

## **ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften**

### **Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre**

**Plate, Ludwig**

**Jena, 1924**

**ZB MED - Informationszentrum Lebenswissenschaften**

Shelf Mark: Ui VI 1988 -2-

IX. Kapitel. Wirkungen des Lichts auf Stoffweches, Wachstum und  
Bewegungen (Phototropismen).

[urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hbz:38m:1-132373)

## IX. Kapitel.

**Wirkungen des Lichts auf Stoffwechsel, Wachstum und Bewegungen (Phototropismen).****A. Allgemeine Vorbemerkungen über Licht und Pigment.**

Zum Verständnis der Sehorgane ist eine Bekanntschaft mit den verschiedenen Lichtwirkungen unerlässlich. Das Sonnenlicht übt einen ungeheuren Einfluß auf alle Organismen aus, der sich meist im günstigen, zuweilen auch im schädlichen Sinne äußert. Obwohl es vielfach unbekannt ist, wie diese Wirkungen zustande kommen, können wir drei Hauptgruppen derselben unterscheiden, wenn wir die mit den Lichtstrahlen verbundenen Wärmewirkungen unberücksichtigt lassen: 1. photochemische Beeinflussungen des Stoffwechsels und des Wachstums; 2. Phototropismen, d. h. Bewegungen einzelner Zellen, Organe oder des ganzen Körpers infolge von Lichtreizen; 3. optische Lichtempfindungen durch besondere Sinneszellen (Sehzellen). Diese verschiedenen Beeinflussungen können gleichzeitig durch denselben Lichtreiz hervorgerufen werden, z. B. wenn ein Nachschmetterling ein Licht sieht und dann auf dasselbe zufliegt; sie können aber auch voneinander unabhängig sein, z. B. wenn eine Pflanze assimiliert oder dem Lichte entgegenwächst, ohne dabei das Licht „gesehen“ zu haben, weil die adäquaten Sinneszellen fehlen. Wir sprechen bei Organismen nur dann von „Sehen“ bzw. von Sehorganen, wenn solche Sinneszellen vorhanden sind. Sie vermitteln im einfachsten Fall nur eine Unterscheidung von hell und dunkel, und erst auf höherer Organisationsstufe führen sie zum Erkennen von Bewegungen, Bildern oder Farben. Fehlen die Lichtsinneszellen, so ist anzunehmen, daß die Reaktionen ohne optische Eindrücke verlaufen, wie ja auch viele tote Körper durch Licht verändert werden. Dagegen halten wir uns für berechtigt, in solchen Fällen „Lichtempfindungen“ anzunehmen auf Grund der Hypothese, daß alles lebende Protoplasma sensibel ist; eine Pflanze empfindet die Unterschiede von hell und dunkel, aber sie sieht sie nicht. Es ist bekannt, daß durch Licht die verschiedensten chemischen Prozesse hervorgerufen werden können, wie Oxydationen (z. B. bei der Bleichung von Farbstoffen), Reduktionen, Chlorierungen, allotrope Umwandlungen von Elementen, Polymerisationen, Synthesen, Spaltungen (Photolysen) und Zersetzungen. Bei jedem solchen Prozeß absorbiert die lichtempfindliche Substanz einen Teil der Strahlen, wobei die Energie der Aetherwellen in chemische Energie verwandelt wird. Diese rührt nach dem GROTHUSSschen Gesetz nur von den absorbierten, nicht von den reflektierten Strahlen her. Weiter steht fest, daß die ultraroten Strahlen ihre Energie bei der Absorption besonders in Wärme umsetzen, während die ultravioletten und die noch kurzwelligeren Strahlen besonders die Molekularkräfte beeinflussen und daher chemisch wirken. Dies gilt für tote wie für lebende Körper. Es ist bekannt, wie zerstörend ultraviolettes Licht und noch mehr die Röntgenstrahlen auf lebende Gewebe einwirken können. Darauf beruht die Verwendung solcher kurzwelligen Strahlen zur Bekämpfung des Lupus, des Carcinoms und anderer Erkrankungen. Die Lichtstrahlen können entweder den chemischen Energie-

vorrat der betreffenden Substanz vermehren, z. B. bei der Umwandlung von Sauerstoff in Ozon durch ultraviolette Strahlen, oder sie können einer Substanz die Fähigkeit verleihen, eine chemische Umsetzung zu beschleunigen (katalytische Lichtwirkungen, optische Katalysatoren). Gewisse Stoffe werden optische Sensibilisatoren genannt, weil sie die Lichtempfindlichkeit einer anderen Substanz, der sie zugesetzt sind, hervorrufen oder verändern oder einen photochemischen Prozeß irgendwie beeinflussen. Hierher gehören namentlich Farbstoffe, welche einen Teil der Strahlen absorbieren, während der Rest reflektiert wird. Die Energie der absorbierten Strahlen wird auf die andere Substanz übertragen, was als Sensibilisierung bezeichnet wird. Zu den Photokatalysatoren gehören namentlich gewisse Metalle, z. B. Fe, welche durch den O der Luft leicht Oxyde bilden, die durch Licht zu Oxydul reduziert werden. Der frei gewordene O beschleunigt den chemischen Vorgang. Hiermit hängt wohl zusammen, daß Chlorophyll nur bei Gegenwart von Fe ergrünt, obwohl es selbst kein Eisen enthält. Man spricht von Autophotokatalysatoren(-sensibilisatoren), wenn der im Licht entstehende Stoff seine eigene Bildung beschleunigt. Von Farbstoffen wirken namentlich die fluoreszierenden photokatalytisch, weil sie langwellige Strahlen in kurzwellige umwandeln. Daher wird dem Chlorophyll von manchen Forschern eine katalytische Wirkung zugeschrieben (s. NOACK, Natwiss. 9, 1921, 286, und WARBURG, *ibid.*, S. 354, 397). Für die Photographie sind fluoreszierende Farben von großer Bedeutung. Die gewöhnlichen photographischen Platten sind für rot unempfindlich. Durch Zusatz von blauen Cyaninen werden sie für rot empfindlich gemacht, indem die roten Strahlen absorbiert werden, wodurch Bilder mit den richtigen Helligkeitswerten von gelben und roten Gegenständen ermöglicht werden; ebenso geben sie nach Zusatz von Eosin Bilder von grünen und blauen Objekten (Prinzip der orthochromatischen Platte). Ferner ist die Gelatine der Platte ein Sensibilisator, indem sie das abgespaltene Brom aufnimmt und dadurch das Fortschreiten des photochemischen Prozesses ermöglicht. Nach demselben Prinzip ist es gelungen, Infusorien und Gewebe, welche für Licht unempfindlich waren, durch Aufnahme von Farbstoffen in hohem Maße zu sensibilisieren; die ersteren können durch fluoreszierende Farbstoffe sogar so überempfindlich gemacht werden, daß sie daran zugrunde gehen. Hierhin gehört auch die Buchweizenkrankheit der Schafe, Rinder und Schweine. Wenn diese Tiere die Pflanze oder ihre Körner fressen, so bekommen sie an den hellen pigmentlosen Hautstellen eine erisypelartige Entzündung, die zuweilen zu schweren Störungen, ja selbst zum Tode führen kann. An den dunklen Hautpartien zeigt sich die Erkrankung nicht und tritt auch nicht auf, wenn die Tiere im Dunkeln gehalten oder die hellen Regionen verdeckt werden. Der Buchweizen enthält einen nicht näher bekannten Farbstoff, welcher durch das Blut in die Haut gelangt und sie überempfindlich für Licht macht. Ähnlich verhält sich die Kleekrankheit der Pferde und Rinder. In den Augen kommen fast immer Pigmente vor, sie sind aber, abgesehen vom Sehpurpur und verwandten Stoffen, sehr lichtbeständig, dienen daher nicht zur Sensibilisierung, sondern als Lichtschutz, damit nur Strahlen aus bestimmter Richtung (optische Isolation) zu den Sehzellen gelangen. Die in diesen sich abspielenden Vorgänge müssen natürlich dem photochemischen Grundgesetze von BUNSEN und ROSCOE (Wirkung gleich Produkt von Lichtintensität und Belichtungsdauer)

folgen. Das Sehen als physiologischer Prozeß ist aber kein einfacher photochemischer Vorgang — bei zu schwachem Lichte erkennen wir einen Gegenstand trotz sehr langer Betrachtung nicht —, weil die Weiterleitung des Reizes und die Erregung der Ganglienzelle das Entscheidende ist. Die S. 7 gegebene Uebersicht zeigt, daß der für uns sichtbare Teil der elektromagnetischen Strahlen ungefähr das Gebiet einer Oktave von 400—800  $\mu\mu$  Wellenlänge umfaßt. Wir verstehen aber unter Licht im folgenden ein etwas größeres Gebiet von etwa 100—1000  $\mu\mu$ , weil die ultravioletten Strahlen besonders chemisch wirksam sind, während die ultraroten als Wärmestrahlen in Betracht kommen, da sie bei Absorption durch einen Körper dessen Molekularbewegung (Wärme) erhöhen. Eine solche erwärmende Wirkung kommt aber, wie allbekannt, auch vielen sichtbaren Strahlen zu, mögen sie von der Sonne oder einer anderen gebräuchlichen Lichtquelle ausgehen. Im Gegensatz zu dieser Temperaturstrahlung leuchtender Körper steht die „Luminiszenzstrahlung“ der leuchtenden Organismen und Fluoreszenzerscheinungen mancher chemischer Prozesse, bei denen „kaltes Licht“ ohne Wärmestrahlen erzeugt wird. Da alles Protoplasma kolloidaler Natur ist, verdienen neuere Untersuchungen Beachtung, nach denen das Licht den Dispersitätsgrad mancher Kolloide ändert, das ultraviolette Licht sogar Eiweiß zur Gerinnung bringen kann. Es ist daher wohl möglich, daß bei der Entstehung der ersten Organismen aus anorganischen Kolloiden das Licht eine große Rolle gespielt hat (vgl. I, S. 31).

Von der Gesamtenergie des extraterrestrischen Sonnenlichts entfallen etwa 43 Proz. auf das Ultrarot, 52 Proz. auf das sichtbare Spektrum und 5 Proz. auf das Ultraviolett, während bei mittlerer Sonnenhöhe auf der Erde diese Zahlen ungefähr 59, 40 und 1 sind. Manche Besonderheiten der Flora und Fauna des Hochgebirges erklären sich aus der größeren Intensität der ultravioletten Strahlen.

Da im Wasser viele bunt gefärbte Tiere leben, so ist für den Biologen die Tatsache von großer Wichtigkeit, daß zuerst die langwelligen roten Strahlen absorbiert werden, dann die gelben, in noch größerer Tiefe die grünblauen und endlich die ultravioletten. Im rein blauen Wasser des Ozeans und der Alpenseen sollen Rot und Orange schon in 10 m Tiefe aufgezehrt sein. Die orangerote Bauchseite des zur Laichzeit in ca. 50 m Tiefe lebenden *Salmo salvelinus* ♂ würde also nie zur Wirkung kommen, falls die Geschlechter nicht auch höhere Wasserschichten aufsuchen. Nach HÜFNER ist nämlich in 10 m noch vorhanden: von Rot 2, Orange 8, Gelb 32, Indigo 75 Proz. Wenn die Absorption gleichmäßig mit der Tiefe fortschreitet, würden in 100 m nur noch Blau und Indigo mit 6 Proz. da sein, alle übrigen Strahlen wären bis auf Spuren verschluckt.

Fällt Licht auf einen Organismus, so sind drei Fälle möglich. Es kann erstens hindurchdringen bei wasserhellen Geschöpfen, wie dies namentlich für viele Planktontiere gilt, die dadurch mehr oder weniger unsichtbar werden. Es kann zweitens eindringen und dabei als Licht verschwinden, absorbiert werden, wobei anzunehmen ist, daß seine Energie zum größten Teil in Wärme umgewandelt wird, und es kann drittens reflektiert werden. Die weniger gebrochenen, langwelligen roten Strahlen dringen tiefer in die Gewebe als die stärker gebrochenen. Ganz besonders schützen sich die Tiere vor dem Eindringen des schädlichen ultravioletten Lichts durch Auflagerung toter Hornmassen (Stratum corneum, Federn, Haare, Cuti-

cularschichten), wenigstens ist vom Menschen bekannt, daß diese Strahlen zum größten Teil von der Hornschicht der Haut absorbiert werden. Bei den Wirbeltieren kommt dazu der Schutz, den das rote Blut in den Kapillaren der Haut gewährt, da dieses nur die chemisch unwirksamen langwelligen Strahlen hindurchläßt. In den Augen geschieht dasselbe durch die Linse und die trüben Augenmedien. Das Absorptionsvermögen ist sehr häufig für die verschiedenen Strahlengattungen verschieden, wodurch die sog. Pigmentfarben entstehen. Wird alles Licht absorbiert, so erscheint der Körper schwarz; werden nur Strahlen einer bestimmten Wellenlänge absorbiert und die übrigen reflektiert, so erscheint uns der Körper in derjenigen Farbe, welche den letzteren entspricht, also in der Komplementärfarbe der absorbierten Strahlen. Die große Bedeutung der Pigmente beruht auf der Absorption der Strahlen der Komplementärfarbe. Solche Ergänzungsfarben sind z. B. Rot und Grünlichblau, Orange und Cyanblau, Gelb und Indigoblau, Grün-gelb und Violett. Die Absorption hängt ab von der chemischen Zusammensetzung, und die Pigmentfarben werden daher auch chemische oder objektive Farben genannt. Im Gegensatz zu ihnen stehen die Struktur-, Schein- oder subjektiven Farben, welche darauf beruhen, daß sehr dünne Schichten eine Interferenz der reflektierten Strahlen verursachen, was je nach der Stellung des Beobachters zu verschiedenen Farben führen kann. Hierhin gehören in der Regel die grünen, blauen, violetten und die metallisch glänzenden Farben, während schwarze, braune, rote und gelbe Töne meist durch Pigmente hervorgerufen werden. Wird alles Licht reflektiert, so erscheint der Gegenstand weiß. Die Pigmente können gelöst oder körnig sein; die letzteren entstehen vielfach aus farblosen „Chromogenen“ (z. B. aus Tyrosin, einem Zersetzungsprodukt des Eiweiß, oder aus dem naheverwandten Dopa [Abkürzung von Dioxyphenylalanin]) durch die Tätigkeit oxydierender Fermente (Oxydasen, z. B. Tyrosinase bei Wirbellosen, Dopaoxydase bei Wirbeltieren und Schmetterlingen). Verschiedentlich ist nachgewiesen, daß die Chromogene aus zerbröckelnden Kernen hervorgehen, so für Pigmente im Mantelrand von *Helix*, in Augen und in pathologischen Wucherungen. Die Fähigkeit, solche oxydierende Fermente zu erzeugen, tritt entweder nur zu gewissen Zeiten auf — so in der Augenretina des Kaninchenembryos am 12. Tage und verschwindet nach 8 Tagen, wenn das Pigment gebildet ist — oder sie ist während des ganzen Lebens vorhanden — so in den Chromatophoren der menschlichen Haut, die durch starke Lichtreize jederzeit zur Pigmentbildung gezwungen werden können.

Manche Pigmente sind „farbenempfindlich“ (WIENER, 1895), d. h. sie werden durch das Licht so zersetzt, daß sie die Farbe der Beleuchtung annehmen, oder diejenigen Pigmente werden vermehrt, welche mit der Beleuchtungsfarbe übereinstimmen. Daraus erklären sich zum Teil die Uebereinstimmungen der Farbkleider mit der Umgebung. So nehmen z. B. Schalen von *Ostrea edulis*, welche sich auf Schalen von *Mytilus galloprovincialis* festgesetzt haben, die schwarzblaue Farbe der letzteren an, und manche frei aufgehängte Tagfalterpuppen erhalten ungefähr die Farbe der Unterlage. Solche Fälle sympathischer Färbung sind aber sehr selten, so daß die Erklärung der Mimikry durch „Farbenphotographie“ für das Tierreich kaum in Frage kommt. Das zeigt sich sehr deutlich an der Färbung der Puppen von *Pieris brassicae*, welche trotz der verschiedensten Umgebung immer hellgrünlich mit

vielen kleinen schwarzen Flecken ausfällt. Sie schwankt nur wenig je nach der Unterlage. Auf weißem Untergrund ist sie am hellsten; in vollständiger Finsternis etwas dunkler, auf schwarz noch dunkler, besonders bei intensiver Belichtung und auf gelb tritt ein sattgrüner Ton mit wenigen schwarzen Punkten auf. Von einer „Farbenphotographie“ oder Schutzfärbung kann also gar nicht die Rede sein. Daß im Licht auf schwarzer Unterlage die Puppe besonders dunkel wird, beruht auf dem Reiz der reflektierten ultravioletten Strahlen. Auch die Färbung der Puppe von *Vanessa urticae* hängt mehr von der Helligkeit als von der Farbe der Umgebung ab. Auf derselben Unterlage treten ziemlich verschiedene Farben auf. Ohne Augen hört die Einwirkung der Umgebungsfarben auf, sie wird also durch das Nervensystem vermittelt und erfolgt nicht direkt, was ebenfalls gegen eine „Photographie“ spricht. Daher fehlen auch die Farben an Puppen, die aus kopflosen Raupen hervorgegangen sind. Aus den Versuchen von BRECHER an Vanessen geht weiter hervor, daß die Puppenfärbung nicht auf Instinkten von Raupenrassen beruht, denn wenn verpuppungsreife Raupen, die sich für verschiedenfarbige Plätze entschieden hatten, ins Dunkle gebracht wurden, so waren keine Färbungsunterschiede, je nach dem gewählten Ort, festzustellen. Da bei der Bildung der Pigmente Sauerstoff nötig ist, so ist es begreiflich, daß sie hauptsächlich in der äußeren Haut und in der Umgebung von Kanälen auftreten, welche von Luft oder frischem Wasser durchströmt werden (Mantelhöhle der Pulmonaten, Kiemenhöhle vieler Mollusken, Tracheen der Insekten, Nasenhöhle der Wirbeltiere), bei Vertebraten auch vielfach längs der Blutgefäße, weil die Erythrocyten den Sauerstoff liefern. Wir werden weiter unten (s. 2) an vielen Beispielen zeigen, daß Licht die Entstehung der Pigmente fördert; worauf aber dieser Zusammenhang beruht, ist noch unklar. Ich nehme an, daß ein Teil der absorbierten Lichtenergie in Wärme verwandelt wird, während der Rest als chemische Energie die Abspaltung der Chromogene aus dem Eiweiß begünstigt. Die Tatsache, daß sehr oft dicht nebeneinander weiße und gefärbte Hautstellen der verschiedensten Art vorkommen, beweist, daß die Ursachen der Pigmentbildung sehr kompliziert sein können. Nach PRZIBRAM kommen außer Fermenten, Chromogenen und Licht namentlich in Betracht die Acidität und Alkaleszenz der Gewebe, das Vorhandensein bestimmter Neutralsalze, gelöste Farbstoffe und die Wärme. Mir scheint, daß unter Umständen jeder starke Reiz pigmentfördernd wirken kann, indem er die Sauerstoffzufuhr begünstigt. Apicale Körperregionen, welche den äußeren Reizen besonders ausgesetzt sind, zeigen häufig eine intensive Färbung (dorsaler Aalstrich vieler Huftiere, schwarze Spitzen an den Ohren, Füßen, dem Schwanz der Russenkaninchen im Winter, Schwanzspitze des Hermelins u. a.). Nach SCHULTZ wachsen den Himalayakaninchen an weißhaarigen rasierten Stellen schwarze Haare nach, und an den Russenkaninchen lassen sich durch örtliche Anwendung von Kälte auch im Sommer schwarze Haare an den terminalen Regionen erzeugen nach Entfernung der weißen, und umgekehrt weiße Haare durch Wärme im Winter nach Entfernung der schwarzen.

**Die biologische Bedeutung der Pigmente** kann sehr verschieden sein und ist auch bei Pflanzen und Tieren fast immer von entgegengesetzter Art, wenngleich sie in beiden Reichen in irgendeiner Beziehung zum Licht steht. Pigmente sind, kurz gesagt, Lichtfänger und Lichtverarbeiter. Bei den Pflanzen haben die verbreitetsten Pigmente,

das Chlorophyll und seine Verwandte, ganz überwiegend eine assimilatorische Bedeutung, während bei den Tieren diese fehlt und dafür folgende Funktionen verzeichnet werden können:

1. Färbung: die Pigmente dienen dazu, um als Farben gesehen zu werden (defensive oder aggressive Verkleidungsfarben, sexuelle Farben, Herden-, Warnfarben). Die Blütenfarben dienen zur Anlockung der Insekten.

2. Lichtschutz, um das Eindringen von Licht zu verhindern: so in der Chorioidea und im Tapetum nigrum der Wirbeltieraugen und häufig in ähnlicher Weise bei den Sehorganen der Wirbellosen; in der Haut, um das ultraviolette Licht fernzuhalten, in vielen Eiern ohne lichtdichte Schale (Ganoiden, Anuren).

3. Wärmeproduktion durch Umwandlung der Energie der absorbierten Strahlen in Wärme. Manche Bewohner feuchter oder kalter Gebiete sind auffallend dunkel gefärbt: der schwarze Zaunkönig, *Troglodytes platensis*, von Chile und dem Feuerland; der dunkle Albatroß, *Diomedea fuliginosa*, der Magellanstraße; viele melanistische Varietäten von Eidechsen auf ozeanischen Inseln, der schwarze Panther (*Felis pardus*) von Java und Sumatra, melanistische Füchse der skandinavischen Küsten, schwarze Eichhörnchen in den höheren Alpenregionen; ebenso neigen manche Schmetterlinge im hohen Norden zur Schwärzung.

4. Lichtisolation in den Augen: das Pigment ist so angeordnet, daß nur Strahlen bestimmter Richtung die Stäbchen treffen, wodurch ein Richtungssehen ermöglicht wird.

5. Sensibilisierung in der Retina (Sehpurpur), in der Haut oder andern Organen (s. S. 385).

Bei den drei ersten Funktionen treffen wir das Pigment häufig in toten Körperteilen (Chitin, Federn, Haare). Es wäre aber sehr verkehrt, jeder starken Pigmentierung eine biologische Bedeutung zuzuschreiben, denn sie kommt oft vor an inneren Organen. Das leuchtende Rot und Gelb der Blätter im Herbst beweist, daß Pigmente sehr oft durch Zerfall von Eiweiß entstehen und dann als funktionslos gelten können.

**Degenerative Pigmentierung.** Ist demnach das Pigment sehr häufig von großem Nutzen, so beweisen auf der andern Seite viele Tatsachen, daß Farbstoffe in großer Menge bei degenerativen und pathologischen Prozessen auftreten und dann als biologisch bedeutungslos gelten können. Sobald Eiweiß sich zersetzt und reichlicher Sauerstoff zugeführt wird, ist die Möglichkeit ihrer Bildung vorhanden. Entzündete Gewebe werden meist sehr reichlich von Blutkapillaren durchzogen, und der Zerfall der Zellen führt dann häufig zur Pigmentbildung; so in den Melanosarkomen und vielen anderen Geschwülsten, wobei die Melaninkörner zuerst in den Zellen, nach Zerfall derselben intercellulär liegen. Läßt man *Actinosphaerium Eichhorni* hungern, so zerfallen die zahlreichen Kerne zuweilen in Chromidien und verwandeln sich später in Pigment, welches ausgestoßen wird. Bei der Vielteilung der Malaria plasmodien und anderer Protozoen enthält der „Restkörper“ Pigment als Zeichen des Eiweißzerfalls. Aus demselben Grunde sind rudimentäre Organe, namentlich Augen, oft sehr pigmentreich. Sogar in der Linse des Petromyzonten *Geotria chilensis* habe ich bei der *Macrophthalmia*-Larve schwarze Farbstoffballen gefunden, und dasselbe wird von der Vorderwand des Parietalauges der Blindschleiche und von *Varanus* und vom Glaskörper der Seitenaugen der Solifugen

berichtet. Man darf daher nicht jede Pigmentierung als eine Anpassung ansehen, sondern muß sie von Fall zu Fall kritisch prüfen.

