Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt.

Von

Dr. **Jacques Loeb**,
University of Chicago.

— — —
Mit 6 Holzschnitten.
— —

Das Neue in der folgenden Abhandlung bezieht sich hauptsächlich auf die Aufgabe, Thiere, welche positiv heliotropisch sind, negativ heliotropisch zu machen und umgekehrt. Ferner glaube ich einen auf die Auslösung von Energie bezüglichen Unterschied bei positiv und negativ heliotropischen Thieren gefunden zu haben. Da beide Reihen von Beobachtungen einigen Aufschluss über das Wesen der heliotropischen Erscheinungen geben können, so habe ich eine kurze Schilderung der einfachen heliotropischen That-sachen und eine kurze theoretische Auseinandersetzung vorausgeschickt. Ein späteres Kapitel behandelt das Verhalten von Thieren, welche, ohne heliotropisch zu sein, doch durch Bewegungen auf Licht reagiren und die ich als unterschiedsempfindliche Thiere bezeichnen will. Im Schlusskapitel gebe ich die Resultate weiterer Versuche über die Ursachen der Tiefenbewegungen und Tiefenvertheilung der Seethiere.

I. Einfache That-sachen des Heliotropismus.

1. Alle früheren Autoren, welche sich mit dem Verhalten der Thiere gegen das Licht beschäftigten, waren ausnahmslos der Meinung, dass die Thiere entweder hell- oder dunkelliebend seien und dem entsprechend die hellen Stellen im Raum aufsuchen oder fliehen. Statt dessen wies ich vor fünf Jahren nach, dass es eine

grosse Zahl von Thieren giebt, welche durch das Licht orientirt werden und zwar in der Weise, dass sie gezwungen werden, ihre Symmetrieebene oder -axe in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen. Dabei bestehen noch zwei Möglichkeiten. Der orale Pol wird dem Licht zugekehrt oder vom Licht abgewendet. Im ersten Falle nannte ich die Thiere positiv, im letzteren negativ heliotropisch. Handelte es sich um festsitzende Thiere, so trat die Orientirung durch das Licht ohne jede komplizirende Nebenerscheinung ein, und wenn das Licht nur von einer Seite her auf die Thiere fiel, so kamen heliotropische Krümmungen zu Stande wie bei den Pflanzen. *Spirographis Spallanzanii* führte positiv heliotropische Krümmungen aus, die Stolonen von *Sertularia* unter gewissen Umständen negativ heliotropische. Sind dagegen die Thiere frei beweglich, so tritt neben der Orientirung durch das Licht noch ein komplizirender Nebenumstand ein: Die Thiere führen Progressivbewegungen aus, und diese erfolgen in der Richtung der Lichtstrahlen, da ja die Medianebene des Thieres in diese Richtung gebracht wird. Sind die Thiere positiv heliotropisch, so müssen die Progressivbewegungen zur Lichtquelle hin erfolgen, negativ heliotropische Thiere müssen dagegen von der Lichtquelle fort wandern. Man erkennt sofort den Unterschied dieser Auffassung von der der früheren Autoren. Nach meiner Auffassung ist der Umstand, ob die Thiere zur Lichtquelle hin, oder von ihr fort wandern eine Folge der Orientirung der Thiere durch das Licht, was die früheren Autoren übersehen hatten. Und ferner erfolgt die Richtung der heliotropischen Progressivbewegungen in der Richtung der Lichtstrahlen, was gleichfalls früher allgemein übersehen worden war. Die frühere Auffassung dagegen, dass die eine Klasse von Thieren das „Helle“, die andere das „Dunkele“ aufsuche, ist für die heliotropischen Thiere direct durch die von mir gefundene Thatsache widerlegt, dass man positiv heliotropische Thiere zwingen kann, in der Richtung der Lichtstrahlen aus dem Sonnenlicht in den Schatten zu gehen und dort zu bleiben, und dass man negativ heliotropische Thiere zwingen kann, in der Richtung der Lichtstrahlen aus dem Schatten in directes Sonnenlicht zu gehen und dort zu bleiben¹⁾. Ein paar

1) Vgl. meine früheren Arbeiten: 1. Die Orientirung der Thiere gegen das Licht. (Thierischer Heliotropismus.) Sitz.-Ber. d. Würzb. Physik.-med.

Versuche zeigen besser als viele Worte, worin das Wesen der heliotropischen Erscheinungen besteht, und da negativ heliotropische Thiere sehr selten sind, — viel seltener als ich früher annahm — so will ich an einem solchen Thiere, das ich in Amerika Gelegenheit hatte zu beobachten, die einfacheren heliotropischen Thatsachen schildern.

2. Die Larven von *Limulus polyphemus* (horse-shol crab) sind einige Zeit, nachdem sie das Ei verlassen haben, sehr energisch negativ heliotropisch. Bringt man die Thiere, die Monate lang in einem kleinen Gefässe mit Seewasser ohne jedes Futter am Leben bleiben, in die Nähe eines Fensters, so sieht man sie am Tage auf einen engen Raum an der Zimmerseite des Glases dicht zusammengedrängt. Dreht man das Glas vorsichtig um 180° , so dass die Thiere an die Fensterseite kommen, so sieht man sie alsbald in gerader Linie zur Zimmerseite zurückgehen. Die Thiere sind ungeschickt in ihren Gehbewegungen und stolpern sehr leicht und dieser Umstand ist natürlich zu berücksichtigen.

Es lässt sich nun leicht zeigen, dass die Fortbewegung der Thiere in der Richtung der Lichtstrahlen erfolgt. *AB* (Fig 1) sei der horizontale Durchschnitt eines Fensters, durch welches directes Sonnenlicht schräg einfällt. *SS₁* sind die horizontalen Projectionen der Sonnenstrahlen, der Kreis ist der Durchschnitt des Glases, in dem die Thiere sich befinden. Zu Anfang des Versuches befanden sich die Larven bei *C*. Sofort nach der Einwirkung des Lichtes beginnen sie zu wandern, aber nicht in der Richtung *CD* senkrecht zur Ebene des Fensters, sondern in der Richtung der Sonnenstrahlen *SS₁*. Die Thiere sammeln sich auch nicht bei *D* an der Zimmerseite, sondern etwa bei *E*. Die Bewegung erfolgte also in der Richtung der Lichtstrahlen. Will man den Versuch Anderen demonstrieren, so kann man noch durch einen Stab

Ges. 1888. 2. Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890. Verl. v. Georg Hertz.
 3. Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Archiv Bd. 47, 1890. ferner Groom und Loeb. Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Thiere. Biolog. Centralblatt Bd. X 1890. H. Driesch, Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst. V.

einen Schatten werfen und so zeigen, dass die Thiere in der That parallel mit dem Schatten wandern.

Figur 1.

Es braucht kaum noch besonders gesagt zu werden, dass wenn Strahlen verschiedener Richtung gleichzeitig ein Thier treffen und das Thier Freiheit der Bewegung in allen Richtungen hat, die intensiveren Strahlen die Richtung der Progressivbewegung bestimmen.

Dass es für die negativ heliotropischen *Limulus*larven keinen Unterschied macht, ob sie von Stellen schwacher Lichtintensität zu Stellen stärkerer Lichtintensität, also aus dem „Dunkeln“ ins „Helle“ gelangen, dass vielmehr lediglich die Richtung der orientirenden Strahlen die Richtung ihrer Progressivbewegung bestimmt, zeigt folgender Versuch. *AB* (Fig. 2) sei wieder die Ebene des Fensters, *SS'* die Horizontalprojection der schräg von aussen und oben einfallenden Sonnenstrahlen. Der horizontale Theil des Fensterkrenzes wirft auf den Versuchstisch den Schatten *CD*. Der Streifen *CD* wird natürlich von dem reflectirten Himmelslicht getroffen. Ich brachte nun den Behälter *ef* mit den *Limulus*larven so auf den Versuchstisch, dass die Fensterseite *e* des Behälters im Schatten, die Zimmerseite *f* dagegen im Sonnenlicht

sich befand. Zu Anfang des Versuches waren die Larven an der Fensterseite des Gefässes im Schatten. Sofort begannen sie zur Zimmerseite zu gehen und zwar in der Bahn der punktirten gebrochenen Linie ef_1 . Im Schatten nämlich werden die Thiere durch das Himmelslicht orientirt und da die Strahlen symmetrisch von rechts und links in das Gefäss einfielen, so wanderten die Thiere zunächst in einer auf der Ebene des Fensters senkrechten Linie. Sobald sie aber aus dem Schatten in das direkte Sonnenlicht kamen, kehrten sie nicht etwa wieder um, ja sie zögerten nicht

Figur 2.

einmal, sondern gingen der Richtung der Sonnenstrahlen folgend, nach f_1 und blieben hier. Die Thiere gingen also aus dem „Dunkeln“ ins „Helle“.

