strahlen nahezu horizontal ein. War der Schieber weiter in die Höhe gezogen (wie in Fig. 1), so fielen neben den horizontalen auch noch von oben her Strahlen des Himmelslichtes ein, welche der Intensität nach stärker waren als die horizontal einfallenden Strahlen, weil sie nicht, wie diese, durch die im Wege stehenden Objecte (Bäume, Häuser) in ihrer Intensität reduziert waren.

Ich legte am 14. XII. 89 9 kräftige ca. 15 cm lange Exemplare von *Spirographis Spallanzanii* auf den Boden des Aquariums mit der Längsaxe ihrer Röhre senkrecht gegen die Ebene des Fensters. Acht davon lagen mit dem oralen Pol nach der Zimmerseite *e, f, g, h* (Fig. 1) des Aquariums, 1 nach der Fensterseite desselben. Die ersten zwei Tage vergingen, ohne dass eine Aenderung der Orientirung erfolgte; die Thiere hefteten zunächst das aborale Ende ihrer Röhre am Boden des Aquariums fest. Dann, im Laufe des dritten Tages, begannen sich die Röhren bei sechs von den Thieren, welche mit dem oralen Pol gegen die Zimmerseite gerichtet waren, in einer nahezu horizontalen Ebene zu krümmen, wobei die Konkavität der Krümmung gegen das Fenster gerichtet war. Die beiden anderen Thiere, die sich ebenfalls mit dem Kopf gegen die Zimmerseite gelegt hatten, erhoben erst ihren Kopf und krümmten dann die Röhre ebenfalls konkav gegen das Fenster. Das neunte Thier endlich, wel-

ches ich mit dem Kopfe gegen das Fenster ins Aquarium gelegt hatte, erhob nur den Kopf ein wenig.

In den nächsten Tagen begannen die 6 zuerst erwähnten Thiere ihren Kopf ein wenig mehr aufzurichten, so dass die Thiere am 22. XII., also 8 Tage nachdem sie in das Aquarium gelegt waren, sämmtlich in der gleichen Weise gegen das Licht orientirt waren. Der Kopf war gegen das Fenster gerichtet und die Symmetrieaxe des dem Licht ausgesetzten Kiemenkranzes stand in der Richtung der von aussen und oben fallenden intensiveren Strahlen des Himmelslichtes. Ich wartete nun ab, ob diese Orientirung eine dauernde sein würde. Bis zum 16. Februar 1890, also über 2 Monate, blieb das Aquarium unverändert: die Thiere blieben ebenfalls unverändert in der in Fig. 1 wiedergegebenen Stellung.

3. Am Nachmittag des 17. Februar 1890 wurde das Aquarium um eine verticale Axe um 180° gedreht und der Zinkkasten wieder so über das Aquarium gestülpt, dass die verschiebbare Wand wieder gegen das Fenster gerichtet war. Durch die Umdrehung des Aquariums war bewirkt worden, dass der bis dahin nach der Lichtquelle gerichtete Kopf der Thiere plötzlich der Zimmerseite des Aquariums zugekehrt war. Durch diese Umdrehung des Aquariums sollte ermittelt werden, ob bei einer Aenderung der Richtung der Lichtstrahlen die Thiere die heliotropische Krümmung rückgängig machen und ihren Kopf wieder der Lichtquelle zukehren würden. Im Laufe des Nachmittags und in der Nacht änderte sich im Aquarium nichts. Aber gegen Mittag des folgenden Tages fand ich zwei Thiere, welche sich am Morgen noch in der Stellung AB (Fig. 3a) befunden hatten, in der Stellung AB_1 ; F bedeutet dabei die Ebene des Fensters. Das Stück DB der Röhre hatte um den Punkt D als Centrum die Fläche DBB_1 beschrieben. In dem gleichen Sinne trat an demselben und im folgenden Tage eine Aenderung der Orientirung aller übrigen Thiere ein. Bei diesem Versuche war aber in Bezug auf die Richtung der Strahlen noch ein zweiter Umstand modificirt worden; nämlich die Wand $abcd$ war weiter heruntergelassen, so dass fast nur horizontale Strahlen ins Aquarium einfielen (Fig. 2). Ich wollte damit ermitteln, ob nunmehr auch die Thiere der Richtung der Lichtstrahlen wieder folgen und sich ebenfalls nahezu horizontal einstellen würden. Das trat in der

Fig. 3a.

That ein. Am 22. II. 1890, also 5 Tage nach der Umkehr, war die Orientirung erreicht, welche in Fig. 2 wiedergegeben ist. Die Thiere haben die Köpfe gegen die Lichtquelle gewendet und die Axe ihres Kiemenkranzes steht in der Richtung der Lichtstrahlen nahezu horizontal. Bis gegen Ende März liess ich die Bedingungen des Versuches unverändert, und bis dahin blieben die Thiere auch in der gleichen Orientirung.

4. Fallen die Lichtstrahlen vertical von oben in das Aquarium, so richtet auch die Spirographis ihre Röhre vertical aufwärts, so dass sie in ihrer Orientirung vollkommen einem im Freien vertical wachsenden Spross gleicht. Ich stellte diesen Versuch in einem anderen Aquarium an, in welches die Lichtstrahlen wesentlich nur von oben her einfelen. Man findet die Thiere meist auch in dieser Stellung im Schauaquarium der zoologischen Station in Neapel, in welches das Licht wesentlich von oben her einfällt; nur dass hier, wo freischwimmende Thiere die Orientirung der Spirographis leicht stören, die Orientirung nicht immer eine so präzise ist, wie bei Vermeidung aller störenden Nebenumstände in besonderen Versuchsaquarien.

5. Aus den vorhergehenden Versuchen folgt, dass die Schwerkraft, wenn sie mit dem Licht zusammen auf die Thiere wirkt, nur einen minimalen Effekt auf die Orientirung der Thiere erzielen kann. Es musste noch untersucht werden, ob in einem vollkommen dunkeln Raum unter dem Einfluss der Schwerkraft

allein nicht etwa eine geotropische Aufrichtung der Thiere zu Stande komme.

Ich legte am 21. III. 1890 eine grössere Zahl von *Spirographis* horizontal auf den Boden eines im Dunkelmzimmer stehenden Aquariums: Am 24. III. hatten die Thiere das aborale Ende der Röhre meist befestigt. Dann wurde das orale Ende der Röhre soweit erhoben, dass die Kiemen den Boden nicht mehr berührten. Die Axe der Spirale stand dabei nicht etwa vertical (wie bei verticalem Einfall der Lichtstrahlen, oder wie es hätte der Fall sein müssen, wenn das Thier geotropisch reizbar wäre), sondern sie bildete einen sehr kleinen Winkel mit dem Horizont. So blieben die Dinge bis zum Ende des Versuches, der Mitte April abgebrochen wurde. Die Schwerkraft hat also auf die Orientirung von *Spirographis* Spallanzani keinen wesentlichen Einfluss.