## B. Photochemische Stoffwechsel- und Wachstumsprozesse.

**1. Photosynthese der Pflanzen.** Der wichtigste Vorgang dieser Art bei Organismen ist die Assimilation der  $\text{CO}_2$  in den grünen oder sonstwie gefärbten Pflanzenteilen zu einem Kohlehydrat (Zucker, Stärke) unter Bildung von  $\text{O}$ . Da aus dem Kohlehydrat im weiteren Verlauf durch Hinzufügen von  $\text{N}$  das Eiweiß, der Träger aller Lebenserscheinungen, aufgebaut wird, ist dieser Prozeß von so fundamentaler Bedeutung, daß er hier kurz erwähnt sein mag, zumal ihm im Tierreich nichts Ähnliches an die Seite gestellt werden kann. Er ist gebunden an gewisse Farbstoffträger, Chloroplasten, welche in den meisten Pflanzen als grüne Chlorophyllkörner vorhanden sind, in den Blau-, Rot- und Braunalgen aber auch durch anders gefärbte Pigmente verdeckt sein können. Diese Gebilde sind die Transformatoren der Sonnenenergie in chemische Energie. Indem die Pflanze die  $\text{CO}_2$  der Luft durch die Spaltöffnungen und das Wasser aus dem Boden durch die Wurzeln aufnimmt, erfolgt der Aufbau des Eiweiß über eine Kette noch nicht genauer bekannter Umsetzungen, bei denen nach BAEYER  $\text{CH}_2\text{O}$ , Formaldehyd, auftreten soll:  $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 = \text{CH}_2\text{O} + 2\text{O}$ . Durch 6fache Polymerisation wird aus dem Formaldehyd der Traubenzucker, so daß der ganze Prozeß sich durch die Gleichung wiedergeben läßt:  $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  (Traubenzucker)  $+ 6\text{O}_2$ . Künstlich ist diese Umsetzung noch nicht ausgeführt worden. Sie ist jedoch sehr wahrscheinlich, da es EMIL FISCHER gelungen ist, aus Formaldehyd eine Hexose aufzubauen. Sie findet in den Chloroplasten selbst statt, aber nur wenn diese Chlorophyll führen und wenn das umgebende Zellplasma lebend ist. Dieses wirkt daher mit beim Aufbau des Kohlehydrats und vermittelt allein die Umwandlung des Kohlehydrats in Eiweiß. Unbekannt ist zurzeit noch, ob das Chlorophyll als Sensibilisator wirkt oder ob es direkt an der chemischen Umsetzung beteiligt ist, oder ob beide Möglichkeiten zutreffen.  $\text{CO}_2$  wird nicht als freies Gas zersetzt, sondern es verbindet sich vorher mit Wasser zu  $\text{CO}_3\text{H}_2$ . In den meisten Blättern verwandelt sich der Zucker sofort in Stärke ( $\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$ ) durch Abspaltung von Wasser, so daß die ganze Reihe von Umsetzungen sich in die Formel zusammenfassen läßt:  $6\text{CO}_3\text{H}_2 = \text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5 + 6\text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$ . Nach WILLSTÄTTER soll zuerst eine Chlorophyll- $\text{CO}_2$ -Verbindung auftreten, die sich in Chlorophyll-Formaldehydperoxyd verwandelt. Aus diesem wird Formaldehyd frei und polymerisiert sich zu Zucker. Da Formaldehyd ein Protoplasmagift ist, muß dieser Vorgang sich sehr rasch abspielen. Das Chlorophyll hat die Formel  $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$ . Es enthält also kein Eisen, obwohl bekannt ist, daß zu seiner Bildung  $\text{Fe}$  nötig ist. Das Chlorophyll wirkt als Lichtfilter, indem es besonders die violetten, dunkelblauen und roten Strahlen absorbiert und die so gewonnene chemische Energie zur Reduktion von  $\text{CO}_3\text{H}_2$  verwendet. Das Chlorophyll tritt fast überall in zwei verschiedenen Formen zusammen auf, als das blaugrüne Chlorophyll a, dessen Zusammensetzung eben angegeben wurde, und als das gelbgrüne Chlorophyll b ( $\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$ ), und zwar im Verhältnis von 3a:1b. Außerdem enthalten die Chlorophyllkörner noch zwei gelbe Farbstoffe, Karotin und Xanthophyll, die aber nicht an der Assimilation beteiligt sind. Die beiden Chlorophyllsorten ergänzen sich in ihrer Assimilation. Im direkten Sonnen-

licht dominieren die Strahlen von Rot bis Gelb infolge der stärkeren Zerstreuung der stärker brechbaren Strahlen. Jene weniger brechbaren Strahlen werden ausgenutzt vom Blauchlorophyll, welches sein Absorptionsmaximum bei  $\lambda$  680 (rot) hat. Im zerstreuten Tageslicht überwiegen die stärker brechbaren Strahlen blau bis violett, die von dem komplementären Gelbchlorophyll verschluckt werden, und zwar im Maximum bei  $\lambda$  486 (blau). So sind nach STAHL die Landpflanzen in äußerst zweckmäßiger Weise für die im Sonnenschein wie im diffusen Himmelslicht vorherrschenden Strahlen eingerichtet. Ihre Färbung steht im Dienst des Stoffwechsels. Die Blau-, Rot- und Braunalgen können ebenfalls assimilieren, da sie jene vier Farbstoffe in ihren Chromatophoren enthalten; daneben aber führen sie noch einen andern, in seiner Bedeutung etwas unklaren, welcher jene verdeckt und die äußere Erscheinung bestimmt, nämlich die Blaualgen das blaue Phycocyan, die Rotalgen das rote Phycoerythrin und die Braunalgen das braune Phycoxanthin (Fucoxanthin). Es sind eiweißartige, in Wasser lösliche sog. Phycochromoproteide (KYLIN). Vermutlich verstärken sie die Tätigkeit des Chlorophylls, sind also Sensibilisatoren. Die Grünalgen leben im Flachwasser bis ca. 6 m und absorbieren aus dem weißen Licht hauptsächlich die roten Strahlen, weil diese für die Zersetzung der  $\text{CO}_2\text{H}_2$  am stärksten wirksam sind. Dann folgen die Blaualgen bis etwa 10 m. Die Braunalgen und noch mehr die Rotalgen leben mehr in der Tiefe und sind für die Absorption der grünblauen Strahlen eingerichtet, weil die roten und gelben beim Eindringen in das Wasser von diesem zuerst verschluckt werden (vgl. S. 374). Chlorophyll hat, wie wir sahen, ein Absorptionsmaximum bei  $\lambda$  680 (rot) und  $\lambda$  486 (blau), während dasjenige von Phycocyan bei  $\lambda$  620 (rot) und das von Phycoerythrin bei  $\lambda$  567 (grün) liegt. Da die Intensität der Assimilation parallel verläuft mit derjenigen der Absorption, so füllen diese Begleitpigmente die Lücke im Chlorophyll aus, und die Pflanze wird durch sie befähigt, die verschiedensten Strahlen auszunutzen. Für die Rotalgen dürfte dieser Umstand besonders wichtig sein, weil sie vielfach im Schatten leben. Nun ist es freilich sicher, daß die Verteilung jener vier Algengruppen nicht so schematisch verläuft, wie eben angedeutet wurde; manche Blau-, Rot- und Braunalgen kommen auch an der Oberfläche vor, aber man kann hierin eine sekundäre Ausbreitung und Anpassung sehen. In dieser Hinsicht sind die berühmten Versuche von GAIDUKOV bezüglich der chromatischen Adaptation bedeutungsvoll, welche von BORESCH und HARDER bestätigt worden sind. Darnach haben einige wenige Cyanophyceen (*Oscillaria sancta*, *Phormidium*- und *Microchaete*-Arten), die Fähigkeit in monochromatischem Licht die Komplementärfarbe zu bilden. Sie werden im roten Licht blaugrün durch Bildung von Phycocyan und im grünen Licht rot durch Bildung von Phycoerythrin. Sie enthalten nämlich beide Farbstoffe, und in jeder Lichtsorte entwickelt sich die komplementäre besonders stark. GAIDUKOV hielt diese Umfärbungen für erblich, da sie bei Fortsetzung der Kultur in reinem Licht sich auf neue Fäden ausbreiteten, aber eine solche Vererbung einer erworbenen Eigenschaft konnte von BORESCH nicht bestätigt werden. Dazu gehören vermutlich längere Zeiträume. Eine solche Anpassungsfähigkeit scheint weit verbreitet zu sein, denn in den Seen der Voralpen nehmen manche Peridineen, Chrysomonaden und andere Flagellaten in ca. 10 m Tiefe eine rötliche Färbung an, die weiter oben braun oder blau aussehen.

**2. Licht- und Hautpigmente.** Die meisten Tiere sind auf der belichteten Körperseite, welche meist die dorsale ist, stärker gefärbt als auf der unbelichteten. Ebenso sind bei Schnecken und Muscheln die von der Schale bedeckten Körperregionen fast immer ungefärbt, während die freiliegenden oft prächtige Farben aufweisen. Die in den heißen Ländern lebenden Menschenrassen sind im allgemeinen dunkler pigmentiert als diejenigen der kälteren Klimate. Die Farbenpracht der in den Tropen lebenden Vögel, Fische, Schmetterlinge und anderer Insekten ist häufig sehr auffallend, während ihre nördlichen Verwandten viel unscheinbarer aussehen. Die Chitonen des Flachwassers bis zu etwa 150 m haben alle möglichen Farben auf den Schalen und dem Mantel, während die ganze Unterseite ungefärbt ist. Die aus größerer Meerestiefe stammenden sind oben und unten gleichmäßig weiß. Ebenso sind die in der Tiefsee, in unterirdischen Höhlen (Olm, *Asellus cavaticus*, *Niphargus*-Arten und andere Krebse, *Campodea staphylinus* und andere unterirdische Thysanuren), in der Erde (Regenwürmer, Engerlinge), im Innern von Holz (viele Insektenlarven), von Tieren (Parasiten) lebenden Geschöpfe fast gar nicht oder nur schwach pigmentiert. Man wird aus diesen äußerst zahlreichen Tatsachen schließen dürfen, daß das Licht das Auftreten von Pigment begünstigt und schließlich zu erblich fixierten Farben führt, denn sie legen sich vielfach schon an dem dem Licht noch nicht ausgesetzten Embryo an. Die Tatsache, daß die warmblütigen Vögel und Säuger sich in dieser Hinsicht ebenso verhalten wie die kaltblütigen Fische und Insekten, beweist, daß die Körpertemperatur hierbei keine wesentliche Rolle spielt, sondern daß die Zunahme der Hautpigmente eine Folge intensiverer Belichtung ist. Daher ist auch bei Tieren mit abnormer Körperhaltung die dem Lichte zugekehrte Seite die pigmentreichere. Beim Schiffshalter (*Echeneis*), welcher sich mit der ersten Rückenflosse ansaugt und daher die Bauchseite dem Lichte zuwendet, ist diese dunkler als der Rücken. Dasselbe gilt für den im Nil lebenden Wels *Synodontis membranaceus* GEOFFR., welcher gewöhnlich auf dem silbergrau gefärbten Rücken schwimmt und den schwarzen Bauch nach oben kehrt. Schon die alten Ägypter haben ihn in dieser ungewöhnlichen Stellung in den Gräbern von Theben dargestellt. Wenn er bei Gefahr flüchtet, so kehrt er hingegen den Rücken nach oben. Dieselbe Erscheinung läßt sich an den zu den Wanzen gehörigen, in unseren Teichen sehr häufigen Rückenschwimmern, *Notonecta glauca*, feststellen, welche am Bauch schwärzlich, am Rücken weißlich und hellbraun gefärbt sind. Wird das Aquarium so eingerichtet, daß nur Licht von unten mit Hilfe eines Spiegels einfallen kann, so werden die Flügeldecken nach 2 Monaten marmoriert, und die Tiere ähneln dann in hohem Maße einer anderen bei uns heimischen Art, der *Not. marmorea*. Endlich sei an die Plattfische, Pleuronectiden, erinnert, welche auf einer Seite liegen und auf dieser des Pigments entbehren und auch des Auges, welches auf die gefärbte Seite gewandert ist. Bei *Rhombus* ist die dem Lichte zugekehrte Seite die linke, bei *Hippoglossus*, *Pleuronectes* und *Solea* die rechte. Vereinzelt werden Individuen mit umgekehrter Orientierung angetroffen.

Der pigmentfördernde Einfluß des Lichtes kommt darin deutlich zum Ausdruck, daß in manchen Fällen ungefärbte Hautteile Pigmente bilden, wenn sie künstlich dem Lichte ausgesetzt werden. Der in den unterirdischen Gewässern des Karstgebietes lebende Olm (*Proteus anguineus*) sieht fleischfarbig aus, nimmt aber im Lichte eine braun- und blauschwarze Farbe an, und zwar um so mehr, je länger er dem

Lichte ausgesetzt war. Setzt man das Tier darauf ins Dunkle, so kann es wieder entfärbt und durch abermalige Belichtung wieder gefärbt werden. Rotes Licht wirkt wie Dunkelheit und läßt kein Pigment aufkommen. Die in den Jurahöhlen lebende Gammaride *Niphargus virei* ist rötlich gefärbt, bedeckt sich aber innerhalb zweier Monate mit braunen Flecken, wenn sie am Licht gehalten wird. Umgekehrt verliert der in tiefen Brunnen lebende *Gammarus puteanus* seine grünlich-graue Pigmentierung, wenn er in vollständiger Dunkelheit gehalten wird. Es treten unter Rückbildung des Pigments unregelmäßige weiße Flecke in der Haut auf, welche sich immer mehr ausbreiten, so daß nach 20 Monaten die meisten Individuen farblos sind. Nur das Augenpigment bleibt unverändert. Ist auch dieses im Laufe der Zeit verschwunden, so ist aus der Gattung *Gammarus* ein Vertreter der Gattung *Niphargus* geworden. Ebenso verlieren Daphniden im Dunkeln das Augenpigment, wobei die Phagocyten es über den ganzen Körper verteilen. Die Depigmentierung in der Dunkelheit erfolgt bei den verschiedenen Familien und Gattungen verschieden schnell. Die in den Jurahöhlen lebenden Käfer haben zwar ihre Augen verloren, sind aber sonst noch gut gefärbt. LIST brach aus einer Miesmuschel (*Mytilus*)-Schale ein Stück von 1—2 cm Länge, ohne dabei den Mantel zu verletzen, und setzte das Tier dem Lichte aus, worauf sich nach 3 Wochen jene Stelle des Mantels gefärbt hatte. *Mytilus galloprovincialis* sitzt zuweilen im Hintergrunde dunkler Höhlen und ist dann am Mantelrande gar nicht oder sehr wenig pigmentiert, während die weiter außen sitzenden Individuen gefärbt sind. Bei der Bohrmuschel *Lithodomus dactylus* werden der Siphon und die Spitze des Rumpfes dem Lichte ausgesetzt. Daher findet sich hier Pigment. Individuen, welche tief im Innern des Gesteins bohren, sind ganz farblos. Am Lichte bildet sich an jenen Stellen im Laufe von 4 Wochen Pigment, und nach einem Jahre sind sie hier stark gefärbt. CUNNINGHAM beleuchtete kleine Flundern von 12 mm Länge, welche eben zu Boden gesunken waren, mittels eines Spiegels von unten und fand, daß während der folgenden 6 Wochen sich das Pigment der Bodenseite vollständig rückbildete, was offenbar eine Folge des Vererbungsmechanismus ist. In den nächsten 2 Monaten aber stellte sich bei den meisten Exemplaren das Pigment durch den Lichtreiz wieder ein. Ferner ist bekannt, daß die Haut des Menschen nach starker Besonnung sich erst entzündet und dann sich pigmentiert. In meiner Vererbungslehre, 1914, S. 207 habe ich einen Fidschi-Albino abgebildet, dessen weiße Haut sich durch Sonnenwirkung über und über mit dunklen Pigmentflecken bedeckt hatte. Bei den Embryonen eines Knochenfisches (*Fundulus*) treten im Lichte sehr viele Pigmentzellen der Dotterhaut auf, im Dunkeln sehr wenige. Beim Embryo selbst zeigt sich kein Unterschied in der Pigmentierung, die Retina entwickelt z. B. in beiden Fällen gleich viel Pigment.

Gegen die pigmentfördernde Wirkung des Lichtes werden zuweilen einige Tatsachen ins Feld geführt, welche nur beweisen, daß es auch noch andere Faktoren gibt, welche die Bildung von Farbstoffen begünstigen, und ferner daß in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse die Pigmentierung trotz intensiver Lichtfülle unterbleiben kann. Ist die Bildung von Farbstoffen einmal erblich fixiert, so kann sie auch im Dunkeln erfolgen, wie die in den Schmetterlingspuppen oder in der Eischale der Vögel oder im Uterus der Säuger auftretenden Hautfarben beweisen. Chromatophoren finden sich aus unbekannten Gründen auch häufig im Peritoneum oder anderen inneren Organen. Die Durch-

sichtigkeit vieler Planktontiere ist ebenso wie die gelbe Pigmentierung der Wüstentiere eine Schutzfarbe, und auch die schwarze oder rote Färbung vieler Tiefseetiere wird hierher zu rechnen sein, denn für ein im Wasser befindliches Tier erscheinen sie schwarz, weil die von ihnen reflektierten roten Strahlen vom Wasser absorbiert werden. Wenn Salamanderlarven und manche andere Geschöpfe im Dunkeln dunkel, am Lichte hell werden, so spricht sich hierin eine fakultative Farbenanpassung aus, die aber über die Zahl der Pigmentzellen und die Menge des vorhandenen Pigments nichts aussagt. Dabei ist das Auge von Einfluß, denn die blindgemachten Larven von *Amblystoma punctatum* verhalten sich gerade umgekehrt wie die normalen: sie werden am Lichte dunkel und in der Dunkelheit hell, zeigen also das Verhalten, welches man vornherein erwarten sollte. Es folgt hieraus, daß das Auge einen hemmenden Einfluß auf die Pigmententwicklung in diesem Falle ausübt. Bei den Negern ist die Fußkante, obwohl sie dem Licht ausgesetzt ist, hell, vielleicht weil hier nur wenige Blutgefäße in der dicken Haut verlaufen. Bei der erwachsenen Blindschleiche ist die blauschwarze Bauchseite viel dunkler als der Rücken, dessen braune Erdfarbe Schutz gewährt; von der häufig silberweißen Rückenfläche der jungen Tiere aber wird man dies nicht behaupten können. Die Färbung der Tiere ist eine so komplizierte, vielfach auch von phyletischen Faktoren abhängige Erscheinung, daß man sie in sehr vielen Fällen nicht durch eine einfache Formel erklären kann. Trotzdem kann an der allgemeinen Regel, daß das Licht die Bildung von Farbstoffen begünstigt, kein Zweifel sein. Sind die Farbstoffe einmal da, so können sie durch andauernde Belichtung gebleicht werden. Daher das Abblassen der Farben vieler Tagfalter während des Lebens und das bleiche Aussehen vieler Pulmonatenschalen, welche in der Wüste oder anderen stark besonnten Gegenden leben.

**3. Einwirkung des Lichts auf den Stoffwechsel, das Blut, die CO<sup>2</sup>- und Fettproduktion, besonders der Säuger.** Die bekannte Tatsache der Polaranämie (blasse Hautfarbe) scheint dafür zu sprechen, daß durch andauernde Dunkelheit die Zahl der roten Blutkörper abnimmt. BLESSING aber fand bei den 13 Teilnehmern der NANSENschen Framexpedition trotz der 3 Polarnächte von je 140–150 Tagen kein Nachlassen des Hämoglobingehalts und glaubt daher, daß jener Zustand vielleicht auf eine Kontraktion der Blutgefäße infolge der Kälte zurückzuführen ist. Bei Zechenpferden, die 5–10 Jahre unter Tag bei kräftiger Ernährung gearbeitet hatten, fanden GROBER und SEMPELL eine leichte Zunahme der Zahl der Erythrocyten bei geringer Abnahme des Hämoglobingehalts. Lange währende Dunkelheit erzeugt also bei Säugern entgegen der landläufigen Ansicht keine Anämie. Durch eine Anzahl Untersuchungen ist festgestellt worden, daß im Höhenklima nach kurzer Zeit die Zahl der roten Blutkörperchen und proportional damit der Gehalt an Hämoglobin zunimmt, und zwar wächst der Zuwachs mit der Höhe des Berges. Die Veränderungen zeigen sich in den Arterien, Venen und Kapillaren. Es galt nun, festzustellen, ob nicht hierbei der verminderte Luftdruck und der abnehmende Sauerstoffgehalt der Luft eine größere Rolle spielt als die stärkere Belichtung. Der folgende Versuch klärt hierüber auf. Wenn Meerschweinchen unter einem verminderten Luftdruck von 520 mm Hg gehalten werden, so zeigt ihr Blut nach einem Monat eine größere Absorptionsfähigkeit für Sauerstoff als vorher. Die Vermehrung der roten Blutkörper tritt aber nur ein bei vermindelter Sauerstoffspannung, während verdünnte Luft

mit normalem Sauerstoffgehalt wirkungslos ist. Die Zunahme des Hämoglobins erscheint danach als eine Schutzeinrichtung, um den nötigen Sauerstoff zu binden, obwohl er in geringerer Menge zur Verfügung steht. Den Einfluß des Lichts auf das Blut hat OERUM sehr genau untersucht, indem er Kaninchen in einem stark verdunkelten Raum hielt oder sie umgekehrt 40 Tage lang einer elektrischen Bogenlampe in ca. 50 Zoll Abstand täglich 2 Stunden lang aussetzte. In völliger Dunkelheit darf man die Tiere nicht halten, weil sie sonst stark abmagern und sterben. Die normale Blutmenge des Kaninchens ist 7,3–6,4 % des Körpergewichts. Durch Dunkelheit wird die Blutmenge im Laufe von 1–2 Monaten auf 3,9–3,3 % des Körpergewichts herabgesetzt, wodurch auch die Menge des Hämoglobins zurückgeht. Diese Verminderung der Blutmenge kommt zustande durch Austritt von Blutplasma und kann in 3 Monaten bis auf die Hälfte der normalen Menge zurückgehen, besonders bei Albinos. Sie hat zur weiteren Folge, daß vorübergehend im Blut die Zahl der roten Blutkörperchen und der Hämoglobingehalt infolge der Eindickung zunimmt. Durch die Wirkung der Bogenlampe tritt nach 4 Stunden eine starke Verdünnung des Blutes wohl unter dem Einfluß der Haut durch Zunahme der Blutflüssigkeit ein. Nach 80 Lichtstunden zeigt sich eine Vermehrung des Hämoglobins. Rotes Licht übt ungefähr dieselbe Wirkung aus wie Dunkelheit, blaues Licht aber vermehrt die Blutmenge, die Zahl der roten Blutkörper und das Hämoglobin. Es sind also die kurzwelligen Strahlen, welche das Blut günstig beeinflussen. Im Höhenklima wird sich der Einfluß dieser Strahlen und der verdünnten Luft summieren, um eine Zunahme der Erythrocyten und des Hämoglobins zu bewirken. Bei vorübergehendem Aufenthalt in Oberägypten ist an 4 deutschen Aerzten eine leichte Vermehrung der Erythrocyten und des Hb-Gehalts festgestellt worden; ebenso waren diese Werte bei den Bewohnern am N-Rande der Sahara vermehrt. Ich sehe auch hierin eine Folge der stärkeren Einwirkung der kurzwelligen Strahlen.

MOLESCHOTT und seine Schüler glaubten nachweisen zu können, daß unter dem Einfluß des Lichtes die Oxydationen in den Geweben energischer verlaufen als im Dunkeln und daher zu vermehrter CO<sup>2</sup>-Ausscheidung führen. Diese Auffassung hat sich als irrtümlich erwiesen. Die Muskeln sind die Hauptstätten der CO<sup>2</sup>-Produktion, und jede Arbeitsleistung derselben steigert die Kohlensäureausscheidung erheblich. Da das Licht sehr viele Tiere zur Bewegung anregt, so muß es indirekt zu vermehrter Kohlensäure führen.

V. PLATEN fesselte tracheotomierte Kaninchen vollständig und fand trotzdem, daß bei offenen Augen mehr Sauerstoff aufgenommen und mehr Kohlensäure abgegeben wurde als im Dunkeln, und zwar war bei beiden Gasen das Verhältnis von Hell zu Dunkel ungefähr wie 115:100. Die Verdunkelung wurde durch Verdecken der Augen bewirkt, woraus folgt, daß das Licht bei den Tieren mit offenen Augen sehr kleine Bewegungen auslöste oder den Muskeltonus verstärkte und dadurch die CO<sup>2</sup> vermehrte. In Uebereinstimmung hiermit fand LOEB, daß ruhende Schmetterlingspuppen sich im Lichte ebenso verhalten wie im Dunkeln. Das Licht an sich veranlaßt also keine Vermehrung der Sauerstoffaufnahme und der CO<sup>2</sup>-Abgabe in den Geweben, sondern diese erfolgt nur, wenn das Licht Bewegungen auslöst. Eine gesteigerte Beweglichkeit kann die verschiedensten Folgen haben. Wenn es sich bewahrheiten sollte, daß kalifornische Hühnerzüchter die Eierproduktion durch künstliche Beleuchtung vergrößern, so dürfte das Licht hierbei

nur indirekt mitwirken, indem die längere Lichtdauer die Nahrungsaufnahme und dadurch die Zahl der Eier erhöht.

