

(Aus der biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Ein Versuch, das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken.

Von

Dr. J. S. Szymanski.

(Mit 13 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Teilung der Reize in Vektor- und Skalarreize	457
II. Beispiele der Skalarreize	459
III. Methode der geometrischen Addition.	461
IV. Daphnien-Experimente	463
V. Mücken-Puppen-Experimente	478
VI. Gottesanbeterin-Experimente	479
VII. Ameisen-Experimente.	481
VIII. Zusammenfassung	484

I. Teilung der Reize in Vektor- und Skalarreize.

Die moderne Tierpsychologie wird von der Tendenz beherrscht, das Verhalten der Tiere auf Grund der biologischen Verhältnisse, unter denen das Tier lebt, dem Verständnis näher zu rücken¹⁾. Man stellt sich den Organismus als ein räumlich abgeschlossenes System von Kräften (innere Kräfte) vor, oder als die Resultierende von sämtlichen dynamischen Faktoren, die seit der Entstehung der Art wirkten oder noch jetzt wirken; ihm gegenüber steht die Aussenwelt, die den Komplex der sich ausserhalb des Organismus befindlichen Kräfte darstellt, von denen einige, gemäss der spezifischen Organisation des Tieres, sich als Reize erweisen; sie bilden die „Umwelt“²⁾ des Tieres. Diese beiden Faktoren, „Umwelt“ und

1) v. Uexküll, Umwelt und Innenwelt der Tiere 1909 S. 6.

2) Diese Richtung vertreten folgende Werke: I. Vom allgemein biologischen Standpunkte aus: 1. Spencer, Die Prinzipien der Biologie Bd. 1 Kap. V. 2. Dautee, Elements de philosophie biologique 1907 Kap. X. — II. Vom

innere Kräfte, bedingen das Verhalten der Tiere. Mit der Möglichkeit, dieselben zu bestimmen und zu erforschen, deckt sich die Möglichkeit der Auslegung der Gesetzmässigkeit des psychophysiologischen Geschehens nicht allein bei den anderen Tieren, sondern selbst bei den Menschen.

Die nächste Aufgabe der Forschung besteht hiermit in der möglichst genauen Untersuchung der inneren und äusseren Reize¹⁾. „Nun bezeichnet die Physiologie jede äussere Einwirkung auf nervöse Elemente, die deren Funktionen irgendwie anregt oder abändert, als einen Reiz“ [Wundt²⁾], oder nach einer noch weiteren, allgemein biologischen Definition kann „jede Veränderung der äusseren Faktoren, welche auf einen Organismus einwirken, als Reiz betrachtet werden“ [Verworn³⁾]. Der Effekt der Einwirkung eines Reizes kann sich äussern entweder in einer Veränderung der Richtung der Bewegung im Aussenraume oder in einer Veränderung von Lebensprozessen des Organismus, welche die Richtung der Bewegung in Aussenräume nicht beeinflussen. Ein richtungsgebender Reiz ist aufzufassen als ein besonderer Fall des Vorhandenseins der Bedingungen, welche im Organismus in einer Kraft sich äussern⁴⁾,

tierpsychologischen Standpunkte aus: 3. Bohn, *La naissance de l'intelligence*. 1909 (insbesondere Kap. VIII: *La méthode éthologique*). 4. Edinger und Claperède, *Über Tierpsychologie*. 1909. 5. Forel, *Das Sinnesleben der Insekten*. 1910. 6. Groos, *Die Spiele der Tiere*, II. Aufl., 1907. 7. Jennings, *Behavior of the lower organisms*. 1906. 8. Morgan, *Instinkt und Gewohnheit*. Übersetzt von M. Semon. 1909. 9. Piéron, *L'évolution de la mémoire*. 1910. 10. Sokolowsky, *Beobachtungen über die Psyche der Menschenaffen*. 1908. Aus dem Seelenleben höherer Tiere. 1910. — *Genossenschaftsleben der Säugetiere*. 1910. 11. Washburn, *The animal Mind, a Text-book of Comparative Psychology*. 1908. 12. Wasmann, *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*, II. Aufl., 1909. 13. Yerkes, *The dancing mouse*. 1907. 14. Ziegler, *Der Begriff des Instinktes einst und jetzt*, II. Aufl., 1910. — III. Vom erkenntnistheoretischen Standpunkte aus: 15. Enriques, *Probleme der Wissenschaft*. Übersetzt von Grelling, II. Teil S. 545 ff. 1910.

1) Eine Theorie der psychischen Evolution, wo der Reiz eine hervorragende Rolle spielt, hat Balwin aufgebaut in seinen Werken: *Die Entwicklung des Geistes beim Kinde und bei der Rasse*. Übersetzt von Ortmann. 1888, und *Development and Evolution*. 1902.

2) Wundt, *Grundzüge der physiologischen Psychologie*, VI. Aufl., Bd. 1 S. 92. 1908.

3) Verworn, *Allgemeine Physiologie*, II. Aufl., S. 352. 1897.

4) Loeb, *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen*. VII. Vorl. S. 204 ff. 1906.

d. h. „müssen Intensitätsunterschiede der anwesenden Energie vorhanden sein“ [Ostwald)¹⁾]; richtungsgebende Reize wären nachdem Vektoren. Diese Reize machen sich geltend, wenn die Kraft bloss einseitig auf den Organismus wirkt. Es gibt aber auch die Reize, welche den Skalaren entsprechen. Die Wirkung des Reizes beschränkt sich in solchen Fällen auf die Veränderung der allgemeinen Lebensprozesse des Organismus, wahrscheinlich durch die Beeinflussung der chemischen Reaktionen; dies äussert sich auch in der Herabsetzung bezw. Steigerung der Muskelkraft. Wenn gleichzeitig die anderen richtungsgebenden Reize wirken, bleiben sie unbeeinflusst. Der Kürze halber möchte ich im weiteren die richtungsgebenden Reize als tropische, die nur — die Geschwindigkeit — ändernden als atropische bezeichnen.

II. Beispiele der Skalarreize.

Als ein Beispiel eines atropischen Reizes sei folgende Beobachtung angeführt.

Die Daphnien pflegen bei einseitiger Beleuchtung gegen das Licht zu und nach unten, dort angekommen, vom Lichte weg und nach oben sich zu bewegen (vgl. unten). Ich habe die Geschwindigkeit der Bewegung in den beiden Richtungen gemessen und die folgenden Resultate bekommen.

1 cm wurde zurückgelegt in Sekunden:

Tage	Richtung gegen das Licht zu	Richtung vom Lichte weg	Tage	Richtung gegen das Licht zu	Richtung vom Lichte weg
1	1,4	2,4	6	1,0	1,6
2	1,3	1,8	7	1,3	1,7
3	1,3	1,6	8	0,8	1,2
4	1,0	1,8	9	0,8	1,1
5	1,2	1,7	10	1,0	1,3

(Jede Zahl ist das arithmetische Mittel aus 10 Messungen.)

Trotz gleichbleibender Versuchsanordnung ist die Geschwindigkeit vom achten Tage an stark gestiegen: die Untersuchung deren Ursache hat ergeben, dass die Steigerung der Geschwindigkeit dem Auftreten der Männchen zu verdanken war: die geschlechtliche Erregung äusserte sich in der Erhöhung der Geschwindigkeit, ohne eine Veränderung der Bewegungsrichtungen hervorzurufen.

1) W. Ostwald, Vorlesungen über Naturphilosophie, II. Aufl., S. 256 bis 257. 1902.

Die Erhöhung der Geschwindigkeit der vitalen Prozesse mit der Erhöhung der Temperatur, nach van't Hoff's Regel ¹⁾, wäre hierher ein weiteres Beispiel. Vor kurzem hat Przibram die Gültigkeit der Regel für die Laufgeschwindigkeit der jungen Gottesanbeterinnen nachgewiesen ²⁾. Ich konnte die Regel auch für die Laufgeschwindigkeit der Ameisen (*Formica rufa*) betätigen; ich maass in Sekunden die Geschwindigkeit, mit welcher die Ameisen 10 cm zurücklegen; die Messungen wurden immer auf derselben Stelle der Ameisenstrasse um dieselbe Tageszeit ($\frac{1}{2}$ 11 Uhr vormittag) gemacht. Die folgende Tabelle zeigt die Resultate:

Num- mer	Datum 1910	Tempe- ratur ° C.	Baro- meter- stand mm	Wetter	Richtung vom Neste ab Sek.	Richtung gegen das Nest zu Sek.
1	24. Juli	11,2	731	Gewitter	10,06 ³⁾	—
2	9. August	11,2	729	Feiner Regen	5,42	6,58
3	8. "	11,8	729	Wind. Bedeckt	4,36	4,19
4	27. Juli	12,5	734	" "	3,45	3,71
5	25. "	14,3	731	Wind. Sonnenschein	2,71	2,11
6	20. "	16,2	731	" "	2,80	—
7	21. "	16,2	732	" "	2,50	—
8	28. "	16,2	735	" "	2,60	2,33
9	26. "	17,5	731	" "	1,78	2,58
10	19. "	18,1	731	Wind. Bedeckt	3,22	—
11	22. "	18,7	732	Wind. Heiter	3,13	—
12	29. "	18,7	734	Heiter	2,87	1,88
13	30. "	20,0	734	" "	1,60	1,72
14	23. "	23,7	729	Wind. " Heiter	2,34	—

Die Nr. 3 und 4 einerseits lassen sich mit Nr. 13 und 14 andererseits vergleichen, da die Wetterverhältnisse in diesen Tagen beinahe gleich, die Temperaturunterschiede dagegen gross genug waren. Die Berechnung des Temperaturquotienten ergibt folgendes:

$$\text{Nr. 3 und 13: } Q_{8,2} = 2,3 \text{ also } Q_{10} = 2,8$$

$$\text{Nr. 3 " 14: } Q_{11,9} = 1,8 \text{ " } Q_{10} = 1,4$$

$$\text{Nr. 4 " 13: } Q_{7,5} = 2,1 \text{ " } Q_{10} = 3,0$$

$$\text{Nr. 4 " 14: } Q_{11,2} = 1,4 \text{ " } Q_{10} = 1,2$$

1) Przibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme S. 29 ff. 1908.