6. Die Contactreizbarkeit der Kiemen der *Spirographis* äussert sich darin, dass dieselben von festen Flächen weg gekrümmt werden. Diese Art der Reizbarkeit kann das Resultat bei heliotropischen Versuchen an diesen Thieren beeinflussen. Ich hatte mehrere Exemplare dieser Thiere auf den Boden eines Aquariums gelegt, das so flach war, dass die Thiere sich nicht aufrichten konnten. Die *Spirographis* wurde so in das Aquarium gelegt, dass ihre Längsaxe senkrecht zur Seite *a b* (Fig. 3b) des Aquariums lag und dass das Fussende *M* der Röhren die Glaswand *a b* berührt. Diese Wand *a* war dem Fenster zugewendet und der Ebene desselben parallel. Die Thiere hefteten den Fuss an der Wand *a b* fest und begannen darauf die ihnen

Fig. 3b.

eigenthümliche heliotropische Krümmung auszuführen, wobei der Kopf der Lichtquelle zugekehrt wurde und die Röhre gegen die Lichtquelle konkav wurde. Die Röhre $M N$ ging in die Lage $M N_1$ über. Sobald aber bei fortschreitender Krümmung die Tentakel die Glaswand $a b$ berührten, wurde die Spitze N_1 ein wenig von der Glaswand weggebogen. Die heliotropische Krümmung erstreckte sich nun der Reihe nach auf alle Elemente der Röhre $M N$, so dass endlich die Spirographis in die Lage $M N_2$ gerieth, in welcher sie während der Beobachtungsdauer von 4 Monaten auch blieb.

Ich habe den gleichen Versuch mit dem gleichen Erfolg mehrere Male angestellt.

7. Die heliotropischen Erscheinungen bei Spirographis traten sowohl im directen Sonnenlicht, wie im diffusen Tageslicht ein. Die Lichtintensität, welche eben noch ausreicht diese Erscheinungen auszulösen, kann sehr gering sein. Ich habe noch nicht untersucht, wie die Strahlen verschiedener Brechbarkeit sich bei diesen Thieren hinsichtlich ihrer Wirksamkeit verhalten. Da aber bisher für Pflanzen sowohl wie für Thiere die stärker brechbaren Strahlen sich als die heliotropisch wirksameren erwiesen haben, so ist zu vermuthen, dass auch Spirographis keine Ausnahme machen wird.

8. Sachs hat bekanntlich das Gesetz aufgestellt, dass radiäre Pflanzen orthotrop sind, d. h. ihre Längsaxe in die Richtung der Lichtstrahlen resp. der Schwerkraft stellen. Es wird dem Leser nun aufgefallen sein, dass Spirographis, deren Körper, wie der aller Anneliden, dorsiventral und nicht radiär gebaut ist, sich gegen das Licht verhält wie ein radiäres Pflanzenorgan. Ich habe aber schon hervorgehoben, dass nur die radiär angeordneten Kiemen des Thieres dem Licht exponirt sind, während das übrige Thier in der Röhre dem Licht entzogen ist. Es zeigen also die hier mitgetheilten Beobachtungen, dass ein radiäres thierisches Organ ebenfalls dem von Sachs für die Pflanzen aufgestellten Orientierungsgesetz unterliegt (obwohl doch Spirographis ein Centralnervensystem besitzt, und die Pflanze nicht).

Es ist ferner von physiologischem Interesse, dass gerade das Athmungsorgan der Spirographis von so hoher Lichtempfindlichkeit ist, dass die räumliche Orientirung des ganzen Thieres

wesentlich von dieser Lichtempfindlichkeit abhängt. Dieser Umstand kann vielleicht später eine andere Eigenthümlichkeit begreiflich machen, dass *Branchiomma*, eine der *Spirographis* in der Structur sehr ähnliche *Serpulide*, an seinem Kiemenblatt hochentwickelte Augen besitzt.

9. Nimmt man die *Spirographis* vorsichtig aus ihrer Röhre heraus, so ist sie ausser Stande, ihren Körper vom Boden aufzurichten. Sie kriecht dann, ähnlich wie ein Regenwurm, nur viel träger umher. Ich habe solche Thiere gelegentlich an die Fensterseite des Aquariums kriechen sehen. Sie schienen jedoch durch die Contactreize, denen sie in diesem Zustand fortwährend ausgesetzt sind, zu leiden; sie gingen in einigen Tagen alle zu Grunde.

10. Ueber den mechanischen Vorgang, durch welchen die heliotropische Krümmung der Röhre bei diesen Thieren zu Stande kommt, vermag ich einstweilen keinen Aufschluss zu geben. Die Wand der Röhre eines ausgewachsenen Thieres erreicht eine Dicke von etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ mm oder darüber. Sie ist sehr biegsam und elastisch. Nimmt man ein Thier, nachdem die Röhre heliotropisch gekrümmt ist, aus der Röhre heraus, so behält die Röhre dennoch dauernd die Krümmung bei. Es muss also die Wand auf der nach aussen konkaven Seite der Röhre dauernd verkürzt sein. Man könnte denken, dass die Elastizitätsgrenze der Röhre so niedrig liege, dass ähnlich wie bei einem Bleistab, die Röhre die ihr durch die Muskelkraft des Thieres ertheilte Krümmung beibehielte. Das ist nicht der Fall. Ich führte in eine gerade Röhre von *Spirographis* einen dicken Bleistab und bog ihn dann so, dass die Röhre stark gekrümmt wurde und liess den Bleistab in der Röhre. Als ich nach 8 Tagen den Bleistab aus der Röhre herauszog, behielt die Röhre nur eine Spur der ihr aufgedrungenen Krümmung bei. Ebenso wenig gelang es mir, in dieser Weise eine heliotropisch gekrümmte Röhre wieder gerade zu machen; wie ich aber schon angedeutet habe, macht die *Spirographis* ihre gekrümmte Röhre bei passender Aenderung der Richtung der Lichtstrahlen in wenigen Stunden wieder gerade, und zwar so, dass die Röhre jetzt dauernd gerade bleibt. Auch die aufgeschnittene Röhre behält ihre Krümmung bei. Es steht aber dem Thiere ausser der unmittelbaren Anwendung von Druck und Zug noch