Um auch den Einwand auszuschliessen, dass die Thiere etwa „hellliebend“ seien, stellte ich dann noch einen dritten Versuch an, in welchem ich die Versuchsbedingungen alle so liess, wie in dem zuletzt geschilderten Versuch, nur mit dem einen Unterschied, dass ich das Gefäss so gegen das Fenster stellte, dass die Zimmerseite des Gefässes im Schatten und die Fensterseite desselben im direkten Sonnenlicht sich befand. Die Thiere, die zu Beginn des Versuchs an der Fensterseite waren, gingen, der Richtung der

Strahlen wie vorher folgend, aus dem Sonnenlicht in den Schatten und blieben hier.

Ich betone auch, dass die Thiere unter allen Umständen an der Zimmerseite des Gefässes dauernd blieben, gleichviel ob dieser Theil im Sonnenlicht, im diffusen Tageslicht oder im Halbdunkel sich befand.

Man sieht aus alledem, dass die Larven von *Limulus* erstens in der Richtung der Lichtstrahlen von der Lichtquelle sich fortbewegen und zweitens, dass sie das auch dann thun, wenn sie dabei aus dem Schatten in direktes Sonnenlicht gelangen (oder umgekehrt).

Ich nenne nun solche Thiere heliotropisch, die durch das Licht orientirt werden, gleichviel, ob sie ausserdem noch Progressivbewegungen ausführen oder nicht. Dagegen will ich hier bereits darauf hinweisen, dass nicht jedes lichtempfindliche Thier heliotropisch ist. Es gibt, wie wir weiter unten sehen werden, ausser den heliotropischen noch eine andere Reaction auf Licht, die nicht in einer unmittelbaren Orientirung des Thieres besteht.

II. Zur Theorie des Heliotropismus.

Jeder Versuch einer Theorie des Heliotropismus ist gehemmt durch unsere Unkenntniss der Natur der Veränderungen, welche das Licht in den durchleuchteten Gewebeelementen hervorruft. Erkennen wir diese Lücke an, so lässt sich der Rest der heliotropischen Lichtwirkungen bei Thieren möglicherweise folgendermaassen auffassen. Wir denken uns eine beliebige Zahl von Schnitten parallel zu den 3 Hauptaxen eines heliotropischen Thieres mit symmetrischer Seitlichkeit gelegt. Alsdann haben unter allen Elementen, in welche das Thier zerlegt ist, je zwei in Bezug auf die Medianebene symmetrische gleiche Reizbarkeit. Dagegen haben je 2 Elemente, welche in Bezug auf ihren Abstand vom oralen und aboralen Ende symmetrisch sind, ungleiche Reizbarkeit und zwar ist thatsächlich die Reizbarkeit am oralen Ende für unsere Fälle grösser. Ebenso haben correspondirende Elemente der ventralen und dorsalen Seite verschiedene Reizbarkeit. Die Bedeutung dieser Vertheilung der Reizbarkeit für die Orientirung der Thiere stelle ich mir folgendermaassen vor. Trifft das Licht eine Seite des Thieres, so gehen zunächst uns einstweilen unbekannte Veränderungen in den durchleuchteten Theilen vor sich. Die Folge ist eine Veränderung

in der Spannung der Muskeln (oder der wie Muskeln functionirenden Elemente), die von zweierlei Art sein kann: Der Lichtreiz kann erstens ein Ueberwiegen der Spannung der Muskeln auf der Lichtseite oder der das Thier nach dieser Seite drehenden Muskeln herbeiführen und zweitens das Gegentheil, eine Abnahme der Spannung dieser Muskeln und ein Ueberwiegen der Spannung der den Körper nach der entgegengesetzten Seite drehenden Muskeln. Das erstere findet statt, wie ich mir vorstelle, bei positiv heliotropischen Thieren, das zweite bei negativ heliotropischen Thieren. Diese Annahmen erklären die Orientirung der Thiere durch das Licht. Es seien SS_1 (Fig. 3) parallele Lichtstrahlen,

a das orale, b das aborale Ende eines heliotropischen Thieres. Zu Beginn des Versuches bewege sich das Thier geradlinig in der Richtung ba . Die Spannung der rechts- und linkswendenden Muskeln des Thieres ist alsdann die gleiche. Sobald aber die Lichtstrahlen SS_1 die rechte Seite treffen, wird entweder 1. die Spannung der Muskeln, die das Thier nach der Lichtseite drehen, grösser, oder 2. die Spannung dieser Muskeln wird kleiner und zwar wird der Unterschied in der Spannung symmetrischer Muskeln in beiden Fällen am reizbareren oralen Ende a des Thieres grösser sein als am weniger reizbaren aborale Ende b . Im ersteren Falle

Figur 3.

wird das Thier in die Stellung ba_1 getrieben und weiterhin unter denselben Voraussetzungen gezwungen, seine Medianebene in die Richtung der Lichtstrahlen zu bringen, es ist positiv heliotropisch, im letzteren Falle wird es in die Stellung ba_2 getrieben und ist negativ heliotropisch. Sobald die Symmetrieebene in die Richtung der Lichtstrahlen fällt, werden alle Symmetriepunkte unter gleichem Winkel von gleichstarken Lichtstrahlen getroffen und dann kann das Thier durch das Licht weder mehr nach rechts noch nach links getrieben werden und wandert demnach in der Richtung

der Lichtstrahlen weiter. Sobald aber das Thier wieder durch eine andere äussere oder innere Reizursache aus dieser Richtung abgelenkt ist, werden symmetrische Punkte des Thieres auch wieder in ungleicher Weise durch das Licht gereizt. Die Folge ist eine entsprechende Aenderung in der Spannung symmetrischer Muskeln und die Folge hiervon eine Zurückführung des Thieres in die richtige Orientirung.

Ich hebe aber ganz besonders hervor, dass die Fortbewegung der heliotropischen Thiere in der Richtung der Lichtstrahlen eine Thatsache ist, die unmittelbar beobachtet und demonstriert werden kann, und nicht eine blosse Hypothese.

Es fragt sich nun weiter, ob in der That Anhaltspunkte dafür vorhanden sind, dass bei positiv und negativ heliotropischen Thieren, die durch das Licht hervorgerufenen Auslösungserscheinungen einen dieser Theorie entsprechenden verschiedenen Charakter zeigen. Negativ wie positiv heliotropische Thiere führen, von der Orientirung abgesehen, Progressivbewegungen unter dem Einfluss des Lichtes aus und ein Unterschied könnte nur erwartet werden in der Anstrengung, die das Thier nöthig hat, die betreffenden Progressivbewegungen auszuführen. Es wäre denkbar, dass bei positiv heliotropischen Thieren das Licht einen Zustand der Muskeln oder des Innervationsapparates herbeiführt, in dem die Auslösungen erleichtert sind, während das Licht bei dem negativ heliotropischen Thier einen solchen Zustand der Muskeln herbeiführt, in dem die Auslösung von Energie erschwert oder ungünstiger ist. Ich will im 5. Kapitel ein paar Beobachtungen mittheilen, die für eine solche Annahme zu sprechen scheinen. Vorher jedoch möchte ich den Leser mit einer Reihe von neuen Thatsachen bekannt machen, die sich auf die Umwandlung von positivem Heliotropismus in negativen und umgekehrt beziehen.