GRAFFENBERGER verglich Kaninchen, die bei gleicher Ernährung teils im Dunkeln, teils im Hellen gehalten wurden. Er fand, daß Dunkelheit die Ausbildung des Knochengerüsts verlangsamt; die Leber bleibt etwas kleiner, wogegen Fell, Fleisch und Herz etwas größere Gewichtszahlen aufweisen. Es wird nämlich in der Dunkelheit bedeutend mehr Fett abgelagert, unter Umständen im Verhältnis von 100:216. Ich möchte annehmen, daß hier nur eine indirekte Wirkung vorliegt, indem die Dunkeltiere sich weniger bewegen. Haustiere, welche schnell gemästet werden sollen, werden daher in dunklen Ställen gehalten, und hungernde Tiere gehen wegen ihrer Bewegungen am Licht schneller zugrunde als im Dunkeln.

Ueber die Art der Einwirkung des Lichts auf den Stoffwechsel innerhalb der Zelle gehen die Meinungen noch weit auseinander, doch sprechen viele Beobachtungen dafür, daß die Lichtstrahlen stark Sauerstoff abspalten, wenn sie auf leicht reduzierbare Stoffe stoßen. Der frei gewordene O kann dann wieder andere Körper oxydieren. HERTEL zeigte, daß die unsichtbaren Strahlen von 280  $\mu$  Wellenlänge O aus Bismuthum subnitricum, aus dem Blute und aus leicht löslichen Verbindungen des sauerstoffreichen Zellplasmas frei machen. Manche andere Beobachtungen beweisen, daß alle Lichtstrahlen in ähnlicher Weise wirken, vorausgesetzt, daß sie absorbiert werden, und daß der Grad der Wirkung von der Wellenlänge abhängt; je kurzwelliger die Strahlen sind, um so intensiver wirken sie. Aber auch die Strahlen des gewöhnlichen weißen Lichtes vermögen zu reduzieren, wie die Bildung von O aus der  $\text{CO}_2$  bei der Assimilation der Pflanzen beweist, bei der, wie oben betont wurde, nicht nur das Chlorophyll, sondern auch das lebende Cytoplasma mitwirkt. Einige ältere Angaben unterstützen diese Auffassung. SCHLÄPFER untersuchte die Flimmerzellen aus dem Plexus chorioideus des Frosches, welcher lebend in Methylenblau und Neutralrot gelegt wurde. Diese Farbstoffe geben leicht O ab und entfärben sich dabei. Die eine Hälfte des Präparats blieb im Lichte lange farblos, weil die lebhaft schlagenden Zellen ein großes O-Bedürfnis haben. Die andere im Dunklen gehaltene Hälfte zeigte bald keine Cilienbewegung mehr, die Zellgranula färbten sich rot und die Erythrocyten blau, weil ohne Licht die Zellen rascher abstarben und damit ihr O-Bedürfnis nachließ. QUINKE fand, daß Eiterzellen, die mit sauerstoffreichem Blut gemischt werden, diesem den O am Lichte stärker entziehen als im Dunkeln.

Zusammenfassend können wir sagen, daß eine Beeinflussung des Stoffwechsels durch das Licht bis jetzt nur für das Blut der Säuger sicher nachgewiesen ist; dieses nimmt durch Belichtung der Haut an Menge des Plasmas, Zahl der Erythrocyten und Hämoglobingehalt zu. Sehr groß ist der indirekte Einfluß des Lichts, indem es die Tiere im wachen Zustand erhält, sie zu den verschiedensten Willensäußerungen und Bewegungen reizt und dadurch den Stoffwechsel, die Stimmung und das Allgemeinbefinden erhöht. Auf das Cytoplasma wirkt das Licht wahrscheinlich katalytisch ein, indem bei leicht reduzierbaren Substanzen die Abspaltung des O beschleunigt wird. Aus allen diesen Tatsachen folgt aber nur, daß das Sonnenlicht auf zahllose Tiere lebensfördernd einwirkt, aber nicht, daß es unentbehrlich ist, denn bei fast allen höheren Tieren dringen die Lichtstrahlen nicht bis zu den inneren Organen vor, sondern wirken nur auf die Haut und die Augen ein,

und sehr viele Tiere leben andauernd in tiefster Finsternis. Ein großer Teil der Lichtwirkungen erklärt sich ferner aus der Umwandlung der absorbierten Lichtenergie in Wärme.

4. Eine **Erregbarkeit durch sichtbare Lichtstrahlen** ist, abgesehen von den Sinneszellen der Sehorgane, bis jetzt fast nur nachgewiesen worden, besonders durch HERTEL, für die Chromatophoren und für einige mit Pigment durchsetzte Gewebe. Manche Knochenfische ändern je nach der Belichtung etwas ihre Farben. Besonders auffällig ist die Erscheinung bei dem als Zierfisch häufig gehaltenen Zahnkarpfen *Haplochilus panchax*, dessen im Licht silberglänzender Hinterkopffleck im Dunkeln verschwindet, indem die schwarzen Chromatophoren sich ausdehnen und den Silberglanz verdecken. Diese Reizbarkeit gilt freilich nicht für alle Farbzellen; bei manchen Fischen und Krebsen sind sie nur reflektorisch von den Augen aus erregbar durch die sie versorgenden Nerven (s. I, S. 96, 80). Die Chromatophoren sind aber vielfach, vielleicht sogar immer, auch für die kurzwelligen, unsichtbaren Strahlen empfindlich. Werden die Pigmentzellen des Schwanzes einer Larve von *Triton taeniatus* mit ultravioletttem Lichte von 280  $\mu\mu$  Wellenlänge bestrahlt, so ballt sich der Farbstoff nach 15 Minuten vollständig zusammen, und die Zellen sterben schließlich ab. Werden sie nur kurze Zeit belichtet, so dehnen sie sich wieder aus. Blaue Strahlen (440  $\mu\mu$ ) und gelbe (558  $\mu\mu$ ) wirken ebenso, führen aber nicht zum Tode der Zellen. Bei *Loligo vulgaris* werden durch blaues Licht zuerst die gelben Chromatophoren zur Kontraktion gebracht, erst später die violettroten, das umgekehrte Verhalten tritt ein im gelben Lichte. Diese Zellen werden also durch die Strahlen der komplementären Farben am meisten erregt, weil diese am stärksten absorbiert werden. Andauernde Belichtung mit Blau oder Gelb schädigt die Zellen nicht. Die ultravioletten unsichtbaren Strahlen wirken auf beide Sorten gleich schnell. Die schwarzen Pigmentzellen von *Triton* zeigen natürlich keine Unterschiede in verschiedenfarbigem Licht. Um die Mitwirkung der Nerven der Chromatophoren auszuschließen, wurden die Tintenfische mit Atropin behandelt. Die Wirkung der Lichtstrahlen blieb dieselbe, woraus hervorgeht, daß diese Zellen durch Licht erregbar sind, wobei das Pigment die Rolle des Katalysators spielt. Die unsichtbaren Strahlen werden so stark absorbiert, daß sie auch ohne Pigment auf jedes Protoplasma einwirken. Das unpigmentierte Bauchmark des Regenwurms wird durch ultraviolette Strahlen, aber nicht durch sichtbares Licht gereizt, während der von Pigment durchsetzte Bauchstrang von *Sipunculus nudus* auf beide Sorten von Strahlen reagiert. Werden an den Augen von Kaninchen, Katzen und Fröschen die Sehnerven durchschnitten, so zieht sich die Pupille zusammen, wenn die Iris mit unsichtbaren Strahlen belichtet wird, aber nicht bei Verwendung sichtbarer Strahlen. Beim Frosch hingegen, welcher in den glatten Muskelfasern Pigment enthält, sind auch die längerwelligen Strahlen wirksam. Aus allen diesen Beobachtungen geht die Bedeutung des Pigments als Sensibilisator deutlich hervor, und es ist anzunehmen, daß noch viele andere Gewebe, welche Farbstoffe führen, lichtempfindlich sind. So erklärt sich die Lichtempfindlichkeit vieler augenloser Tiere (Muscheln, Actinien, Seeigel, Ophiuren u. a.), welche durch die in der Haut befindlichen Farbstoffe Lichtreize und vielfach auch Schattenreize wahrnehmen, worüber bei den Phototropismen ausführliche Angaben gemacht werden sollen.

Eine Reizbarkeit von farblosem Protoplasma durch gewöhnliches Sonnenlicht ist bis jetzt merkwürdigerweise nur selten beobachtet worden, während doch die weite Verbreitung von Sehorganen den gegenteiligen Schluß nahegelegt hätte. Wir kennen sie von vielen farblosen Bakterien, von einigen Amöben und Infusorien, von den Plasmodien der Myxomyceten, von gewissen Flagellaten, Schimmelpilzen und Wurzeln höherer Pflanzen. Hingegen vermag sehr intensives Licht von einigen tausend Kerzen viele Gewebe zu zerstören, wobei aber die Wärmewirkung vielleicht die Hauptrolle spielt. Es scheint also das lebende Protoplasma an sich kaum empfindlich für natürliche Lichtreize zu sein und erst sekundär diese Reizbarkeit zuweilen erworben zu haben, und zwar entweder unter dem Einfluß von Pigment oder ohne dieses, wie obige Fälle und pigmentlose Sehzellen beweisen.

**5. Schädlicher Einfluß des ultravioletten Lichts.** Die kurzwelligen unsichtbaren Strahlen üben, wie wir sahen, eine besonders intensive chemische Wirkung aus, welche leicht den Tod lebender Zellen herbeiführt. Zahlreiche Versuche haben gezeigt, daß die ultravioletten Strahlen bei kurzer Dauer die Bewegungen von Zellteilungen, Bakterien, Infusorien, Hydren, Rädertieren, Nematoden u. a. hemmen und bei längerer Belichtung sie töten. Durch die Quecksilberbogenlampe in einer Quarzröhre, welche sehr viel kurzwelliges Licht ausstrahlt, kann strömendes Wasser von allen Bakterien vollkommen gereinigt werden. Die sterilisierende Wirkung des Sonnenlichts beruht auf seinem Gehalt an unsichtbaren Strahlen. Er ist besonders groß auf hohen Bergen, da die Atmosphäre die am stärksten brechbaren Strahlen fast völlig absorbiert (s. S. 374). Dieser schädigende Einfluß auf das Protoplasma erklärt sich daraus, daß die Eiweißkörper photosensibel sind, und durch kurzwelliges Licht von ungefähr 300  $\mu\mu$  an die leichtlöslichen Albumine in die schwerlöslichen Globuline und diese schließlich in ausgefälltes, koaguliertes Eiweiß übergeführt werden. Dieser Satz ist erwiesen worden, indem Hühnereiweiß, Eiweißlösungen aus den Linsen von Schweinsaugen und aus Blutserum dem Lichte einer Quarzlampe ausgesetzt wurden. Die Umwandlung der Albumine in Globuline läßt sich dadurch feststellen, daß ein flockiger Niederschlag nach Zusatz von etwas Ammoniumsulfat entsteht. Eiereiweiß enthielt nach 2stündiger Belichtung 10,3 % mehr Globuline und geronnenes Eiweiß als vorher. Die durch Sonnenstich veranlaßten Blutveränderungen lassen sich so erklären. Auch die Altersveränderungen der menschlichen Linse dürften hierauf zurückzuführen sein, denn in ihr bilden sich während des ganzen Lebens durch die Lichtwirkung schwerlösliche Eiweißverbindungen auf Kosten der Albumine. Sie verhärten zunächst den Linsenkern und rufen dadurch im Alter von 40–50 Jahren Weitsichtigkeit und am Ende des Lebens häufig Trübungen (grauer Star) hervor. Auch das Absorptionsvermögen der Linse wird hierdurch stark beeinflusst. In der Jugend absorbiert sie nur einen Teil der unsichtbaren Lichtstrahlen, von Anfang der 50iger Jahre an fast alle ultravioletten und einen Teil der violetten und blauen. Hand in Hand damit nimmt sie eine immer gelbere Färbung an. Die Linsen vieler Fische und Cephalopoden haben eine gelbe Farbe, um die blauen Strahlen durch Absorption von der Retina fernzuhalten. Die Einwirkung des Lichts auf Eiweiß läßt sich steigern durch Zusatz von etwas Eisen oder Eosin. Diese Substanzen wirken dann als ein positiver Katalysator. Dasselbe gilt von dem in der Haut von Schnecken, See-

sternen und Regenwürmern nachgewiesenen Hämatoporphyrin, welches aus dem Blutfarbstoff Hämatin durch Entziehung des Fe gewonnen wird und die Haut allgemein lichtempfindlich macht. Damit ist freilich nicht gesagt, daß diese Reaktionen gesehen werden. In ähnlicher Weise läßt sich aus dem Chlorophyll durch Entfernung des Mg das Phylloporphyrin darstellen, welches ein so kräftiger Photokatalysator ist, daß es in einer Verdünnung von 1:80 000 Kulturen von *Paramecium* im Lichte eines trüben Wintertages abtötet, während es im Dunkeln wirkungslos ist. Die dunklen Pigmente in der Haut der Tier- und Menschenrassen heben wohl meist die Lichtwirkung auf die Eiweißkörper auf oder vermindern sie, sind also Schutzstoffe. Die oben geschilderte Fähigkeit des Tierkörpers, Pigmente an den dem Lichte besonders ausgesetzten Regionen zu bilden, ist also eine Anpassung, deren Nutzen sich, wie wir oben (S. 377) sahen, in 5facher Richtung zeigen kann. Manche Einrichtungen in den Sehorganen werden verständlich als Schutz gegen die blauen und ultravioletten Strahlen, so die bei Arthropoden und Wirbeltieren weit verbreiteten Pigmentwanderungen, der gelbe Farbstoff in der Linse der Tintenfische und vieler Cranioten, ferner in der Macula lutea des Menschen; die gelben und roten Oelkugeln in den Zapfen der Tagvögel und Schildkröten, endlich die Umwandlung der ultravioletten Strahlen in grünliches Fluoreszenzlicht in der Linse der Gliederfüßer. Außer den Pigmenten gewährt auch das Hämoglobin und seine Derivate Schutz gegen die ultravioletten Strahlen, da es diese stark absorbiert. Die starke Rötung unserer Haut im Hochgebirge oder in der Tropensonne ist daher eine Schutzreaktion, wie auch die unter diesen Verhältnissen eintretende Pigmentierung, und zwar eine solche zugunsten der Haut selbst, denn das ultraviolette Licht dringt höchstens 1 mm in die menschliche Haut ein, kommt also für innere Organe nicht in Betracht. Die vielen Blutkapillaren im Corium der Wirbeltiere dienen nicht bloß zur Ernährung der Haut, sondern bilden zugleich einen Lichtschutz, da infolge der roten Farbe des Bluts nur die langwelligen, chemisch unwirksamen Strahlen in die tieferen Gewebe eindringen können, falls diese pigmentfrei sind.

**6. Einfluß des Lichts auf Wachstum und Organbildung.** Pflanzen hängen sehr häufig in ihrer Wachstumsrichtung und der Anlage und Ausbildung von Organen von der Richtung oder von der Intensität des Lichtes ab. Man spricht von positivem oder negativem Photo-(Helio-)tropismus, wenn die ganzen Pflanzen oder ihre Teile durch Krümmung dem Lichte zuwachsen oder sich von ihm abwenden, und von Photomorphosen, um die Abhängigkeit der Gestalt vom Lichte auszudrücken. Um nur einige Beispiele hier zu nennen, so erhalten die meisten Pflanzen im Dunkeln kleine Blätter, lange Internodien und werden nicht grün (Etiollement). Das Licht hemmt das Längenwachstum der Stengel, daher der rosettenförmige Wuchs so vieler Alpenpflanzen. Bei vielen Pilzen, den Prothallien der Farne und manchen Blütenpflanzen unterbleibt die Bildung der Geschlechtsorgane im Dunkeln. *Impatiens noli me tangere* bildet im Licht große offene Blüten, welche durch Insekten befruchtet werden, im Halbdunkel kleine geschlossene, welche sich selbst befruchten. Es liegt hierin eine Anpassung, denn die Insekten würden die letzteren Blüten nicht aufsuchen. Der Efeu erzeugt die Haftwurzeln immer nur an der dunklen Seite und bildet im Schatten zweizeilige beblätterte sterile Triebe, im Lichte

radiäre Zweige mit anders geformten Blättern und mit Blüten. Die Schattenblätter der Buche haben eine größere Spreite, aber viel schwächer entwickeltes Pallisadenparenchym als die Sonnenblätter.

Zeigt sich so bei den Pflanzen eine sehr weitgehende Abhängigkeit im Habitus und feineren Bau vom Lichte, so verhält sich die übergroße Zahl der Tiere ganz anders: sie sind, abgesehen von der Pigmentierung, ganz unabhängig im Wachstum und in der Organbildung vom Lichte, und nur von einigen sessilen Tieren sind heliotropische Wachstumserscheinungen bekannt. Die Eier von Seeigeln, Wasserschnecken, Fischen und Fröschen entwickeln sich im Dunkeln ebenso gut wie am Lichte. Eine mehr oder weniger vollständige Unterdrückung von Organen durch Lichtmangel im Laufe der Phylogenie ist nur bekannt für die Augen vieler Höhlen- und Tiefseetiere. Amerikanische Forscher haben die Eier blinder Höhlenfische am Licht und solche von oberflächlich lebenden Fischen im Dunkeln aufgezogen und bei jenen degenerierte, bei diesen normale Augen erhalten. Eine Abweichung von der Norm war also nicht eingetreten. Es erregte daher berechtigtes Aufsehen, als es KAMMERER gelang, das rudimentäre Auge des *Proteus* zu vollständiger Ausbildung mit Cornea, Linse, Glaskörper, Stäbchen und



Fig. 359.

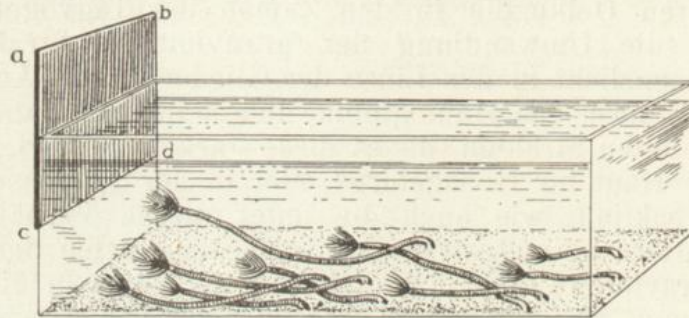


Fig. 360.

Fig. 359. Heliotropismus von *Sertularella polyzonias* nach DRIESCH. Der Pfeil gibt die Einfallsrichtung des Lichts an.

Fig. 360. Heliotropische Krümmung von *Spirographis spallanzanii* nach LOEB. Das Licht fällt nur unterhalb des Schirms *a b c d* ein.

Zapfen zu bringen, indem er die Tiere von der Geburt an durch 5 Jahre im roten Lichte aufzog oder im Tageslichte, welches periodisch durch rote Beleuchtung ersetzt wurde, um die Pigmentbildung in der Haut über dem Auge zu hemmen. Es geht hieraus hervor, daß trotz sehr langer Zeiträume die Dunkelheit nicht imstande gewesen ist, die Augenanlage zu unterdrücken, so fest ist sie in den Vererbungsmechanismus eingeschaltet. In ähnlicher Weise konnte MEGUSAR am Höhlenkrebs *Niphargus*, welcher weder Auge noch Sehnerv, sondern nur ein Ganglion opticum besitzt, durch Belichtung wieder Pigment dort hervorrufen, wo die Augen früher gesessen haben. Der Hydroidpolyp *Sertularella polyzonias* wächst in einer Ebene. Befestigt man ihn auf einer Glasplatte, so entstehen Stolonen statt neuer Personen, wahrscheinlich infolge ungenügender Ernährung. Der erste Stolo (359) wendet sich vom Lichte ab, die folgenden sind zuerst positiv, dann nach Erzeugung eines Tochterstolo negativ heliotropisch. Bei *Eudendrium* werden an Schnittenden in der Dunkelheit fast nur Stolonen und nur 10 % Polypen

gebildet, während im Hellen ganz überwiegend Polypen entstehen. Vielleicht hängt die Bildung der letzteren von einem Stoff ab, welcher nur im Lichte sich bildet. Ist er einmal vorhanden, so ruft er die Polypen auch im Dunkeln hervor. Bei manchen tubicolen Anneliden wird das Wachstum der Röhren von der Richtung der Lichtstrahlen beeinflusst. Der Röhrenwurm *Spirographis spallanzanii*, welcher in einer etwas biegsamen Hornröhre sitzt, stellt diese fast immer nach LOEB (360) in die Richtung der Lichtstrahlen ein. Wechselt man nun die Richtung derselben, so wird die Röhre im Laufe einiger Tage entsprechend gekrümmt und durch Ausscheidung neuer Hornsubstanz an der Biegungsstelle in der neuen Lage festgehalten. Lichtempfindlich ist nur der Kiemenkranz, also der Teil, welcher aus der undurchsichtigen Röhre herausgestreckt wird. *Hydroides pectinata* (= *Serpula uncinata*) kann ihre Kalkröhren nicht umbiegen, verlängert sie aber so, daß die Spitze dem Licht zugewandt wird. In einer Kolonie von diesen beiden und ähnlichen Arten, welche dicht nebeneinander unter denselben Verhältnissen aufgewachsen sind, zeigen die Röhren aber durchaus nicht immer eine parallele Stellung, sondern sind häufig mit ihren Oeffnungen nach den verschiedensten Richtungen eingestellt, ein Beweis, daß das Streben nach ungestörter Entfaltung der Kiemen und andere Verhältnisse die Lichtreaktion beeinflussen. So waren von 37 Individuen von *Pomatoceros triqueter* 12 nach oben, 15 nach unten und 10 horizontal gerichtet (HARGITT). Aber auch weit voneinander in demselben Aquarium wachsende Röhrenwürmer nehmen oft ganz verschiedene Stellungen ein; der eine wächst dem Licht entgegen, der andere direkt von ihm ab. Wie es musikalische und unmusikalische Menschen gibt, so ist auch die Lichtempfindlichkeit der Röhrenwürmer sehr variabel.

### C. Einfluß des Lichts auf die Lokomotion und Körperhaltung frei beweglicher Tiere.

#### I. Allgemeines.

Unter der Bezeichnung Photokinese oder Phototropismus<sup>1)</sup> fassen wir alle zwangsmäßigen Bewegungen von Organismen und ihrer Teile zusammen, welche durch Licht- oder Schattenreize ausgelöst werden. Die ersteren nennt man photoptische Bewegungen, die letzteren skioptische (σκιά Schatten); solche, die auf Licht- und auf Schattenreize eintreten, photoskioptische. Einige photokinetische Erscheinungen, nämlich die Veränderungen der Chromatophoren und die Abhängigkeit der Wachstumsrichtung bei Polypen und Röhrenwürmern, haben wir schon kennen gelernt. Hier sollen die durch Licht oder Schatten ausgelösten Ortsveränderungen geschildert werden. Dabei sind zwei verschiedene Verhältnisse zu berücksichtigen: bei der Photopathie (DAVENPORT) übt die Lichtintensität, genauer gesagt, der em-

1) Die Botaniker sprechen häufig nur bei festgehefteten Geschöpfen von Phototropismus und gebrauchen bei freibeweglichen die Bezeichnung Phototaxien. Da es aber gleichgültig ist, ob die Zwangsbewegung von einem sessilen oder von einem freien Organismus bzw. Organ ausgeführt wird, ist diese Terminologie nicht empfehlenswert. Τρόπος heißt Richtung, τάξις bestimmte Stellung, daher sollte man von Phototaxis nur sprechen, wenn die Körperachse eine bestimmte Stellung zum Licht einnimmt, gleichgültig ob sie ruht oder sich bewegt. Es ist aber üblich, nur bei Bewegungen von Taxien zu sprechen, und ich werde es ebenfalls tun, um keine neuen Bezeichnungen einzuführen.

pfundene Helligkeitswert, den Reiz aus; das Tier wandert, ohne daß dabei ein richtender Einfluß auf seine Körperstellung ausgeübt wird, direkt oder auf Umwegen dorthin, wo es die ihm zusagende Lichtmenge antrifft (371 a); wandert es ins Helle, so wird es als positiv photopathisch bezeichnet, wandert es ins Dunkle, so ist es negativ. In einem geschlossenen Becken sammeln sich schließlich alle Individuen in der Zone der optimalen Lichtintensität, denn wenn sie bei ihrer Wanderung einmal zu dieser gelangt sind, so verlassen sie sie nicht wieder. Sie befinden sich gleichsam in einer Lichtfalle. Im zweiten Falle übt die Richtung der Lichtstrahlen einen orientierenden Reiz auf das Tier aus, so daß es zunächst seine Hauptachse mehr oder weniger parallel zur Einfallrichtung stellt. Bleibt es in dieser Stellung, ohne sich zu bewegen, so spricht man von Phototropotaxis (KÜHN); bewegt es sich in ihr auf das Licht zu oder von ihm ab, so spricht man von positiver bzw. negativer Phototaxis (371 b). Es sollen auch Fälle vorkommen, in denen das Tier sich unter Beibehaltung eines bestimmten Winkels zum Lichteinfall bewegt (Lichtkompaßbewegung von SANTSCHI, Photomenotaxis von KÜHN).