ein anderes Mittel zur Verfügung, die Orientirung der Röhre dauernd zu ändern: nämlich die Ausscheidung von Secret und die Neubildung einer inneren Schicht der Röhre. Der Gedanke, dass die Beständigkeit der Krümmung auf diesem Wege erreicht wird, wird unterstützt durch die Thatsache, dass die innerste Schicht der Röhre viel elastischer ist als die äusseren Schichten, so dass durch einseitige Neubildung einer inneren Schicht die Röhre bleibend gekrümmt werden kann. Das geht aus folgenden Umständen hervor: Schneidet man eine Röhre der Länge nach auf, so rollen sich die Schnittränder stark nach innen ein. Löst man — was leicht gelingt — die einzelnen Schichten der Röhre ab, so sieht man, dass diese Einrollung bei den inneren Schichten stärker ist als bei den äusseren und am stärksten bei der innersten, jüngsten Schicht. Es würde also die Neubildung einer inneren Schicht auf einer Seite der Röhrenwand genügen, um die Röhre dauernd gekrümmt zu erhalten. Unmittelbar lässt sich eine solche Neubildung nicht beobachten. Auch die Erwartung, die eine Seite der Röhrenwand dicker zu finden als die andere, wurde durch den Umstand getäuscht, dass in der Dicke der Wand völlig gerader Röhren an verschiedenen Stellen desselben Querschnitts die grössten Differenzen vorhanden waren, so dass die Dickenverhältnisse der Wandung gar nicht als Kriterium für unsere Frage zu benutzen waren. Ich kann deshalb die folgende Vermuthung über das Zustandekommen der heliotropischen Krümmung der Röhre nur unter dem Vorbehalt mittheilen, dieselbe später von Neuem zu prüfen und event. zu berichtigen. Ich denke mir, dass bei einseitiger Beleuchtung das Thier zunächst die Axe des Kiemenblattes möglichst in die Richtung der Lichtstrahlen zu bringen sucht und dabei möglicherweise die Röhre mit Hülfe seiner Muskelkraft krümmt. Da aber die Röhre vermöge ihrer Elastizität ihre ursprüngliche Stellung wieder einzunehmen sucht, so muss sich der Körper der *Spirographis* an der inneren Wand der Röhre stärker reiben. Diese stärkere Reibung bedingt eine stärkere Ausscheidung des Secrets der Hautdrüsen, welches das Material der Röhre bildet. Dass in der That die Reibung zur Ausscheidung des Hautsekrets und zur Bildung der Röhre führt, habe ich bei einer Aktinie (*Cerianthus membranaceus*) direct nachweisen können. Für *Spirographis* habe ich Folgendes konstatiren können, was auf ähnliche Verhältnisse hinweist. Ich schnitt

kleine Stücke aus der Röhre heraus. Infolge dessen musste das Thier bei seinen Bewegungen sich an den Schnittträger reiben und in der That fand hier in kurzer Zeit eine starke Ausscheidung von Secret statt, so dass die Oeffnung bald durch eine neugebildete Membran geschlossen war. Zweitens findet eine Reibung beständig an dem vorderen Rand der Röhre statt, wenn das Thier den Kopf herausstreckt. In der That findet auch hier ein ständiges Längenwachsthum der Röhre statt, wie man aus Fig. 4 ersehen kann. Ich hatte in diesem Falle aus der Röhre bei *a* ein langes und breites Stück *a a*, herausgeschnitten, so dass das vorderste Stück der Röhre *a, b* nur durch ein dünnes Stück *p* mit der übrigen Röhre zusammenhing. Das Thier steckte von nun an seine Kiemen bei *a* heraus und benutzte den Theil *a, b* der Röhre nicht weiter. In wenigen Tagen wurde neue Substanz bei *a* angesetzt und im Lauf von 3 Wochen war das Stück *a c* neugebildet, das sich auch schon durch seine helle Farbe als neugebildet charakterisirte. Gleichzeitig hatte ich das aborale Ende der Röhre bei *d* völlig abgeschnitten. Vor meinen Augen kam es bei dem Hingleiten des aboralen Endes des Thieres auf dem Sande zu einer Ausscheidung eines klebrigen Hautsekrets, an dem die Sandpartikel haften. Auf diese Weise bildete sich das neue Röhrenstück *d e*, bestehend aus den durch das Drüsensecret der Röhre mit einander verkitteten Sandtheilen. Im Inneren war das neugebildete Röhrenstück völlig glatt. Die Sekretion der Hautdrüse findet eben so lange statt, bis keine nennenswerthe Reibung mehr vorhanden ist. — Wenn ich *Spirographis* aus dem Gehäuse herausnahm und in ein glattes Reagenzglas brachte, so fand so gut wie keine Sekretion statt. Nur aus den Parapodien wurde in Form langer feiner Fäden ein Sekret ausgeschieden, ähnlich dem aus den Spinndrüsen der Spinnen hervorgehenden. Wurde aber die aus dem Gehäuse befreite *Spirographis* auf Sand gelegt, so bildete sich zunächst die Hülle am aboralen Ende aus den Sandpartikeln. Eine vollkommene Röhrenbildung aber habe ich bei solchen ganz aus dem Gehäuse befreiten Thieren nicht beobachtet, da sie alle bald starben.

II.

Spirographis Spallanzanii erreichte ihre heliotropische Orientirung bei einseitiger Beleuchtung durch Krümmung ihrer biegsamen Röhre; ein Zuwachs der Röhre war dabei nicht nöthig. Nun gibt es andere Serpuliden, deren kalkhaltige Röhre starr und unbiegsam ist. Diese Serpuliden exponiren wie *Spirographis* dem Licht ihr Kiemenblatt, welches auch hier wieder seiner Struktur nach wie ein radiäres Organ reagiren muss. Es muss deshalb eine solche Serpulide, wenn sie heliotropisch reizbar ist, die Längsaxe ihrer kreisylindrischen Röhre in die Richtung des Lichtstrahls stellen. Bringt man die Kalkröhre in eine andere Orientirung gegen den Lichtstrahl, so bleiben dem Thier nur zwei Möglichkeiten, die richtige Orientirung wiederzugewinnen: entweder die Kalkröhre zu verlängern und den neu hinzuwachsenden Theil so lange zu krümmen, bis die Symmetrieaxe der Röhre wieder in der Richtung des Lichtstrahls steht, oder die Röhre ganz zu verlassen und eine neue in der gesetzmässigen Orientirung zu bauen. Das erstere trifft zu. Ich stellte Versuche an *Serpula uncinata* an. Diese Anneliden bewohnen kalkhaltige Röhren und leben gesellig. Man findet im Golf von Neapel grosse weisse Blöcke, die lediglich aus den Röhren unzähliger solcher aneinandergefügter Wurmröhren bestehen. Es fiel mir an solchen Blöcken auf, dass die einzelnen Röhren alle gleiche Richtung hatten und zwar liess sich bei Blöcken, an welchen die Basis, mit der sie auf dem horizontalen Boden auflagen, deutlich zu erkennen war, ersehen, dass die Röhren mit der Längsaxe vertikal im Wasser gestanden haben mussten. Die Serpulen können sich in der Röhre, ähnlich wie die *Spirographis*, frei bewegen. Ich legte nun einen grossen Block, der aus zahlreichen Wurmröhren bestand und dessen einzelne Röhren alle fast mathematisch genau geradlinig und parallel waren, so auf den Boden des Aquariums, dass die Längsaxe *a b* der Röhre, welche vorher vertikal stand, jetzt eine horizontale Lage erhielt (Fig. 5). Das Licht fiel von oben her ins Aquarium. Im Laufe der nächsten Tage bemerkte ich, dass die Serpulen, welche, wie *Spirographis*, nur ihre radiär angeordneten Kiemen dem Lichte darbieten, dieselben stark zenithwärts bogen. Dann begannen einzelne Röhren zu wachsen und zwar in der Weise, dass die neu hinzugewachsenen