III. Ueber Umwandlung von positivem Heliotropismus in negativen und umgekehrt.

1. In meinen ersten Arbeiten hatte ich nur über Thiere berichten können, welche konstant positiv oder negativ heliotropisch waren. Später nach Beobachtungen in Neapel schilderten Groom und ich das Verhalten der Nauplien von *Balanus perforatus* und

einigen anderen Seethieren, die bald negativ, bald positiv heliotropisch waren ¹⁾. Wir fanden, dass das Licht selbst den Sinn des Heliotropismus bei diesen Thieren bestimmt. Von einer bestimmten Intensität an macht das Licht diese Thiere negativ heliotropisch und zwar um so rascher, je grösser seine Intensität ist. Bei Lampenlicht waren die Thiere stets positiv heliotropisch.

Ich habe in Woods Hall an pelagischen Thieren weitere Versuche über die künstliche Umwandlung von positivem Heliotropismus in negativen und umgekehrt angestellt. Die günstigsten Resultate erzielte ich bei den Larven von Polygarden in ganz frühen Entwicklungsstadien. Dieselben erschienen ungefähr zwei Wochen lang im Juni in unzählbaren Mengen im Auftrieb nahe der Küste von Woods Holl und ich konnte mir mein Material in genügender Quantität und guter Beschaffenheit selbst einfangen.

Unmittelbar nachdem ich die Larven gefangen hatte waren sie stets heliotropisch. Liess ich sie vor Erschütterung geschützt stehen, so wurden sie im Laufe einiger Stunden positiv heliotropisch. Diese Umwandlung fand rascher statt, wenn das Gefäss bedeckt, als wenn es offen war. Blieb das Gefäss dauernd bedeckt, so blieben die Thiere bei gewöhnlicher Zimmertemperatur positiv heliotropisch. Das jedoch diene nur zur vorläufigen Orientirung.

Um die Erscheinungen, welche ich bei der künstlichen Umkehrung des Sinnes des Heliotropismus beobachtete, genauer schildern zu können, muss ich einen neuen Begriff einführen, nämlich die Intensität des Heliotropismus. Wir finden nämlich sehr häufig, dass ein Thier bei intensivem Licht genau in der Richtung der Lichtstrahlen sich bewegt, dass bei schwächerem Licht die Richtung der Fortbewegung im Ganzen zwar noch der Richtung der Strahlen folgt, dass aber in irgend einem Augenblick die Medianebene des Thieres statt mit der Richtung der Strahlen genau parallel zu sein, einen kleinen Winkel mit derselben bilden kann. Diese kleinen Abweichungen der Medianebene aus der Richtung der Lichtstrahlen erfolgen bald nach rechts, bald nach links und die Bahn eines solchen Thieres oscillirt beständig um die gerade Linie, welche wir als die Richtung der Lichtstrahlen bezeichnen. Die Grösse dieser Oscillationen ist eine Function der Lichtintensität und sie

1) Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus*. Biol. Centralblatt Bd. X.

werden grösser, wenn die Lichtintensität abnimmt. Wir finden aber auch, dass bei gleicher Intensität diese Oscillationen bei verschiedenen Thieren verschieden gross sein können und in diesem Falle handelt es sich, wenn sonst alle äusseren Umstände gleich sind, um verschiedene Grade oder Intensitäten der heliotropischen Reizbarkeit. Wir messen also die Intensität der Reizbarkeit nach dem (reciproken) Werthe der oszillirenden Abweichungen des Thieres aus der Richtung der Lichtstrahlen. Man wird also verstehen, was gemeint ist, wenn ich von einer Vermehrung oder Verminderung der Positivität oder Negativität des Heliotropismus spreche.

2. Es gelang mir, die *Polygordius*larven durch Temperaturerhöhung regelmässig negativ heliotropisch und durch Abkühlung regelmässig positiv heliotropisch zu machen.

Eine grosse Zahl frisch gefangener Larven war in 7 Glasbehälter vertheilt worden. Jedes Glas enthielt Tausende von Larven und alle waren ausnahmslos negativ heliotropisch. Ich wählte ein Gefäss mit diesen negativen Thieren aus und stellte es in ein grösseres Gefäss, das Eis und Kochsalz enthielt, um das Wasser im Thierbehälter abzukühlen. Der Versuch fand an einem nach Norden gelegenen Fenster statt. Zu Beginn des Versuches um 2 Uhr 5 Min. war in allen Gefässen die Temperatur etwa $16,5^{\circ}$. In dem von der Kältemischung umgebenen Thierbehälter fiel im Laufe der nächsten 7 Minuten die Temperatur auf 11° , ohne dass sich etwas im Verhalten der Thiere änderte. So oft ich auch die Orientirung des Behälters gegen das Fenster änderte, die Thiere gingen immer gradlinig an die Zimmerseite des Gefässes zurück. Um 2 Uhr 15 Min. war die Temperatur auf 8° gesunken. Jetzt verliessen einige Thiere den negativen Rand des Gefässes und gingen zur Fensterseite. Die Temperatur sank auf 6° und nun gingen die Larven in Schaaren zum positiven Rand. Um 2 Uhr 23 Min. war die Temperatur 5° und nun war nur mehr ein kleiner Theil der Thiere negativ heliotropisch und um 2 Uhr 30 Min. bei einer Temperatur von 4° waren nur mehr etwa 10 Thiere am negativen Rand, während alle übrigen, und zwar Tausende, am positiven Rande sich befanden. In den anderen Gefässen, in denen die Temperatur nicht verändert worden war, waren alle Thiere ausnahmslos negativ heliotropisch geblieben. Ich achtete sorgfältig darauf, dass im Behälter selbst die Temperatur überall gleichmässig war.

Als ich später in dem abgekühlten Gefäss die Temperatur wieder steigen liess, wurden die Thiere, sobald die Temperatur die Höhe von 6° und darüber erreichte, nach und nach wieder negativ heliotropisch.

Es liess sich zeigen, dass die absolute Höhe der Temperatur und nicht die plötzliche Abnahme allein die Thiere positiv machte. Wenn ich negative Thiere aus Wasser von 23° plötzlich in Wasser von 13° brachte, so blieben sie negativ, wenn ich auch eine Stunde lang wartete; während, wenn die Temperatur weiter bis auf 7° sank, die Thiere in wenigen Minuten positiv heliotropisch wurden. War die Temperatur niedriger als 6° , so blieben die Thiere positiv heliotropisch so lange die Temperatur so niedrig blieb. In manchen Versuchen war das über 2 Stunden. Die absoluten Temperaturwerthe, bei welchen die Thiere positiv werden, sind natürlich nicht in allen Versuchen die gleichen. Ich habe die Versuche mit sehr vielen Modificationen und sehr oft wiederholt und fand stets, dass bei einer Abkühlung unter $+7^{\circ}$ die Thiere alle oder fast alle positiv heliotropisch wurden.

Ein paar Bemerkungen über das Verhalten dieser Thiere bei niederen Temperaturen mögen vielleicht von Interesse sein. Bei $+4^{\circ}$ war die Positivität der Thiere grösser als bei $+7^{\circ}$, die Oscillationen um die gerade Linie waren geringer und ihre Bewegungen waren lebhafter, was ich nicht erwartet hatte. Bei einer Temperatur von $+0,4^{\circ}$ beobachtete ich noch positiv heliotropische Reactionen. Bei $-0,5^{\circ}$ hörte die Lichtreaction auf, während die Thiere sich noch bewegten und bei -2° wurden die Thiere „kältestarr“. Bei der ausserordentlichen Kleinheit der Thiere ist anzunehmen, dass ihre Temperatur mit der des Seewassers, in dem sie sich befanden, ziemlich identisch war.

Positive Polygordiuslarven können durch Temperaturerhöhung leicht negativ gemacht werden.

Ich nahm Thiere, die bei einer Zimmertemperatur von $+24^{\circ}$ alle positiv geworden waren, und brachte den Glasbehälter mit den Thieren wie gewöhnlich in einen anderen Glasbehälter von grösserem Umfang. Um 10 Uhr 45 Min. wurde warmes Wasser in das Aussengefäss gebracht. Um 10 Uhr 52 Min. war die Temperatur im Thierbehälter $25,5^{\circ}$, alle Thiere waren noch positiv. 5 Minuten später, als die Temperatur 29° erreichte, wurden alle

Thiere negativ. Die Reaction blieb so, bis bei 34° die Thiere nicht mehr auf Licht reagirten.