2) Przibram, Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). III. Temperatur und Vererbungsversuche. Sonderabdruck aus dem Arch. f. Entwicklungsmechanik usw. Bd. 28 H. 4 S. 595—602.

3) Jede Zahl ist das arithmetische Mittel aus zehn Messungen.

Das objektive unmittelbare Kriterium, nach dem man auf das Verhalten eines Tieres Rückschlüsse ziehen darf, ist vor allem die Bewegungsrichtung; deshalb will ich mich im weiteren auf die Untersuchung der tropischen Reize beschränken.

Die biologische Richtung in der Lehre von dem Verhalten der Tiere fordert die Feststellung des zahlenmässigen Verhältnisses zwischen den simultan wirkenden Reizen, um sich die Rechenschaft von den Faktoren, die sein Benehmen in der freien Natur bestimmen, ablegen zu können.

Die vorliegende Arbeit soll einen, auf die Vorschläge Herrn Dr. Przibram's hin unternommenen Versuch darstellen, das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken; so weit meine Kenntnisse in der einschlägigen Literatur reichen, ist dies der erste derartige Versuch, wenigstens in der Zoologie, und als ein solcher kann er nicht den Anspruch auf Vollkommenheit erheben.

III. Methode der geometrischen Addition.

Um zwei Reize miteinander vergleichen und in den Maasseinheiten eines von ihnen ausdrücken zu können, liess ich auf den Organismus beide simultan einwirken derart, dass sie den Organismus unter rechtem Winkel angreifen. Die Folge davon war, dass der Organismus in der Richtung der Resultierenden beider Komponenten sich bewegte. Ich maass weiter den Winkel, den die Resultierende mit einer von den Komponenten einschloss. Auf Grund dieser Daten war ich imstande, ein Parallelogramm der Kräfte zu konstruieren; wird die Grösse des Reizes, welcher quantitativ bekannt war, als 1 bezeichnet, so konnte ich das rechtwinklige Dreieck auflösen und das Verhältnis zwischen beiden Reizen zahlenmässig feststellen. Nachdem ich die mir bekannten Maasseinheiten eines Reizes in das Verhältnis substituiert hatte, erhielt ich die Grösse des zweiten Reizes in den Maasseinheiten des ersten. Das Ausdrücken des Verhältnisses in Prozent gibt eine Vorstellung von dem biologischen Werte der entsprechenden Reize. Nun liess ich einen neuen Reiz einwirken, dessen Grösse, ausgedrückt in den ihm entsprechenden Maasseinheiten, mir bekannt war; die Richtung seiner Wirkung fiel dabei mit einem der schon vorhandenen Reize zusammen; es verschob sich nun die Resultierende um einen bestimmten Winkel. Ich maass den Winkel, konstruierte ein neues Parallelogramm, löste das

rechtwinklige Dreieck auf und bestimmte in den gleichen Maass-einheiten die neue Reizgrösse. Jetzt braucht man nur von der gefundenen Grösse die schon bekannte Grösse des Reizes, mit dessen Richtung die Richtung des dritten Reizes zusammenfiel, zu subtrahieren, um den Wert des letzteren zu bekommen. Nun führte ich abermals neuen vierten Reiz ein und verfuhr wieder in gleicher Weise usw. Überall, wo es sich um die äusseren Reize handelte, habe ich die Reize von optimaler Intensität verwendet, was ich vorher experimental bestimmen musste. In der Literatur habe ich nur vereinzelte Beobachtungen über die Bewegungen der Tiere, welche unter dem Einflusse von zwei Reizen nach der Resultierenden verliefen, finden können. So Jennings ist zur Überzeugung gekommen, dass bei *Paramecium* „in some cases the behavior shown is a resultant of the action of the two stimuli“¹⁾. Bohn hat gefunden, dass „when light and gravity are acting together upon the animal (= ein Weichtier), its movement seems to be a resultant of the two“ (zit. nach Washburn)²⁾. Weiter Anna Drzewina hat bei *Carcinus moenas* die Erscheinung des Hydrotropismus beobachtet: „il est particulièrement marqué chez les individus, qui vivent en un point du littoral, où la mer se retire beaucoup et où la dessiccation peut être très intense. Tel est le cas de la petite île de Tatihou dans la baie de la Hougue (Marche); à mer basse, elle est rattachée au continent par une bande de terre . . . Or, un crabe placé à la pointe qui regarde cette bande se dirige vers elle, et non vers l'eau; en réalité, il est attiré d'un côté et de l'autre par la mer . . . , et par suite il suit une direction intermédiaire“ (zit. nach Bohn)³⁾. Nach W. Ostwald⁴⁾: „Es zeigt sich . . . , dass bei Verwendung abnorm starker Lichtquellen . . . eine Negativierung der Tiere verbunden ist auch mit einer Umkehr des Geotropismus, indem nämlich die Organismen, welche bei positiver heliotropischer Reaktion negativ heliotropisch (wahrscheinlich geotropisch?) waren, bei negativem Heliotropismus positiv geotropisch werden, resp. sich am Boden des Gefässes und an der Zimmerseite sammeln. Bei

1) Jennings, Behavior of the lower organisms p. 98. 1906.

2) Washburn, The animal Mind, a Text-book of Comparative Psychology. p. 183. 1908.

3) Bohn, La naissance de l'intelligence p. 134. 1909.

4) Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen usw. Pflüger's Arch. Bd. 95 S. 26 Bd. 111 u. 117.

Verwendung von tieferen Versuchsgefäßen vollziehen sich die heliotropischen Reaktionen, mit anderen Worten, in einer diagonalen Richtung vorn vorn und oben nach hinten und unten. Dieses Verhalten ist von mehreren Autoren beobachtet worden. Auch bei den heliotropischen Reaktionen von Daphnien kann ich es bestätigen.“ Während meine Versuche schon weit genug fortgeschritten waren, erschien die Arbeit von Ewald¹⁾, wo die folgende Bemerkung zu lesen ist: „Im ersten Falle (d. h. bei der seitlich sich befindenden Lichtquelle) erhalten wir jedoch durch das Zusammentreffen von Licht und Schwerkraftwirkung Mischreaktionen, die dadurch veranlasst werden, dass bei dieser Anordnung beide Kräfte rechtwinklig zueinander angreifen. Das Tier wird gezwungen, nicht nur der seitlichen Lichtquelle zuzustreben, sondern auch der Schwerkraft entgegenzuarbeiten. Da nun, z. B. bei Daphnia, kommen schräg aufwärts oder abwärts führende Perioden vor . . .“ Guldberg²⁾ hat die Meinung ausgesprochen, dass „die Richtung der Bewegung bei den Wirbeltieren ohne Sinnesleitung bestimmten Gesetzen unterworfen und zirkulär ist“; dass „die biologische Ringbewegung die Resultante der physiologischen Kreisbewegung und einer von den Sinnen geleiteten Richtungsbewegung ist.“

Steuer endlich hat unlängst, als meine Arbeit schon in bestem Gange war, in seiner „Planktonkunde“ folgende Gedanken angedeutet: „ . . . wir können uns nach Loeb den Raum, in dem sich das Leben jedes einzelnen Planktonen abspielt, als von Kraftlinien der verschiedensten Art durchzogen vorstellen. Sobald wir instande sind, den Einfluss jeder einzelnen zahlenmässig festzustellen, können wir auch, gleichsam als Resultierende eines komplizierten Kräfteparallelogramms, die taktische Bewegung der Planktonen im voraus bestimmen“³⁾.

IV. Daphnien-Experimente.

Als erstes Versuchsobjekt habe ich die Daphnien erwählt, deren Empfindlichkeit gegen die äusseren Reize seit den Untersuchungen von Lubbock, Loeb und anderen wohlbekannt ist. Die Bedingungen, unter denen die Versuche ausgeführt wurden, blieben

1) Ewald, Über Orientierung usw. Biol. Zentralbl. Bd. 30 Nr. 1, 2. 1910.

2) Guldberg, Die Zirkularbewegung als tierische Grundbewegung. Zeitschrift f. Biol. Bd. 35. 1897.

3) Steuer, Planktonkunde S. 392. 1910.

stets dieselben: ich arbeitete in einer Dunkelkammer bei gleicher Temperatur; die Versuchstiere, ein- bis zweihunderte für jeden Versuch, wurden immer in eine Glaswanne von 15 cm Länge, 10 cm Breite, bei 7 cm Höhe Wasserstand, untergebracht. Die grossen Becken, wo die Tiere sonst gehalten wurden, befanden sich im Winter in der Mitte eines grossen Raumes, wo täglich ähnliche Temperatur- und Lichtverhältnisse herrschten; im Sommer draussen im Freien.