Stücke der Röhren alle deutlich sich aufwärts krümmten und zwar so lange, bis die Spitze der Röhre die Richtung der Lichtstrahlen (die in diesem Falle mit der Richtung der Schwerkraft zusammenfiel) erreicht hatte. Von da ab wuchsen die Röhren in der Richtung der Lichtstrahlen (und der Schwerkraft) weiter. Nach 6 Wochen war der Block mit aufwärts gekrümmten Röhren übersät, während nicht eine einzige Röhre in der ursprünglichen Richtung *a b* weiter gewachsen war. Die Zeichnung giebt diese Aufwärtskrümmung am freien Rand wieder. Es ist also hier der Sachs'schen Theorie des Geotropismus und Heliotropismus entsprechend der Endeffekt wieder der, dass die Axe der wie ein radiäres Organ reagirenden Kiemen in die Richtung der Lichtstrahlen (und der Schwerkraft) gestellt wurde. Während aber dieser Effekt bei *Spirographis* (deren Röhre biegsam ist) durch Orientirungs-Aenderung der alten Röhre erreicht wird, wird der gleiche Effekt bei *Serpula*, deren Röhren unbiegsam sind, durch heliotropische Krümmung des im Wachsthum begriffenen Theiles der Röhre erreicht.

In dem eben angeführten Versuch war die Richtung der Lichtstrahlen identisch mit der Richtung der Schwerkraft. Ich habe einstweilen noch nicht entscheiden können, ob nur das Licht die Orientirung der Röhren bestimmt, oder ob auch die Schwerkraft daran einen Antheil hat. Ich hoffe später noch Versuche darüber anstellen zu können.

III.

1. Ich habe mich bemüht, noch andere Thiere aufzufinden, bei welchen heliotropische Krümmungen nur im wachsenden Theile derselben stattfinden. Diese Bemühungen hatten Erfolg bei *Hydroidpolypen*. Stämme von *Sertularia* (*polyzonias*?) wurden nahe der Wurzel abgeschnitten und mit der Spitze verkehrt in Sand gesteckt, so dass das Schnittende jetzt nach oben lag. Die Stämme wurden an das Fenster gestellt, durch welches das Licht schräg von aussen und oben einfiel. Sie begannen zu re-

generiren; aus der Schnittstelle wuchsen sowohl neue polypentragende Sprosse, als auch neue Wurzeln hervor¹⁾; aber während die neuen Sprosse zum Fenster hin und zenithwärts wuchsen, wuchsen die Wurzeln zimmerwärts und gegen den Boden. Die polypentragenden Sprosse sind positiv, die Wurzeln negativ heliotropisch. Dass die negativ heliotropischen Elemente echte Wurzeln waren, liess sich auch dadurch zeigen, dass sie mit einem festen Körper in Contact gebracht an der Oberfläche desselben sich festhefteten und dicht an der Oberfläche weiter wuchsen. Nur mit Anwendung von Gewalt war es möglich, sie von der Oberfläche loszulösen. Die polypentragenden Sprosse haben diese Art von Contactreizbarkeit, sich an die Oberfläche fester Körper festzuheften, nicht. Die heliotropischen Erscheinungen lassen sich mit Hülfe der Figg. 6, 7 u. 8 ohne viele Worte klar machen. *a b* ist der alte Stamm, *b* die Schnittstelle, bis *a c* steckte der Stamm im Sande. Die an der Schnittstelle *b* neugebildeten Wurzeln W_1 entspringen aus der Schnittstelle und krümmen sich vom Licht fort gegen die Zimmerseite und zum Boden. Die neuentstehenden polypentragenden Sprosse *S* wachsen aufwärts und zum Fenster. Der Pfeil giebt die Richtung der Strahlen des Himmelslichtes bei diesem Versuche an.

2. In diesen Versuchen entstanden gelegentlich mitten am alten Stamme neue Ausläufer, welche in Bezug auf ihre Contactreizbarkeit wie Wurzeln reagirten. Solche Ausläufer, welche sich an festen Körpern anhefteten, waren stets negativ heliotropisch. Sie wuchsen abwärts und gegen die Zimmerseite und blieben frei von Hydranthen. Vgl. Fig. 6 W_2 .

Dagegen sah ich auch, wenngleich viel seltener, an den alten Stämmen neue polypentragende Sprosse entstehen; diese wuchsen in umgekehrter Richtung, nämlich zenithwärts.

3. Dass es in der That bei *Sertularia* nur der wachsende Theil ist, der die heliotropischen Krümmungen ausführt, konnte ich durch folgenden Versuch konstatiren. Einer grösseren Zahl von *Sertularien*stämmen wurde die Spitze abgeschnitten. Dieselbe begann im Lauf von wenigen Tagen neu zu sprossen; der neu sprossende Theil ist in seiner Farbe auf-

1) Was für die Theorie der Organbildung von Bedeutung ist.

fallend vom alten Stamm verschieden; während dieser (durch aufgelayerte Algen?) bräunlich ist, ist die Farbe des neu sprossenden Theiles ein helles Gelb. Die neu sprossenden Elemente krümmten sich so lange, bis die Spitze in die Richtung der Lichtstrahlen gekommen war und wuchsen alsdann in der Richtung der Lichtstrahlen weiter. Am alten Theil des Stammes trat in dieser Zeit keine Aenderung der Orientirung ein, ebensowenig bei anderen unversehrt gelassenen Stämmen, an denen in dieser Zeit kein Längenzuwachs stattfand.

Inwieweit die Schwerkraft bei diesen Versuchen eine Rolle spielt, habe ich nicht genau feststellen können. Meine im Dunkelmzimmer kultivirten Sertularien hörten auf zu wachsen; ob bloss infolge des Lichtmangels, bezweifle ich.

3. Der Einfluss des Lichtes (und event. der Schwerkraft) erstreckt sich nicht nur auf die Orientirung der neu gebildeten Organe, sondern auch auf den Ort der Organbildung. Ich habe (und nicht allein bei Sertularia) beobachtet, dass die neuen polypentragenden Aeste stets auf der zenithwärts gerichteten Seite des Stammes entstehen. So entsteht in Fig. 8 ein neuer Spross *S* auf der zenithwärts (der Lichtquelle) zugekehrten Seite des Ausläufers *W*₁. Ich gehe auf diese Dinge hier nicht näher ein, da sie Gegenstand einer demnächst erscheinenden Arbeit über die Form der Thiere sein werden.