In einem anderen Versuche waren die Thiere bei einer Zimmertemperatur von 17° positiv. Als ich in derselben Weise wie vorhin die Temperatur auf 24° brachte, wurden die Thiere negativ und ihre Negativität nahm zunächst mit wachsender Temperatur zu. Wie es jederzeit gelang durch Abkühlung negative Thiere positiv zu machen, so gelang es auch jederzeit durch Erwärmen positive Larven negativ zu machen. Ich habe die Versuche sehr oft wiederholt und auch Anderen demonstriert. Ich brauche nach dem Gesagten kaum noch ausdrücklich zu bemerken, dass positiv heliotropische Thiere durch Abkühlung nur noch energischer positiv werden und dass negativ heliotropische Thiere durch Erwärmen nur noch energischer negativ wurden.

3. Der Heliotropismus der *Polygordius*larven kann auch durch das Licht beeinflusst werden. Aber dieser Einfluss besteht lediglich darin, dass directes Sonnenlicht positiv heliotropische Thiere negativ macht, während es mir nicht gelang, negative Larven dadurch positiv zu machen, dass ich sie schwachem Licht aussetzte. Ich muss hervorheben, dass die Larven, welche ich in der ersten Woche fing, im directen Sonnenlicht nicht negativ wurden, während die Larven der zweiten Woche der negativirenden Wirkung des Sonnenlichts prompt unterlagen. Was den Unterschied bedingte ist mir unbekannt. Ich versuchte nun, ob dieselben Thiere, die ich bei gewöhnlicher Temperatur durch directes Sonnenlicht in wenigen Augenblicken negativ machen konnte, auch bei niedriger Temperatur noch in derselben Weise beeinflusst wurden. Ich fand, dass bei einer Temperatur unter +7° auch das stärkste Sonnenlicht nicht im Stande war, die Thiere negativ heliotropisch zu machen. (Der Einfluss der Temperatur in diesem Falle erinnert an die kritische Temperatur der Gase.) Es wird nöthig sein, diese Versuche etwas näher zu beschreiben.

*Polygordius*larven hatten drei Tage ruhig in einem Wohnzimmer gestanden und waren positiv heliotropisch geworden. Ich nahm eine Partie der Thiere und brachte sie in directes Sonnenlicht. Die Temperatur des Wassers im Behälter der Thiere betrug 20°. Um eine Erwärmung des Wassers durch das Sonnenlicht zu verhüten, war der gläserne Thierbehälter in ein grosses Aussen-

gefäß von Glas gesetzt worden, welches Seewasser mit Eisstückchen enthielt. Das Wasser im Aussengefäß wurde durch Umrühren in beständiger Circulation gehalten. Obwohl die Temperatur im Thierbehälter im directen Sonnenlicht nicht nur nicht stieg, sondern ein wenig sank — sie ging während des Versuchs auf 15° herunter — wurden die Thiere dennoch durch den Einfluss des directen Sonnenlichts in 3 Minuten alle negativ heliotropisch. Als ich darauf die Thiere ins Nordzimmer zurückbrachte, und die Temperatur konstant auf 15 — 16° hielt, wurden die Thiere im Laufe von 20 Minuten wieder positiv heliotropisch. Das Sonnenlicht muss sehr intensiv sein, um diese Wirkungen hervorzubringen. Verdeckt man den Behälter mit rothem oder blauem Glase, so findet die Umwandlung nicht statt. Ich versuchte nun, ob bei einer Temperatur von 7° und darunter das Sonnenlicht noch im Stande wäre die positiven Thiere negativ zu machen. Ich nahm wieder Thiere, die im Nordzimmer positiv geworden waren und überzeugte mich zunächst, dass sie bei einer konstanten Temperatur von 20° in directem Sonnenlicht in ein paar Minuten negativ wurden. Dann brachte ich sie in das Nordzimmer zurück und hier wurden die Thiere bei derselben Temperatur im Laufe von 15 Minuten wieder positiv. Hierauf füllte ich im Nordzimmer den Zwischenraum zwischen Thierbehälter und Aussengefäß mit Eis und Kochsalz und wartete ab, bis die Temperatur im Thierbehälter auf 8° gesunken war. Die Thiere waren hierbei nur um so intensiver positiv heliotropisch geworden. Jetzt brachte ich den ganzen Apparat in ein Südzimmer und exponirte ihn dem directen Sonnenlicht. Die durch den Transport im Glase zerstreuten Thiere gingen im Sonnenlicht sofort energisch an die Fensterseite, nicht ein einziges Thier wurde negativ oder indifferent. Die Temperatur fiel auf 5° . Die Thiere blieben energisch positiv heliotropisch. Ich hielt nun eine Stunde lang die Temperatur im Thierbehälter zwischen 5° und 3° . Grössere Temperaturdifferenzen im Thierbehälter wurden durch fortwährendes Umrühren der Flüssigkeit im Aussengefäß verhindert. Die Thiere blieben dauernd positiv heliotropisch. Ich liess nun die Temperatur im Thierbehälter rasch steigen, indem ich kein Eis mehr zulegte. In 15 Minuten erreichte die Temperatur die Höhe von 7° und nun wurden einzelne Thiere bereits negativ. In den nächsten 14 Minuten war die Temperatur auf 9° gestiegen und mehr als die Hälfte der Thiere war negativ geworden. Eine Viertelstunde

später, bei einer Temperatur von 15° war die Mehrzahl der Thiere negativ heliotropisch. Das Sonnenlicht, welches vor- und nachher bei einer konstanten Temperatur von etwa 15° die meisten Thiere in ein paar Minuten negativ heliotropisch machte, hatte keinen Einfluss auf dieselben Thiere, als die Temperatur $3-7^{\circ}$ betrug.

Als ich die Thiere ins Nordzimmer zurückbrachte, wurden alle Thiere wieder positiv heliotropisch, obwohl in derselben Zeit die Temperatur auf 21° stieg.

Ich habe auch diese Versuche in mehrfachen Variationen und mit wesentlich gleichem Erfolg öfter wiederholt.

4. Weitere Versuche zeigten, dass man durch Erhöhung der Concentration des Seewassers dieselben Resultate erzielen kann, wie durch Erniedrigung der Temperatur: negativ heliotropische Larven werden positiv heliotropisch und die positiven noch stärker positiv. Durch Herabsetzung der Concentration erzielt man denselben Effekt wie durch Erhöhung der Temperatur: Die positiven Thiere werden negativ heliotropisch, die negativen noch stärker negativ.

Ich bereitete vier Lösungen von höherer Concentration als das Seewasser in der Weise, dass ich chemisch reines Kochsalz zu normalem Seewasser zufügte. Die zugefügten Kochsalzmengen waren 0,6 gr, 1 gr, 1,3 gr und 1,6 gr zu je 100 ccm normalem Seewasser. Ich liess die Lösungen, vor Verdunstung geschützt, einen Tag in dem Zimmer stehen, in dem die Thiere sich befanden, um Temperaturdifferenzen zu vermeiden. Dann wurden *Polygordius*-larven, die energisch negativ heliotropisch waren, in diese Lösungen vertheilt. In der schwächsten Lösung blieb der grösste Theil negativ, aber einige Thiere gingen zur Fensterseite. In den drei folgenden Lösungen wurden fast alle Thiere sofort positiv heliotropisch. In der concentrirtesten Lösung zeigten die Thiere zunächst keine Reaktion, sie fielen zu Boden und blieben wie todt liegen. Später erholten sich einige, aber die sich erholenden waren ausnahmslos positiv heliotropisch.

Thiere, die schon im normalen Seewasser positiv heliotropisch waren, wurden, wenn sie in concentrirteres Seewasser kamen, nur noch energischer positiv heliotropisch.

Verdünntes Seewasser machte die Larven negativ heliotropisch.