Phototropisches und photopathisches Reizepaar.

Beleuchtet man die Tiere von einer Seite mit einer 5 NK¹⁾ (= Normalkerzen) starken elektrischen Lampe in Entfernung von 55 cm (= 5 NK \times 55 cm), also von einer Beleuchtungsstärke

$$= \frac{5 \text{ (1,2) Hefnerische Lampe}}{(0,55)^2} = 20 \text{ Lux,}$$

so schwimmen alle im ersten Momente schräg gegen das Licht zu und nach unten; am Boden angelangt, kehren sie wieder um und wandern vom Lichte fort und nach oben. Nachdem sie mit dem oberen Teil der vom Lichte abgewendeten Wand des Gefässes in Berührung gekommen sind, schlagen sie nach einigen Momenten die entgegengesetzte Richtung ein, also gegen das Licht zu und nach unten; dann, nach der Berührung mit unterem Teil der dem Lichte zugewendeten Wand des Gefässes wieder vom Lichte fort und nach oben usw. Diese Pendelbewegung wiederholt sich wieder und wieder. Das Sinken nach unten kommt nicht immer rein passiv zustande, wie dies nach W. Ostwald und Ewald der Fall sein soll, sondern sehr oft schwimmt ein Tier beinahe in horizontaler Linie von der beschatteten Seite her gegen das Licht zu; dann, bei der Annäherung an die Lichtquelle, wendet es sich nach unten und erreicht durch aktive, schräg gerichtete Bewegungen den Boden. Diesen Umstand möchte ich besonders hervorheben.

Die Lichtintensität von 5 NK \times 55 cm scheint die obengenannten Bewegungen der Tiere besonders zu befördern, denn sowohl schwächere

1) Als Lichtquellen habe ich Paraffin-Normalkerzen und käufliche elektrische Glühlampen benutzt. Die letzteren aber zeigen nur annähernd richtigen Wert; z. B. eine fünfkerzige Glühlampe bei genauerer Prüfung mit dem Lummer- und Brodhum-Kontrast-Photometer hat den Wert = 4,46, eine solche von 25 Kerzen Stärke den Wert = 24,8 gegeben. Diese kleinen Differenzen habe ich aber bei weiteren Versuchen ausser acht gelassen.

wie höhere Lichtintensität liegt ausserhalb der Grenzen der optimalen Wirkung.

Die Bewegungen der Daphnien bei einseitiger Beleuchtung verlaufen unter dem Einflusse zweier Kräfte: sie stellen die Resultierende von diesen beiden Komponenten vor. Dabei ist zu bemerken, dass diese beiden Kräfte die Richtung ihrer Wirkung wechseln, je nach der Stelle, wo die Daphnien sich befinden. Wenn die Daphnien unten auf der beleuchteten Seite versammelt sind, wirkt die eine Kraft nach oben, die andere unter rechtem Winkel zur ersten in der Richtung von der Lichtquelle fort. Das Resultat davon ist ein Fortschwimmen in der Richtung xz (Fig. 1).

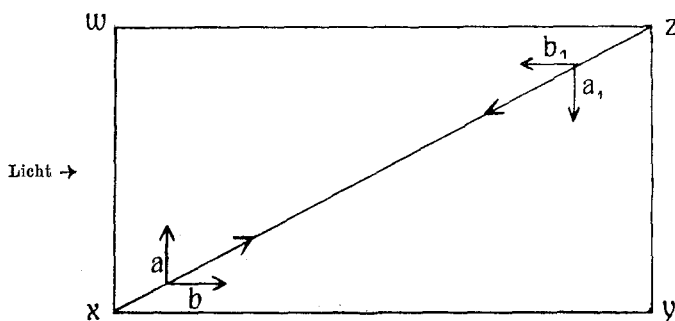


Fig. 1. wz Wasseroberfläche. a b beide Kräfte.

Wenn die Wand zy erreicht ist, macht sich ein negativ thigmotropischer Reiz geltend, der durch die Berührung mit der Wand verursacht wird; infolgedessen kehren die Tiere um. In demselben Moment beginnen die Kräfte b_1 und a_1 unter rechtem Winkel auf das Tier zu wirken, und sie zwingen dasselbe, die Richtung xz einzuschlagen. Bei der Berührung mit der Wand wx wird wieder der negativ thigmotraktische Reiz wirksam, welcher die Tiere umkehren und die Kräfte a und b in die Wirkung treten lässt usw. Wie ist diese Erscheinung zu erklären, und was für Kräfte sind a und b ?

Die Kraft b resp. b_1 ist ein phototropischer Reiz, welcher durch 20 Lux dargestellt wird. Nicht so leicht ist die Kraft a bzw. a_1 zu bestimmen. Vor allem lag es nahe, diese Kraft als geotropische aufzufassen. Um das zu prüfen, habe ich das Verfahren nach

Loeb¹⁾ zum Feststellen des negativen Geotropismus angewendet: die Tiere wurden in ein vertikales gläsernes Rohr hineingesetzt und dem Tageslicht exponiert. Die Daphnien verteilten sich beinahe gleichmässig in dem Rohre. Dann setzte ich dem oberen Teil des Rohres eine Kappe aus schwarzem Papier auf; die Tiere sanken bis in die untere Grenze der Kappe herunter derart, dass sich in dem oberen, verdunkelten Teil des Rohres keine Tiere befanden. Ein derartiges Benehmen der Tiere aber bezeugt, dass die nach oben gerichteten Bewegungen nicht als Folge des negativen Geotropismus sich deuten lassen.

Mit diesem Befund stehen in Einklang die Resultate der anatomischen Untersuchungen der Sinnesorgane bei den Krebsen: „Die Gehörwerkzeuge (Statocysten) kennt man nur bei gewissen Malacostraken“ (Boas)²⁾.

Ebenfalls trifft die Lehre Ostwald's³⁾ über die innere Reibung nicht zu. Nach dieser Lehre besteht „ein positiver Geotropismus nur in einem Überhandnehmen der bei jeder Bewegung von Tieren, welche ein spezifisches Gewicht grösser als 1 haben, vorhandenen Sinkvorgänge . . .“ Das wäre vielleicht richtig, wenn die folgende Beobachtung des Verfassers der Wirklichkeit entspräche: „obgleich ich z. B. Hunderte von Cladoceren . . . einzeln beobachtet habe, so habe ich doch nie bei ihnen eine Bewegung nach abwärts mit Kopf voran bemerken können“⁴⁾. Auf Grund meiner, im Laufe von vielen Monaten gemachten täglichen Beobachtungen kann ich nicht die obigen Worte bestätigen. Wie schon oben bemerkt, beobachtete ich recht oft, bei einseitiger Beleuchtung, aktive Bewegungen der Daphnien von oben und rechts nach unten und links mit schräg nach unten gerichteter Lage des Körpers und mit dem Kopf voran. Wiederholt beobachtete ich, dass die Tiere beinahe in horizontaler Linie von oben und der vom Lichte abgekehrten Seite gegen die Lichtseite des Gefässes zusteuerten; dann in die Entfernung von einigen Zentimetern von der beleuchteten Wand gelangt, zögerten

1) Loeb, Über künstliche Umwandlung positiver heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflüger's Arch. Bd. 54.

2) Boas, Lehrbuch der Zoologie, V. Aufl., S. 249. 1908.

3) Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen usw. Pflüger's Arch. Bd. 117 S. 385.

4) Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen usw. Pflüger's Arch. Bd. 95 S. 25.

sie einen Moment, dann stellten sie sich in die eben beschriebene Lage mit dem Kopf schräg nach unten ein, um aktiv den Boden des Gefässes auf der beleuchteten Seite desselben zu erreichen. Ebenso habe ich bei plötzlicher Beleuchtung von unten die aktive Bewegung nach unten mit dem Kopf voran wiederholt beobachtet.

Die Betrachtungen der Temperatur sagen uns auch nichts über die Natur der Kraft a bzw. a_1 . Während meiner Versuche maass ich die Temperatur der oberen und unteren Wasserschichten in dem Gefässe und fand keine Differenz zwischen beiden. Ebenso beeinflusst die kühlere resp. wärmere Temperatur der dunklen Versuchskammer nicht im geringsten die normale Richtung der Bewegungen.

Dass diese Kraft auch nicht durch Sauerstoffbedürfnisse der Daphnien dargestellt wird, scheint mir daraus hervorzugehen, dass die Tiere, wenn sie Wirkung der Luftdrucksherabsetzung resp. -Erhöhung unter der Glocke der Luftpumpe ausgesetzt werden, bei der einseitigen Beleuchtung von 20 Lux keine Veränderung des Verhaltens zur Schau tragen. Wenn selbst in der freien Natur die Schwankungen im Luftdrucke während 24 Stunden vielleicht eine Rolle in den vertikalen Wanderungen der Tiere spielen, so entfällt diese Wirkung bei meinen Versuchen völlig, denn ich habe immer um dieselbe Tageszeit und nicht länger als 2—2½ Stunden gearbeitet; dies ist aber eine zu kurze Zeit, dass die vierundzwanzigstündlichen Luftdruckschwankungen sich geltend machen könnten — Auch erreichen nicht alle Daphnien in ihren Wanderungen nach oben, wenn sie einseitig beleuchtet werden, die Oberfläche bzw. die der Oberfläche knapp anliegenden Wasserschichten; die meisten berühren die Wand zy (vgl. Fig. 1) irgendwo unterhalb z und schlagen dann die entgegengesetzte Richtung ein, ohne mit der sauerstoffreicheren oberen Schicht in Berührung zu kommen.