Die hier mitgetheilten Versuche an Sertularia sollen nur dazu dienen, um das allgemeine Bild des thierischen Heliotropismus zu vervollständigen und die Thatsache der Identität des thierischen und pflanzlichen Heliotropismus zu erweitern. Dagegen ist die spezielle Erforschung der heliotropischen Verhältnisse bei Hydroidpolypen noch Aufgabe kommender Untersuchungen. Dass sie interessant und fruchtbar ist, zeigt die schöne eben erschienene Abhandlung von Hans Driesch: „Heliotropismus bei Hydroidpolypen“¹⁾, die ihn zu folgendem Resultat geführt hat: „Die unter ungünstigen Verhältnissen von Sertularella polyzonias an Stelle von Personen erzeugten Stolonen sind bis auf den ersten, von Anfang an sich vom Licht abwendenden, zuerst positiv und werden nach Erzeugung ihrer Tochterstolonen negativ heliotropisch. Sie entstehen an der dem Licht zugewendeten Seite des Mutterstolo“

1) Zoologische Jahrbücher Bd. V.

(S. 152). Die Beobachtung von Driesch lässt sich mit meinen Beobachtungen sehr wohl vereinigen. Ich komme darauf in meiner Abhandlung zur physiologischen Morphologie der Thiere zurück.

Die Resultate dieser Abhandlung lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Gewisse festsitzende Thiere (Serpuliden, Hydroidpolypen), welche der Structur ihrer dem Licht exponirten Organe entsprechend wie radiäre Organismen auf Licht und Schwerkraft reagiren müssen, stellen die Symmetrie-Axe des radiären Organs dauernd in die Richtung des Lichtstrahls, wie radiäre festsitzende Pflanzenorgane.

2. Der Umstand, dass derartige festsitzende Thiere, wie die Serpuliden, ein centrales Nervensystem besitzen, die Pflanzen dagegen nicht, bedingt keinen Unterschied in dem heliotropischen Effekt.

3. Handelt es sich um einseitigen Einfall der Lichtstrahlen, so treten bei den erwähnten Thieren dauernde heliotropische Krümmungen ein, wie bei festsitzenden pflanzlichen Organen im gleichen Falle.

4. Es giebt festsitzende Thiere, welche diese heliotropische Krümmung, wie viele Pflanzen, nur durch Wachsthum erreichen. Dahin gehören u. a. Sertularia und Eudendrium, bei welchen sich nur die im Wachsthum begriffenen Theile heliotropisch zu krümmen im Stande sind, und dahin gehört ferner Serpula uncinata, welche die Orientirung ihrer sonst starren Röhre nur in dem wachsenden Theil derselben zu verändern im Stande ist.

5. Spirographis Spallanzanii, deren Röhre biegsam ist, erreicht ihre heliotropische Krümmung ohne Wachsthumerscheinung, wie auch gewisse mit Gelenken versehene Pflanzenorgane die heliotropische Orientirung ohne Wachsthumerscheinungen erreichen können.

Wenn ich mit dem hier Mitgetheilten auch meine Untersuchung über den Heliotropismus noch nicht für abgeschlossen halte, so glaube ich doch damit gezeigt zu haben, dass auch der Heliotropismus festsitzender Thiere im Wesentlichen durchaus identisch ist mit dem Heliotropismus festsitzender Pflanzen. Was den Heliotropismus frei beweglicher Thiere betrifft und was die Bedeutung angeht, welche der Heliotropismus für die Lebensgestaltung der Thiere hat, so findet der Leser, der sich dafür interessiert, Näheres in meinen früheren Arbeiten.

Anhang.

Ueber den Instinkt und den Willen der Thiere.

1. In den biologischen Wissenschaften giebt es noch immer Autoren, welche den „Instinkt“ und den „Willen“ der Thiere wie einen bewegungsbestimmenden Umstand behandeln, so dass der Naturforscher, wenn er in das Gebiet der belebten Natur eintritt, hier auf eine ganz neue Kategorie von Ursachen trifft, nämlich solche, die vor unseren Augen angeblich fortwährend grosse Effekte üben, ohne dass es möglich wäre, in der Technik von diesen Ursachen jemals Gebrauch zu machen. Der „Instinkt“ und der „Wille“ der Thiere steht als bewegungsbestimmender Umstand auf derselben Stufe wie die übernatürlichen Mächte der Theologen, die auch angeblich bewegungsbestimmende Umstände sind, auf die sich aber ein Techniker leider auch nie würde verlassen können.

Meine Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere führten mich darauf, in einigen Fällen, in welchen nach bisheriger Annahme ein Thier „freiwillige“ oder „instinktive“ Bewegungen ausführte, die Umstände näher zu analysiren, welche die jedesmalige anscheinend „zufällige“ Richtung der Bewegung näher bestimmen. Da, wo ich der Ursache solcher „freiwilligen“ oder „instinktiven“ Bewegungen der Thiere nachging, stiess ich bis jetzt ausschliesslich auf solche Umstände, welche auch in der unbelebten Natur als bewegungsbestimmend bekannt sind, so dass es möglich ist, mit Hilfe dieser selben Ursachen die „freiwilligen“ Bewegungen eines lebenden Thieres ebenso sicher und eindeutig

zu beherrschen, wie der Techniker bisher die Bewegungen der unbelebten Natur beherrscht hat. Was man für den Effekt des Willens oder des Instinktes hielt, das war in Wirklichkeit Effekt des Lichtes, der Schwerkraft, der Reibung, chemischer Kräfte u. s. f. Ich will das etwas näher ausführen.

Die Stellung, welche die Röhre von *Spirographis Spallanzani* im Raume hat, ist, wie wir vorhin sahen, so, dass das Thier den oralen Pol dem Licht zukehrt und die Axe seines radiären Kiemenblattes in die Richtung der Lichtstrahlen stellt. Die Richtung der Lichtstrahlen ist der Umstand, welcher die Orientirung dieses Thieres eindeutig bestimmt. Wenn es in der Technik darauf ankäme, eine grosse Zahl von lebenden *Spirographis* dauernd und „spontan“ in einer bestimmten räumlichen Orientirung zu erhalten, so würden unsere Untersuchungen anregen, wie man das zu machen hätte: es wäre nur nöthig, die Lichtstrahlen in der gewünschten Richtung auf die Thiere fallen zu lassen. Versuche es doch Einer mit dem „Instinkt“ oder dem „Willen“, die *Spirographis* zu einer bestimmten räumlichen Orientirung zu zwingen: er wird den Lichtstrahl zu Hülfe nehmen müssen, um zum Ziele zu gelangen; auch wenn er hinterher glaubt, dass ausser, neben, vor, hinter oder zwischen dem Lichtstrahl noch der „Instinkt“ oder der „Wille“ des Thieres als bewegungsbestimmender Umstand mit thätig gewesen sei. Er wird sich ferner überzeugen, dass die Richtung des Lichtstrahls, falls genügende Intensität desselben vorhanden ist, allein und eindeutig die Orientirung zu bestimmen im Stande ist.