Zu je 100 ccm Seewasser wurden 20, 40 und 60 ccm Süßwasser zugesetzt. Alle Lösungen hatten Zimmertemperatur. Positive Larven wurden in genügender Anzahl in diese drei Lösungen vertheilt.

In der ersten Lösung von 100 Seewasser + 20 Süßwasser blieben die Larven positiv. Nur drei Larven von den Tausenden, die ich in die Lösung gesetzt hatte, wurden negativ heliotropisch. In der zweiten Lösung blieb nur etwa die Hälfte der Thiere positiv, die andere Hälfte wurde sofort negativ heliotropisch. In der dritten Lösung von 60 Süßwasser auf 100 Seewasser lagen die Thiere ein paar Minuten reactionslos am Boden, dann erholten sie sich langsam und krochen alle zur Zimmerseite des Glases. Alle ohne Ausnahme wurden negativ heliotropisch. Negativ heliotropische Thiere, in die verdünnte Salzlösung gebracht, wurden nur um so energischer negativ.

Wir müssen die Frage aufwerfen, ob die Aenderung der Concentration der Salzlösung oder der absolute Gehalt die Aenderung des Heliotropismus bestimmt. Die Antwort ist, dass am selben Tage und gewöhnlich auch am nächsten Tage sich nichts änderte im Verhalten der Thiere, dass dann aber in allen Gefässen Aenderungen eintreten konnten. Man muss im Auge behalten, dass der Wassergehalt der Gewebe eines Thieres nicht bloss von der Concentration der Salzlösung, in der es sich befindet, abhängt, sondern auch von der Wasserausscheidung auf dem Wege der Secretionen. Es ist deshalb völlig einleuchtend, dass mit der Zeit eine Anpassung des Thieres an die veränderte Concentration des Seewassers stattfinden kann. Die Temperatur in all diesen Versuchen war meist ca. 20°.

5. Ich versuchte weiter, ob es möglich wäre, Thiere in verdünnter Salzlösung durch Herabsetzung der Temperatur positiv heliotropisch zu machen. Positiv heliotropische Larven wurden in Seewasser gebracht, dem 72 Volumprozent Süßwasser zugefügt war. Zu Beginn des Versuches war die Temperatur 19,5°. Die Thiere wurden sofort negativ heliotropisch. Dann begann ich die Temperatur zu erniedrigen. Gleichzeitig unterwarf ich zur Controlle eine Partie negativer Thiere in normalem Seewasser derselben Temperaturerniedrigung. Als die Temperatur 11° erreichte, wurden einzelne Thiere im normalen Seewasser positiv heliotropisch und bei 7° wurde im normalen Seewasser die Mehrzahl positiv heliotropisch. In der verdünnten Salzlösung dagegen blieben

alle Thiere negativ heliotropisch. Nur war ihre Reaction träger als die von Thieren in normalem Seewasser. Auch bei $+4^{\circ}$ blieben sie, soweit sie überhaupt reagirten, negativ heliotropisch, während die im normalen Seewasser bei dieser Temperatur sehr lebhaft positiv heliotropisch reagirten. Als die Temperatur wieder stieg, wurden auch die Reactionen der Thiere in dem verdünnten Seewasser wieder lebhaft, aber sie blieben natürlich negativ heliotropisch. Ich habe erwähnt, dass Thiere, die mehrere Tage in verdünntem Seewasser gewesen waren, wieder positiv werden können. Bei solchen Thieren gelang es auch durch Herabsetzung der Temperatur wenigstens einige wenige positiv heliotropisch zu machen.

6. Es ist bemerkenswerth, dass ich dasselbe Abhängigkeitsverhältniss des Heliotropismus von Temperatur und Concentration des Seewassers bei Seethieren fand, die systematisch sehr weit von den Anneliden entfernt sind, nämlich bei Copepoden. Es handelte sich um eine Reihe von Copepoden, die das Netz stets zusammen lieferte, die aber zum Theil noch unbestimmt sind. Die am häufigsten vertretene Species ist nach Dr. Bumpus wahrscheinlich *Temora longicornis*. Die frisch gefangenen Copepoden waren nicht wie die Polygordiuslarven zunächst negativ heliotropisch, sondern positiv, sie wurden aber sehr bald der Mehrzahl nach negativ heliotropisch. Erschütterung machte sie vorübergehend positiv heliotropisch. Sie waren viel weniger widerstandsfähig, als die Polygordiuslarven. Temperaturerhöhung machte nun die positiven Copepoden negativ heliotropisch und erhöhte die Negativität bei negativen. Temperaturerniedrigung machte die negativ heliotropischen Copepoden positiv und erhöhte die Positivität bei positiv heliotropischen Copepoden. Erhöhung der Concentration des Seewassers vermehrte die Positivität und Herabsetzung der Concentration erhöhte die Negativität. Ein paar Beispiele mögen das veranschaulichen. Copepoden waren bei $+22^{\circ}$ positiv. Die Temperatur wurde im Laufe von 5 Minuten auf 26° erhöht und nun wurden sie der Mehrzahl nach negativ. Ich fuhr fort, die Temperatur zu erhöhen, bis sie 32° erreichte. Die Thiere blieben negativ. Dann kühlte ich ab und nun wurden die Thiere schon bei 30° wieder positiv und blieben so, als die Temperatur weiter sank. Bei den Copepoden scheint die Aenderung der

Temperatur der wesentliche Umstand zu sein, der den Sinn des Heliotropismus ändert. In einem andern Versuch waren Copepoden bei 24° negativ. Ich kühlte das Gefäss rasch ab und in 3 Minuten sank die Temperatur auf 21°. Jetzt wurde schon ein Theil der Thiere positiv heliotropisch. Bei einer Temperatur von 7° waren alle positiv heliotropisch geworden. Als später die Temperatur wieder stieg, wurden sie wieder negativ heliotropisch.

Zusatz von 80 Theilen Süßwasser zu 100 Theilen normalem Seewasser machte positiv heliotropische Copepoden negativ heliotropisch, Zusatz von 60 Prozent Süßwasser machte einen Theil negativ, und geringere Zusätze hatten wenig oder keinen Einfluss.

Negative Copepoden in Seewasser gebracht, dem ich 1,5 gr NaCl pro 100 ccm zugefügt hatte, wurden fast alle heliotropisch. Nach der ausführlichen Schilderung des Verhaltens der Polygordiuslarven dürften diese Angaben genügen.

5. Wir müssen fragen, wie es kommt, dass Erhöhung der Concentration der Salzlösung wie Temperaturerniedrigung wirkt. Ich will diese Frage eingehender in einem anderen Zusammenhang behandeln und hier nur daran erinnern, dass ich diese Gleichheit der Wirkungen beider Umstände auch in einer Reihe von anderen Lebenserscheinungen nachgewiesen habe: nämlich bei der Eifurchung, dem Wachsthum, der embryonalen Entwicklung und — nach Versuchen, die Miss Schively auf meine Veranlassung ausgeführt hat — auch bei der Herzthätigkeit von Seethieren. Die Verringerung des Wassergehaltes der Gewebe wirkt offenbar wie Herabsetzung der Temperatur.

6. In meinen früheren Arbeiten über den Heliotropismus habe ich schon gezeigt, dass es kaum eine heliotropische Reaction bei Pflanzen giebt, die sich nicht auch bei Thieren nachweisen liesse. Das bestätigt sich auch wieder bei den Erscheinungen, mit denen wir es bisher zu thun haben. Ich citire aus Strasburger's bekannter Untersuchung über Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen¹⁾, S. 56. „Hatte ich (Hämatococcus) Schwärmer vor mir, die sich bei der gewöhnlichen Temperatur meines Arbeitszimmers (16°—18°) am positiven Rande des Tropfens angesammelt hatten, so war ich so gut wie sicher, sie nun, bei gleicher Lichtintensität, auf den negativen Rand des Tropfens

1) Jena 1878.