Schliesslich blieb die chemische Zusammensetzung aller Wasserschichten im Versuchsgefässe immer gleich, konnte also nicht die Richtung der Bewegungen beeinflussen. Steuer hält in seiner „Planktonkunde“ für die Ursache der vertikalen Wanderungen folgende Faktoren maassgebend: Licht, chemische Zusammensetzung des Wassers, Atmungsvorgänge, Temperaturvorgänge. Dem negativen Geotropismus schreibt er keine oder nur geringe Bedeutung zu.

Die meisten Forscher halten das Licht für „das Primäre und Wesentliche“ bei den vertikalen Wanderungen. Bei meinen Ver-

suchen kam das Licht von der Seite her, konnte also die Bewegung nach oben resp. unten nicht unmittelbar beeinflussen; alle anderen Faktoren, welche in der freien Natur möglicherweise eine Rolle bei den vertikalen Wanderungen spielen, hoffe ich eliminiert zu haben. Wie ist also schliesslich das Vorhandensein der Kraft a resp. a_1 zu erklären?

Die Betrachtung der Lebensweise der Daphnien wird uns helfen, das Problem zu lösen. Die Daphnien, ähnlich wie viele anderen Planktontiere, unternehmen täglich vertikale Wanderungen: bei Heranbrechen des Tages sinken sie gegen den Boden zu; bei Annäherung der Nacht steigen sie gegen die Oberfläche hin¹. Das Licht spielt also, wie oben bemerkt wurde, eine grosse Rolle in der Aufeinanderfolge der Lebensrhythmen. Neuerdings z. B. schreibt Ewald: „Die Wanderungen sind wahrscheinlich eine Folge der Reaktion auf Lichtreize, hervorgerufen durch Verschiebung der Adaptationszonen²)“. Damit steht in Einklang das Steigen der Daphnien gegen die Oberfläche bei Finsternis und das Sinken bei plötzlicher Beleuchtung, welche Erscheinungen ich wiederholt beobachten konnte. Im Verlaufe des normalen Lebens pflegen die Tiere bei steigender Lichtintensität nach unten zu sinken, bei abnehmender dagegen nach oben sich zu bewegen. Durch diese Wanderungen vermeiden sie möglicherweise eine zu starke Wirkung des Lichtes. Vergleichen wir nun das Verhalten der Tiere unter den Versuchsbedingungen. Die Bewegung nach unten geht vor sich immer mit der Annäherung an die Lichtquelle, die Bewegung nach oben fällt mit der Entfernung von der Lichtquelle zusammen. Obwohl die Beleuchtungsverhältnisse oben und unten in jeder zur Einfallrichtung des Lichtes senkrechten Vertikalebene gleich sind, wiederholen die Tiere immer und immer die im normalen Leben festgewurzelten Gewohnheitsbewegungen. Die Kraft a resp. a_1 also, welche die Tiere nach oben resp. nach unten treibt, lässt sich demnach ungezwungen als einen aus normalem Leben in die neuen, ungewöhnlichen Versuchsbedingungen übertragenen, durch Lichtintensitäten ausgelösten Faktor deuten; sie würde den Wert eines photopathischen Reizes darstellen. Dieser Reiz aber gehört in die Kategorie der tropischen Reize, denn er zeigt folgende Merkmale:

1) Steuer, Planktonkunde, Kap. V.

2) Ewald, Über Orientierung usw.

1. die Richtung,
2. den Angriffspunkt (der Reiz wird durch die Veränderungen in der Lichtintensität ausgelöst; er muss hiermit mit den optisch-motorischen Zentralbahnen verbunden sein),
3. die Grösse, wie wir dies gleich sehen werden.

Diese Merkmale sind aber in der Physik Charakteristika einer Kraft¹⁾.

Der photopathische Reiz scheint mit dem Älterwerden der Tiere an Kraft zuzunehmen, wie die folgende Beobachtung dies erschliessen lässt. Ich konnte mit Daphnien aus demselben Becken nicht länger als zirka 3 Wochen arbeiten: nach Verlauf dieser Zeit wurden die oben beschriebenen Bewegungsrichtungen bei der einseitigen Be-

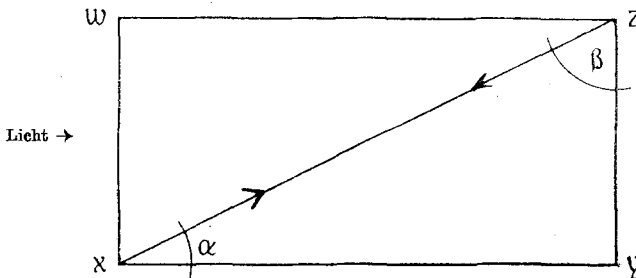


Fig. 2.

leuchtung verwischt; diese Unregelmässigkeit verschwand nach einiger Zeit wieder. Die Ursache dieser Erscheinung lag im Auftreten der jungen Generation; die jungen Daphnien bewegten sich herum, ohne die Regelmässigkeit zu zeigen, welche die erwachsenen Exemplare kennzeichnet. Erst wenn die jungen Tiere älter geworden sind, wurden die gewöhnlichen Bewegungsrichtungen hergestellt. Diese Erscheinung habe ich einige Male im Verlaufe des Winters und des Sommers beobachtet.

Um jetzt beide Kräfte zahlenmässig miteinander vergleichen zu können, maass ich den Winkel, unter dem die einzelnen Tiere sich bewegen ($\angle \alpha$ und $\angle \beta$ Fig. 2).

Ich verfuhr in der Weise, dass ich die Stelle eines Tieres bis z mit Tinte an der Wannenwand markierte und dann das Tier bis x verfolgte, wo ich wieder einen Punkt markierte; dann ver-

1) Lord Kelvin and Tait, Elements of Natural Philosophy § 184 S. 59. 1994 — Lampe, Lehrbuch der Physik § 6 S. 8—9. 1908.

einigte ich beide Punkte mit der geraden Linie, und mittelst eines Winkelmessers bestimmte ich $\angle \beta$. Ebenso fand ich $\angle \alpha$, indem ich den Weg eines Tieres von x bis z bezeichnet hatte.

Die folgende Tabelle gibt die Werte der beiden Winkel:

$\angle \alpha$	$\angle \beta$
10°	70°
25°	65°
15°	70°
30°	65°
15°	55°
30°	62,5°
15°	75°
30°	72,5°
22°	73°
25°	78°
<u>21°</u>	<u>69° (= 68,5°)</u>

Wiederholte Nachprüfungen bestätigten immer die Zahlen.

Nun konnte ich ein Parallelogramm der Kräfte konstruieren, wobei der Wert des Lichtreizes als 1 angenommen wurde. Die Auslösung des rechtwinkligen Dreieckes ($\triangle xzy$) ergab den Wert der zweiten Kraft. (Fig. 3.)

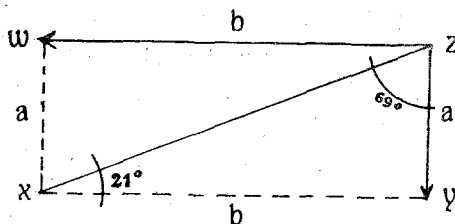


Fig. 3.

$$\frac{a}{b} = \cot 69^\circ$$

$$b = 1$$

$$a = 0,38 = 0,4.$$

Nachdem ich nun die mir bekannte absolute Grösse der Beleuchtungsstärke $= 5 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = 20 \text{ Lux}$ substituiert hatte, erhielt ich die absolute Grösse des photopatischen Reizes

$$(0,4) 5 = 2 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = \frac{2 \cdot (1,2)}{(0,55)^2} = 8 \text{ Lux}.$$

Zwecks der Verifikation der gefundenen Zahl beleuchtete ich das Gefäss mit den Daphnien einseitig mit einer Lichtstärke von $2 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}^1$); auf solche Weise wurden beide Kräfte gleichgesetzt. Es hat sich erwiesen, dass die gesetzmässige Richtung aufgehoben wurde: die Tiere bewegten sich unregelmässig hin und her, entweder gegen das Licht zu oder vom Lichte fort. Viele schlugen die Richtung unter dem $\times 45^\circ$ ein.

Also konnte ich annehmen, dass die gefundenen Zahlen richtig seien!

Phototropisches und thermotropisches Reizepaar.

Bei den gleichbleibenden obigen Kräften habe ich den thermotropischen Reiz in folgender Weise eingeführt. Eine hohle Kupferspirale wurde in dem Gefäss derart befestigt, dass sie mit ihrer unteren Fläche gerade die Wasseroberfläche berührte. In der Spirale liess ich das warme Wasser, nach der Regel des Siphons, zirkulieren. Dank des geringen Wärmeleitungsvermögens des Wassers ($K < 0.00124$) konnte man in den oberen Wasserschichten die Temperatur um einige Grade erhöhen, ohne die Temperatur der Bodenschichten während der Dauer des Experimentes zu beeinflussen. Die Versuche wurden im Anfange des Sommers ausgeführt; die Temperatur des Wassers in dem Becken, wo die Daphnien gewöhnlich untergebracht wurden, betrug in den Tagen der Versuche 20°C . Der optimale thermische Reiz war, wie ich mich wiederholt überzeugen konnte, gleich 22°C : die Daphnien versammelten sich immer in den Schichten, wo die Temperatur von 22°C . herrschte. Nun exponierte ich das Gefäss mit den Tieren der einseitigen Beleuchtung von $5 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}$ und liess die Temperatur in den oberen Schichten bis 22°C ., also um 2°C ., steigern. Die Daphnien schlugen die unter diesen Beleuchtungsverhältnissen normale Richtung von oben schräg nach unten und gegen das Licht zu; der Winkel β (Fig. 4) war jedoch grösser als in früheren Experimenten: es machte sich also die anziehende Kraft der optimalen Temperatur geltend.