Ob wirklich eine Phototropotaxis, eine zwangsmäßige symmetrische Einstellung eines freibeweglichen, aber ruhenden Tiers zur Lichtrichtung vorkommt, erscheint mir sehr zweifelhaft. Nach DOFLEIN soll die Larve des Ameisenlöwen sich in ihrem Trichter mit dem Kopf vom Lichte abwenden, was aber v. HESS nicht bestätigen konnte. Es handelt sich vermutlich um eine Reaktion, die nur in sehr grellem Licht eintritt. Für ein ruhig auf Beute wartendes Tier wäre es sehr unvorteilhaft, wenn der Körper immer einer solchen Zwangsorientierung unterworfen wäre. Außerdem gewöhnt sich jedes Tier bald an die an einer Stelle herrschende Lichtrichtung, wenn deren Intensität konstant ist. Dagegen werden wir unten sehen, daß ruhende Tiere häufig in ihrer Körperhaltung, Flügel- und Beinstellung vom Lichte abhängig sind. Ebenso soll später gezeigt werden, daß die Lichtkompaßbewegungen vermutlich auf einer irrtümlichen Deutung beruhen, daß jedenfalls der Beweis für ein Lichtwinkelgefühl noch nicht erbracht ist.

So beschränken wir uns hier auf die Photopathie (DAVENPORT = Photokinesis ENGELMANN 1883 = Phobotaxis PFEFFER 1904) und auf die Phototaxis (STRASBURGER 1878 = Phototropismus LOEB 1890 = Topotaxis PFEFFER). Beide Bewegungsformen können bei derselben Art vorkommen und sind nicht immer scharf auseinanderzuhalten. Die photopathische kann als die niedere Form angesehen werden, denn bei ihr wandert das Geschöpf auf einem unregelmäßigen Wege (371 a), die phototaktische als die höhere, denn es wird der direkte Weg (371 b) zur optimalen Lichtzone eingeschlagen. Ein scharfer Gegensatz zwischen Photopathie und Phototaxie besteht nicht hinsichtlich der Lichtempfindlichkeit, sondern nur bezüglich der Körperhaltung. Auch das photopathische Tier, welches sich der hellen bzw. der dunklen Region zuwendet, läßt sich von der Richtung der Lichtstrahlen beeinflussen, und umgekehrt müssen auch die phototaktischen Bewegungen auf Unterschiedsempfindlichkeit beruhen, da der Körper so eingestellt wird, daß beide Körperseiten gleichviel Licht erhalten. Die phototaktischen Tiere bewegen den Kopf oder auch den ganzen Körper so lange hin und her, bis beide Augen gleich belichtet sind, bis der Zustand einer „Erregungssymmetrie“ erreicht ist. Dann führt die bilaterale Muskulatur den Körper von selbst gerade auf die Reizquelle

zu oder von ihr fort. Die phototaktische Bewegungsrichtung wird beibehalten, solange die Möglichkeit hierfür besteht und der Lichtreiz in der nötigen Stärke andauert. Bringt man Euglenen in schmutziges, mit vielen kleinen Partikelchen gefülltes Wasser, so schwimmen sie bei mäßig starkem Licht regellos umher, weil sie beständig durch die Teilchen abgelenkt werden. Bei starkem Licht schwimmen sie auf dieses zu und drücken die Teilchen beiseite. Die Beibehaltung der Orientierung ist also eine Folge der andauernden Lichtreizung. Wird die Stellung der Lichtquelle geändert, so beschreibt die *Euglena* einen Bogen und stellt sich dadurch wieder wie früher zum Lichte ein. Der Mechanismus, durch den das Licht auf die Geißelbewegung einwirkt, ist noch nicht bekannt. Bei den meisten phototaktischen Tieren erfolgt die Körperorientierung mit Hilfe der Augen. Werden beide Augen gleich stark belichtet, so arbeiten die Beinmuskeln auf beiden Seiten gleich und bewegen das Tier in der Richtung der Lichtstrahlen. Das Auge beeinflusst also den Tonus der Muskeln. Um seine Wirkung zu studieren, beleuchtet man das Versuchstier von oben mit diffusem Licht. Wird nun ein Auge ausgeschaltet, z. B. das linke einer Schnecke (372),

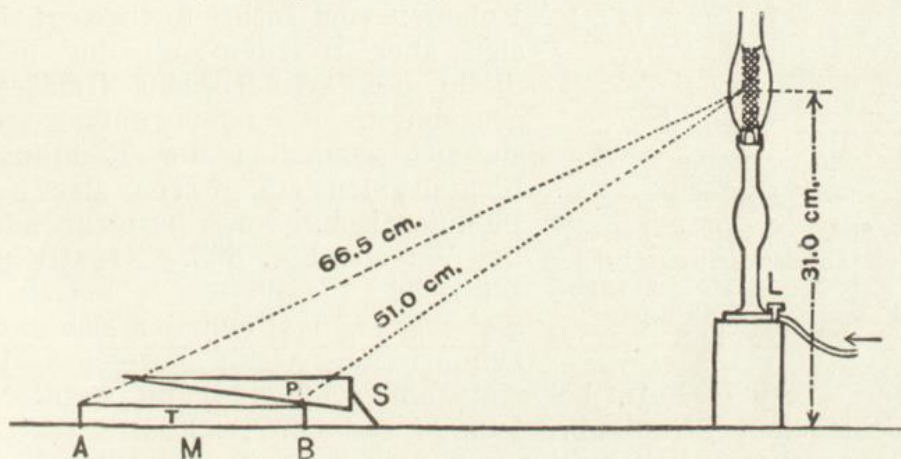


Fig. 361. Versuchsanordnung für Phototaxis. *T* Behälter mit Wassertieren, *A*, *B* seine beiden Enden, *M* seine Mitte, *P* prismatisches Gefäß mit Tuschelösung, *S* Schirm zum Abhalten von Lichtstrahlen, *L* Lampe. Nach DAVENPORT und CANNON.

so erfolgt meist zuerst Kreisbewegung nach links, was in der Regel so gedeutet wird, daß vorübergehend durch die Verletzung ein hemmender Einfluß vermittelt des Nervensystems auf die Muskeln der verletzten Seite ausgeübt wird (365 *d*, *e*). Das umgekehrte Verhalten zeigen manche Insekten und Amphipoden, was sich daraus erklären dürfte, daß die aus dem Ganglion opticum austretenden Neuronen besonders stark die Gegenseite beeinflussen (vgl. I, S. 437, Fig. 428, die Bahn 6—13—10). Für die Tonuswirkung muß es gleichgültig sein, ob ein Tier positiv oder negativ ist; die Kreisbewegung erfolgt nach der gehemmten Seite. Nach einiger Zeit aber bewegen sich einseitig geblendete Tiere wieder geradeaus; wie ich annehme, weil die Muskeln beider Seiten an ein symmetrisches Zusammenspiel gewöhnt sind oder andere Sinnesorgane kompensatorisch eintreten (371 *h*,  $\alpha$ ). Will man feststellen, ob ein Tier photopathisch veranlagt ist, so muß man die Lichtstrahlen senkrecht von oben auf den Behälter fallen lassen und über demselben ein keilförmiges mit verdünnter Tusche gefülltes Gefäß legen, so daß in dem Behälter ein abgestuftes Lichtfeld entsteht.

Sammeln sich nun die Tiere in einer Zone mittlerer Helligkeit, so kann man sie als photopathisch ansehen. Wandern sie hingegen bis zum hellsten oder dunkelsten Ende, so kann dies auf Phototaxis beruhen, indem die Tiere merken, aus welcher Richtung die meisten oder die wenigsten Strahlen kommen, oder auf Photopathie; im ersteren

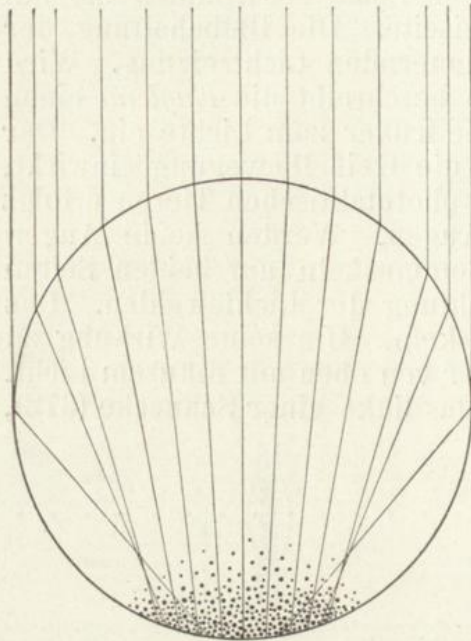


Fig. 362. Negative *Volvox*, welche sich an der hellsten Stelle des zylindrischen Gefäßes angesammelt haben. Nach BUDER.

in Wasser, bei b in Luft, bei c in Monobromnaphthalin steht. Trotz der verschiedenen Strahlenbrechungen sammeln sich alle Individuen an der abgewandten Seite. Bei a sind beide Seiten gleich hell, bei b liegt die hellste Stelle an der abgewandten, bei c an der dem Lichte zugewandten Seite.

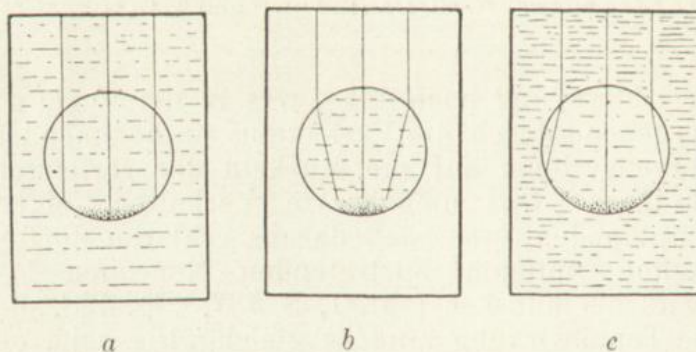


Fig. 363. Negative *Carteria* und *Chlamydomonas* nach BUDER. Das zylindrische Gefäß ist umgeben bei a von Wasser, bei b von Luft, bei c von Monobromnaphthalin.

Fällen sprechen wir einfach von positiven oder negativen Phototropismen. Sie werden sehr oft auch bei augenlosen Tieren beobachtet, so daß dann eine Lichtempfindlichkeit in der Haut (dermatoptische Funktion) angenommen werden muß. Einige

Fälle werden alle Tiere parallel gerichtet sein, im letzteren nicht. Viele Tiere sind gleichzeitig photopathisch und phototaktisch. Es siegt dann die stärkere Empfindlichkeit. Solche Tiere werden z. B., wenn sie positiv phototaktisch sind und bei A (361) in den Behälter T gesetzt werden, so weit gegen B wandern, bis sie die ihnen zusagende Lichtstimmung erreicht haben. Sie bewegen sich also auf das Licht zu und dabei ins Dunkle. In dem in 362 wiedergegebenen Fall haben sich *Volvox*-Kolonien vom Lichte fortbewegt, haben sich aber trotzdem an der hellsten Stelle des zylindrischen Gefäßes angesammelt. Beim Schwimmen stellten sie sich genau in der Richtung der Lichtstrahlen ein, waren also negativ phototaktisch. Noch bezeichnender ist der Versuch Fig. 363. Negativ phototaktische Flagellaten (*Carteria* und *Chlamydomonas*) befinden sich in einem zylindrischen Gefäß, welches bei a in Wasser, bei b in Luft, bei c in Monobromnaphthalin steht. Trotz der verschiedenen Strahlenbrechungen sammeln sich alle Individuen an der abgewandten Seite. Bei a sind beide Seiten gleich hell, bei b liegt die hellste Stelle an der abgewandten, bei c an der dem Lichte zugewandten Seite. Es ist also allein die Richtung, nicht die Intensität des Lichts maßgebend gewesen. Es ist oft sehr schwer festzustellen, ob die Lokomotionen überwiegend photopathischer oder phototaktischer Natur sind, um so mehr als häufig eine gewisse Variabilität der Individuen beobachtet wird. In solchen

Tiere hängen in der Schnelligkeit ihrer Bewegungen von der Lichtintensität ab; man nennt sie dann photodynamisch. Die Einstellung des Körpers bei den Phototaxien erfolgt nach zwei verschiedenen, aber nicht immer scharf zu trennenden Methoden. Einige Tiere, z. B. Infusorien und Rädertiere, führen so lange zuckende Bewegungen, deren Art vom Körperbau abhängt, aus, bis die Hauptachse des Körpers parallel zu den Lichtstrahlen steht. Man hat dies als die „Probiermethode“ (Theorie des „trial and error“ von JENNINGS) oder als „Suchbewegungen“ bezeichnet. Andere Tiere, z. B. die Daphnien und viele Krebslarven, beantworten die asymmetrische Belichtung des Körpers mit einer asymmetrischen Bewegung und stellen sich dadurch symmetrisch ein. Diese Methode wird von LOEB (1890) und VERWORN (1894) tropistische Reaktion genannt, und es ist eine Theorie der Tropismen auf ihr aufgebaut worden. Die erstere Methode ist die unvollkommenere und daher wohl die primitivere, denn eine Anzahl zufälliger Bewegungen sind nötig, um das Ziel zu erreichen, welches bei der tropistischen Reaktion sofort erreicht wird. Dieser Unterschied in der Zahl der Bewegungen ist aber nebensächlich. Beide Theorien gehen davon aus, daß das Tier den Unterschied zwischen einer stärker und einer weniger belichteten Körperseite bemerkt, entweder durch die Augen oder durch photosensitive Stoffe der Haut, was zur Folge hat, daß die Muskeln der einen Seite auf dem Wege über das Nervensystem stärker gereizt werden als die der andern, und die Einstellung auf die Lichtquelle zu oder von ihr ab eintritt. Wird ein Tier zwei Lichtreizen ausgesetzt oder einem Lichtreiz und einem andern Reiz, so sind zwei Fälle denkbar, die beide in der Natur vorkommen: Entweder es werden beide Reize wahrgenommen und beantwortet nach dem Parallelogramm der Kräfte oder nur der eine. Fig. 373 zeigt einen Flußkreb, auf den die Schwerkraft und ein starker Lichtreiz einwirken und dessen Ruhelage der Resultante beider Reize entspricht. Werden Euglenen und marine Larven zwischen zwei sich kreuzende Lichtstrahlen gestellt, so bewegen sie sich in der Diagonale eines Rechtecks, dessen Seitenlängen den Lichtstärken entsprechen („Resultantengesetz“ von BUDER); dergleichen wandern zwei Fliegen (*Eristalis tenax*, *Erax rufibarbis*) auf einen Punkt zwischen zwei verschiedenen starken Lichtquellen zu, und dieser Weg entspricht jenem Gesetz. Im zweiten Falle wird nur der eine Reiz beachtet, sei es, daß er viel stärker als der andere ist, sei es, daß er zufällig zuerst die Aufmerksamkeit des Tieres erregt und gefesselt hat (371 c—e). Man hat hieraus und aus andern Beobachtungen Einwände gegen die LOEBsche Phototropismenlehre erhoben, die mir nicht stichhaltig erscheinen und auf die am Schlusse dieses Kapitels eingegangen werden soll (s. S. 421).

Zur Erklärung des Gegensatzes zwischen photopathischen und phototaktischen Tieren kann man annehmen, daß bei ersteren die Reizwirkung geringer ist, weil der percipierende Apparat auf einer niedrigen Stufe steht und kein scharfes Fixieren gestattet oder die zugehörigen Zentren unvollkommener arbeiten. Bei den meisten hierzu gehörigen Tieren spielt das Licht beim Nahrungserwerb keine Rolle, und sie meiden daher dasselbe, denn im Lichte könnten sie höchstens ihren Feinden leichter zur Beute fallen (*Stentor coeruleus*, Planarien, *Arion*, *Limax*, *Planorbis*, Bettwanze, *Amphioxus*). Einige unter ihnen haben nur Hautlichtempfindlichkeit, da die Augen nicht funktionieren (*Amblyopsis*, *Ammocoetes*, *Oncidium floridanum*), so daß ein Fixieren

der Lichtquelle ausgeschlossen ist. *Echinus*, *Asterina gibbosa* und *Asterias rubens* lieben eine mittlere Helligkeit und sind ebenfalls dermatoptisch; erstere Gattung hat keine Augen, und bei letzteren beiden spielen sie nur eine untergeordnete Rolle. Aus diesen Tatsachen schließe ich, daß die Photopathie die phyletische Vorstufe der Phototaxie ist, und daß die Fähigkeit, direkt auf die Lichtquelle zuzueilen oder von ihr zu fliehen, sich in demselben Maße entwickelte, als die Augen, das Gehirn und die Lokomotionsorgane sich vervollkommneten. Daher finden wir unter den Arthropoden die besten Beispiele für Phototaxie. Die pflanzlichen Flagellaten bilden eine Gruppe für sich, da sie durch das Chlorophyll und zuweilen auch durch Stigmen besonders photosensibel sind. Meine Auffassung schließt nicht aus, daß hochstehende Gruppen die Phototaxien schließlich aufgeben, weil sie mit ihren vorzüglichen Augen ihr Nahrungsgebiet und ihre Verstecke auch ohne solche Zwangsbewegungen finden. Dabei müssen sie natürlich auf eine gewisse Lichtintensität Rücksicht nehmen — ein *Octopus* verkriecht sich auf der dunklen Seite des Aquariums, Tag-schmetterlinge fliegen besonders bei Sonnenschein richtungslos umher —, und man kann sie deshalb als photopathisch bezeichnen, aber sie bleiben doch in hohem Grade unabhängig von dem Helligkeitsgrade. Es ist zweckmäßig, für solche Geschöpfe die früher oft gebrauchten Ausdrücke „photophil“ und „photophob“ (lichtliebend, lichtmeidend) zu verwenden.

Die Schattenempfindlichkeit kommt namentlich sessilen (Röhrenwürmer) oder langsam beweglichen Tieren zu, die sofort ihre exponierten Organe zusammenziehen (Siphonen von Muscheln, Kiemen von *Chromodoris*) oder den ganzen Körper kontrahieren (Holothurien, *Chiton*, *Oncidium*) oder auch eine Schutzstellung annehmen (Aufrichten der Stacheln bei *Diadema*), wenn der Schatten eines Angreifers auf sie fällt. Viele von ihnen sind negativ phototropisch und dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht auf Zunahme der Lichtintensität reagieren. Von gut beweglichen und trotzdem skioptischen Organismen seien *Euglena* und die Ascidienlarven genannt.

Die Phototropismen stehen meist in engster Beziehung zur Lebensweise und sind Anpassungen, welche bei nahe verwandten Arten, sogar bei verschiedenen Altersstadien derselben Art, verschieden sein können. Durch Aenderung der Temperatur, der Salinität und anderer äußerer Verhältnisse läßt sich bei manchen Arten eine Umkehr der Vorzeichen experimentell hervorrufen. Alle diese Reflexe pflegen bei frisch gefangenen Tieren viel ausgesprochener zu sein als bei solchen, welche schon längere Zeit in Aquarien gehalten wurden, was wohl auf der geringeren Sauerstoffzufuhr der letzteren oder auch auf Gewöhnung beruht. Die Phototropismen sind bei den wirbellosen Tieren sehr weit verbreitet, zeigen sich aber meist nur auf einer bestimmten Altersstufe; bei den Fischen finden sie sich überwiegend nur bei jugendlichen Exemplaren. Von den Amphibien an kann man kaum mehr von optischen Zwangsbewegungen sprechen, denn die höheren Tiere beherrschen durch ihr wohlentwickeltes Auge so sehr ihre Umgebung, daß sie dieselbe ohne Festhaltung einer bestimmten Richtung ausnutzen. Ihre Abhängigkeit vom Lichte tritt dann nur darin hervor, daß sie helle, sonnige oder dunkle, schattige Plätze aufsuchen und ihrer Lebens-tätigkeit am Tage oder in der Dämmerung oder in der Nacht nachgehen. Bei den niederen Tieren tritt der Anpassungscharakter der

Phototropismen hauptsächlich in doppelter Hinsicht hervor. Die Lichtreize führen die Tiere erstens in ihr Nährgebiet, z. B. die jungen Raupen dorthin, wo die zarten jungen Blätter sich befinden. Hierhin gehören die Schwarmbewegungen vieler Larven der Bewohner des Meeresgrundes und der Plankontiere, wodurch diese in die ihnen zusagende Wasserzone getrieben werden. Zweitens veranlassende Lichtreize Fluchtbewegungen, je nach der Lebensweise, ins Helle oder ins Dunkle hinein. Daher lassen sie sich häufig durch künstliche Reize (Erschütterung, scharfe Reagentien, schlechtes Wasser, Zusammendrängen vieler Tiere auf engem Raum) hervorrufen. Bringt man z. B. in ein Gefäß mit vielen Kaulquappen, welche nach allen Richtungen durcheinander schwimmen, einige Exemplare in einem Uhrschildchen (364), so stellen nur diese sich gegen die Lichtquelle ein. Die Phototropismen gehören zu den Instinkten, da sie zwangsmäßig ohne Bewußtsein und Absicht verlaufen und (im Gegensatz zu den viel einfacheren, aber ebenfalls zweckmäßigen Reflexen) aus einer komplizierten Kette von Bewegungen sich zusammensetzen. Die Zwangsmäßigkeit zeigt sich darin, daß alle unter sich gleichen Individuen einer Art dasselbe Verhalten zum Lichte zeigen.

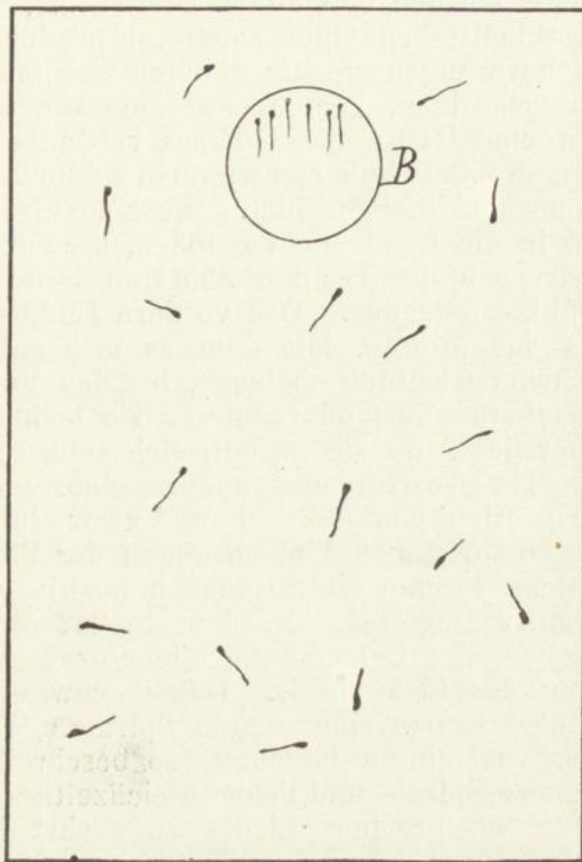


Fig. 364. Phototaxis von Kaulquappen auf engem Raum, nach FRANZ.

## II. Phototropisches Verhalten verschiedener Klassen.

**1. Protisten.** *Amoeba proteus* kriecht bei starker seitlicher Beleuchtung gern von der Lichtquelle weg, indem auf der Lichtseite die Bildung von Pseudopodien gehemmt wird. Letzteres tritt auch ein, wenn das ganze Tier stark belichtet wird. Dabei sind die blauen Strahlen die eigentlich wirksamen, denn in diesem Lichte unterbleibt die Bewegung der meisten Individuen, während sie im roten Lichte umherkriechen. Gewisse Beobachtungen zeigen, daß Amöben sogar auf dunkle Flecke in 100  $\mu$  Entfernung reagieren, und zwar meist negativ. Die Lichtempfindlichkeit ist für Amöben erwiesen, aber es ist noch unklar, warum sie bald positiv, bald negativ oder auch indifferent sich verhalten. Die meisten farblosen Infusorien reagieren nicht auf Licht von gewöhnlicher Stärke; eine Ausnahme bilden einige pigmentfreie Infusorien, welche parasitisch auf grünen Flagellaten leben und ebenso wie diese vom Licht beeinflusst werden, wodurch das Auf-

suchen der Wirtstiere sehr erleichtert wird. Bei den gefärbten Infusorien hat man zum Teil sehr ausgesprochene Reaktionen beobachtet. Bei dem grünen *Paramaecium bursaria* sind sie abhängig von dem Sauerstoffgehalt des Wassers: im sauerstoffarmen Wasser sammeln sich die Tiere an den belichteten Stellen an, damit ihre chlorophyllführenden symbiontischen Algen Sauerstoff produzieren; enthält es viel Sauerstoff, so bevorzugen sie die dunklen Regionen. *Stentor coeruleus* sucht sich an schattigen, vom Lichte abgewandten Stellen anzusammeln. Wird die eine Hälfte des Gefäßes verdunkelt, die andere belichtet, so gelangen beim Umherschwimmen schließlich alle Individuen in die dunkle Zone und bleiben hier. Sie sind also negativ photopathisch. Sobald sie in die Lichtzone vorstoßen, schwimmen sie rückwärts oder wenden sich nach der rechten aboralen Seite herum, so daß sie wieder ins Dunkle gelangen. Das vordere Ende des Tieres ist viel empfindlicher als das hintere, mit dem es sich anheftet, und daher ändert es die Schwimmrichtung so lange, bis das Vorderende abgekehrt ist. Im angehefteten Zustand reagieren sie nicht auf Licht, weil der Kontaktreiz überwiegt, der sie zwingt, sich senkrecht zur Unterlage zu stellen.