Die Richtung der „freiwilligen“ Bewegungen der geflügelten Blattläuse ist bestimmt durch die Richtung der Lichtstrahlen. Die Thiere sind gezwungen, den oralen Pol dem Licht zuzukehren und in der Richtung des Lichtstrahles sich zu bewegen. Bringt man die Thiere in ein durchsichtiges Gefäss, so leben und sterben sie an der dem Lichte zugekehrten Seite desselben. Wenn es darauf ankäme, diese Thiere zu zwingen, sich in einer bestimmten Richtung zu einem bestimmten Ziele „freiwillig“ zu bewegen, der weiss jetzt, wie er das zu machen hat: er lässt hinreichend intensives Licht in der gewünschten Richtung auf die Thiere fallen.

Die Richtung der Lichtstrahlen, und zwar der stärker brechbaren, bestimmt bekanntlich auch die Orientirung pflanzlicher

Gebilde. Der Botaniker lenkt mit Hülfe des Lichtstrahls die Orientirung pflanzlicher Organe so, dass sie seinen Zwecken entspricht. Welchen Sinn hätte es für ihn zu behaupten, dass ausser dem Lichtstrahl auch noch der „Wille“ oder der „Instinkt“ der Pflanze mitwirkte, wenn die Orientirung schon durch das Licht allein und eindeutig bestimmt ist? Das Abhängigkeitsverhältniss der thierischen Bewegungen vom Licht ist aber, wie ich gezeigt habe, Punkt für Punkt identisch mit dem Abhängigkeitsverhältniss der pflanzlichen Bewegungen vom Licht. Man hat mir aber trotzdem eingewendet, dass für die Orientirung der Pflanzen bei passender Versuchsanordnung zwar das Licht allein bestimmend sei, bei den Thieren aber, bei denen es ja allerdings auch bei passender Versuchsanordnung allein und eindeutig bestimmend ist, sei doch noch der Instinkt und der freie Wille mit bestimmend.

Wie in den eben erwähnten und in vielen anderen in meiner Abhandlung über Heliotropismus angeführten Beispielen die Richtung der Lichtstrahlen (und zwar insbesondere der stärker brechbaren) der wesentliche Umstand ist, welcher die Bewegungen der Thiere bestimmt, so ist es in anderen Fällen die Schwerkraft, in wieder anderen der Contact fester Körper, in noch anderen chemische Kräfte u. s. f.

2. Um in jedem Falle „freiwilliger“ Bewegung eines Thieres die Ursache mit anzugeben, welche die Bewegung bestimmt, bezeichnete ich die Bewegungen nach dieser ihrer äusseren Ursache; da es uns ja darauf ankommt, diese „freiwilligen“ Bewegungen zu beherrschen. Ich sprach deshalb, wie es in der Pflanzenphysiologie schon lange geschieht, von Heliotropismus, wenn die Richtung des Lichtstrahls dem Thiere die Richtung der Bewegung oder die Orientirung vorschreibt, von Geotropismus, wenn es die Schwerkraft ist, von Stereotropismus, wenn der Contact fester Körper die Orientirung oder die Bewegung bestimmt u. s. f.

Ein Zoologe warf mir vor, was denn damit gewonnen sei, wenn ich das als Stereotropismus bezeichne, was man bisher als Instinkt bezeichnet habe. Es handelte sich um die Erscheinung, dass gewisse Thiere sich in den Spalten fester Körper verkriechen und jener Zoologe meinte, dass die Thiere das eben „aus Instinkt“ thun. Wenn der Physiker die Beobachtung macht, dass Flüssigkeiten in einer Capillare aufsteigen oder dass die eine Flüssigkeit in einem Glasrohr einen konvexen, die andere einen konkaven

Meniskus bildet, so wird er weniger genügsam sein als jener Zoologe, für den alles „aus Instinkt“ geschieht. Der Physiker wird nach den näheren Umständen, welche die Erscheinung bestimmen, suchen. Das Gleiche scheint mir auch die Aufgabe eines Naturforschers den Lebenserscheinungen gegenüber zu sein; eine Aufgabe, die durch die Bezeichnung, das sei „Instinkt“, gar nicht einmal erkannt, geschweige denn gelöst wird. So lag es vom naturwissenschaftlichen Standpunkt aus zunächst nahe anzunehmen, dass das Licht es sei, welches die Thiere bestimme, in die Spalten sich zu verkriechen. Allein ich konnte feststellen, dass die Thiere auch dann in die Lücken zwischen festen Körpern eindringen, wenn man völlig durchsichtige Körper wählt und diese dem vollen Licht aussetzt; und zweitens, dass sie es auch dann noch thun, wenn sie sich in einem völlig finsternen Raume befinden. Das Licht ist also nicht die physikalische Ursache, welche jene Erscheinung bestimmt. Ich stellte das für Forficula, Ameisen, Larven von Musca vomitoria u. a. fest. Vor mir hat Plateau ein ähnliches Verhalten für Cryptops festgestellt, was mir damals noch unbekannt war. Die Ursache für dieses Eindringen der Thiere in enge Räume ist also nicht das Licht, sondern der allseitige Contact mit festen Körpern und zwar der dadurch erzeugte Druck und die Reibung. Was diese Einsicht, dass das Licht mit dieser Erscheinung nichts zu thun hat, sondern dass es die durch den Contact fester Körper erzeugte Reibung resp. Druck ist, vor der Phrase, dass es der Instinkt sei, voraus hat, ist der Umstand, dass Druck und Reibung physikalische Agentien sind, die wir, wie das Licht, quantitativ und qualitativ beherrschen und mittelst deren wir dem Thier seine „freiwillige“ Bewegung oder seine „freiwillige“ Orientirung eindeutig vorschreiben können. — Ich will nun bei dieser Gelegenheit noch mittheilen, dass, wie es eine grosse Zahl von Thieren giebt, welche gezwungen sind, ihren Körper möglichst allseitig mit festen Körpern in Contact zu bringen, es auch andere giebt, welche die gerade entgegengesetzte Art von Reizbarkeit zeigen und von jedem festen Körper, mit dem sie zufällig in Contact kommen, sich sofort zurückziehen. Dahin gehören die Nauplien von Balanus perforatus, die kleinen Mysiden des Golfes von Neapel, das Kiemenblatt von Spirographis Spallanzani u. s. f. Dass aber die von