Die Messung des Winkels β ergab den Wert von 78° , wie die folgenden Zahlen der Einzelablesungen dies zeigten:

$< \beta = 77^\circ, 75^\circ, 85^\circ, 78^\circ, 84^\circ, 78^\circ, 84^\circ, 80^\circ, 80^\circ, 80^\circ,$
 $80^\circ, 75^\circ, 72^\circ, 76^\circ, 80^\circ, 76^\circ, 77^\circ, 69^\circ, 80^\circ.$

Die Summe der Einzelablesungen, durch 20 dividiert, ist $= 78^\circ$.

1) Meine früheren Beobachtungen haben mich gelehrt, dass der Winkel der Bewegungen der Lichtintensität in gewissen mittleren Grenzen proportional sei.

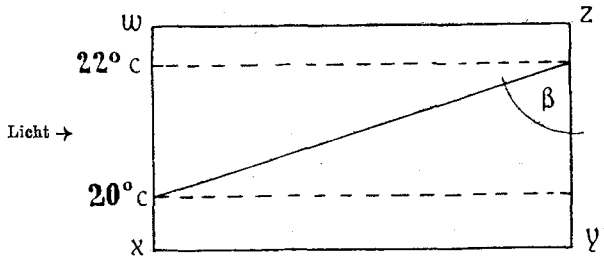


Fig. 4.

Die Konstruktion des Parallelogrammes (Fig. 5) und die Berechnung des Dreiecks xyz , bei $b=1$, hat folgendes ergeben:

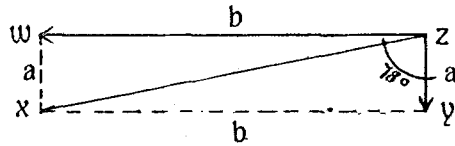


Fig. 5.

$$\frac{a}{b} = \cot 78^\circ$$

$$b = 1$$

$$a = 0,21.$$

a ist jedoch keine einheitliche Kraft: sie ist die Resultierende aus zwei Komponenten, welche in der entgegengesetzten Richtung angreifen: einerseits aus der Kraft, welche die Tiere gegen den Boden hin zieht und, bei $b=1$, gleich 0,38 ist, andererseits aus der noch zu bestimmenden Kraft der Wärme, welche die Tiere nach oben steigen lässt. Die Grösse der zweiten Komponente ist augenscheinlich die Differenz zwischen 0,38 und 0,21;

$$a_1 = 0,38 - 0,21 = 0,17$$

nach der Substitution:

$$b = 5 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = 20 \text{ Lux}$$

$$a_1 = (0,17) 5 = 0,85 = 1 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = \frac{1 (1,2)}{0,55^2} = 4 \text{ Lux}.$$

a aber ist gleich dem thermotropischen Reiz, welcher durch die Differenz von 2° C . zwischen den oberen und unteren Hauptpunkten, zwischen denen die Tiere sich bewegen, hervorgerufen wurde.

Zwecks der Verifikation beleuchtete ich das Gefäss mit den Daphnien bei der Temperaturdifferenz zwischen den oberen und

unteren Wasserschichten von 2°C. ($= 22^{\circ} - 20^{\circ}$), mit $1\text{ NK} \times 55\text{ cm.}$ Im ersten Moment bewegten sich die Tiere unter $\angle 45^{\circ}$; bald aber wurde diese Bewegungsrichtung verwischt; und dies ist wohl begreiflich, wenn wir berücksichtigen, dass die Beleuchtungsstärke von $1\text{ NK} \times 55\text{ cm}$ viel zu tief unter der optimalen Beleuchtungsstärke liegt, um die regelmässigen Bewegungsrichtungen aufrechtzuerhalten.

Phototropisches und mechanotropisches Reizepaar.

Als den mechanischen Reiz habe ich den fallenden Tropfen verwendet. Die stärkeren mechanischen Kräfte, welche das Wasser in starke Wellenbewegungen versetzen, haben sich für den Zweck als untauglich erwiesen, da sie die kleinen Tiere passiv mitreissen und deren aktive Bewegung aufheben. Nur sehr schwache Reize allein erzeugen optimale Wirkung. Diese letztere beobachtete ich bei Reizen, die ich erzeugte, wenn ich aus einer Bürette 100 Tropfen in 40 Sekunden, also 2,5 Tropfen in 1 Sekunde, von der Höhe von 16 cm in das Gefäss mit Tieren hineinfallen liess. Selbstverständlich war die Bürette mit Wasser aus dem Becken gefüllt, in dem die Tiere ständig untergebracht waren; ausserdem wurde dafür gesorgt, dass der Wasserstand in der Bürette immer auf gleicher Höhe blieb. Da 70 Tropfen den Umfang von 5 ccm und das Gewicht von 5,1 g zeigten, also ein Tropfen 1,02 g wog, betrug die Dimension des Effektes in $1\text{ sec} = \text{cm}^2\text{ g}^1\text{ sec}^{-3} = (16)^2 (2,5 \cdot 1,02) = 654\text{ Erg.}$

Die Kraft dieser Arbeit hat sich, wie schon oben erwähnt wurde, als den optimalen Reiz erwiesen; die Tiere entfernten sich durch aktive Bewegungen von den Stellen der von diesem Reiz erzeugten Wassererschütterungen. Nun liess ich, bei einseitiger Beleuchtung von $5\text{ NK} \times 55\text{ cm}$, in die Mitte des Gefässes denselben Reiz einwirken, wobei der Überschuss des immer zunehmenden Wassers durch eine Siphoneinrichtung abgesaugt wurde, so dass die Höhe der Wasseroberfläche immer dieselbe blieb (7 cm). Die Tiere schlugen die üblichen Bewegungsrichtungen ein, mit dem Unterschied, dass sie infolge der abstossenden Kraft des mechanotropischen Reizes unter viel kleinerem Winkel ($\angle \beta$) schräg nach unten und gegen das Licht zu sich fortbewegten (Fig. 6).

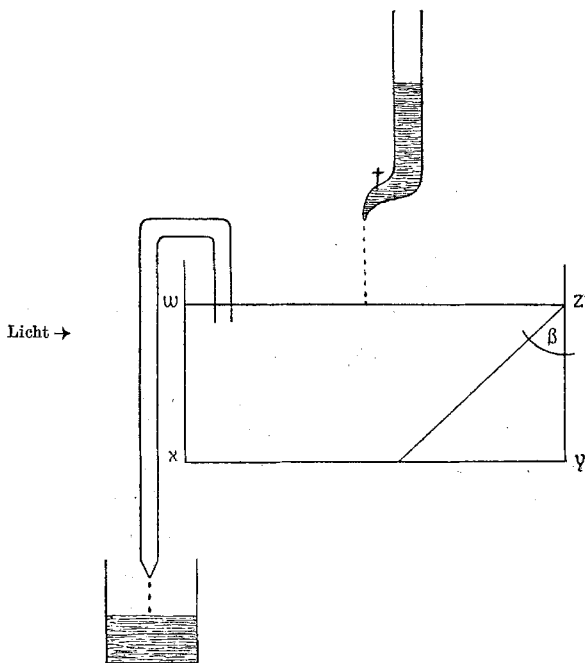


Fig. 6.

Die folgende Tabelle zeigt den Wert des $\angle \beta$:

$\angle \beta = 42^\circ, 50^\circ, 55^\circ, 45^\circ, 42^\circ, 50^\circ, 55^\circ, 50^\circ, 55^\circ, 35^\circ, 45^\circ,$
 $45^\circ, 40^\circ, 40^\circ, 47^\circ, 50^\circ, 45^\circ, 56^\circ, 53^\circ, 42^\circ.$

Die Summe der Einzelablesungen, durch 20 dividiert, ist $= 47^\circ$.

Aus der Berechnung des rechtwinkligen Dreiecks xyz im Parallelogramm $wzxy$ (Fig. 7) folgt:

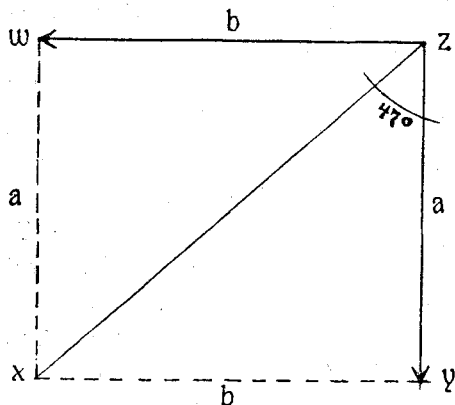


Fig. 7.

$$\frac{a}{b} = \cot g \ 47^{\circ}$$

$$b = 1$$

$$a = 0,93.$$

Die Kraft a ist aber die Resultierende von den zwei gleichsinnig gerichteten Komponenten, nämlich der photopathischen (bei $b = 1$, gleich 0,38) und der mechanotropischen Kräfte, also

$$a_1 = 0,93 - 0,38 = 0,55$$

oder nach der Substitution

$$b = 5 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = 20 \text{ Lux}$$

$$a_1 = (0,55) 5 = 2,75 = 3 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = \frac{3 (1,2)}{0,55^2} = 12 \text{ Lux},$$

dies ist aber äquivalent mit 654 Erg in ihrer Wirkung auf Daphnien als dem optimalen Reiz.