Euglenen und andere chlorophyllartige Flagellaten sind ausgesprochen phototaktisch, und zwar einige Arten positiv, andere negativ. Es kommen auch Umkehrungen der Vorzeichen vor, so daß Individuen, welche in den Kulturgefäßen positiv waren, in den Versuchsküvetten negativ reagieren. In dem in 362 abgebildeten Falle stellen sich bei horizontaler Beleuchtung die einzelnen Individuen genau in die Richtung des Lichtstrahls. Dabei schwimmen sie unter Drehung um die Längsachse in einer engen Spirale. Wird eine positive *Euglena* plötzlich von hinten belichtet, so beschreibt sie meist zuerst eine etwas weitere Spirale und macht gleichzeitig einen Bogen, so daß das Vorderende wieder dem Lichte zugekehrt ist. Es fehlen also Versuchsbewegungen. Die dorsale Seite (größere Lippe, 376) wird der Außenseite der Spirale zugekehrt. Taucht das Vorderende plötzlich in eine sehr viel hellere oder dunklere Zone oder wird es sonstwie gereizt, so erfolgen die „Schreckbewegungen“, welche in Stillstand, Drehung um 90 oder mehr Grad, Rückwärtsschwimmen und Körperkontraktionen bestehen können. Ist das Lichtgefälle nur gering, so schwimmen sie bald in die helle, bald in die dunkle Zone und bleiben schließlich in einer Region von mittlerer Helligkeit. Sie sind also bei geringen Lichtabstufungen photopathisch, bei starken phototaktisch. Die Euglenen sind sicherlich unterschiedsempfindlich, und zwar gilt dies für positive und für negative Individuen. Die Neueinstellung nach Aenderung der Lichtrichtung durch Schwimmen in einer Kurve und die Schreckbewegungen (nach Aenderung der Lichtintensität) scheinen auf verschiedenen Mechanismen zu beruhen. — Die Zuckerflagellate *Polytomella agilis* besitzt ein rotes Stigma, aber keine Chromatophoren, und ist negativ phototaktisch.

**2. Cölenteren.** Die Hydren, grüne wie blaue, sind positiv phototropisch, wie A. TREMBLEY 1744 entdeckte. Sie sammeln sich an der belichteten Seite eines Gefäßes und, wenn dieses aus verschiedenfarbigen Glasstreifen besteht, in dem blauen Lichte. Da die kleinen Krebse, von denen sie leben, sich ebenso verhalten, liegt der Vorteil dieser Reaktionsweise auf der Hand. Die meisten Actinien scheinen nicht lichtempfindlich zu sein, während *Cereanthus* und *Bunodes* ihre Tentakeln dem Lichte zuwenden und die im Schatten lebende *Edwardsia*

*lucifuga* sie beim schwächsten Lichtstrahl einzieht. SARS (1846) fand kleine „Augenflecke“ an der Tentakelbasis von Anthomedusen und sah, daß die Tiere immer dem Lichte zuschwimmen. Manche Medusen (*Sarsia*, *Leuckartiara*) schwimmen nur im Licht umher, während sie bei längerer Dunkelheit ruhig am Boden liegen. Die Glockenkontraktionen der letzteren Gattung treten im Licht auch etwas rascher ein als im Dunkeln. Das Licht wirkt also, wie bei so vielen mit Augen versehenen Tieren, anregend auf die Lokomotion. Bei der Meduse *Gonionemus murbachii* bestehen die gewöhnlichen Bewegungen darin, daß sie mit eingezogenen Tentakeln von unten nach oben steigt, dann an der Oberfläche umdreht und sich mit lang ausgestreckten Fangtentakeln herabfallen läßt, wobei die Subumbrella nach oben gekehrt ist. Am Boden dreht sie wieder um und beginnt das Spiel von neuem. Dieses ändert sich auch nicht bei Belichtung von unten, hat also mit Phototaxis nichts zu tun. In einem Gefäß mit Licht und Schatten sammeln sie sich nach einiger Zeit gewöhnlich im Dunkeln. Sie meiden grelles Licht, steigen aber bei beginnender Dunkelheit vom Boden nach oben, sind also dann positiv. Liegt das Tier mit der empfindlichen Subumbrella nach oben am Boden, so dreht es sich zuweilen bei Steigerung der Lichtintensität um und kehrt bei Abnahme wieder in die erste Stellung zurück. Alle diese Lichtreaktionen zeigen große Variabilität und hängen wohl von den inneren Zuständen des Individuums ab.

**3. Echinodermen.** Viele hierhergehörige Arten sind in ihrer Haut sehr lichtempfindlich, obwohl sie keine Augen besitzen. Die Seeigel sind nach v. UEXKÜLL und MANGOLD negativ phototropisch. Einige Arten zeigen außerdem einen ausgesprochenen Beschattungsreflex, indem alle Stacheln bei vorübergehender Beschattung, ebenso wie bei mechanischer Reizung oder bei Lichtreizung, gehoben werden, um sich gleich darauf wieder zu senken. Bleibt der Schatten auf dem Tiere ruhen, so bleiben auch die Stacheln gehoben. Sehr schön kann man diese Reaktion bei den mit sehr langen und dünnen Stacheln ausgerüsteten Diademen der Korallenriffe beobachten, die dem Angreifer einen ganzen Wald von zusammengelegten Spießen entgegenstrecken, wenn er seinen Schatten auf sie fallen läßt. Während der Schattenreflex ein Abwehrmittel ist, ist der Lichtreflex eine Fluchtbewegung. In der Haut der Echiniden findet sich eine Art Sehpurpur, welcher durch Alkohol ausgezogen wird. Diese Lösung bleicht im Lichte schnell ab. Man nimmt daher an, daß er sich im Lichte zersetzt und auf die Hautnerven einwirkt, also als Lichttransformator und Sensibilisator dient. Der Belichtungsreflex kann sich auf der äußeren Schalenhälfte allein abspielen, während zum Beschattungsreflex auch die Anwesenheit des Radialnerven nötig ist. Die mediterranen *Arbacia pustulosa* und *Strongylocentrotus lividus* zeigen beide die Fluchtbewegung ins Dunkle, während der Beschattungsreflex nur bei der ersteren Art deutlich ist. *Echinus* kriecht in einem dunklen Bassin auf einen Lichtspalt zu, scheint also eine mittlere Beleuchtung zu bevorzugen. Der langstachelige *Centrostephanus longispinus* des Mittelmeers hebt seine Stacheln ebenfalls bei Beschattung, und gleichzeitig bewegt er ca. 30 sehr kleine, nur 2–3 mm lange Stacheln, welche um den After herum angeordnet sind. Sie enden mit einer violetten Verdickung, welche kleine Sinnesbügel (Augen?) trägt, und rotieren lebhaft bei Abnahme der Belichtung, aber nicht bei Zunahme. Ich vermute, daß sie ebenso wie die Randkörper der Medusen und die Halteren der Dipteren energie-

erzeugend wirken und die Muskelarbeit beim Heben der Stacheln unterstützen. Hess konnte mit dem Pupillooskop zeigen, daß die violetten Kölbchen noch die feinsten, vom menschlichen Auge wahrgenommenen Helligkeitsunterschiede empfinden und durch Bewegungen beantworten.

Bei den Seesternen läßt sich besonders deutlich nachweisen, daß nahe verwandte Arten in ihrem phototropischen Verhalten verschieden sein können. *Asterias forreri* ist im allgemeinen negativ, obwohl einzelne Individuen je nach inneren Zuständen und äußeren Verhältnissen zuweilen recht variabel sind. Sie kriechen nach der dunklen Seite des Behälters, hören mit dem Fressen auf, wenn sie plötzlich stark belichtet werden, und werden sehr unruhig, wenn sie aus dem Dunklen ins Helle gebracht werden. In einem von einer Seite belichteten Gefäß biegt das Tier alle 5 Arme nach der vom Licht abgekehrten Seite. Wird ein Teil des Körpers beschattet, so bewegt es sich nach der Schattenseite, und dreht sich aus der Rückenlage nach der dunklen Seite in die normale Stellung zurück. Es bleibt noch unentschieden, wie weit bei diesen Reaktionen die Hautempfindlichkeit und wie weit die Augen beteiligt sind. Der negative Phototropismus erklärt sich aus der Lebensweise, denn die Art lebt an der kalifornischen Küste im Flachwasser an der Unterseite von Felsen. Umgekehrt ist *Echinaster crassispina*, eine Art, welche bei den Tortugas im offenen Licht auf dem Meeresboden lebt, positiv phototropisch. Sie bewegt sich fast immer, auch im abgestuften Lichte, nach der hellen Seite. Diese Reaktion erfolgt durch die Lichtempfindlichkeit der Rückenhaut, denn sie ändert sich nicht, sondern wird nur etwas langsamer nach Entfernung der Armspitzen. Auch ein Exemplar des mediterranen *Pentagonaster placenta* erwies sich als positiv, obwohl die in 40—400 m lebende Art nicht oft Gelegenheit zur Verwertung dieser Eigenschaft hat. Vielleicht hängt sie damit zusammen, daß das untersuchte Exemplar geschlechtsreif war, und daß die Art in diesem Zustande zum Absetzen der Geschlechtszellen aus tieferem Wasser nach oben steigt. Eine dritte Gruppe von Seesternen bevorzugt auf Grund ihrer Hautlichtempfindlichkeit eine mittlere Belichtung und kriecht daher aus ganz dunklen Regionen ins Helle und aus greller Belichtung ins Dunkle. Hierher gehören *Asterina gibbosa* und *Panceri* von Neapel und *Asterias rubens* und *Solaster papposus* der Nordsee. Bei den beiden letzten Arten ist die Hautlichtempfindlichkeit so stark, daß schon durch eine geringe teilweise Beschattung ein Tier ohne Armspitzen in das hellere Gebiet sich bewegt. Die Augen dieser Arten vermögen nicht Bilder, vielleicht auch nicht Bewegungen zu erkennen. Sie sehen aber Helligkeitsunterschiede, die aus der Ferne kommen, und zwar sowohl helle Strahlen, die in ein dunkles Gebiet fallen, wie Schatten, welche in ein helles Versuchsfeld geworfen werden. Sie kriechen dann auf diese Reizquellen zu, also z. B. auf eine dunkle Mytilusschale oder ein dunkles Stück Pappe oder einen Lichtstrahl. Unter den Seesternen des Golfes von Neapel zeigen die *Astropecten*-Arten eine außerordentliche Lichtempfindlichkeit der Füßchen; sie werden bei Belichtung eingezogen, und die Ambulacralrinne schließt sich über ihnen.

Die Ophiuren sind negativ phototropisch; sie wandern auf dunkle Gegenstände zu und von der Lichtquelle fort. Daher findet man sie im Freien unter Steinen, in Felslöchern, in dunklen Winkeln zwischen Korallen u. dgl. *Ophioderma* kann man durch Fischfleisch aus dem Versteck hervorlocken, und das Tier kriecht dann mit der

Beute wieder in dasselbe zurück. Da keine Augen vorhanden sind, müssen wir eine Lichtempfindlichkeit in der Haut vermuten. Bei dieser Gattung ist die Rückenseite viel empfindlicher als die Bauchseite, bei anderen reagiert auch die letztere prompt auf Lichtreize.

Manche Holothurien ziehen bei Belichtung die Tentakeln ein und schließen den Mund. *Thyone briareus* hat ein schattenempfindliches Hinterende, das aus dem Sande herausgestreckt gehalten wird, während der übrige Körper eingegraben wird. *Holothuria surinamensis* und Verwandte sind negativ phototropisch und sammeln sich an der dunkelsten Stelle des Aquariums. Auf der Suche nach einer solchen marschieren sie nicht selten gegen das Licht. Sie sind also photopathisch. Außerdem sind sie skioptisch. Jede Beschattung bringt die Tentakeln, den Mund und die Kloake zur Einstülpung. Die ganze Körperoberfläche ist licht- und schattenempfindlich. Eine Reaktion auf Lichtzunahme findet nicht statt.

**4. Würmer.** Die Planarien leben im allgemeinen an dunklen Stellen, unter Steinen, in Spalten, die Landformen im Mulm alter Bäume. Damit stimmt überein, daß sie negativ phototaktisch sind, nur die auf *Limulus* halb parasitisch lebende *Bdelloura candida* reagiert positiv. Die ersteren ändern daher die Richtung, wenn sie so gestellt werden, daß sie sich dem Lichte entgegen bewegen. Die einmal eingeschlagene Richtung wird aber öfters noch eine kurze Zeit beibehalten. Dabei bewegen sie sich schneller, wenn der Kopf gegen das Licht gekehrt ist, als wenn er von ihm abgekehrt ist. Die Einstellung ist manchmal nicht genau parallel den Strahlen, so daß sie dann schräg vom Lichte sich fortbewegen. Wenn sie müde sind, werden sie oft unempfindlich gegen Lichtreize. Änderungen in der Richtung des einfallenden Lichtes werden sofort beantwortet, auch wenn der Wechsel allmählich vor sich geht. Sind sie hungrig und ist Nahrung in der Nähe, so treten alle diese Reaktionen zurück. Wird das rechte Auge entfernt und das Tier von links beleuchtet, so bewegt es sich nach rechts vom Lichte ab; es kriecht aber geradeaus, wenn das Licht von der verletzten Seite einfällt und auf das intakte nicht einwirkt. Einseitige Durchschneidung der Halsnerven veranlaßt Fluchtbewegung nach der unverletzten Seite (371 h). Sehr intensives Licht kann eine Lichtstarre zur Folge haben. Das Vorderende ist besonders lichtempfindlich, weil sich hier die Augenflecke befinden. Tiere mit Augen bewegen sich schneller als solche ohne sie. Wird der Kopf abgeschnitten, so bleiben die Lichtreaktionen unverändert, verlaufen aber langsamer, ein Beweis, daß die ganze Körperoberfläche lichtempfindlich ist. Nur bei *Dendrocoelum lacteum* und bei *Thysanoxoon brochii* reagiert allein der Kopf auf Lichtreize. Planarien vermögen auch Intensitätsunterschiede bei nicht gerichteter Belichtung wahrzunehmen, sie sind also auch photopathisch.

**Die Regenwürmer** halten sich am Tage in ihren Löchern auf und kommen nur nachts zum Vorschein, um Blätter zu fressen. Man kann schon hieraus entnehmen, daß sie das Licht im allgemeinen meiden, wenngleich Versuche ergeben, daß die Lichtempfindlichkeit nicht groß ist und während des Fressens und Kopulierens noch mehr zurücktritt. Wenn man sie nach Regengüssen viel im Freien umherliegen sieht, so hat das Wasser sie aus ihren Löchern herausgetrieben. Läßt man *Allolobophora foetida* am Fenster bei Tageslicht auf feuchtem Fließpapier umherkriechen, so sind die Reaktionen zwar überwiegend negativ, aber

doch sehr unsicher. Konstruiert man eine T-Röhre und läßt das Tier von rechts in sie hineinkriechen und orientiert so, daß die kurze Röhre parallel zum Lichteinfall steht, so wandert das Tier in 96 Proz. der Fälle nach der abgewandten Seite. Es zeigt sich also in dieser Zwangslage eine deutliche Lichteinwirkung. *Perichaeta bermudensis*, ein besonders lebhaft beweglicher Regenwurm, kriecht nur in sehr starkem Licht sofort von ihm ab. In schwächerem Licht werden erst viele „Probierbewegungen“ nach den verschiedensten Richtungen ausgeführt. Im ausgestreckten Zustand ist die Lichtempfindlichkeit größer als im zusammengezogenen, weil die sensiblen Elemente im ersteren auf eine größere Oberfläche verteilt sind und das Epithel weniger dick ist. Das Kopfende ist am empfindlichsten; darauf folgt das Hinterende, und noch geringer ist die Empfindlichkeit der übrigen Haut. Diejenige am Schwanzende hängt damit zusammen, daß der Regenwurm beim Absetzen der Faeces die Afteröffnung aus der Erdröhre herausstreckt und dabei „der Sicherheit wegen“ (DARWIN) vorsichtig zu Werke geht.

Ueber die Abhängigkeit des Wachstums der tubicolen Anneliden vom Lichte haben wir schon S. 369 berichtet. Hier sei hervorgehoben, daß sie auch sehr empfindlich auf Beschattungsreize reagieren. Wenn eine Kolonie von *Branchiomma vesiculosum* sich mehr als einen Meter unter der Wasseroberfläche befindet, so ziehen sich die Tiere bei Bewegung einer Hand blitzschnell in die Röhren zurück. Befinden sie sich ausgestreckt im Dunklen, so antworten sie nicht auf plötzlichen Lichtzutritt. Sie sind also nur skioptisch und zwar auch nach Entfernung der Kiemenaugen. Der Sitz dieser Empfindlichkeit liegt wohl in den Kopfaugen. Damit stimmt überein, daß *Serpula contortuplicata*, welche nur Kopfaugen besitzt, nach Schatten- und Lichtreizen sich zusammenzieht. *Spirographis spallanzanii* reagiert nur manchmal auf Beschattung. Bei der frei im Schlamm lebenden *Arenicola grubii* ist der Kopf und das Schwanzende lichtempfindlich, und da Augen noch nicht gefunden worden sind, sitzt diese Fähigkeit wohl in der Haut,

**5. Mollusken.** Bei den Weichtieren spielt die Hautlichtempfindlichkeit eine große Rolle und zwar um so mehr, je weniger die Augen vorhanden oder ausgebildet sind. Es ist dies leicht verständlich, denn wenn sie mit Hilfe ihrer Augen das Herannahen von Feinden bemerken, brauchen sie sich nicht mehr durch eine Hautlichtempfindlichkeit zu schützen. Die meisten Muscheln sind augenlos, aber trotzdem photoskioptisch, indem sie auf Licht- oder Schattenreize mit dem Einziehen der Siphonen oder dem Verschluß der Schalen antworten. *Capsa fragilis*, *Psammobia vespertina* und *Lima hians* sind besonders für Lichtreize, *Venus*-, *Cardium*-, *Unio*- und Austernarten besonders für Schattenreize empfänglich. Die erstere Gruppe lebt in der Tiefe des Sandes, die letztere an der Oberfläche desselben oder ganz frei, daher das entgegengesetzte Verhalten. Die *Venus*-Muschel zieht sich dabei durch eine Bewegung des Fußes in den Sand zurück. Die Empfindlichkeit ist manchmal außerordentlich groß trotz fehlender Augen: die Siphonen der Bohrmuschel (*Pholas dactylus*) werden z. B. schon durch den Schatten von Tabakwolken zur Verkürzung gebracht. Bei letzterer Art und bei *Psammobia* haben sich die blauen und violetten Strahlen als wirksamer erwiesen als die roten und gelben. Photopathische und phototaktische Ortsbewegungen sind bei Muscheln noch nicht beobachtet worden. Die hochentwickelten Mantelaugen von *Pecten* befähigen schon zum Formen-

sehen, denn das Tier streckt seine Tentakeln einem Gegenstand von seesternähnlicher Gestalt entgegen.

Der genau studierte *Chiton tuberculatus* (Bermudas, Westindien) hält sich als junges Tier unter den Steinen und an anderen dunklen Plätzen auf und ist daher negativ phototropisch. Die großen, bis 9 cm langen Individuen leben an den dem vollen Sonnenlichte ausgesetzten Regionen der Brandungszone, weil sie mehr Algennahrung nötig haben; sie sind daher positiv. Tiere mittlerer Größe verhalten sich gegen schwaches Licht positiv, gegen starkes negativ. AREY und CROZIER meinen, daß dieser Umschlag veranlaßt wird durch die Zerstörung der lichtempfindlichen Makrästheten durch Algen und andere die Schale zerfressende Organismen. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß diese Zerstörungen die eigentliche Ursache sind, sondern die phototropische Umkehr wird wohl, wie bei vielen Tieren (s. S. 415), durch die veränderten Lebensbedürfnisse der erwachsenen Individuen (mehr Nahrung, stärkerer Wellenschlag) bedingt sein. Bei den großen Chitonen der chilenischen Küste fand ich ebenfalls die alten Exemplare meist an den dem Licht und Wellenschlag exponierten Stellen, die jüngeren häufig mehr in Spalten, obwohl bei jenen die Schalen keineswegs immer sehr angefressen waren. Der Mantel von *Chiton tuberculatus* ist skioptisch und wird bei Beschattung oder bei plötzlicher Belichtung mit grellem Sonnenlicht der Unterlage angepreßt. Die Bauchseite ist ebenfalls skioptisch, denn ein auf dem Rücken liegender Chiton rollt sich nach Beschattung ein. Für Lichtzunahme ist die Art wenig empfindlich. Besonders interessant ist die Licht- und Schattenempfindlichkeit der Schalen, denn sie kann ihren Sitz wohl nur in den Makrästheten (s. S. 24) haben, wodurch es verständlich wird, daß diese merkwürdigen Sinnesorgane sich bei manchen tropischen Chitonon zu echten Linsen-  
 augen entwickelt haben. Die Bedeutung dieser Sehorgane sehe ich darin, daß jugendliche oder von der Brandung abgerissene Individuen durch sie die Richtung nach oben finden. Die Schattenempfindlichkeit mag dadurch nützen, daß der Schatten der heranrollenden Welle das Tier zwingt, Mantel und Fuß der Unterlage fest anzupressen.

Die **Landpulmonaten** und *Cyclostoma* sehen sehr schlecht mit ihren Augen und lassen sich beim Kriechen hauptsächlich durch Tast- und Geruchsreize leiten. Große Objekte erregen einen Eindruck in ungefähr 1 cm Abstand, während die Form eines Gegenstandes erst in 1—2 mm unterschieden wird. Bewegungen werden noch schlechter wahrgenommen als ruhende Gegenstände. Die **Basommatophoren** scheinen mit ihren Augen weder Formen noch Bewegungen, sondern nur Lichtintensitäten zu sehen, denn sie bewegen sich bis zur Berührung aufeinander zu. Unsere *Helix*-Arten und *Limax agrestis* ziehen ihre Fühler ein, wenn plötzlich ein Schatten auf sie fällt, und zwar auch nach Entfernung der Augen. Sie sind also dermatoptisch. Freilich ist die Empfindlichkeit individuell sehr variabel, und sie gewöhnen sich auch rasch an Schattenreize, was in gleicher Weise für die Muscheln gilt. Viele Landschnecken zeigen bei Beschattung ein Aufbäumen des Vorderkörpers, *Helix variabilis* kann auch den Körper kontrahieren und zwar mit oder ohne Augen. Verdunkelt man die eine Hälfte eines Behälters mit einem schwarzen Tuch, während die andere von oben Tageslicht empfängt, so erweisen sich *Helix aspersa*, *Arion empiricorum*, unsere *Limax*- und *Planorbis*-Arten als photophob, während *Helix pomatia* und *nemoralis*, *Succinea putris* und *Limnaea stagnalis* das Licht

aufsuchen. Diese Unterschiede bleiben auch nach Entfernung der Augen, infolge der Hautempfindlichkeit, aber die Ansammlung auf der dunklen bzw. hellen Seite erfolgt dann langsamer. YUNG hält *Helix pomatia* auf Grund ähnlicher und anderer Versuche für völlig blind. Darin geht er sicherlich zu weit, obwohl die Tiere oft gegen Gegenstände anstoßen mit den Augenträgern. Besteht dieser aus Glas, so wird der Fühler stark eingezogen, bei Berührung eines sichtbaren Gegenstandes nur wenig. Das Auge unterstützt damit die Tastfunktion und unterscheidet hell und dunkel. *Limax* soll nach FRANDSEN nur bei starkem Licht negativ, bei schwachem Licht positiv reagieren. Es bleibt noch durch genauere Untersuchung festzustellen, inwieweit die Reaktionsweise der Landschnecken von der Wärme und der Feuchtigkeit beeinflußt wird. Die letztere wirkt auf Clausilien erheblich ein, denn sie sind in feuchter Umgebung indifferent gegen das Licht, in trockener lichtflüchtig. Die ihnen nahestehende *Balea perversa* sucht im allgemeinen das Licht auf, reagiert aber umgekehrt auf trockenem Boden. Da die Pulmonaten nur in feuchter Umgebung gedeihen können und diese hauptsächlich dort sich findet, wo wenig Licht herrscht, erweist sich diese Reaktionsweise als nützlich.