mir als Stereotropismus bezeichnete Form von Reizbarkeit eine hervorragende Rolle in den Lebenserscheinungen spielt, geht schon daraus hervor, dass das Eindringen der Spermatozoen ins Ei, wie Untersuchungen von Dewitz¹⁾ zeigen, von dieser Art von Reizbarkeit abhängt und dass ferner auch die Wanderungen der Leukocythen in hervorragender Weise durch diese Contactreizbarkeit bestimmt werden. — Ich habe ferner inzwischen bei Untersuchungen über den Einfluss äusserer Reizursachen auf die Körperform gefunden, dass dieser Stereotropismus sowohl die Form, als auch die Grösse und Schnelligkeit des Wachsthums gewisser Organe beeinflusst. Es handelte sich um Versuche an Hydroidpolypen. Was die Form betrifft, so gelang es mir, stereotropische Krümmungen (vom festen Körper fort) mit derselben Sicherheit bei gewissen Organen zu erzielen, wie es mir gelungen ist, heliotropische Krümmungen bei Thieren zu erzielen. Was die Schnelligkeit und die Grösse des Längenwachsthums betrifft, so erreichen gewisse Organe, wenn sie frei wachsen, in der gleichen Zeit bei sonst völlig gleichen Bedingungen nur den zehnten Theil der Länge, den sie erreichen, wenn sie sich in einseitiger Berührung mit einem festen Körper befinden. Ich glaube also durchaus keinen Missgriff und durchaus nichts Unnützes gethan zu haben, wenn ich auf die Bedeutung dieser Contactreizbarkeit im Thierreich aufmerksam gemacht und es für nöthig befunden habe, sie mit einem besonderen Namen zu belegen.

3. Ich habe bisher Beispiele angeführt, in welchen eine einzige Reizursache die freiwilligen Bewegungen der Thiere bestimmte. Allein in einer grossen Zahl von Fällen sind die Bewegungen der Thiere nicht nur abhängig bloss von einer einzigen Reizursache; es wirken vielmehr häufig mehrere Ursachen gleichzeitig, und die auftretende Bewegung, deren Ursache dann wieder der „Wille“ sein sollte, ist eben nur die resultirende der verschiedenen gleichzeitig auftretenden Ursachen. Bei sehr intensivem Lichte geht die ausgewachsene Larve von *Musca vomitoria* in der Richtung des Lichtstrahls vom Lichte fort; sie geht dicht an einem neben ihrem

1) Dewitz, Ueber die Vereinigung der Spermatozoen mit dem Ei. Pflüger's Archiv Bd. 37. — Vgl. auch Massart, Sur l'irritabilité des spermatozoïdes de la grenouille. Bullet. de l'Académie Royale de Belgique Bruxelles 1888. (Wiederholung und vollständige Bestätigung der Versuche von Dewitz.)

Weg liegenden Fleischstück vorbei. Ist das Licht hinreichend schwach, so überwiegt der chemische Einfluss der vom Fleischstück ausgehenden flüchtigen Bestandtheile den orientirenden Einfluss des Lichtes und die Larve gelangt an's Fleisch. Bei anderen Thieren, die noch viel empfindlicher sind gegen chemische Reize, wie z. B. die männlichen Schmetterlinge, die bekanntlich von einem Weibchen rein durch chemische Einflüsse aus grosser Entfernung angelockt werden, kann der Heliotropismus ganz verdeckt werden durch diese chemischen Reizwirkungen. Es ist nicht in jedem Falle einfach, aus der jedesmal resultirenden Bewegung die einzelnen bewegungsbestimmenden Umstände festzustellen.

4. Es tritt noch ein zweiter komplizirender Umstand hinzu. Die Lebenserscheinungen sind Reizerscheinungen, d. h. sie sind nicht allein abhängig von den in jedem Augenblick wirkenden äusseren Ursachen, sondern von diesen und von den im Innern des Thieres vorhandenen Umständen zusammengenommen, und diese letzteren Umstände sind selbst variabel. Die Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere ergaben, dass dasselbe Thier in verschiedenen Epochen seiner Existenz sich dem Licht gegenüber verschieden verhalten kann. Die überwinterten und ungefütterten Raupen von *Porthesia chrysorrhoea* sind energisch positiv heliotropisch; haben die Thiere gefressen, so ist der Heliotropismus zwar noch nachweisbar; aber intensives Licht, das früher die Bewegung eindeutig bestimmte, wirkt jetzt nur mehr so, wie früher ganz schwaches Licht wirkte. Einige Zoologen haben auch im Anschluss an diese Beobachtung meine Versuche bemängelt und bemerkt, dass doch Versuche an so armen verhungerten Thieren nicht recht beweiskräftig seien. Es kann sich aber doch Niemand die Thatsache aus den Fingern saugen, dass die Raupe von *Porthesia chrysorrhoea* gerade bei leerem Magen ausserordentlich lichtempfindlich und noch dazu positiv heliotropisch ist, und es ist doch für einen naturwissenschaftlich Denkenden nicht etwa ein Mangel meiner Versuche, dass ich nachgewiesen habe, dass die hungernden Raupen von *Porthesia* empfindlicher gegen Licht sind, als die gefütterten. Es wäre natürlich ausserordentlich erleichternd für unsere weitere Erkenntniss der Abhängigkeit thierischer Bewegungen vom Licht, wenn es überall so wäre, dass im Hungerzustand ein Thier energisch heliotropisch wird; leider ist das nicht der Fall. Wenn die betreffenden Kri-

tiker meiner Arbeit sich die Mühe genommen haben würden, einige Seiten mehr in meinem Buch zu lesen, so würden sie gefunden haben, dass die Blattläuse gerade erst im gefütterten Zustand lichtempfindlich werden und zwar positiv heliotropisch, und dass die Larve von *Musca vomitoria* nur im völlig ausgefütterten Zustand energisch negativ heliotropisch wird u. s. f. Für die Ameisen hängt die Lichtempfindlichkeit, wie ich gezeigt habe, mit der Sexualität zusammen: die Männchen sind empfindlicher als die Weibchen, zur Zeit des Hochzeitsfluges tritt bei Männchen und Weibchen energischer Heliotropismus auf, während die sogenannten Arbeiterinnen davon so gut wie frei bleiben. Es kommen die Aenderungen im Sinne des Heliotropismus hinzu, der bei manchen Thieren in den verschiedenen Entwicklungsstadien stattfindet. So ist die ausgewachsene Larve von *Musca vomitoria* negativ heliotropisch, das geschlechtsreife Insekt dagegen positiv heliotropisch. Ein derartiges Verhalten ist sehr verbreitet.

Es finden sich endlich und nicht selten die Fälle, dass es möglich ist, durch den Einfluss des Lichtes selbst die Thiere nach Belieben positiv und negativ heliotropisch zu machen. Die Larven von *Balanus perforatus* und die Larve gewisser Würmer und gewiss noch eine grosse Zahl anderer Thiere wurden, wenn sie längere Zeit im Dunkeln waren, positiv heliotropisch. Bringt man sie in Licht von genügender Intensität, so werden sie hier nach einiger Zeit negativ heliotropisch und zwar um so rascher, je intensiver das Licht ist.