Die gefundene Zahl konnte ich nicht nach dem gleichen Verfahren wie bei den früheren Experimenten verifizieren; denn die beiden Reize, also mechanotropische und photopathische, sind in ihrer gemeinsamen Wirkung gleich eben $5 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}$ (genau 4,65 NK). Vorausgesetzt, dass der Winkel, unter dem die Tiere sich bewegen, bei gewissen mittleren Grössen des Reizes proportional der Zunahme der nicht zu geringen Beleuchtungsstärke wächst, habe ich $b = 10 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}$ angenommen. Bei solcher Beleuchtungsstärke soll $\angle \beta = 65^{\circ}$ sein, wie dies aus der Berechnung folgt:

$$\frac{2}{0,93} = \cot g \ \beta$$

$$2,15 = \cot g \ \beta$$

$$\beta = 65^{\circ}.$$

Die Messung des $\angle \beta$, bei $10 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}$ und der gleichzeitigen Einwirkung der mechanotropischen und photopathischen Reize, hat für β folgenden Wert ergeben:

$$\angle \beta = 75^{\circ}, 75^{\circ}, 75^{\circ}, 65^{\circ}, 70^{\circ}, 65^{\circ}, 65^{\circ}, 55^{\circ}, 70^{\circ}, 65^{\circ}.$$

Die Summe der Einzelablesungen, durch 10 dividiert, ist $= 67^{\circ}$.

Chemische Reize.

Loeb in seinen „Vorlesungen etc.“¹⁾ schreibt im Kapitel über Chemotropismus und chemische Unterschiedsempfindlichkeit: „... die Diffusionslinien in der Luft wie in Flüssigkeiten durch

1) Loeb, Vorlesungen usw. S. 225.

die Strömungen, welche fast ausnahmslos vorhanden sind, stets mehr oder weniger gestört werden, und dementsprechend beobachten wir die chemotropischen Vorgänge nicht mit der Reinheit wie die heliotropischen, geotropischen oder galvanotropischen Vorgänge.“ Ich kann nur diese Worte bestätigen, denn die viele Mühe, welche ich mir gegeben habe, um die chemischen Substanzen als einen Bewegungsreiz anwenden zu können, sind resultatlos geblieben. Die Ströme, welche die Tiere durch ihre Bewegungen stets erzeugten, verursachten wahrscheinlich eine relativ gleichmässige Verteilung der diffundierenden Flüssigkeit in dem Gefässe.

Wenn ich die Tiere der einseitigen Beleuchtung von 5 NK \times 55 cm aussetze und HCL oder KOH genügend lange Zeit diffundieren lasse, sammeln sich die Tiere unten auf der beleuchteten Seite des Gefässes, wobei sie diese Stelle durch die bei solcher Beleuchtung normale Winkelbewegung ($\alpha \beta = 69$ s. oben) erreichen. Es ist aber schon längst bekannt, dass „die Daphnien durch Säuren (CO_2) sehr energisch positiv phototaktisch gemacht werden“¹⁾.

Ebenso scheint die „food reaction“²⁾ bei den Daphnien gar nicht bedeutend zu sein, wie der folgende Versuch mich belehrte: die Daphnien, welche seit 24 Stunden im filtrierten Wasser gehalten wurden, zeigten keine positive Reaktion auf die diffundierenden Säfte eines fein zerriebenen und in das Wasser getauchten Fisches³⁾.

Was die elektrischen Reize anbelangt, habe ich sie bei meinen Versuchen nicht angewendet aus dem Grunde, weil sie, wie von vielen Seiten⁴⁾ betont wurde, in der freien Natur nicht vorkommen, und die Reaktion der Tiere auf dieselbe lediglich ein Laboratoriumsprodukt darstellt. Solche künstliche Reize sind aber nur von einer untergeordneteren Bedeutung für die Forschungsrichtung, welche das Verhalten der Tiere vom biologischen Standpunkte zu betrachten strebt.

1) Steuer, Planktonkunde, S. 387.

2) Jennings, Behavior of the lower organisms p. 18. — Washburn, The animal Mind, a Text-book of comparative Psychologie p. 67 ff.

3) Handb. d. vergl. Physiol., herausg. von Winterstein, Bd. 2. Hälfte 1, 6. Lieferung p. 651—658.

4) Jennings, Behavior of the lower organisms p. 168. — Washburn, The animal Mind, a Text-book of comparative Psychologie p. 185.

Zusammenfassung.

Das Resultat meiner Versuche auf den Daphnien veranschaulicht die folgende Tabelle:

Reizgrösse von der optimalen Wirkung	Äquivalent in Lux	Biologischer Wert des Reizes als eines richtungsbestimmenden Faktors in Proz.
Phototropisch (5 NK \times 55 cm) .	20	100
Mechanotropisch (654 Erg) . . .	12	55
Photopathisch	8	38
Thermotropisch (d. von 2° C.) .	4	17

Um die Richtigkeit meiner Versuche zu prüfen, habe ich das Experimentum crucis ausgeführt. Ich habe ein Parallelogramm von den sämtlichen Kräften konstruiert und den Wert des Winkels β berechnet (Fig. 8).

Phototropische Reize ($b_1 = 1$).

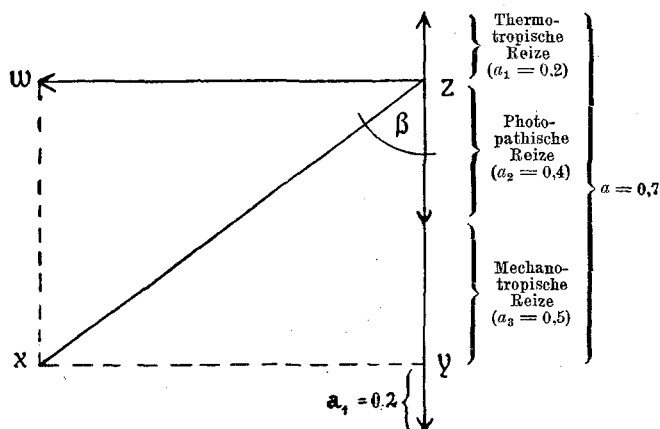


Fig. 8.

$$zy = a = 0,4 + 0,5 - 0,2 = 0,7$$

$$\frac{a}{\beta} = \cot g \beta$$

$$0,7 = \cot g \beta$$

$$\beta = 55^\circ.$$

Dann liess ich die sämtlichen Reize auf die Daphnien auf einmal einwirken und bestimmte β :

$\angle \beta$
55°
65°
65°
50°
50°
55°
65°
55°
70°
60°
<hr/> 59°

Der Wert vom $\angle \beta$ lag unterhalb der Grenzen des möglichen Fehlers, denn ich hatte in allen Messungen als solche Grenze die Differenz von bis $\pm 5^\circ$ angenommen.

Ausser auf Daphnien, habe ich bisher dieselbe Methode auf Mückenpuppen (Culex-Arten), junge Gottesanbeterinnen (*Sphodromantis bioculata*) und Ameisen (*Formica rufa*) angewendet.

V. Mückenpuppen-Experimente.

Die Mückenpuppen der Culex-Arten pflegen mit ihren Schwanzanhängen, die die Atmung besorgen, dem Wasserspiegel anzuhaften. Bei der Erschütterung des Gefässes sinken dieselben blitzschnell hinunter, um wieder nach der kurzen Zeit zur Oberfläche emporzusteigen. Die einseitige Beleuchtung von 5 NK \times 55 cm lässt sie dem Lichte zustreben. Wenn ich die Tiere in der Dunkelkammer dem einseitigen Lichte von 5 NK \times 55 cm aussetze und das Gefäss leicht erschüttere, so sinken die Tiere nach unten. Einige steigen dann durch das Zusammenballen des Körpers und wahrscheinlich durch die Herabsetzung des spezifischen Gewichtes passiv in gerader Linie nach oben; die anderen aber bewegen sich aktiv gegen das Licht zu und schräg nach oben; erst nachdem die Wand erreicht worden ist, bewegen sie sich gegen die Oberfläche (Fig. 9).

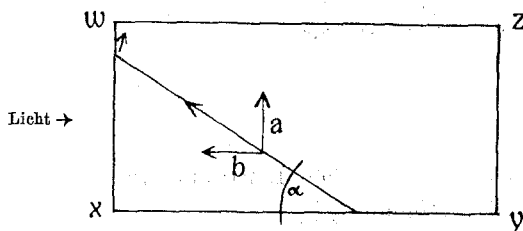


Fig. 9.