Von Oncidien, die im Seichtwasser des Meeres und in der Gezeitenzone leben und vielfach auf dem Rücken zahlreiche Kiemenbüschel und Augen (436, 437) besitzen, ist *Oncidium floridanum* untersucht worden. Die Art ist negativ phototropisch, was damit zusammenhängt, daß sie auf den Bermudas die Küstenfelsen bewohnt, und zwar leben immer eine Anzahl Individuen in einer Spalte oder Höhle des Gesteins mit häufig sehr engem Eingang, die sie bei Beginn der Ebbe verlassen, um außerhalb des „Nestes“ Algen abzuweiden, und in die sie regelmäßig bei Beginn der Flut wieder zurückwandern. Der Eingang ist meist dicht besetzt mit blauschwarzen *Modiolus*-Schalen. Merkwürdigerweise kriechen sie nur am Tage aus ihrer Höhle. Noch auffallender ist, daß sie ihr Nest wiederfinden, wenn sie  $\frac{1}{2}$ —1 m von ihm hingesezt werden, und es dabei vermeiden, in ein fremdes Nest zu kriechen. CROZIER schließt daraus, daß irgendein Riechstoff sie bei der Rückkehr leitet, und daß die Mundlappen als Nase dienen, denn diese Fähigkeit verschwindet nach Entfernung derselben. Wenn das Nest zwei Ausgänge hat, wird zuweilen der eine beim Ausmarsch, der andere bei der Rückkehr benutzt. Die Art hat keine Rückenaugen, und das Tentakelauge scheint, wenn überhaupt, nur von einem rudimentären Nerven versorgt zu werden. Dafür ist die ganze schalenlose Rückenfläche des Mantels lichtempfindlich und zwar besonders der Vorderrand. Dagegen scheinen der Kopf mitsamt den Tentakeln und der Fuß nicht auf Lichtreize zu reagieren. Das vordere Körperende ist auch sehr empfindlich für Schattenreize und beantwortet sie sofort mit Einziehen der Fühler. Auf eine Lichtzunahme reagieren die Tiere nicht.

Unter den **Prosobranchiern** reagieren *Littorina obtusata* und *littorea*, *Nassa incrassata*, *Buccinum undatum* positiv phototaktisch. *Littorina rudis* bewegt sich im allgemeinen von einem hellen Schirm fort und auf einen schwarzen zu, vermutlich weil es auf dunklen Felsen lebt.

Unter den **Opisthobranchiern** ist *Chromodoris zebra* positiv und wird durch Licht zu lebhaftem Umherkriechen veranlaßt, eine Reaktion, welche sich auch nach Entfernung der kleinen Augen erhält. Die Kiemen werden im Dunkeln in der Regel eingezogen, aber schon das

Licht eines Streichholzes genügt zu ihrer Entfaltung; sie können auch durch Schattenreize etwas zur Kontraktion gebracht werden. Desgleichen ist für einige Aeolidier Schattenempfindlichkeit nachgewiesen. Von den augenlosen Dentalien ist bekannt, daß sie bei plötzlicher Belichtung den Fuß in die Schale zurückziehen. Die **Octopoden** sind auch nach Ausschaltung der Augen negativ photopathisch und sammeln sich nach einiger Zeit auf der verdunkelten Seite des Gefäßes an. Hierbei spielen wohl die Chromatophoren eine große Rolle, denn wenn *Eledone* und *Octopus* plötzlich dem Sonnenlichte ausgesetzt werden, so nehmen sie eine tiefbraune Färbung an und schwimmen lebhaft umher. Durch die Lichtwirkung werden die Muskeln der Chromatophoren (vgl. I, 82, S. 98) kontrahiert, und das Pigment breitet sich aus, während im Dunklen sich die Zelle infolge ihrer Elastizität zusammenzieht. Sogar abgeschnittene Arme verhalten sich ebenso, kriechen unter Bräunung umher und kommen erst im Schatten zur Ruhe. Sie verlieren aber diese Fähigkeit nach Entfernung der Saugnäpfe, so daß diese den Reflex der Hautfärbung auslösen. Tiere ohne Arme und Saugnäpfe bleiben andauernd farblos. Die Farbenänderungen beruhen also wahrscheinlich auf einem Hautreflex und nicht auf willkürlicher Schutzfärbung oder auf einem vom Auge vermittelten Reflex. Ganz sicher ist dieser Schluß nicht, weil möglicherweise die Entfernung der Arme oder Saugnäpfe das Nervensystem so erschüttert, daß aus diesem Grunde das Farbenspiel ausbleibt.

6. Sehr viele Beobachtungen beweisen, daß **Arthropoden** photopathisch oder phototaktisch reagieren. Infolge des Chitins treten aber dermatoptische Reaktionen sehr zurück hinter den durch die Augen vermittelten Lokomotionen.

a) **Photopathische Bewegungen** zeigt *Asellus communis*, indem die Tiere nach vorherigem Aufenthalt in diffusem Tageslicht bei künstlicher Horizontalbelichtung unruhig werden und sich nach  $\frac{1}{4}$  Stunde und mehr überwiegend am dunklen Ende des Behälters ansammeln. Befanden sich die Tiere vorher im Dunkeln, so wandern sie auf die elektrische Glühbirne zu und nur bei sehr starkem Licht von ihr fort. Die weiße augenlose nordamerikanische Höhlenassel *Caecidotea stygia* erwies sich als viel unempfindlicher gegen horizontale Belichtung, denn erst nach 2—3 Stunden sammeln sie sich am dunklen Ende des Aquariums. Während jene Art schon auf 2,5 Kerzen in 1 m Abstand reagiert, geschieht dies bei der blinden erst bei 80 Kerzen. Bei Belichtung von oben verhalten sich beide Arten ähnlich. Wird gleichzeitig der Behälter von Wasser durchströmt, so erweist sich die Lichtreaktion stärker als die rheotaktische. — Die Amphipode *Amphithoe longimana* sammelt sich an der dunklen Seite des Behälters an. Gewisse Landamphipoden (*Talorchestia*- und *Orchestia*-Arten) bewegen sich immer auf das Licht zu; gelangen sie aber dabei zufällig in dunkle Plätze, so bleiben sie hier ruhig liegen. Die Dunkelheit hemmt also die Bewegungen. Die photopathischen Vertikalwanderungen der Planktontiere werden weiter unten behandelt werden (S. 418).

Unter den Tracheaten finden wir viele, welche, wie die Tagfalter, durch Licht zur Bewegung, durch Dunkelheit zur Ruhe veranlaßt werden oder die sich umgekehrt verhalten. Die Stabheuschrecken (*Dixippus*) sitzen z. B. bei Tage ruhig in ihrer mimicryartigen Ruhestellung mit kataleptisch starren Extremitäten, während sie bei Nacht umherkriechen und fressen. Auch nach Ausschaltung der Augen bleiben

diese Unterschiede erhalten, so daß die Haut trotz des Chitinmantels lichtempfindlich sein muß. Werden starre Stabheuschrecken aus dem hellen Tageslicht plötzlich ins Dunkle gebracht, so fangen sie nach 10–20 Minuten an sich zu bewegen. Werden sie umgekehrt vom Dunklen ans Licht gebracht, so hören die Bewegungen fast augenblicklich auf, sie gehen aber erst nach einiger Zeit (1–2 Stunden) in die Schutzstellung mit angelegten und nach vorn ausgestreckten Vorderbeinen über. Werden sie andauernd künstlich belichtet, so fressen sie zu jeder Zeit, nehmen aber nur selten die Schutzstellung ein. Auch das wandelnde Blatt, *Phyllium pulchrifolium*, nimmt bei Tage überwiegend eine starre Schutzstellung ein und frißt bei Nacht, doch habe ich auch Tiere bei Tage fressen sehen. Gewisse blinde Myriopoden (*Geophilus*) und Küchenschaben (*Blatta*), sowie Larven von *Tenebrio molitor*, deren Augen mit schwarzem Lack überzogen wurden, vermögen hell und dunkel zu unterscheiden, besitzen also eine Hautlichtempfindlichkeit.

**b) Phototaxien bei Arthropoden.** Schon TREMBLEY (1744) hat beobachtet, daß die „puçerons“ (Daphnien) sich auf der Lichtseite ansammeln und durch eine Kerze nach jeder Richtung hin locken lassen. Voraussetzung für diese positive Reaktion ist freilich, daß die Tiere schon vorher im Hellen waren. Im Dunkeln adaptierte Daphnien fliehen zuerst das Licht. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß die Daphnien auf das Licht zuwandern, auch wenn sie dabei in eine dunklere Region kommen. Wird die Daphnide *Simocephalus vetulus* in ein Gefäß mit abgestufter Beleuchtung gebracht, so sammeln sich die Tiere nach 2–3 Minuten am hellsten Ende. In demselben Maße, wie man die Lichtquelle weiter abrückt, wird die Reaktion ungenauer. Für die Daphnien ließ sich deutlich nachweisen, daß die Tiere um so schneller auf das Licht zuschwimmen, je stärker dasselbe ist, da eine Lichtzunahme eine Beschleunigung der Ruderschläge bewirkt, was eine mehr aufsteigende Bewegung zur Folge hat. Eine Strecke von 50 cm wurde in der ersten, vom Lichte weiter entfernten Hälfte in durchschnittlich 27 Sekunden, in der zweiten dem Lichte näheren Hälfte in 25 Sekunden durchschwommen. *Cypris virens* zeigt dieselben Erscheinungen, aber weniger deutlich. Diese Arten sind also photodynamisch. Daphnien sind so empfindlich, daß die kleinsten, dem menschlichen Auge noch eben wahrnehmbaren Helligkeitsunterschiede Aenderungen ihrer Schwimmbewegungen auslösen, und sie reagieren zuweilen so stark auf das Licht, daß sie sogar in eine HCl-Lösung hineinschwimmen, welche die Tiere in wenigen Sekunden tötet. Die Wasserflöhe gewöhnen sich aber bald an eine mittlere Lichtmenge. Sie verteilen sich dann gleichmäßig im Gefäß und reagieren häufig nicht auf einen hellen Lichtstrahl oder auf Schattenreize. Durch eine plötzliche Herabsetzung der Lichtintensität werden sie im allgemeinen positiv, durch eine Steigerung negativ phototaktisch; diese Bewegungsreflexe werden also durch Aenderung der Lichtintensität ausgelöst. In beiden Fällen tritt schließlich wieder Gewöhnung ein. Bei sehr starker Verminderung steigen sie nach oben an die Oberfläche, während sie absinken, wenn die Helligkeit zunimmt. Ueber Umkehr der Vorzeichen nach andern Reizen s. S. 416. Außerdem wirkt das konstante Licht auf die Körperstellung ein. Das Auge wird stets so eingestellt, daß sein Scheitel und damit auch der Rücken dem Lichte zugekehrt werden. Die 6 an seine Peripherie sich ansetzenden Muskeln sind dann gleichmäßig gespannt. Wird

das Tier durch das Deckglas festgehalten und die Lichtquelle verschoben, so folgt ihr das Auge nach Möglichkeit und läßt sich auf diese Weise leicht um  $120-150^{\circ}$  drehen. Ähnliche Augendrehungen lassen sich durch Intensitätsänderungen und durch farbiges Licht auslösen, wobei sie in Rotgelb anders ausfallen als in Blau. Das Auge reguliert nicht nur die Schnelligkeit und Richtung der Ortsbewegungen, sondern auch die Körperstellung: es ist ein photostatischer Apparat (Näheres hierüber bei Schilderung der Augen nach WOLTERECK), welcher bewirkt, daß die Tiere horizontal oder nur wenig ansteigend das Wasser abfischen, wobei die Körperteile und Helme als Steuer dienen.

Süßwassercopepoden (*Cyclops*, *Diaptomus*) sind positiv phototropisch, und suchen die hellste Stelle auf, bei Verdunkelung lassen sie sich zum Boden sinken. Sind sie einige Minuten in der Dunkelkammer gewesen, so kann plötzliche grelle Beleuchtung sie negativ machen.

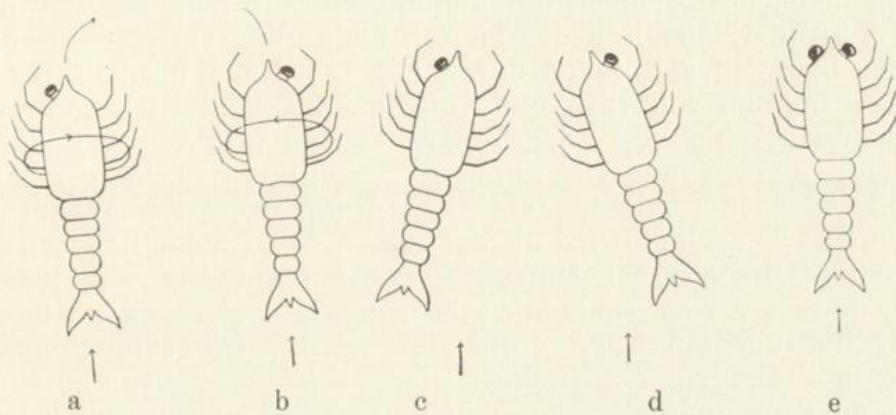
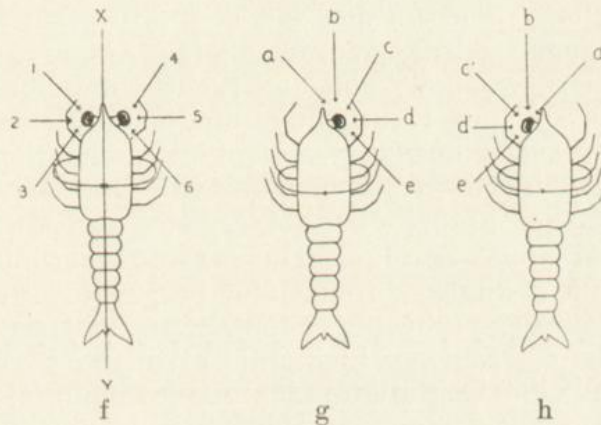


Fig. 365. Bewegung von Hummerlarven nach HADLEY. Der Pfeil zeigt die Richtung der Lichtstrahlen. a normal, die übrigen nur mit einem Auge, b und c bei schwacher Beleuchtung, d, e Drehungen um die Längsachse nach der Seite ohne Auge, f das eine Auge wird von vorn stark belichtet; es erfolgt Umkehr nach der schwächer belichteten Seite, so daß der Schwanz dem Lichte zugewendet wird, g, h Licht von vorn, nur ein Auge; Drehung um die Längsachse nach der augenlosen Seite.



Die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede ist trotz des einfachen Baues des Stirnauges kaum geringer als beim menschlichen Auge. Sie reagieren auch auf ultraviolette Strahlen, wohl in Anpassung an größere Wassertiefen (100 m und mehr).

Wasseramphipoden (*Gammarus*, *Amphithoe* etc.) erwiesen sich als negativ phototaktisch, gewisse Landformen (*Talorchestia*- und *Orchestia*-Arten) und der marine *Podocerus falcatus* als positiv. Wird ein Auge durch einen schwarzen Ueberzug ausgeschaltet, so werden Kreisbewegungen ausgeführt, wobei die positiven Arten mit dem normalen Auge gegen das Zentrum des Kreises sehen, während die negativen sich umgekehrt bewegen. Die decapoden Krebse scheinen als Larven und als Jungtiere überwiegend positiv phototaktisch zu sein, und viele

von ihnen zeigen die Abhängigkeit ihrer Bewegungen besonders deutlich. Die drei jüngsten Larvenstadien von *Homarus americanus* schwimmen, wie die Mysiden, mit Hilfe der Exopoditen der Thoracalbeine und stellen sich parallel zu den Lichtstrahlen, mit dem Kopfe vom Lichte abgewandt (365 a—e). Ebenso verhalten sich die Larven von *Palaemonetes*. Die Hummerlarven schwimmen rückwärts auf das Licht zu unter Drehungen um die Längsachse und verschiedenen Zuckungen. Werden sie von unten beleuchtet, so suchen sie die hellste Stelle auf. Sie sind also positiv. Im vierten und fünften Larvenstadium werden sie negativ phototaktisch und orientieren sich nicht mehr so genau zum Lichte. Wird das eine Auge auf den jüngsten Stadien entfernt, so stellt sich die Larve bei schwacher Beleuchtung schräg (365 b und c) und vollführt bei stärkerer rasche Drehungen um die Längsachse, deren Richtung aus 365 d und e zu ersehen ist. Sie beschreiben daher häufig einen Bogen nach vorn nach der augenlosen Seite zu. Es geht hieraus hervor, daß die Exopoditen der Thoracalbeine der verletzten Seite sich schwächer bewegen als die der normalen. Wird eine normale Larve der ersten drei Stadien von vorn und von links beleuchtet (f), so schwimmt sie nach rechts, bis der Körper parallel den Strahlen und der Kopf vom Lichte abgewendet ist, unter gleichzeitigen Drehungen um die Längsachse nach der unbelichteten Seite; umgekehrt, wenn das rechte Auge stärker beleuchtet wird als das linke. Die Exopoditen der stärker beleuchteten Seite arbeiten stärker als die der anderen und führen dazu, daß das Tier sich schließlich mit dem Schwanz gegen das Licht einstellt. Ist nur ein Auge vorhanden (g, h), so erfolgt immer die Drehung um die Längsachse nach der verletzten Seite zu, wobei es vorkommen kann, daß vorübergehend das Licht gerade von vorn (der Pfeil b und b') auf das Tier fällt, was im normalen Zustand stets vermieden wird. Werden beide Augen geblendet, so bewegen sich die Tiere weniger, und das Licht übt keinen phototaktischen Einfluß mehr aus. Eine Hautlichtempfindlichkeit ist also nicht vorhanden. Diese Versuche beweisen, daß die Schwimmbeine der Hummerlarven in ihrer Arbeitsenergie abhängen von den Lichtreizen: wird das eine Auge stärker gereizt, so steigert sich die Muskeltätigkeit der Schwimmbeine derselben Seite. — Die Mysiden verhalten sich ganz ähnlich: Reizung eines Auges durch Belichtung oder Beschattung hemmt die Muskeln der gegenüberliegenden Seite und verstärkt dadurch die derselben Seite. Starker Lichteinfall von oben treibt sie in die Tiefe. Sind sie an eine bestimmte Lichtmenge adaptiert, so bleiben sie gern in dieser und vermeiden den Uebertritt in eine hellere oder dunklere Zone. Bei den Bewegungen spielt die Farbe des Untergrundes eine große Rolle. *Macromysis inermis* und *flexuosa* sind negativ phototropisch auf weißem, positiv auf schwarzem Boden. Bei *Palaemon* zeigt sich etwas Ähnliches. *P. squilla* und *serratus* sind adult Bodentiere und lieben pflanzenbewachsenen schattigen Untergrund; daher verhalten sie sich wie die *Macromysis*-Arten. Als Zoöen hingegen benehmen sie sich gerade umgekehrt: auf weißem Untergrund sind sie positiv, auf schwarzem negativ phototropisch. — Für eine positiv phototropische Krabbe (*Uca pugnax* „fiddler crab“) und für junge *Carcinus maenas* von 1 cm Breite wird angegeben, daß sie sich seitwärts auf das Licht zu bewegen. Es ist dies nicht weiter auffallend, da Taschenkrebse häufig breiter als lang sind und sich dann mit Vorliebe in seitlicher Richtung bewegen, wobei ein Auge dem Licht zugekehrt, das andere abgewendet wird. Die

Larven der Krabben sind ebenfalls positiv und schwimmen mit dem Kopf oder mit dem Schwanz voran zum Lichte.

Die Pycnogoniden, welche gewöhnlich zu den Spinnentieren gestellt werden, reagieren nicht auf das Licht, solange sie sich zwischen Hydroidpolypen aufhalten und sich an diesen mit ihren langen Klammerbeinen festhalten. Befinden sie sich aber frei auf einer Unterlage, so sind sie ausgesprochen positiv phototaktisch. Dabei bewegen sie sich mit dem Kopf voran auf das Licht zu, wenn sie am Boden kriechen, während sie, wenn sie schwimmen oder halb kriechen und halb schwimmen, sich rückwärts der Lichtquelle nähern. Die Reaktion hört auf, wenn der kleine Augenhöcker an der Basis des Rückens entfernt wird, geht also von den Augen aus. Hierin liegt nach meiner Meinung der Schlüssel zum Verständnis jener Besonderheit: Die Tiere stellen sich so, daß das Licht direkt auf den Augenhöcker fällt. Wenn sie mit allen 4 Beinpaaren am Boden kriechen, so fällt das Licht auch bei einer Vorwärtsbewegung auf die Augen. Beim Schwimmen schlägt das erste Beinpaar am stärksten, und der Körper richtet sich daher vorn auf (366 C) und steht schräg oder fast senkrecht zur Unterlage, wobei die Hinterbeine noch auf dieser ruhen können. In dieser Stellung wandert das Tier rückwärts auf das Licht zu, denn bei Vorwärtsbewegungen würden die Augen im Schatten liegen. Fällt das Licht von der Seite, so schlagen häufig die Beine der Schattenseite stärker als die der Lichtseite und kehren dem Lichte die volle Rückenseite zu: das Tier geht aus A in B über.

Phototaktische Bewegungen sind bei **Insekten** sehr häufig, und zwar sind die Imagines überwiegend positiv, weil sie gewohnt sind, bei Tage oder wenigstens in der Dämmerung umherzufliegen. Es ist allbekannt, daß die in einem Zimmer befindlichen Insekten (Fliegen, Tagschmetterlinge, *Chrysopa* u. a.) sich mit Vorliebe am Fenster ansammeln, und daß die verschiedensten Arten nachts durch das Licht angezogen werden. Um Straßenlaternen sammeln sich zuweilen die Ephemeriden in ungeheuren Schwärmen, und ähnliche Beobachtungen macht man gelegentlich an Leuchttürmen. Bei den Leuchtkäfern führt der Lichtreiz die Geschlechter zusammen. Praktisch verwertet wird dieser positive Phototropismus bei der Vertilgung schädlicher Eulen und Kleinschmetterlinge durch Fanglampen und bei der sogenannten „biologischen Bekämpfung“ schädlicher Insekten durch ihre Parasiten (Ichneumoniden, Tachinen u. a.). Da diese oft winzig klein und in einem großen Zuchtkasten schwer zu finden sind, stecken die Amerikaner in die eine Wand desselben eine Anzahl horizontaler dem Lichte zugekehrter Glastuben, in denen sich die Parasiten sammeln. Will man eine Wohnung im Sommer frei von Fliegen halten, so muß man die Fenster schließen, ehe sie von der Sonne beschienen werden, weil

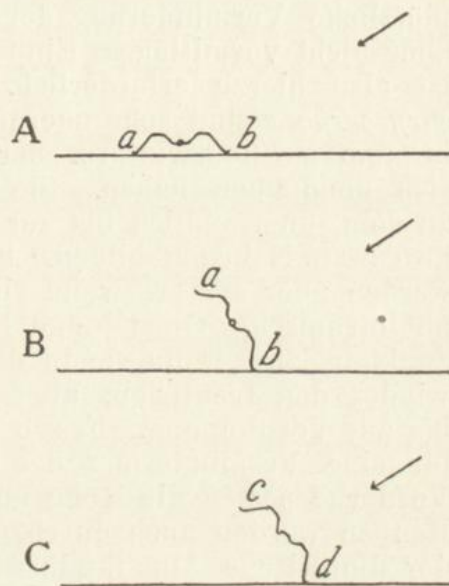


Fig. 366. Körperstellung des Pycnogonids *Anoplodaetylus* nach COLE. A und B von hinten, C von der Seite gesehen. Der Pfeil deutet den Lichteinfall an.

sie sonst die Fliegen anlocken. Auch die Larven der Insekten sind häufig positiv phototaktisch. So z. B. der Ameisenlöwe, die Larve von *Myrmeleon formicarius*, welche bei seitlich einfallendem Lichte zunächst einige Versuchsbewegungen macht und dann, da sie nur rückwärts laufen kann, mit dem Hinterende voran, auf das Licht zuwandert. Im diffusen Licht, bei Belichtung von oben und im Dunkeln läuft sie ganz unregelmäßig hin und her. In ihrem Trichter nimmt sie keine bestimmte Stellung zur Sonne ein, wie behauptet worden ist.