Wir stossen also bei der Analyse der bewegungsbestimmenden Ursachen für die „freiwilligen“ Bewegungen eines Thieres nicht immer auf sehr einfache Verhältnisse; aber so komplizirt sie auch sein mögen: die „freiwilligen“ Bewegungen der Thiere werden, wie unsere Erfahrung lehrt, doch immer nur durch solche Umstände eindeutig bestimmt, welche auch in der unbelebten Natur die Bewegungen der Körper bestimmen.

5. Gewiss würden viele derjenigen Autoren, welche sich meinen Ausführungen widersetzen, protestiren, wenn man von ihnen behaupten wollte, sie hielten „den Willen“ für etwas, das nicht auf physikalischem oder chemischem Wege seine Erklärung finden würde. Aber zeigt man das physikalische Agens, welches dem thierischen Körper seine Orientirung oder die Richtung seiner Bewegung eindeutig vorschreibt, welche man vorher als durch „den

Willen“ bestimmt glaubte, so ist man enttäuscht, unzufrieden. Man zweifelte nicht an der physikalischen Lösung der Sache, aber man erwartete doch etwas „Höheres“, etwas mehr der Ganglienzellenmystik Aehnliches. Gewiss ist mit dem Nachweis, dass die Richtung des Lichtstrahls den Hämatokokkusschwärmern oder den Balaniden-nauplien die Richtung der Progressivbewegung vorschreibt, unsere Kenntniss dieses Vorganges noch nicht erschöpft; so wenig wie die physikalische Einsicht in das Zustandekommen der chemischen Lichtwirkungen heute erschöpft ist. Und doch wird deshalb Niemand sagen, dass ein Instinkt bei den erwähnten physikalischen Erscheinungen der die Umwandlung bestimmende Umstand sei.

6. Wie die vorangegangene Generation von Physiologen es als einen hemmenden Umstand empfand, dass man nicht die Ursachen der Erscheinungen an lebenden Organismen feststellte, wie das in der unbelebten Natur Sitte war, sondern, dass man sich mit der Phrase, die Lebenskraft sei die Ursache, zufrieden gab; so ist es für uns ebenso hemmend, dass auf dem allerdings kleineren Gebiet der sogenannten psychischen Lebenserscheinungen der Einfluss jener scholastischen Denkweise sich bis heute erhalten hat. Die Hemmung besteht darin, dass mit der Phrase, der Instinkt oder der freie Wille bestimme die Bewegung, die wirkliche Aufgabe der naturwissenschaftlichen Forschung auf diesem Gebiete nicht erkannt oder verdeckt wird: nämlich die bewegungsbestimmenden Umstände in jedem Falle einer „freiwilligen“ Bewegung eines Thieres festzustellen. Es war Zweck dieser Zeilen darauf hinzuweisen, dass wir ebenso unbekümmert um den „Instinkt“ und den „Willen“, wie um die „Lebenskraft“ diese Aufgabe zu erfüllen suchen müssen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX und im Text.

- Fig. 1. Dauernde heliotropische Krümmungen bei *Spirographis Spallanzanii*. Die Thiere waren ursprünglich horizontal auf den Boden des Aquariums gelegt, der Mehrzahl nach mit dem Kopf zur Zimmerseite *e f g h* des Aquariums. Die Thiere krümmen sich so lange, bis ihr Kopf zur Lichtseite *c d i k* des Aquariums gewendet ist und die Axe des Kiemenblattes in der Richtung der Strahlen des Himmelslichtes steht. In verkleinertem Maassstab.
- Fig. 2. Dieselben Thiere wie vorhin, nachdem das Aquarium um 180° gedreht ist und die Lichtstrahlen mehr horizontal einfallen. Die Thiere haben den Kopf wieder der Lichtquelle zugewendet, wobei die bis dahin bestehenden heliotropischen Krümmungen wieder rückgängig gemacht wurden. Entsprechend dem mehr horizontalen Einfall der Lichtstrahlen ist die Orientirung der Axe des Kiemenblattes diesmal bei den Thieren mehr horizontal. In verkleinertem Maassstab.
- Fig. 3 a im Text. Schema der Orientirungsänderung der *Spirographis* beim Uebergang aus der Lage in Fig. 1 in diejenige von Fig. 2.
- Fig. 3 b. im Text. Orientirung der *Spirographis* gegen die Lichtquelle, wenn die heliotropische Krümmung durch die Glaswand *a b* beeinträchtigt wird. Der Pfeil zeigt die Richtung der Lichtstrahlen an. Die *Spirographis*, in der Orientirung *M N* ins Aquarium gebracht, nimmt die heliotropische Krümmung *M N₁* an und setzt die Krümmungen weiter fort, bis die Kiemen die Glaswand berühren; sie krümmt dann die Kiemen von der Glaswand weg (was in der Zeichnung weggelassen ist) und bleibt zuletzt dauernd in der Lage *M N₂*.
- Fig. 4. Röhre von *Spirographis Spallanzanii* mit dem neugebildeten Stücke *a c d e* (natürliche Grösse). Vgl. Text S. 401.
- Fig. 5. Heliotropische (und geotropische?) Krümmung der Röhre von *Serpula uncinata* durch Wachsthum. Zu Beginn des Versuches waren nur Röhrenelemente in der Richtung des Pfeiles *a b* vorhanden. Der Block (der so gross war, dass nur ein kleines Stück desselben gezeichnet werden konnte) wurde so ins Aquarium gelegt, dass nunmehr das Licht in der Richtung des Pfeiles *c d* die Röhren traf. Bei denjenigen Röhren nun, welche zu wachsen fortführen, krümmte sich die neu hinzuwachsende Spitze ausnahmslos in die Richtung der Lichtstrahlen (und der Schwerkraft) nach oben. Der freie Rand des Blocks war nach 6 Wochen mit solchen aufwärts gekrümmten Röhren übersät. Natürliche Grösse.

Fig. 6, 7 u. 8. Heliotropische Erscheinungen an wachsenden Elementen von *Sertularia* (polyzonias?). Die Stämme waren nahe der Wurzel bei *b* abgeschnitten und mit der Spitze *a* verkehrt in den Sand gesteckt. Das Stück *a c* steckte im Sande.

Aus dem nach oben gerichteten Ende *b* wuchsen sowohl Wurzeln (W_1) wie Sprosse *S*; beide wuchsen in der durch Pfeile bezeichneten Richtung der Lichtstrahlen; die polypentragenden Sprosse aber zur Lichtquelle, die Wurzeln in der entgegengesetzten Richtung.

In Fig. 6 entstehen am alten Stamm Wurzeln W_2 , welche ebenfalls negativ heliotropisch sind.

In Fig. 8 entsteht der Spross auf der der Lichtquelle zugekehrten oberen Seite der Wurzel.

Maassstab: 2 : 1 der natürlichen Grösse.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.