Die Bewegung nach oben und gegen das Licht zu lässt sich als die Resultierende von zwei Kräften auffassen: der anziehenden und horizontal gerichteten Kraft des Lichtes (b) und der senkrecht dazu wirkenden Kraft, die wahrscheinlich durch den Mangel am Sauerstoff ausgelöst wird. Die Messung des Winkels α , die Konstruktion des Kräfteparallelogramms und die Berechnung des rechtwinkligen Dreiecks hat folgende Resultate ergeben:

$$< \alpha = 35^\circ, 35^\circ, 35^\circ, 13^\circ, 37^\circ, 36^\circ, 37^\circ, 47^\circ, 42^\circ, 32^\circ, 49^\circ, \\ 55^\circ, 35^\circ, 30^\circ, 36^\circ, 35^\circ, 28^\circ, 32^\circ, 18^\circ, 46^\circ.$$

Die Summe der Einzelablesungen, durch 20 dividiert, ist $= 35^\circ$.

Ungeachtet der ziemlich stark abweichenden extremen Werte ($13^\circ, 49^\circ$) halte ich $\angle = 35^\circ$ für annähernd richtig; denn die Mehrzahl der Einzelablesungen (12) gruppiert sich um diesen Wert.

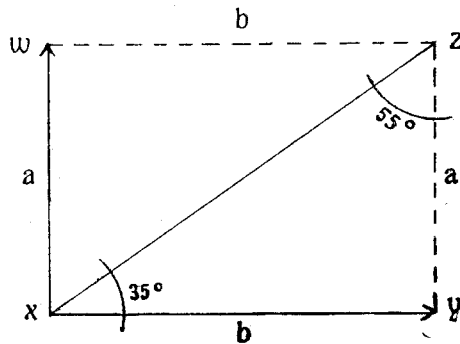


Fig. 10.

$$\frac{a}{b} = \cot g 55^\circ$$

$$b = 1$$

$$a = 0,7,$$

d. h. die Kraft des tropischen Lichtreizes von der Beleuchtungsstärke von 20 Lux verhält sich zur tropischen Kraft, die die Tiere nach oben treibt, wie 100:70.

VI. Gottesanbeterin-Experimente.

Die jungen, erst vor kurzem entschlüpften, noch nicht gefütterten Gottesanbeterinnen sammeln sich stets entweder auf der Käfigsdecke ¹⁾

1) Przibram, Die biologische Versuchsanstalt in Wien 1910. Sonderabdr. aus Zeitschr. f. biol. Techn. u. Meth., herausg. von Gildemeister. (Fig. 4, Przibram, Organtinkäfig.)

oder auf den Wänden in unmittelbarer Nähe derselben. Unter dem Einflusse welcher Kräfte kommt nun dieses Verhalten zustande?

Ich habe zuerst die Tiere in die Dunkelkammer gebracht und folgendes beobachtet:

1. im Dunklen sind die meisten Tiere oben versammelt;
2. das gleiche findet bei Oberlicht statt: die Tiere sitzen auf der Käfigsdecke; die Reaktion besonders schön ausgesprochen;
3. dem Unterlicht ausgesetzt, wandern die Tiere nach unten her und bleiben auf den dem Boden anstossenden Teilen der Käfigswände sitzen; am Boden selbst sind nur wenige Tiere.

Wie die Reaktionen 1 und 3 vermuten liessen, sind die Tiere ebenso von der Lichtkraft wie von der negativ-geotropischen Kraft beeinflusst; unter den normalen Lebensbedingungen wirken die beiden Kräfte in derselben Richtung und verdecken sich gegenseitig. Um die beiden Kräfte auseinanderhalten zu können, verdeckte ich den oberen Teil des Käfigs mit schwarzem Papier im Verhältnis 4 zu 1 (die Käfigshöhe = 41 cm, der verdeckte Teil = 31 cm), und dann setzte ich die Tiere der einseitigen Beleuchtung aus. Experimentell habe ich gefunden, dass die günstigste Beleuchtungsstärke den $25 \text{ NK} \times 55 \text{ cm} = \frac{25 (1.2)}{0.55^2} = 100 \text{ Lux}$ gleich ist.

Die meisten Tiere wanderten nun von oben nach unten, um die beleuchtete Wand zu besetzen; indessen andere oben sitzen blieben. Jetzt löschte ich das Licht aus, und gleichzeitig liess ich das Licht von gleicher Beleuchtungsstärke, also 100 Lux ($25 \text{ NK} \times 55 \text{ cm}$), auf der gegenüberliegenden Seite des Käfigs wirken: die unten versammelten Tiere bewegten sich von der jetzt dem Lichte abgewendeten Seite des Käfigs auf die beleuchtete Seite herüber, derart, dass sie zuerst die den Lichtstrahlen parallelen Käfigswände erreichten und dann denselben entlang ihren Weg schräg nach oben und gegen das Licht zu einschlugen (Fig. 11).

Ich habe dieses Experiment öfter und immer mit demselben Resultate wiederholt. Die Richtung der Bewegung deutete darauf hin, dass die Tiere unter dem Einfluss von zwei Kräften sich befanden: erstens einer nach oben gerichteten (Fig. 11 a); zweitens der Kraft des Lichtes, welche senkrecht zur ersten Kraft wirkte (Fig. 11 b). Die Messung des Winkels α hat denselben Wert ergeben wie den für die Mückenlarven:

$\angle \alpha = 35^\circ, 23^\circ, 30^\circ, 32^\circ, 45^\circ, 47^\circ, 32^\circ, 47^\circ, 25^\circ, 25^\circ,$
 $35^\circ, 45^\circ, 25^\circ, 45^\circ, 35^\circ, 42^\circ, 50^\circ, 30^\circ, 27^\circ, 30^\circ,$
 $35^\circ, 22^\circ, 35^\circ, 37^\circ, 40^\circ, 20^\circ, 35^\circ, 32^\circ, 42^\circ, 47^\circ.$

Die Summe der Einzelablesungen, durch 30 dividiert, ist $= 35^\circ$.

Das Verhältnis zwischen beiden Kräften ist dasselbe, wie das bei Mückenpuppen der Fall gewesen ist; also die tropische Kraft des Lichtes verhält sich zur negativ geotropischen Kraft wie 100:70.

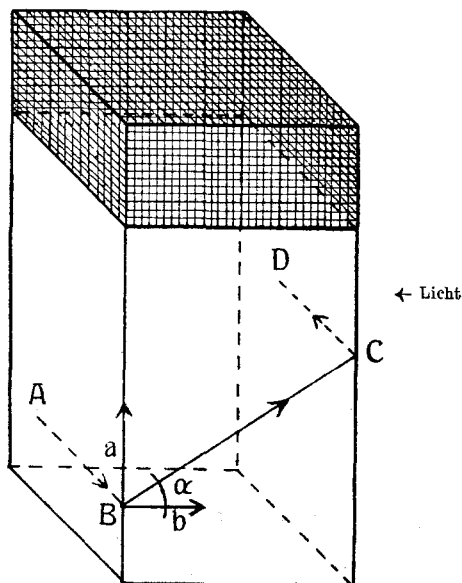


Fig. 11. $ABCD$ Weg eines Tieres.

VII. Waldhügelameisen (*Formica rufa*).

Die Kraft, welche die Ameisen treibt, bestimmte Wege, „Ameisenstrassen“, zu verfolgen, ist keine einheitliche. Sie lässt sich ungezwungen als die Resultierende aus zwei Komponenten auffassen, und zwar: 1. aus einer Kraft, welche die Ameisen die Richtung vom Neste fort oder gegen das Nest zu einzuschlagen zwingt; nennen wir kurz diese Kraft die Richtungskraft, ohne jedoch damit etwas über deren Charakter¹⁾ auszusagen; 2. aus der Kraft, welche die Ameisen der „Ameisenstrasse“ entlang laufen lässt. Da die beiden

1) Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, III. u. IV. Aufl. 1907. — Das Sinnesleben der Insekten. 1910.

Kräfte in derselben Richtung wirken, hat die Resultierende gleiche Richtung und lässt dadurch einzelne Komponente vermissen. Ich habe beide Komponente folgendermaassen voneinanderzutrennen versucht: In einer parkartigen Anlage fand ich zwei Ameisennester; das eine war knapp bei einem gepflegten Gartenweg, das andere seitwärts im Rasen, 12 m von dem Wege, angelegt. Von beiden Nestern gingen die Ameisenstrassen aus, derart, dass die Strasse vom ersten Nest knapp am Rand des Gartenweges auf der gleichen Seite, wo das Nest gelegen war, entlanglief; die Strasse des zweiten Nestes zog sich zuerst durch den Rasen, senkrecht zum Gartenwege hin, durchquerte denselben und setzte sich am gegenüberliegenden Rande des Weges weiter fort. Die beiden Ameisenstrassen waren ca. 10 cm breit. Ich setzte nun auf beiden Strassen eine mit Wasser gefüllte Wanne, 5 cm hoch, 5 cm breit, 35 cm lang, senkrecht zur Richtung der Strasse, derart, dass die Strasse vollkommen abgesperrt wurde; mit dem freien, ca. 25 cm langen Rande ragte die Wanne gegen den Gartenweg hin. Um die Ameisen zu verhindern, den Weg in den dem Gartenwege anstossenden Rasen einzuschlagen und sie auf den Gartenweg herauszulocken, habe ich mit den zwei senkrecht zur Wanne am Rande des Rasens gesetzten Glasscheiben den Zugang zu demselben verschlossen.