überzuführen, wenn ich das Präparat einer Temperatur von circa 4° aussetzte. Bei so niedriger Temperatur gingen sie gewöhnlich fast alle auf den negativen Rand des Tropfens über. Andererseits war ich fast sicher, auch die lichtscheuesten Hämatooccus-Schwärmer auf dem positiven Tropfenrand zu finden, wenn ich das Präparat einer Temperatur von circa 35° exponirte.“ Nur dem Vorzeichen nach unterscheidet sich der Effect der Erwärmung bei Hämatooccus-Schwärmern und bei Polygordiuslarven und Copepoden. Man braucht nun daraus noch nicht in naturphilosophischer Weise auf einen Gegensatz zwischen Thier und Pflanze zu schliessen, ich halte es für möglich, dass sich auch Thiere finden, die durch Abkühlung negativ heliotropisch werden. Massart fand ähnliche Erscheinungen bei Flagellaten¹⁾. Chromalina nähert sich bei 20° der Lichtquelle, bei 5° flieht sie dieselbe. Ganz analog ändert sich auch der Sinn des Geotropismus und wir werden im nächsten Abschnitt sehen, dass ähnliches auch bei Polygordiuslarven stattfindet.

IV. Unterschiede in der Art der Bewegung positiv und negativ heliotropischer Thiere.

Nachdem wir gesehen haben, wie gewisse positiv heliotropische Thiere negativ gemacht werden können, wollen wir die Frage aufwerfen, ob, abgesehen von der Richtung, auch noch ein anderer Unterschied in der Bewegung positiv und negativ heliotropischer Thiere gefunden werden kann. Eine solche Frage lässt sich natürlich nur beantworten bei Thieren, die man sowohl im negativ wie im positiv heliotropischen Zustand beobachten kann.

Die Larven von *Limulus polyphemus* sind nach dem Auschlüpfen aus dem Ei positiv, später negativ heliotropisch. Die Thiere können in allen Stadien der Entwicklung sowohl kriechen wie schwimmen und man sieht sie in der That in jedem Stadium der Entwicklung beide Arten von Bewegung ausführen. Handelt es sich jedoch um heliotropische Bewegungen, so besteht ein typischer und konstanter Unterschied. Die positiv heliotropischen Bewegungen werden stets schwimmend, die negativ heliotropischen stets krie-

1) Jean Massart, Recherches sur les organismes inférieures. Bullet. de l'Acad. r. de Belge, t. XXII. 1891.

chend ausgeführt. Die Schwimmbewegungen sind leicht und graziös, die Gehbewegungen unbeholfen. Ich glaubte erst, dass dieser Unterschied in der Art der Bewegung lediglich daher rühre, dass die Lichtstrahlen von oben und aussen in das Gefäss fielen, und dass daher die positiv heliotropischen Thiere an die Oberfläche gelockt würden. Ich glaube aber nicht, dass das die volle Erklärung ist. Bei den Larven von *Polygordius* hatte ich Gelegenheit mich davon zu überzeugen, dass der erwähnte Unterschied in der Art der Bewegung positiv und negativ heliotropischer Thiere auch unabhängig vom Licht bestehen kann. Die *Polygordius*larven schwimmen im positiven Zustand meist an der Oberfläche des Wassers, während sie im negativ heliotropischen Zustand meist auf dem Boden kriechen. Wenn ich nun eine grössere Zahl von *Polygordius*larven in eine mit Seewasser gefüllte Eudiometerröhre brachte und die Röhre vertikal in einem Dunkelzimmer aufstellte, so waren nach einiger Zeit, in etwa 24 Stunden, die Larven nicht etwa gleichmässig in der Röhre vertheilt, sondern man fand gewöhnlich eine Ansammlung an der Oberfläche der Wasserwände und eine zweite am Boden. Wurde nun die Röhre vorsichtig und plötzlich ans Licht gebracht, so erwiesen sich die Larven der Oberflächenschicht alle als positiv heliotropisch, die Larven am Boden aber alle als negativ heliotropisch. Man konnte auch ferner leicht zeigen, dass positiv heliotropische *Polygordius*larven auch im Dunkelzimmer an die Oberfläche der Röhre gingen, und dass negativ heliotropische Larven auch im Dunkelzimmer zu Boden gingen. Weiter: Positiv heliotropische *Polygordius*larven können, wie schon erwähnt, durch Erwärmen negativ gemacht werden. Erwärmete man im Dunkelzimmer eine Eudiometerröhre, welche *Polygordius*larven an der Oberfläche enthielt, so gingen dieselben auf den Boden der Röhre. Kühlte man die Röhre im Dunkelzimmer unter 7° ab, so verliessen alle Larven den Boden und gingen an die Oberfläche. Sowohl das Aufsteigen der Larven, wie das Sinken wird durch active Schwimmbewegungen bewerkstelligt. Es ist mir nun wahrscheinlich, dass das Thier nicht nur heliotropisch, sondern auch geotropisch ist, und dass der Geotropismus immer unter denselben Bedingungen seinen Sinn ändert wie der Heliotropismus. Mit dem positiven Heliotropismus verknüpft sich negativer Geotropismus und mit negativem Heliotropismus verknüpft sich positiver Geotropis-

mus. Es bleibt jedoch nichts destoweniger der Unterschied bestehen, dass die positiv heliotropischen (und gleichzeitig negativ geotropischen) Thiere continuirlich schwimmen, während die negativ heliotropischen (und positiv geotropischen) auf dem Boden liegen oder kriechen und wie mir scheint auch weniger leicht schwimmen. Es ist also sehr wohl möglich, dass ein günstigerer Zustand der Auslösung von Energie mit positivem Heliotropismus ein ungünstigerer mit negativem Heliotropismus einhergeht.

Endlich will ich noch einen hierhin gehörigen Umstand erwähnen, der mich zuerst veranlasste, die Lichtwirkungen bei Thieren zu untersuchen. Bei anstrengenden Gletschertouren fiel es mir auf, dass die sich einstellende Ermüdung bei mir momentan verschwand, wenn ich die Schneebrille abnahm und mein Auge dem vollen Lichte aussetzte. Andererseits ist es bekannt, dass das intensive Licht der Schneefelder auf die Dauer die Ermüdung steigern kann. Das Licht hat sicher etwas mit der Erleichterung oder Erschwerung der Auslösungserscheinungen zu thun, und es scheint, dass es in gewissen Organismen unter verschiedenen Umständen beide Arten von Effecten hervorrufen kann. Ob all diesen Beobachtungen eine tiefere Bedeutung zukommt oder nicht, sollen weitere Versuche entscheiden.

V. Heliotropische und unterschiedsempfindliche Thiere.

Huxley behauptet in einem seiner Aufsätze, dass Pflanzen ein Nervensystem haben müssen, weil Darwin bei *Drosera* Reactionen fand, die denen eines Thieres in mancher Beziehung ähnlich sind. Consequenterweise müsste er nun auf Grund unseres Nachweises der Uebereinstimmung des thierischen Heliotropismus mit dem pflanzlichen auch behaupten, dass die Pflanzen Augen besitzen. Der zulässige Schluss kann jedoch nur der sein, dass die Augen ihre Bedeutung für das Sehen unter Anderem einem Umstand verdanken, der auch in der Haut vieler Thiere und in Pflanzentheilen enthalten ist: nämlich Elementen, die durch Licht bestimmte, uns einstweilen noch unbekannte Veränderungen erfahren. Es ist nicht einmal nöthig, dass diese Elemente physikalisch, chemisch oder auch morphologisch überall völlig identisch sind. Nun sind ja bekanntlich in unserer Netzhaut Elemente vor-