Als charakteristische Erscheinung zeigt sich, daß die Insekten sehr oft nur zu einer bestimmten Tageszeit oder in einem bestimmten Alter ausgesprochen positiv oder negativ sind, auf anderen Stadien sich aber indifferent oder umgekehrt verhalten. Nachschmetterlinge sind nur nachts positiv phototropisch, während sie am Tage ruhig schlafen. Man kann sie aber nachmittags lange vor Eintritt der Dämmerung durch plötzliche Verminderung der Lichtintensität zum Schwärmen bringen, aber nicht vormittags. Eine vom Stoffwechsel abhängige „Stimmung“ ist also hierzu erforderlich. Die Raupen des Goldafters, *Porthesia chrysorrhoea* sind sehr energisch positiv, wenn sie aus dem Gespinnst, in dem sie überwintern, hervorkriechen und noch keine Nahrung zu sich genommen haben. Sie kriechen dann, ohne negativ geotropisch zu sein, unermüdlich bis zur Spitze der Zweige, wo die jungen Blätter ihre erste Nahrung bilden. Füttert man sie, so werden sie indifferent, werden aber später, wenn sie wieder hungrig werden, wieder positiv phototropisch. Ganz junge Raupen suchen auch die Nahrung in einer dunklen Zone, wenn sie in der hellen keine finden. Der Hunger überwindet den Lichttrieb, aber der positive Phototropismus erhält sich bis zur Verpuppung. Frisch geschlüpfte Raupen sind sehr empfindlich für eine Verminderung der Lichtstärke; sie heben dann sofort den Vorderkörper in die Höhe und bewegen ihn, wie suchend, hin und her. Raupen werden auch durch ultraviolette Strahlen sehr angezogen, weil der dioptrische Apparat ihres Auges darin grünlich fluoresziert. Man kann sie in jede Farbe des Spektrums hineintreiben, wenn man aus den anderen Farben diese ultravioletten Strahlen durch ein vorgesetztes Schwerstflintglas eliminiert. Das schön dunkelblaue Blau-Uviolglas ist für Ultraviolett besonders durchlässig. Besteht die eine Hälfte der Wand des Behälters aus diesem Glase, die andere aus gewöhnlichem Glase, welches viele ultraviolette Strahlen verschluckt, so gehen alle Raupen vor das Uviolglas, also für unser Auge aus dem Hellen ins Dunkle. Die ganz jungen Larven von *Chironomus gregarius* sind ausgesprochen positiv; nach der ersten Häutung aber bildet sich im Blute diffus verteiltes Hämoglobin, wodurch das Sauerstoffbedürfnis sehr herabgesetzt wird. Sie werden dann negativ und sammeln sich im Schlamm an. Die mit ihrem Atemrohr an der Wasseroberfläche hängenden Larven von *Culex pipiens* und *nemorosus* zeigen sehr schön den Anpassungscharakter der Lichtbewegungen. Ihr Aufenthalt am Wasserspiegel scheint die Folge ihres Sauerstoffbedürfnisses, nicht eines positiven Phototropismus zu sein, denn bei Beschattung oder bei plötzlicher Lichtabnahme — es genügt eine Verminderung um  $\frac{1}{5}$  — fliehen sie wie bei Erschütterung in die Tiefe, und werden sie hier plötzlich beleuchtet, so bewegen sie sich vom Lichte ab ins Dunkle. Durch diese beiden Reaktionen entziehen sie sich der Gefahr, von Feinden ergriffen oder am Boden leicht gesehen zu werden. Die geflügelten Ameisen sind zur Zeit des Hochzeitsflugs stark positiv, und zwar die Männchen

mehr als die Weibchen. Die Arbeiter sind es nicht zu jener Zeit oder nur sehr schwach. Bienen, welche frisch am Flugloch beim Verlassen eines Stockes gefangen werden, reagieren positiv; setzt man sie in einen rechteckigen Kasten, in den das Licht nur von links und von rechts fällt, und läßt durch verschieden helle reflektierende Schirme von beiden Seiten Licht hineinwerfen, so gehen sie sofort nach der hellsten Seite; ebenso bei farbigen Schirmen nach der helleren Farbe. Blattläuse zeigen dieselbe Erscheinung nur auf dem ungeflügelten Stadium. Die Maden von *Musca vomitoria* sind negativ, die ausgewachsenen Fliegen positiv. Die Larven des Mehlwurms und des Maikäfers und andere im Innern von Früchten, Holz oder Erde lebenden Jugendstadien meiden das Licht. Es ist nicht immer leicht festzustellen, ob bei diesen Bewegungen die Richtung der Lichtstrahlen oder ihre Intensität von Bedeutung ist. Hält man z. B. ein Glas mit Goldafterraupen so, daß das eine Ende dem Fenster zugekehrt und zugleich etwas beschattet wird, das andere aber von einem Sonnenstrahl getroffen wird (367), so wandern die positiven Raupen gegen das Fenster zu, obwohl sie dabei in die weniger beleuchtete Zone kommen. LOEB schloß hieraus, daß die Richtung der Lichtstrahlen orientierend auf die Körperstellung der Raupen wirkt. ERHARD aber konnte zeigen, daß die Raupen ins Dunkle kriechen, weil ihnen die Wärme des von der Sonne bestrahlten Endes unangenehm ist, denn sie bleiben an diesem hellsten Punkt, wenn die Wärmestrahlen abgefangen werden. Es liegt also Photopathie, nicht Phototaxie vor. Nach PARKER spielt bei manchen Insekten auch die Größe der beleuchteten Fläche eine Rolle, denn wenn man *Vanessa antiopa* in ein Zimmer zwischen einer Glühbirne und einem Fenster an einer Stelle, die von beiden Lichtquellen gleich viel Licht empfängt, fliegen läßt, so bewegt sich der Schmetterling stets dem Fenster zu. Darin liegt vielleicht die Erklärung der Tatsache, daß die Insekten am Tage nicht gegen die Sonne und nachts nicht gegen den Mond fliegen, da die beleuchteten Flächen der Umgebung dem Tiere stets viel größer erscheinen als das Gestirn, welches von ihnen nur als ein heller Punkt gesehen wird. Außerdem kommen sie beim Flug gegen die Sonne nicht in ein helleres Gebiet und merken bald, daß in der höheren Luftschicht nichts zu holen ist. Bei jenen Zimmerversuchen könnte freilich auch der Umstand mitwirken, daß das Tier zunächst sich der an ultravioletten Strahlen reicheren Lichtart, also dem Sonnenlicht zuwendet, denn nach HESS sind Raupen, wie erwähnt, für diese Strahlen sehr

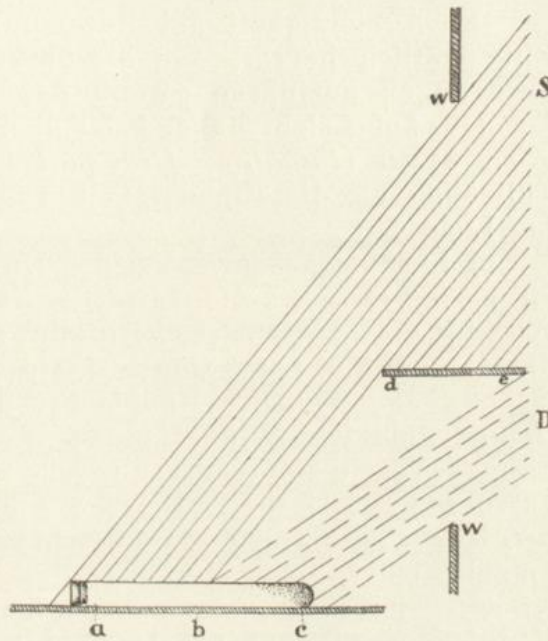


Fig. 367. LOEBscher Versuch zum Beweise der Phototaxie von Raupen; derselbe ist aber nicht beweisend, denn in Wirklichkeit kriechen die Tiere nicht gegen das Fenster WW, weil das Licht von hier einfällt, sondern sie bewegen sich gegen das beschattete Ende e, weil sie bei a durch die Sonnenstrahlen S zu sehr erwärmt werden.

empfindlich. Die Raupen gehen immer dahin, wo möglichst viele dieser Strahlen sind, und schon eine vorgehaltene gewöhnliche Glasscheibe ist von Einfluß, weil sie die kurzwelligen Strahlen dieser Art zurückhält. Entsprechende Versuche mit zwei gleich hellen, aber verschieden großen, künstlich erleuchteten Flächen zeigten, daß außer *Vanessa antiopa* auch *Ranatra fusca* und 2 Frösche (*Acris gryllus*, *Rana clamata*) sich fast immer der größeren Fläche zuwandten, während Regenwürmer, Landschnecken, *Bipalium*, *Periplaneta*, *Tenebrio*-Larven sich ebenso oft nach der einen, wie nach der anderen Seite wandten, also auf die verschiedenen Größen des Lichtfeldes nicht reagierten (COLE). Jene Reaktion ist nicht verwunderlich, denn auch uns Menschen erscheint von zwei gleich hellen, aber sehr verschieden großen Flächen die größere als die hellere.

Die Abhängigkeit der Bewegungen von den Augen geht daraus sehr deutlich hervor, daß die daraufhin untersuchten Insekten Kreisbewegungen ausführen, wenn das eine Auge abgedeckt wird. Das normale Auge sieht dabei nach dem Zentrum des Kreises (372). Gewisse Arten (*Ranatra*, *Drosophila*, *Calliphora*) gewöhnen sich aber schließlich an die Einäugigkeit und gehen dann ziemlich gerade auf das Licht zu.

**c) Lichtkompaßbewegungen.** Unter dieser Bezeichnung verstehen wir nach SANTSCHI die Tatsache, daß viele Insekten und andere Tiere sich in verschiedenster Richtung zum Lichte bewegen können, die einmal gewählte Lage zum Lichtstrahl aber eine Zeitlang beizubehalten suchen. Der von der Hauptachse des Körpers und der Richtung des Lichtes gebildete Winkel bleibt also derselbe, wodurch das Tier befähigt wird, in gerader Linie sich zu bewegen, was ihm vielfach von Nutzen ist. Kriecht z. B. eine Ameise vom Nest in der Weise, daß ihre linke Seite von der Sonne beschienen wird, so macht sie bei der Umkehr eine solche Drehung, daß die rechte Seite dem Lichte dargeboten wird, und findet so den Weg zum Nest zurück. Das beweist, nebenbei gesagt, daß das Tier seine beiden Körperseiten unterscheiden kann. Ebenso ist die geradlinige Bewegung im allgemeinen von großem Vorteil bei der Suche nach günstigen Lokalitäten, nach Nahrung u. dgl. Stülpt man über eine zum Nest zurückkehrende Ameise einen oben geöffneten Kessel, um die Lichtorientierung auszuschließen, so verliert sie sofort die Richtung. Wirft man mit Hilfe eines Spiegels das Bild der Sonne auf die gegenüberliegende Seite, so dreht die Ameise sofort um. Hebt man die heimkehrende Ameise auf und setzt sie hinter dem Nest nieder, so wandert sie vom Nest weg. v. BUDDENBROCK hat gezeigt, daß Schnecken, Raupen, Marienkäfer, *Julus*, *Oniscus* u. a. sich bei hellem Sonnenlicht ebenso verhalten. Sie bewegen sich dann im allgemeinen geradlinig, während sie im Dunkeln auf einer beruhten Platte ganz unregelmäßig und vielfach in Kreisen und Spiralen (368) laufen. Auch vom Menschen ist es bekannt, daß er sich in der Nacht, wenn er verirrt ist, häufig im Kreise umherbewegt, weil das eine Bein stärker arbeitet als das andere. Läßt man die Strahlen einer künstlichen Lichtquelle auf die linke Seite einer kriechenden Raupe fallen, und setzt plötzlich das Licht auf die rechte Seite, so macht sie eine Drehung und kriecht in umgekehrter Richtung weiter. Dieses Verhalten hat jedoch etwas Willkürliches. Ist die Ameise oder Raupe eine Strecke in einer Richtung gekrochen, so bewegt sie sich plötzlich in einer anderen. Die Lichtkompaßbewegungen unterscheiden sich also dadurch

von den Phototaxien, daß sie nicht in der Richtung des Lichtstrahls, sondern unter Beibehaltung eines bestimmten Winkels zu ihm verlaufen und daß ihre Richtung spontan, aus inneren unbekannten Gründen verändert werden kann. Das Fliegen der Nachtinsekten zum Licht wird als ein besonderer Fall der Kompaßbewegungen angesehen. Sie fliegen dabei vielfach in das Licht hinein oder im Kreise um dasselbe herum oder plötzlich wieder in die Dunkelheit hinein. Das erstere muß eintreten (369), wenn die Bewegungen stets denselben Winkel  $\alpha$  mit den Strahlen des Lichtes bilden. Nur wenn derselbe  $= 90^\circ$  ist, wird ein Kreis um das Licht beschrieben. Bewegt sich das Tier spiralig vom Licht weg, so muß es in die dunkle Zone geraten. Der Flug in die Flamme ist natürlich nicht als eine Anpassung, sondern als Instinktirrung anzusehen, wie alle Instinkte unter ungewöhnlichen Verhältnissen zu einer Unzweckmäßigkeit führen können, denn sie sind angepaßt an normale Zustände.

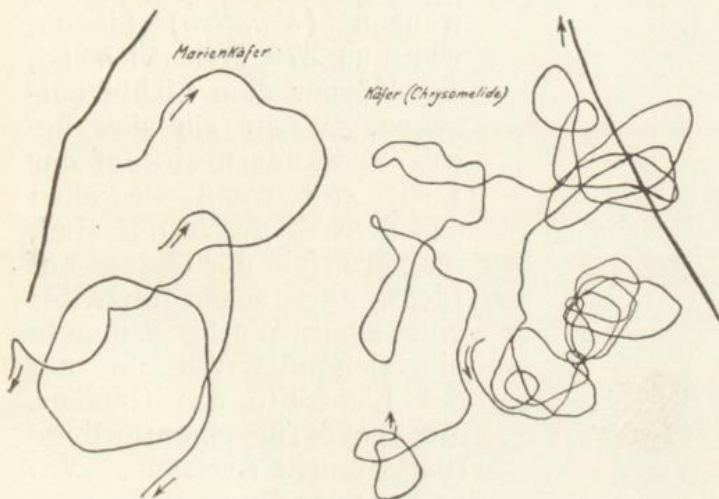


Fig. 368.

Fig. 368. Bewegung einer Coccinellide und Chrysomelide: die dicke gerade Linie zeigt den Weg im hellen Sonnenschein, die krumme Linie den Weg im Dunkeln. Nach v. BUDDENBROCK.

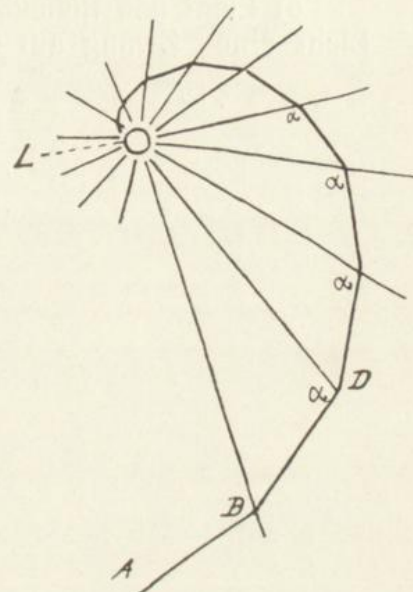


Fig. 369.

Fig. 369. Lichtkompaßbewegung eines Insekts in die Flamme, nach v. BUDDENBROCK.

Ob Lichtkompaßbewegungen wirklich existieren, erscheint mir trotz obiger Angaben noch sehr zweifelhaft, da kaum anzunehmen ist, daß die oben erwähnten Tiere das Gefühl für die Größe eines bestimmten Lichtwinkels haben. Es ist in keiner Weise bewiesen, daß der im sausenden Fluge ein Licht umschwärmende Nachtfalter wirklich einen bestimmten Winkel (369 $\alpha$ ) einhält, und dieser dürfte sich auch schwer feststellen lassen. Wenn nach v. BUDDENBROCK diese Bewegungsart „bei freilebenden Tieren die Bedeutung hat, denselben einen geradlinigen Lauf zu ermöglichen“, so wäre sie überflüssig, denn jedes bilaterale Geschöpf bewegt sich geradlinig, weil die Muskeln beider Seiten normalerweise gleich arbeiten und dadurch eine Vorliebe zur Beharrung in der eingeschlagenen Richtung bedingen. Auch im Dunkeln befindliche oder geblendete Tiere laufen oft eine Strecke weit geradeaus, ein Zeichen, daß eine Tonuseinwirkung hierzu unnötig ist. Erst durch Reize irgendwelcher Art entstehen die Abweichungen von der

Geraden. Die Zickzackbewegungen im Dunkeln (368) sind Suchbewegungen als Ausdruck abnormer Verhältnisse, wobei der ungewohnte Untergrund (berußte Fläche) die Wirkung der Dunkelheit verstärkt haben mag. Die häufigen spontanen Aenderungen der Bewegungsrichtung sprechen nicht für eine Lichtwinkelempfindung. Wenn eine Ameise oder Raupe die eingeschlagene Marschrichtung, die sie an den Licht- oder Wärmeverhältnissen erkennt, beizubehalten sucht und sich umdreht, wenn das Licht die andere Körperseite plötzlich bestrahlt, so sehe ich darin die Wirkung jenes Beharrungstriebes, aber nicht diejenige eines Winkelgefühls, weil dieses ein geometrisches Verständnis voraussetzt. Der Flug zur Flamme erfolgt fast immer so unregelmäßig, daß er sich aus positiver Phototaxie, Ueberreizung und Fluchtbewegung genügend erklärt.

**d) Licht und Ruhekörperhaltung.** Bei einigen Arthropoden übt das Licht einen Zwang auf die Körperhaltung in der Ruhe aus. Die ausgewachsenen Wasserstabwanzen (*Ranatra*) biegen,

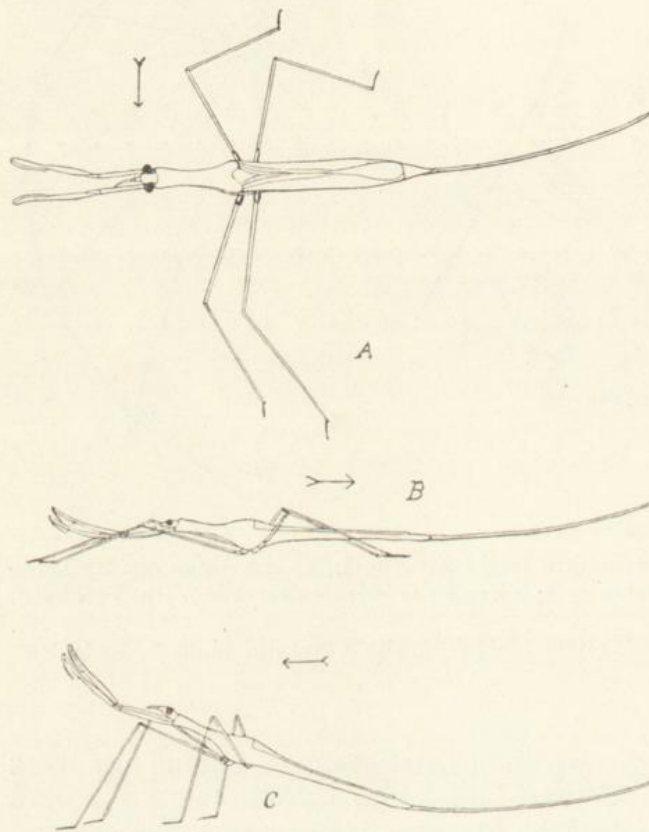


Fig. 370. Körperstellung von *Ranatra* bei Beleuchtung. A von der Seite, B von vorn, C von hinten. Nach HOLMES.

wie aus 370 ersichtlich ist, den Körper dem Lichte entgegen. Wenn sie sich bewegen, wandern sie auf das Licht zu; wenn sie eben aus dem Ei geschlüpft sind, reagieren sie noch kaum auf Licht, aber schon im Alter von einer Woche sammeln sie sich mit Vorliebe auf der Lichtseite des Gefäßes. Manche Tagsschmetterlinge (Satyriden, Lycänen, Vannessen) stellen sich nach RADL, wenn die Sonne nachmittags tief am Horizont steht, mit dem Rücken gegen sie, so daß die geöffneten Flügel möglichst senkrecht bestrahlt werden. (PARKER fand hingegen, daß *Vanessa antiopa* diese Stellung nur bei hellem Sonnenschein einnimmt.) Läßt man einen Schatten auf das Tier fallen, so werden die Flügel geschlossen, um bald wieder geöffnet zu werden. Die

sitzende *Epinephela janira* mit geschlossenen Flügeln stellt sich fast immer mit der Seitenfläche gegen die Sonne, während sie mittags sich parallel zu den Strahlen orientiert. Es scheint als ob dieser Schmetterling bei schwachem Sonnenschein eine möglich große Fläche, bei starkem Sonnenschein eine möglichst kleine Fläche den Strahlen darbietet, und zwar benimmt er sich auch so, wenn die Sonne durch Wolken verdeckt ist. Die Libelle *Gomphus forcipatus* sah RADL sich nachmittags immer so auf den Boden setzen, daß der Kopf nach Süden gerichtet war und

die rechte Seite beschienen wurde. Im Tageslicht werden Stabheuschrecken und *Phyllium* mit Vorliebe bewegungslos, kataleptisch, und strecken dabei die Vorderbeine dicht am Körper vorbei gerade nach vorn in die Luft, wodurch die Aehnlichkeit mit Zweigen bzw. Blättern erhöht wird.

**e) Lichtrücken- und Lichtbauchreflex.** Bei einigen Wassertieren, namentlich Krebsen, übt das Licht einen Zwang auf die Körperhaltung aus, indem die Tiere entweder den Rücken oder die Bauchseite mit Hilfe der Augen dem Lichte zukehren. Photodorsal, wie wir kurz sagen wollen, sind z. B. die Daphnien, die Mysiden und viele marine Krebse ohne Statocysten (*Virbius*, *Hippolyte*, Larven von *Squilla*, Zoëen, *Phronima*, *Hyperia*), photoventral sind *Branchipus*, *Euphausia*, *Sapphirina* und die statocystenlose Decapode *Lyasmata seticaudata*. Erstere schwimmen normalerweise mit dem Rücken, letztere mit dem Bauch nach oben. Alle diese Tiere nehmen die umgekehrte Lage ein, wenn sie von unten beleuchtet werden, indem sie sich entweder um die Längs- oder um die Querachse drehen. Die Mysiden haben im Schwanz eine Statocyste (120, 121), welche das Tier ebenfalls zwingt, den Rücken nach oben zu kehren. Dieser Zwang ist sogar stärker als der Lichtrückenreflex (v. BUDDENBROCK), und Mysiden und andere Krebse mit Statocysten schwimmen daher auch bei Belichtung von unten mit dem Rücken nach oben. Die Umkehrung tritt aber in diesem Falle sofort nach Entfernung der Statocysten ein. Die decapoden Krebse haben fast ausnahmslos eine Statocyste und schwimmen gewöhnlich mit Hilfe dieses Organs und der Augen mit dem Bauch nach unten. Ohne statische Organe und von unten belichtet schwimmen sie auf dem Rücken, auch wenn bloß ein Auge vorhanden ist, nur die nächtlich lebende *Lyasmata* und der wenig schwimmende *Alpheus* entbehren des Lichtrückenreflexes. Ueber das Zusammenwirken des Lichtrückenreflexes mit statischen Reflexen vgl. S. 98. Die photoventrale Lage von *Branchipus grubii* hängt in erster Linie von dem unpaaren Ocellus, nicht von den Fazettenaugen ab. Werden die letzteren entfernt, so ist die Reaktion bei Belichtung von unten noch sehr deutlich, und die Tiere schwimmen dabei — vermutlich weil der Tonus der Rückenmuskeln durch die Amputation jener Augen verändert wird — in senkrechten Kreisen und mit dem gekrümmten Rücken dem Zentrum des Kreises zugewandt, so daß sie unten mit dem Bauch nach unten, oben mit dem Bauch nach oben orientiert sind. Nur mit den Fazettenaugen, aber ohne das Stirnauge, ist die Reaktion sehr schwach. Unter den Tracheaten haben sich der Wasserkäfer *Agabus bipustulosus* und Larven von Wasserkäfern, Libellen, Ephemeriden als photodorsal erwiesen.

**7.** Die kaulquappenartigen Larven der stockbildenden **Ascidie** *Amaroucium* haben an der Schwanzbasis ein laterales Auge. Wenn sie aus den Kolonien treten, sind sie zuerst für kurze Zeit photopositiv, werden aber bald negativ und bleiben so bis zur Festsetzung und Metamorphose. Plötzliche Verdunklung bewirkt eine Aenderung der Bewegungsrichtung, also eine Fluchtbewegung, wobei positive Tiere zur abocularen, negative zu ocularen Seite sich wenden. Sie sind so empfindlich, daß schon rasche Handbewegungen vor dem Mikroskop Schwanzbewegungen hervorrufen, die demnach skioptisch ausgelöst werden. Beim Schwimmen dreht sich die Larve beständig um die Längsachse, und wenn sie dabei asymmetrisch vom Licht getroffen wird, so muß das Auge alternierend im Hellen und im Dunkeln

sein. Das bewirkt die Einstellung in die Lichtrichtung, und diese wird beibehalten auch ohne weitere Reizung des Auges.