Die Ameisen, einerlei, ob sie vom Neste fort oder gegen das Nest zu eilten, kamen bis zur Wanne heran, liefen dann der Wanne entlang bis zu ihrem freien Ende und wanderten herüber (bis Punkt *a* bzw. *b*). An diesen Punkt gelangt, beschritten die ersten Ameisen, welche hierhergekommen waren, nach einem Moment der Verzögerung einen neuen Weg, welcher in schräger Linie gegen die alte Strasse, in der Richtung der ursprünglichen Bewegung, verlief. Die vorstehenden Schemata sollen den Verlauf des Versuches erläutern (Fig. 12).

Im Punkte *a* bzw. *b* machten sich augenscheinlich die zwei Kräfte geltend: die eine Kraft wirkte auf die Ameisen im Sinne der Richtung der ursprünglichen Bewegung; die zweite, senkrecht zur ersten gerichtete, zog die Ameisen gegen die alte Strasse hin; das Resultat war die Bewegung entlang der Resultierenden aus den beiden Komponenten.

Dieses Experiment habe ich viele Male mit gleichem Resultat wiederholt. Des Morgens um 8 Uhr stellte ich die Wanne und markierte den Weg der ersten Ameisen; im Verlaufe des Tages sah

ich einige Male nach, und schliesslich gegen 5—6 Uhr abends, als ein besonders starker Verkehr herrschte, bestimmte ich $\angle \alpha$; die Richtung der neuen Strasse blieb immer dieselbe.

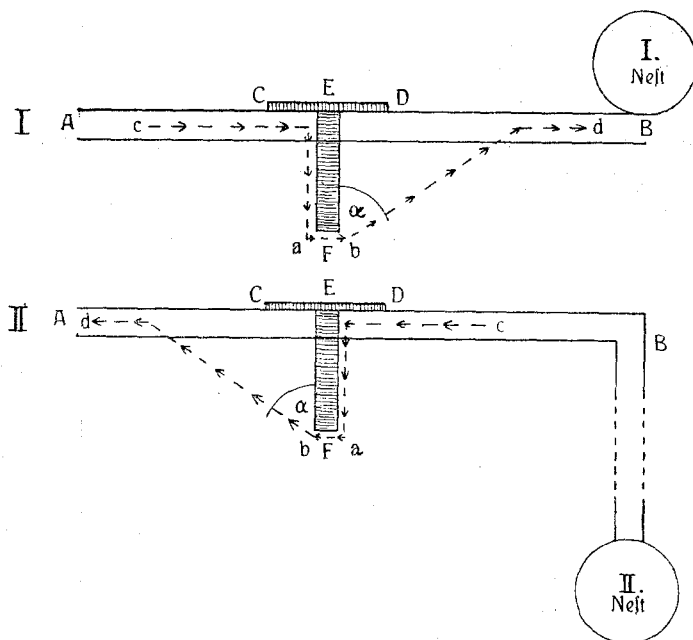


Fig. 12. AB Ameisenstrasse. CD Glasscheibe. EF Wanne. $cabd$ Weg einer Ameise.

Die Messung des $\angle \alpha$ ergab immer denselben Wert und wurde weder durch die Richtung der Bewegung, ob vom Neste fort oder gegen das Nest zu, noch von der Entfernung der Wanne vom Neste, noch von der Grösse der Wanne beeinflusst. Die folgende Tabelle (S. 484) zeigt die Resultate:

Die Konstruktion des Kräfteparallelogramms und die Auflösung des rechtwinkligen Dreiecks BDC resp. CDE hat folgendes ergeben (Fig. 13).

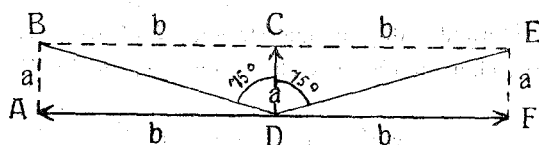


Fig. 13. $b = AD = DF$ die Richtungskraft. AD die Richtungskraft vom Neste fort. DF die Richtungskraft gegen das Nest zu. $a = CD$ die Kraft, welche die Ameisen gegen die Strasse zu treibt.

$$\frac{a}{b} = \cot g 75^\circ$$

$$b = 1$$

$$a = 0,26.$$

Die tropische Richtungskraft ist viermal grösser als die tropische Kraft, welche die Ameisen treibt, der Ameisenstrasse entlang zu laufen. Und dies ist wohl begreiflich vom biologischen Standpunkte aus, dass es für eine Ameise viel wichtiger ist, das Nest bzw. die Nahrungsquelle zu erreichen, als die Ameisenstrasse wiederzufinden.

	Datum 1910	Entfernung der Wanne vom Neste m	$\angle \alpha$ (Richtung gegen das Nest zu)	$< \alpha$ (Richtung vom Nest fort)		
Länge der Wanne = 35 cm.						
I. Nest	{	23. Juli	3	75°	75°	
		25. "	1	75°	75°	
		26. "	2	75°	65°	
		27. "	5	80°	75°	
		28. "	7,5	75°	75°	
Länge der Wanne = 35 cm.						
II. Nest	{	25. Juli	12 + 19,5	75°	75°	
		26. "	12 + 5	75°	85°	
		27. "	12 + 10,5	75°	75°	
		28. "	12 + 13	75°	75°	
		29. "	12 + 5	75°	75°	
Länge der Wanne = 70 cm.						
I. Nest	{	29. Juli	{	5,5	75°	60°
		30. "		70°	65°	
		1. Aug.		75°	70°	
Länge der Wanne = 20 cm.						
II. Nest	{	29. Juli	{	12 + 6	75°	80°
		1. Aug.		75°	75°	
					75°	75°

VIII. Zusammenfassung.

1. Diejenigen Reize, welche die Bewegungsrichtung beeinflussen können als Vektoren (tropische Reize), jene, welche die Bewegungsgeschwindigkeit ändern, ohne die Bewegungsrichtung zu beeinflussen, als Skalaren (atropische Reize) aufgefasst werden.

2. Die Methode der geometrischen Addition ermöglicht das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken.

3. Bei Daphnien verhalten sich die optimal wirkenden Reize als motorische Faktoren folgendermaassen: phototropisch (100), mechanotropisch (55), photopathisch (38), thermotropisch (17).

4. Bei Mückenpuppen und jungen Gottesanbeterinnen verhält sich je der Reiz des Lichtes zum Reize, welcher die Tiere nach oben anzieht, wie 100:70.

5. Die Kraft, welche die Ameisen gegen das Nest zu oder vom Neste fort treibt, ist viermal so gross als die Kraft, welche die Tiere zwingt, der „Ameisenstrasse“ entlang zu laufen.

L i t e r a t u r.

1. Balwin, Die Entwicklung des Geistes beim Kinde und bei der Rasse. Übersetzt von Ortmann. 1898.
2. Balwin, Development and Evolution. 1902.
3. Baas, Lehrbuch der Zoologie. 5. Aufl. 1908.
4. Bohn, La naissance de l'intelligence. 1909.
5. Douteck, Elements de philosophie biologique. 1907.
6. Edinger und Claparède, Über Tierpsychologie. 1909.
7. Enriques, Probleme der Wissenschaft. Übers. von Grelling. 2. Teil.
8. Ewald, Über Orientierung usw. Biolog. Zentralbl. Bd. 30 Nr. 1, 2. 1910.
9. Forel, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 3. u. 4. Aufl. 1907.
10. Forel, Das Sinnesleben der Insekten. 1910.
11. Groos, Die Spiele der Tiere. 2. Aufl. 1907.
12. Guldberg, Die Zirkularbewegung als tierische Grundbewegung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 35. 1897.
13. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Herausgeg. von Winterstein. Bd. 2, 1. Hälfte, 6. Lieferung.
14. Jennings Behavior of the lower organisms. 1906.
15. Lord Kelvin and Tait, Elements of Natural Philosophy. 1894.
16. Lampa, Lehrbuch der Physik. 1908.
17. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. 1906.
18. Loeb, Über künstliche Umwandlung positiver heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflüger's Arch. Bd. 54.
19. Morgan, Instinkt und Gewohnheit. Übers. von M. Semon. 1909.
20. Ostwald W., Vorlesungen über Naturphilosophie. 2. Aufl. 1902.
21. Ostwald, Zur Theorie der Richtungsbewegungen usw. Pflüger's Arch. Bd. 95, 111, 117.
22. Piéron, L'évolution de la mémoire. 1910.
23. Přibram, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. 1908.
24. Přibram, Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae): III. Temperatur und Vererbungsversuche. Sonderabdruck aus dem Arch. f. Entwicklungsmech. usw. Bd. 28 4. Heft.
25. Přibram, Die Biologische Versuchsanstalt in Wien. 1910. Sonderabdruck aus Zeitschr. f. biol. Technik u. Methodik. Herausg. von Gildemeister.

26. Sokolowsky, Beobachtungen über die Psyche der Menschenaffen. 1908.
 27. Sokolowsky, Aus dem Seelenleben höherer Tiere. 1910.
 28. Sokolowsky, Genossenschaftsleben der Säugetiere. 1910.
 29. Spencer, Die Prinzipien der Biologie. Bd. 1.
 30. Steuer, Planktonkunde. 1910.
 31. Uexküll, Umwelt und Innenwelt der Tiere. 1909.
 32. Verworn, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. 1897.
 33. Washburn, The animal Mind, a Text-book of Comparative Psychology. 1908.
 34. Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. 1909.
 35. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Aufl. 1908.
 36. Yerkes, The dancing mouse. 1907.
 37. Ziegler, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. 2. Aufl.
-