handen, welche unter dem Einfluss von Licht Bewegungen ausführen. Allein das Abhängigkeitsverhältniss dieser Elemente vom Licht ist bis jetzt keineswegs eindeutig bestimmt. Wenn Heliotropismus hier verstanden ist, so ist er möglicherweise dem Sinne nach variabel. Die Schwierigkeiten, die hier der Untersuchung im Wege stehen, sind grösser als im Falle der *Polygordius*larven. Wenn man nun auch annimmt, dass gewisse Elemente der Retina heliotropisch sind, so kann doch ein bei unserem Sehen sehr wesentlicher Umstand, nämlich die Unterschiedsempfindlichkeit, unmöglich auf heliotropische Reactionen bezogen werden. Wir sahen ja, dass heliotropische Thiere, wenn nur die Richtung der orientirenden Strahlen dieselbe bleibt, sowohl aus dem Dunkeln ins Helle gehen als auch umgekehrt. Es wäre denkbar, dass die Unterschiedsempfindlichkeit unserer Augen an gewisse Elemente der Netzhaut geknüpft ist, die hauptsächlich auf Aenderungen der Intensität der Lichtstrahlen reagiren. Wie dem auch sei, es gibt gewisse Thiere, die nicht durch den Lichtstrahl gerichtet werden, also nicht heliotropisch sind, die aber sehr prompt auf Unterschiede oder richtiger auf Aenderungen der Lichtintensität reagiren, und die ich als unterschiedsempfindliche Thiere bezeichnen will. Unterschiedsempfindlich ist eine Spezies von Süsswasserplanarien *Planaria torva*, welche ich der Güte von Herrn Dr. Wheeler verdanke. Setzt man die Thiere in eine hinreichend grosse Schale mit Wasser, so kriechen sie in jeder beliebigen Richtung, von einer Orientirung durch das Licht ist keine Rede. Dagegen sieht man einen Unterschied im Verhalten der Thiere, je nachdem sie aus Stellen stärkerer Lichtintensität zu Stellen schwächerer Intensität gelangen oder umgekehrt. Abnahme der Licht-

Figur 4.

intensität macht die Thiere geneigt, zur Ruhe zu kommen, Erhöhung der Intensität erhöht den Bewegungsdrang. So kommt es, dass solche Thiere sich allmählich an solchen Stellen im Gefäss ansammeln, wo die Intensität des Lichtes schwächer ist. Diese

Erscheinung und gleichzeitig der Unterschied im Verhalten solcher Thiere vom Verhalten heliotropischer Thiere zeigt am besten folgender Versuch. Es sei AB (Fig. 4) die Ebene des Fensters, abc der Thierbehälter. An einer Stelle bc wird die Aussenfläche des Gefässes durch schwarzes Papier für Lichtstrahlen undurchgängig gemacht. Man sieht, dass bei bc ein kleiner Abschnitt des Kreises von den von aussen einfallenden Lichtstrahlen nicht getroffen wird. Wenn man nun zu Anfang des Versuches die Planarien an die Fensterseite des Gefässes bringt, aber so, dass sie von dem Himmelslicht getroffen werden, so findet man sie nach einigen Stunden oder am nächsten Tage alle oder fast alle hinter dem undurchsichtigen Papier bc , wo die Intensität der Beleuchtung geringer ist. Stellt man denselben Versuch mit negativ heliotropischen *Limulus*larven an, so gehen dieselben nach der Zimmerseite a des Gefässes und bleiben hier dauernd sitzen. — Es ist unter diesen Umständen ohne Weiteres begreiflich, dass diese Planarien, wenn man sie einige Tage in einem kreiscylindrischen Glase $abcd$

Figur 5.

(Fig. 5) ruhig stehen lässt, sich schliesslich alle an den beiden Seiten c und d sammeln, wie schon Dr. Wheeler beobachtete. Heliotropische Thiere gehen in dem gleichen Gefäss entweder sofort an die Fensterseite a oder die Zimmerseite b und bleiben da.

Diese Art auf Aenderungen der Lichtintensitäten zu reagiren, findet sich wahrscheinlich auch bei Regenwürmern, vielleicht auch noch bei anderen Thieren. Es ist auch möglich, dass heliotropische Reactionen und Unterschiedsempfindlichkeit bei gewissen Thieren vereinigt sind, was ich noch zu untersuchen habe¹⁾.

1) Es fiel mir schon früher auf, dass bei manchen Thieren, die ich damals für negativ heliotropisch hielt, die typischen heliotropischen Versuche nicht recht gelingen wollten. Ich bezog das auf Nebenumstände. Ich halte es aber jetzt für möglich, dass die von mir z. B. bei den sog. Mehlwürmern beschriebenen Versuche ebenso sehr auf Unterschiedsempfindlichkeit wie auf negativen Heliotropismus hinweisen. Ich will darüber weitere Versuche anstellen.

2. Es giebt unterschiedsempfindliche Thiere, die rascher auf Aenderungen der Intensität des Lichtes reagiren, als die Planarien. Ich fand diese Art der Reaction in Neapel bei Röhren bewohnenden Anneliden, z. B. *Serpula uncinata*. Die Thiere strecken die Branchien aus der Röhre hervor. Wenn man nun die Hand zwischen dem Thier und der Lichtquelle hin und her bewegt, so ziehen sich die Thiere, sobald der Schatten sie trifft, schnell in die Röhre zurück. Um nun zu sehen, ob Lichtschwankungen positiver und negativer Art den gleichen Effekt haben, verfuhr ich folgendermaassen. Ein Glasaquarium, das mit einem Glasdeckel geschlossen war, wurde auf einen isolirten Tisch circa 2 m vom Fenster gestellt. Wenn ich nun die Läden rasch schloss, so zogen sich die Würmer schnell in ihre Röhre zurück, wie eine Schnecke bei plötzlicher Berührung. Die Läden schlossen nicht ganz dicht und es war immer noch hell genug im Zimmer, um die Thiere zu beobachten. Wartete man einige Zeit, so streckten die Thiere die Kiemen wieder aus. Wenn ich nun die Läden rasch wieder öffnete, so erfolgte keine Reaction der Thiere. Auch wenn die Thiere sich in die Röhre zurückgezogen hatten, brachte Zunahme der Lichtintensität sie nicht wieder zum Vorschein. Es ist also nur die Abnahme der Lichtintensität, welche als ein Reiz auf die Thiere wirkt. Man findet aber, dass diese Reactionen nicht immer gleichmässig ausfallen und manchmal auch versagen. Andrews hat derartige Reactionen auch bei solchen Anneliden gefunden, deren Branchien von Augen und augenähnlichen Organen frei sind¹⁾.

VI. Ueber einige physiologische Umstände, welche die Tiefenvertheilung und Tiefenwanderung von Seethieren bestimmen.

1. Die Untersuchungen über die Tiefenvertheilung der Seethiere scheinen zu ergeben, dass wir ein beträchtliches Thierleben nur in zwei Regionen des Meeres antreffen: an der Oberfläche, bis zu einer Tiefe von vielleicht 400 m und auf dem Grunde der See. Die Thiere der Oberfläche, der Auftrieb oder die pelagischen Thiere, zeigen zum Theil eine periodische Tiefenwanderung. Sie

1) E. A. Andrews, Compound eyes of Annelids. Journal of Morphology, Vol. V. 1891.

kommen in der Nacht zur Oberfläche und gehen am Tage in die Tiefe. Im Mittelmeer fand man noch eine Wanderung von grösserer Periode; Thiere, die im Winter stets oder zu bestimmten Tageszeiten an die Oberfläche kommen, leben im Sommer in grösserer Tiefe.

Die ersten experimentellen Untersuchungen über die Ursache dieser Tiefenwanderung waren von Groom und mir gemeinsam angestellt worden und führten zu dem Nachweis, dass Nauplien von *Balanus perforatus* schon allein durch ihren Heliotropismus Nachts an die Oberfläche und am Tag in die Tiefe getrieben werden müssen¹⁾. Schwachem Licht gegenüber sind diese Thiere nämlich positiv heliotropisch, in starkem Licht werden sie alsbald negativ heliotropisch. So werden sie am Tage von der Oberfläche in die Tiefe getrieben. Sie können aber nicht sehr tief nach unten gehen, da die Intensität des Lichtes mit der Tiefe der durchleuchteten Wasserschicht an Intensität abnimmt und in einer gewissen Tiefe so schwach wird, dass die Nauplien wieder positiv heliotropisch werden. Sie müssen jetzt wieder aufwärts gehen, werden aber alsbald wieder, wenn sie in intensiveres Licht kommen, negativ, und so ist es erklärlich, warum diese Thiere nicht bis zum Boden des Meeres gehen, sondern in einer relativ oberflächlichen Schicht in der Schwebelage erhalten werden. Wird gegen Abend und in der Nacht das Licht schwächer, so werden die Nauplien durch ihren positiven Heliotropismus wieder an die Oberfläche getrieben.

2. Danach kann man die Frage aufwerfen, ob alle Thiere, welche man an der Oberfläche des Meeres findet, auch konstant oder wenigstens unter gewissen Bedingungen positiv heliotropisch sind. Ich habe an den kleinen Thieren des Auftriebes in Woods Holl an Copepoden und an Larven von Crustaceen, Würmern und Mollusken derartige Versuche angestellt und habe bis jetzt kein pelagisches Thier dieser beiden Kategorien finden können, das nicht entweder dauernd oder doch zeitweilig positiv heliotropisch gewesen wäre.

3. Es wäre aber unrichtig, zu behaupten, dass der Helio-

1) Groom und Loeb, Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Thiere. Biol. Centralbl. Bd. X. 1890.

tropismus überall die einzige Ursache für die Tiefenvertheilung sein müsse. Wie im Pflanzenreich oft genug der positive Heliotropismus und der negative Geotropismus in gleichem Sinne zusammenwirken, so müssen wir das Gleiche auch bei Thieren erwarten. Ich habe nun schon früher in einem kleinen Aufsatz über Geotropismus dargethan, dass gewisse Seesterne und Actinien, die immer nahe der Oberfläche leben, durch eine besondere Art von Reizbarkeit gezwungen werden, stets aufwärts zu kriechen, und ich habe es wahrscheinlich gemacht, dass diese Reizbarkeit negativer Geotropismus ist¹⁾. Auch diesmal konnte ich durch weitere Versuche nachweisen, dass bei gewissen Thieren, die schon allein durch ihren positiven Heliotropismus an die Oberfläche getrieben werden müssten, auch noch andere Umstände in dem gleichen Sinne wirken. Das ist z. B. bei den frisch ausgeschlüpften Larven von *Loligo* der Fall. Diese Thiere sind konstant positiv heliotropisch und sind ausserdem Thiere der Oberfläche. Wenn man die Thiere in eine lange, mit Seewasser gefüllte Eudiometerröhre bringt und diese vertikal stellt, so gehen sie zum Niveau des Seewassers: Das könnte, so lange die wirklichen Lichtstrahlen von oben her einfallen, eine Folge des positiven Heliotropismus dieser Larven sein. Es ist aber noch ein anderer Umstand im Spiel; die Thiere gehen nämlich auch im Dunkelzimmer zum Niveau. Ja noch mehr als das; wenn man die Eudiometerröhre dem Licht aussetzt, den oberen Theil derselben jedoch mit einer für Licht undurchgänglichen Kappe umgiebt, so sollten die Thiere, da sie sehr energisch positiv heliotropisch sind, nicht unter die dunkle Kappe gehen. Thatsächlich jedoch findet das letztere statt. Es wirkt also neben dem positiven Heliotropismus noch ein anderer und stärkerer Umstand, und das könnte negativer Geotropismus sein. Die Temperatur war in diesen Versuchen überall in der Röhre die gleiche. Sauerstoffbedürfniss treibt die Thiere in diesen Versuchen nicht nach oben, denn wenn man die Eudiometerröhre ganz mit Seewasser füllt und mit dem offenen Ende nach unten in ein grösseres Gefäss mit Wasser stellt, so gehen die Thiere dennoch aus diesem Gefäss bis zur Kappe des Eudiometers und bleiben hier, obwohl neuer Sauerstoff nur von unten her zu den Thieren diffundiren kann.

1) Ueber Geotropismus bei Thieren. Pflüger's Archiv, Bd. 49, 1891.

Die Bedeutung dieses, wie ich glaube, negativen Geotropismus der Lologolarven für das Aufsteigen derselben tritt im folgenden Versuch noch schöner zu Tage. Es sei AB (Fig. 6) diesmal ein vertikaler Durchschnitt durch die Ebene des Fensters, CD sei die mit Seewasser gefüllte und mit einem Kork verschlossene Endiometer-röhre. Befinden sich nun die Larven am Anfang des Versuches an der Zimmerseite C der Röhre, so gehen die Thiere vermöge ihres positiven Heliotropismus alle nach der Fensterseite D und bleiben hier. Giebt man der Röhre dagegen eine gegen den Horizont ge-

Fig. 6.

neigte Lage, bringt man die Röhre beispielsweise in die Lage C,D , so steigen die Larven allmählich aber stetig durch active Schwimmbewegungen vom Fenster gegen das höhere Ende C auf und bleiben hier sitzen. Trotz ihres positiven Heliotropismus verlassen sie also die Fensterseite und gehen nach der Zimmerseite. Der Winkel C,DC darf in diesem Falle nicht kleiner als etwa 20° sein.

Selbstverständlich ist nicht bei allen pelagischen Thieren ein so starker negativer Geotropismus mit dem positiven Heliotropismus verknüpft. Bringt man beispielsweise die in dieser Arbeit erwähnten Copepoden in die Endiometer-röhre und bedeckt man das obere Ende derselben mit der undurchsichtigen Hülle, so gehen die Thiere, wenn sie positiv heliotropisch sind, auch nach oben. Aber sie gehen nicht, wie die Lologolarven, unter die dunkle Kappe, sondern bleiben an der höchsten unbedeckten Stelle der Röhre sitzen. Sie gehen also ausschliesslich oder doch vorwiegend vermöge ihres positiven Heliotropismus nach oben.

4. Es bleibt noch übrig, den Einfluss der Wärme auf die Tiefenbewegung und -Vertheilung der Seethiere experimentell zu untersuchen. Wir sahen, dass die Larven von *Polygordius* bei höherer Temperatur negativ heliotropisch und positiv geotropisch, bei niedriger Temperatur positiv heliotropisch und negativ geotropisch wurden. Der gleiche Wechsel des Heliotropismus findet statt bei Copepoden. Es ist kaum anzunehmen, dass nicht auch noch andere Seethiere dieselbe Erscheinung zeigen. Wir können schon daraus ableiten, dass solche Thiere in einem Meere, dessen

Oberfläche im Sommer eine sehr hohe Temperatur erlangt, in dieser Jahreszeit von der Oberfläche verschwinden müssen. Der durch die Temperaturerhöhung bedingte negative Heliotropismus und eventuell der positive Geotropismus treiben die Thiere in die Tiefe. Sobald sie jedoch in kühlere Schichten gelangen, werden sie wieder positiv heliotropisch und negativ geotropisch. Sie müssen alsdann wieder aufsteigen, bis sie wieder in wärmere Schichten gerathen; hier werden sie alsbald wieder negativ heliotropisch und eventuell positiv geotropisch und sie müssen wieder sinken, und so fort. Auf diese Weise werden solche Thiere im Sommer in einiger Entfernung unter der Oberfläche in der Schwebe erhalten. Ist jedoch im Winter die Temperatur hinreichend niedrig, so können die Thiere bis zum Niveau emporschwimmen, ohne negativ heliotropisch oder positiv geotropisch zu werden.

Es bleibt aber noch ein weiterer Umstand zu berücksichtigen, der bewirken kann, dass auch konstant positiv heliotropische Thiere bei höherer Temperatur die Oberfläche verlassen müssen. Die Oxydationsvorgänge poikilothermer Thiere steigen bekanntlich mit zunehmender Temperatur. Es ist natürlich, dass wenn diese Vorgänge eine gewisse Grenze übersteigen, das Thier keine oder nur mehr schwache Schwimmbewegungen ausführt und matt zu Boden fällt. Jedenfalls kann man das letztere wirklich bei hohen Temperaturen beobachten. Die Loligolarven, die durch Schwimmbewegungen sich an der Oberfläche halten, sinken passiv und bewegungslos, sobald die Temperatur über 30° steigt.

Zum Schluss will ich noch bemerken, dass ich auch bei den meisten der in dieser Arbeit erwähnten Thiere Versuche mit farbigem Licht anstellte und die früher von mir gefundene Thatsache allgemein bestätigt fand, dass die stärker brechbaren Strahlen des uns sichtbaren Sonnenspectrums die heliotropisch wirksameren sind wie bei Pflanzen.