**8. Vertebrata.** Unter den Wirbeltieren finden sich viele Arten, welche eine ausgesprochene Vorliebe für eine bestimmte positive oder negative Lichtintensität haben. Wenn dabei auch meistens das Auge das entscheidende Organ ist, so sind doch unter den Fischen und Amphibien einige Fälle von Hautlichtempfindlichkeit bekannt. Der *Amphioxus* sammelt sich immer in der dunkelsten Ecke des Gefäßes, ist also negativ photopathisch. Belichtung des Vorderendes treibt ihn rückwärts, die des Hinterendes nach vorn. Man hat ihm früher einen hohen Grad von Lichtempfindlichkeit zugeschrieben, weil die Tiere eines Aquariums, die im Dunkeln plötzlich belichtet werden, den Sand verlassen und in größter Aufregung umherschwimmen. Es hat sich aber herausgestellt, daß dies darauf beruht, daß einige wenige Tiere durch das Licht aufgeschreckt werden, dann aber die übrigen berühren und den Aufruhr veranlassen. In Wirklichkeit ist der *Amphioxus* wenig lichtempfindlich und antwortet nur auf Zunahme der Lichtmenge. Hat er sich an das Tageslicht gewöhnt, so reagiert er oft überhaupt nicht auf einen Sonnenstrahl. Der große Pigmentfleck am Vorderrande des Gehirns und überhaupt die vorderen 3 Kopfsegmente sind unempfindlich. Das Licht wird wahrgenommen von den hinter dem Kopf in der ganzen Länge des Rückenmarks verteilten Ocellen (s. Kapitel Augen), und da diese im ersten Viertel und im hintersten Viertel desselben besonders zahlreich sind, so ist hier die Empfindlichkeit größer als in der mittleren Region. Am stärksten empfindlich ist das erste Medullarviertel. Die Haut als solche ist nicht lichtempfindlich.

Dagegen ist die Haut mancher Fische und Amphibien mit stark reduzierten Augen durch Licht sehr reizbar, so bei dem in amerikanischen Höhlen lebenden blinden Fisch *Amblyopsis spelaeus* (75 g). Werden Individuen dieser Art aus dem Dunkeln ins Helle gebracht, so werden sie unruhig und sammeln sich stets in viel größerer Individuenzahl in dem dunklen, als in dem hellen Teil des Aquariums. Junge Exemplare, bei denen das Auge noch als schwarzer Punkt dicht unter der Haut hindurchschimmert, sind empfindlicher als ausgewachsene, deren rudimentäres Auge von außen nicht mehr sichtbar ist. Diese höhere Empfindlichkeit bleibt auch nach Entfernung der Augen, hat also mit diesen nichts zu tun, und zwar scheinen alle Regionen der Haut diese Eigenschaft zu besitzen. Ganz ähnlich verhalten sich *Ammocoetes*-Larven von 7 cm Länge, welche ja hinsichtlich der stark rückgebildeten, tief unter der Haut liegenden Augen auf derselben Stufe stehen wie jene Höhlenfische. Ihre Haut ist lichtempfindlich vermutlich durch die freien Nervenendigungen, und zwar am Schwanz mehr als weiter nach vorn, einschließlich der Region des Augenflecks. Wirft man Sonnenstrahlen auf das ruhende Tier, so schwimmt es fort, und zwar besonders wenn der Schwanz getroffen wird. Sogar an einem enthaupteten Tiere läßt sich diese Schwanzempfindlichkeit feststellen. Da die Tiere sich mit dem Kopf voran in den Sand einbohren, so ist diese Eigentümlichkeit begreiflich. Werden sie im Dunkeln plötzlich belichtet, so schrecken sie auf und verkriechen sich in der dunkelsten Ecke. Die Tiere sind photodynamisch, d. h. die Schnelligkeit der Bewegung hängt von der Lichtintensität ab: in der Nähe des Lichts bewegen sie sich schneller von ihm fort als in einiger Entfernung. Dies gilt auch für Individuen mit durchschnittenen Optici, was nicht aus-

schließt, daß unter normalen Verhältnissen die Augen die Lichtempfindlichkeit unterstützen. Die Knochenfische sind als Larven und im ausgewachsenen Zustand im allgemeinen keinen optischen Zwangsbewegungen unterworfen; nur bei den Fluchtreflexen läßt sich eine solche häufig feststellen. Pelagisch lebende junge Fische oder solche, welche sich zwischen Algen aufhalten, flüchten dem Lichte, d. h. dem offenen Wasser zu, während aufgeschreckte Bodenfische sich nach der dunklen Seite begeben, so z. B. *Amiurus nebulosus*, welcher sich dabei so in den Schatten legt, daß der Kopf dem Lichte zugekehrt ist. Manche Fischarten verhalten sich als pelagische Jugendformen positiv, als benthonische Altersform negativ. Junge Aale gehen z. B. auf ein Licht zu, alte meiden es. Man benutzt diese Eigenschaft zum Fange der Aale, welche zum Laichen durch die Belte und den Sund ziehen, indem elektrische Lampen zwischen die Netze gehängt werden, um sie in diese hineinzutreiben.

Unter den **Amphibien** ist die Reizbarkeit der Haut durch Lichtstrahlen für *Proteus*, *Triton* und *Rana* nachgewiesen worden. Beim Frosch ist die Haut für das ganze Spektrum empfindlich. Eine direkte Bestrahlung der bloßgelegten Teile des Nervensystems bleibt ohne Wirkung. GRABER beobachtete, daß junge *Triton cristatus*, deren Kopf nach Entfernung der Augen mit schwarzem Wachs umhüllt wurde, sich mit Vorliebe im Dunkeln ansammelten. Eine ausgesprochene Phototaxis fehlt den Fröschen, die Angaben lauten daher sehr widersprechend. Während die deutschen *Rana*-Arten in der Mehrzahl der Individuen die dunkle Ecke des Käfigs aufsuchen und das rote Licht dem grünen oder blauen vorziehen, verhalten sich die amerikanischen *R. virescens*, *pipiens* und *clamata* umgekehrt. Eine Vorliebe für das Licht spricht sich darin aus, daß nach WERNER die braunen *Rana*-Arten und *Bufo vulgaris* nur bei Sonnenschein sich paaren. Die Kaulquappen der Frösche sind im allgemeinen indifferent gegen Lichtreize, nur wenn sie auf kleinen Raum dicht zusammengedrängt werden, verhalten sie sich häufig positiv (364). Die Larven des Höhlensalamanders *Spelerpes maculicaudus* und von *Necturus maculatus* sind negativ, diejenigen von *Amblystoma punctatum* positiv; letztere auch nach Entfernung der Augen. Im ausgewachsenen Zustande ist letztere Art negativ. Bei den Amnioten kann man nicht mehr von Zwangsbewegungen, die durch das Licht ausgelöst werden, sprechen. Sie beherrschen mit ihren Augen so sehr ihre Umgebung, daß sie sich unbekümmert um die Lichtverhältnisse bald nach dieser, bald nach jener Richtung hinwenden. Nur bei den Fluchtbewegungen bewegen sich viele Arten instinktiv ins Dunkle. Unter den Reptilien sind viele Arten sehr wärmebedürftig und kommen daher bei Sonnenschein aus ihren Verstecken hervor.

### III. Eine Umkehr der phototropischen Reaktionen

läßt sich bei vielen Tieren durch künstliche Reizung (Chemikalien, Temperatur, Erschütterung u. a.) erzielen oder in Anpassung an wechselnde äußere oder innere Verhältnisse beobachten. Z. B. werden der negative *Gammarus pulex* und andere Amphipoden positiv durch Zusatz von Kohlen-, Salz-, Oxal-, Essig- und andere Säuren. Dasselbe gilt für die negativen Ephemeridenlarven, auf die auch Spuren von JKa, KCl, Alkohol, zuweilen auch von Alkalien in demselben Sinne wirken. Ein positiver *Diaptomus* kann durch Strychnin negativ gemacht

werden; ein indifferenten wird durch Coffein positiv, und darauf durch Atropin (nicht durch Strychnin) negativ. *Gammarus mucronatus* ist negativ, wird aber durch Erhöhung der Wassertemperatur positiv. Die *Orchestia*-Asseln sind positiv und werden durch Erhöhung der Temperatur noch ausgeprägter positiv, während Herabsetzung der Temperatur sie negativ macht. Verdünnt man das Seewasser, so schwimmen die oben geschilderten *Palaemonetes*-Larven in der Mehrzahl der Individuen vom Lichte weg, ohne aber ihre Körperrichtung zu ändern, das Kopfbende bleibt also vom Lichte abgekehrt. Die Nauplien von *Tanymastix lacunae* (Branchipodide) sind während der ersten 5 Tage ihres Lebens positiv, später indifferent. Werden sie nun irgendwie schwach gereizt, so kehren sie dem Lichte die Bauchseite zu und schwimmen bei stärkerer Reizung auf dieses zu. Positive Nauplien von *Balanus perforatus* werden durch Temperaturzunahme negativ und negative noch mehr negativ; umgekehrt macht Temperaturabnahme die negativen Nauplien positiv. Sehr merkwürdig verhält sich die Ostracode *Cypridopsis vidua*. Das Tier ist an sich negativ phototaktisch, wird aber durch jede Berührung, Wassererschütterung oder sonstigen mechanischen Reiz positiv. Hält man ein Licht an das eine Ende eines länglichen Gefäßes und setzt das Tier mit einer Pipette in die Mitte desselben, so bewirkt der hierbei ausgeübte mechanische Reiz ein Wandern auf das Licht zu; sobald das Tier die Wand des Gefäßes erreicht hat, kehrt es um und wandert vom Licht ab, bis es auf die gegenüberliegende Wand stößt. Durch die Berührung mit dieser wird das Tier wieder positiv usf., bis Ermüdung eintritt. Befindet sich das Tier in der positiven oder in der negativen Phase, so kann man es durch Umstellung des Lichtes stets zur Umkehr zwingen. Sind die Individuen lange in direktem Sonnenlicht gewesen, so sind sie so negativ, daß sie durch Erschütterung sehr schwer positiv gemacht werden können. Daphnien gehen sehr leicht aus dem dunkeladaptierten Zustand, in dem sie negativ sind, in den helladaptierten über, wodurch sie positiv werden. Daher ihr oft so wechselvolles Verhalten. Die positive *Daphnia pulex* kann man zuweilen durch mehrfaches Aufziehen in einer Pipette oder durch Erhöhung der Wassertemperatur bis auf ca. 25° C negativ machen. Diese Art wird ferner negativ durch die ultravioletten Strahlen einer Quecksilberlampe. Diese negative Reaktion ist sehr ausgesprochen, läßt sich aber durch Zusatz von etwas CO<sup>2</sup> oder HCl in ihr Gegenteil umkehren. Werden Daphnien mehrere Tage im Dunkeln gehalten, so sind sie zunächst für 1—1½ Stunden ausgesprochen negativ gegen diffuses Tageslicht. Darauf werden sie zuerst indifferent, dann allmählich positiv. Auch solche Tiere, die im Winter frisch gefangen und in Zimmertemperatur gebracht werden, sind meist zuerst negativ. Durch Zusatz von etwas Gelatine oder Quittenschleim werden solche negative Tiere in wenigen Sekunden ausgesprochen positiv. Plötzliche Verdunkelung oder plötzliche Steigerung der Lichtintensität macht positive oder indifferente Daphnien negativ, wenngleich nur für ganz kurze Zeit, während durch jede Aenderung der Viskosität des Wassers eine bleibende Umkehr hervorgerufen wird. Nur Weibchen mit Ehippien bleiben zuweilen trotz des Quittenschleims negativ. Diese Substanz und Gelatine wirken nicht als chemische Reizmittel, sondern durch Aenderung der inneren Reibung des Wassers, d. h. des Widerstandes gegen eine Verschiebung der Wasserteilchen.

Der Einfluß der Farben auf die Bewegung der Daphnien wird später geschildert werden. Er läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die rote Hälfte des Spektrums die Tiere positiv, die blaue sie negativ macht. Diese auf den ersten Blick wenig einheitlichen Reaktionen lassen sich aus der Biologie verstehen. Die *Daphnia pulex* liebt das Licht, weil sie an der Oberfläche der Gewässer kleine Algen und anderes Planktonmaterial findet. Wird das Licht zu grell, was in der Natur gleichbedeutend mit erhöhter Wassertemperatur zu sein pflegt, so werden sie negativ. Ferner veranlaßt fast jeder ungewohnte Reiz (Kälte, Quittenschleim, Erschütterung) eine Fluchtbewegung, also in den meisten Fällen eine Negativierung, nur bei zufällig negativen Tieren eine Positivierung. Bei *Leptodora hyalina* scheint der Hunger stärker die Bewegungen zu beeinflussen als das Licht; sie folgen den Cyclops-Schwärmen und werden daher in den großen Schweizer Seen fast nur nachts an der Oberfläche angetroffen, während sie in Teichen von geringer Tiefe im hellsten Sonnenschein ebendort in Massen vorkommen.

Hemmungen oder Umkehrungen der gewöhnlichen Phototropismen sind auch von den Insekten bekannt. Die Kleiderlaus (*Pediculus vestimenti*) ist im ausgehungerten Zustand, wenn sie 2—4 Tage lang kein Blut gesogen hat, positiv; ist sie aber vollgesogen oder wird sie beunruhigt, etwa durch Stoßen, Druck, Hitze, so wird sie negativ. Bei den verlausten Soldaten findet man die Tiere morgens viel weniger außen an den Kleidern sitzen als abends, denn sie haben sich während der Nacht vollgesogen und halten sich daher in den Falten der Kleider auf. An Leichen sitzen sie auf der Außenseite der Kleider, weil sie an diesen nicht saugen und daher hungrig werden. Sehr hungrige Tiere wandern so lange planlos umher, bis sie zufällig in die Nähe eines Menschen kommen und diesen riechen. Auch die Bettwanzen sind im allgemeinen lichtscheu. Sie sammeln sich an der dunkelsten Stelle oft in großen Scharen an. Das erste Tier hat z. B. den Schatten eines Nagels aufgesucht, das zweite legt sich in den Schatten des ersten, usf. Sind sie aber sehr hungrig, so kann man sie im hellsten Sonnenschein umherwandern sehen. Der Ohrwurm (*Forficula auricularia*) meidet das Licht; seine Neigung, sich in enge Spalten zu verkriechen, ist aber so groß, daß er sie, auch wenn sie belichtet sind, aufsucht. Die positive *Ranatra* kann durch Dunkelheit, Kälte und Kontaktreiz negativ gemacht werden. Bei dem positiven Ameisenlöwen ist der thigmotaktische Reiz stärker als der vom Licht ausgeübte; das Tier kriecht daher in einem Spalt unter Umständen vom Lichte fort. Die Raupen von *Hypochrita jacobaea* sollen auf schwarzem Grund positiv, auf weißem negativ sein. Sehr interessant sind die Versuche von SZYMANSKI, welcher die negativen Küchenschaben (*Blatta orientalis*, 1½-jährige männliche Larven) dadurch vorübergehend positiv machte, daß er ihnen in der dunklen Ecke des Käfigs elektrische Schläge erteilte, so daß sie ins Helle flüchteten. Nach einer Anzahl von Schlägen, welche je nach der individuellen Lernfähigkeit zwischen 16 und 118 schwankten, kehrten sie schon an der Grenze der dunklen Zone um, ohne sich einem Schlage ausgesetzt zu haben. Es war also eine Ideenassoziation der Begriffe Dunkel und Schlag entstanden, und diese wurde 1—4 Stunden gedächtnismäßig festgehalten. Auch das Wiedererlernen am neunten Tage ging schneller vor sich als die erste Erlernung, z. B. bei einem Tier nach 7 Schlägen statt beim ersten Mal nach 37.

#### IV. Vertikalwanderungen der Planktonten.

Wir besprechen an dieser Stelle die Vertikalwanderungen der Planktonten, weil sie zweifellos in erster Linie durch den Wechsel von Tag und Nacht ausgelöst werden. Die Nauplien von *Balanus* sind, wenn sie aus dem Dunkeln oder aus schwachem Licht an helles Tages- oder Sonnenlicht gebracht werden, zunächst positiv. Nach einigen Minuten fangen die ersten Individuen an negativ zu werden und im Laufe einer halben Stunde werden sie alle negativ. Bringt man sie wieder in schwächeres Licht, so werden sie wieder positiv. Sehr viele pelagische Tiere verhalten sich ebenso, und so erklären sich nach LOEB die täglichen Wanderungen der Planktontiere im Meer und im Süßwasser: das starke Licht macht sie negativ und treibt sie in die Tiefe, während das schwache Licht am Abend oder in der Nacht sie wieder nach oben zieht. Die Wanderung nach unten wird so lange anhalten, bis sie in eine Zone kommen, welche indifferent wirkt, d. h. die normale horizontale Schwimmbewegung auslöst. In dieser Zone bleiben sie so lange, bis das von oben einfallende Licht abnimmt und sie dadurch wieder positiv macht. Die LOEBsche Annahme einer zweimaligen Aenderung des phototaktischen Vorzeichens im Laufe von 24 Stunden, welche über die Ursachen dieser Aenderung nichts aussagt, läßt sich wenigstens für die Cladoceren ersetzen durch die Auffassung, daß eine bestimmte optimale Lichtmenge eine horizontale Schwimmbewegung auslöst, während bei geringerer Lichtmenge die natürliche Aufwärtsbewegung durch den Ruderschlag der Antennen erfolgt. Diese muß das Tier an die Oberfläche des Wassers oder in seine Nähe bringen. Nachdem es hier eine Zeitlang sich aufgehalten hat, wird es durch die Zunahme des Tageslichts oder durch Reize der Oberfläche in die Tiefe getrieben. Wahrscheinlich spielt hierbei das Bedürfnis nach Ruhe, also Ermüdung infolge der Ruderarbeit die Hauptrolle, indem das Tier sich einfach durch seine Schwere bis zur optimalen Zone herabsinken läßt. BURCKHARDT fand, daß die Süßwasserbewohner im Hochsommer tiefer herabsinken als im Winter, weil die höher stehende Sonne das Licht bis in größere Tiefen vordringen läßt. Die Größe der Vertikalwanderung wechselt von Art zu Art je nach dem Lichtbedürfnis. Nach RUTTNER steigen *Cyclops*, *Hyalodaphnia kahlbergensis*, *Bosmina coregoni* im Plönersee Ende Juli nur bis einen Meter herab, *Leptodora hyalina* bis 2 m, Calaniden bis 15 m. CHUN schätzte die täglich durchlaufene Wasserschicht der marinen Planktontiere auf 30–50 m, sie ist aber häufig viel größer. So wandert *Calanus finmarchicus* in der San Diego-Bucht (Kalifornien) bis zu 400 Faden Tiefe und durchmißt dabei Temperaturen von 21–9° C. Diese Art liebt eine tiefe Dämmerung und hält sich daher von 6 Uhr morgens bis 6 Uhr abends in größerer Individuenzahl in 200 Faden auf, steigt dann zur Oberfläche, um noch während der Nacht wieder hinabzuwandern. Diese letzte Phase ist also wohl einfach eine Ermüdungserscheinung. Ähnliche Beobachtungen liegen von anderen Planktonten vor. Die meisten Cladoceren sind „Nachtwanderer“ d. h. sie halten sich nachts in den obersten Schichten, am Tage in der Tiefe auf. Nach HOFER finden sich im Bodensee nachts ungefähr 60mal so viel Organismen an der Oberfläche als am Tage. *Bosmina coregoni* und *Daphnia cucullata* sind „Dämmerungswanderer“, welche während der Abend- und Morgen-

dämmerung sich in großen Mengen an der Oberfläche ansammeln, die übrige Zeit mehr in der Tiefe leben.

Die täglichen Wanderungen lassen sich nicht direkt beobachten, sondern sie werden erschlossen aus der Tatsache, daß man nachts viel mehr Individuen fängt an der Oberfläche als am Tage. Dies könnte nach der Meinung einiger Forscher, darauf beruhen, daß Crustaceen und andere mit Augen versehene und rasch bewegliche Planktonen (Sagitten, Fischlarven) bei Tage das Netz sehen und ihm ausweichen. Einem Netz mit großem Durchmesser können aber diese kleinen Tiere nicht entfliehen, und trotzdem werden sie in bestimmten Zonen besonders zahlreich angetroffen. Diese Wanderungen kommen also sicherlich vor. Sie zeigen begreiflicherweise manche Besonderheiten je nach den Arten, dem Geschlecht, den Jahreszeiten und den örtlichen Verhältnissen, über die der Leser sich in STEUERS Planktonkunde S. 346, 375 orientieren mag. Das Phytoplankton, die Nauplien der Copepoden und die meisten Rädertiere vollführen in den Süßwasserseen keine Wanderungen. Aus allen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen möchte ich schließen, daß die Vertikalwanderungen in erster Linie von der Lichtintensität abhängen, also photopathische Erscheinungen sind, und daß sie nur wenig von der Temperatur oder der Viskosität des Wassers beeinflußt werden. Daher finden sie auch unter dem Eise statt, wenn die Schneedecke einige Quadratmeter entfernt wird. Ueber die biologische Bedeutung dieser Wanderungen ist wenig bekannt. Nach BURCKHARDT sollen sie dazu dienen, die Planktonen der Seen aus dem Seichtwasser fernzuhalten, welches durch die Brandung, Temperaturschwankungen und gefräßige Tiere manche Gefahren aufweist. Da aber auch die Tiere der Hochsee wandern, sehe ich den Vorteil darin, daß das Wohngebiet vergrößert und die Möglichkeiten der Ernährung dadurch vervielfältigt werden.

Bezüglich der Wirkung des Spektralfarben auf Tiere vgl. das Kapitel über Farbensehen.

## V. Allgemeine Ergebnisse über die Wirkungen des Lichts auf Organismen und Kritik der Phototropismenlehre.

1. Das Licht wirkt auf anorganische und lebende Körper in der verschiedensten Weise ein. Bei den ersteren ruft es physikalische und chemische Veränderungen hervor, die ohne Empfindungen verlaufen; bei den letzteren erregt es Empfindungen, welche die Lebenserscheinungen in der mannigfaltigsten Form beeinflussen. Dabei spielt sowohl die Intensität des Lichts, wie seine Zusammensetzung aus verschiedenen Farben eine Rolle. Die Lichtreaktionen der Organismen sind ganz überwiegend nützlich, also Anpassungen. Nur die ultravioletten Strahlen wirken auf die Gewebe der Tiere schädlich ein, so daß vielfach Pigment als Schutz gegen sie gebildet wird.

2. Die Pflanzen sind in weit höherem Maße vom Lichte abhängig als die Tiere. Nur sie benutzen das Licht zur Assimilation, indem sie seine Bewegungsenergie umsetzen in chemische Energie und aus  $H^2O$ ,  $CO^2$  und N-Verbindungen Eiweiß aufbauen. Ihr ganzer Stoffwechsel steht unter der Herrschaft des Lichts, während eine solche assimilatorische Beziehung in der Tierwelt, wie wir oben sahen, nur in ganz unbedeutendem Grade für das Blut der Säuger nachgewiesen ist. Auch die Färbung der Pflanzen wird durch das Licht bedingt. Die Land-

und Flachwasserpflanzen sehen grün aus, um die roten Strahlen des direkten Sonnenlichts durch das Blauchlorophyll und das diffuse Tageslicht durch das Gelbchlorophyll zu absorbieren. Ebenso sind die Blau-, Braun- und Rotalgen komplementär zu den in ihren Wohngebieten vorherrschenden Strahlen gefärbt, um diese besonders ausnützen zu können. Ferner ist das Wachstum und die Formbildung der Pflanzen in hohem Maße abhängig vom Licht. Abgesehen von einigen Ausnahmen ergrünen sie nur im Licht; die Blätter und Zweige zeigen eine deutliche Licht- und Schattenseite, und das Auftreten der Geschlechtsorgane und bestimmter Formen der Blätter und Blüten hängt vielfach von der Lichtintensität ab. Durch die sog. „Schlafbewegungen“ (Photonastien) stellen sich viele Blätter und Blüten teils durch das Wachstum, teils durch Aenderungen des Turgors zum Lichte ein, wobei es nicht auf dessen Einfallsrichtung ankommt, während bei den phototropischen Bewegungen der Flagellaten und Schwärmsporen sowie der Keimlinge, Blüten und Zweige die Richtung der Lichtstrahlen von entscheidender Bedeutung ist. Das Wachstum und die Formbildung der Tiere sind zwar bei einigen sessilen Arten etwas abhängig vom Lichte, vollziehen sich aber im allgemeinen ganz unabhängig von ihm. So zeigt sich eine Uebereinstimmung beider Reiche nur darin, daß auch die Tiere sehr oft eine Licht- und eine Schattenseite besitzen und daß die phototropischen Erscheinungen bei ihnen weit verbreitet sind. Dafür besitzen die Tiere in den Augen „Sehorgane“, welche sich weit über die dumpfe Lichtempfindung der Pflanze erheben, und in den Pigmenten stehen ihnen wichtige Hilfsmittel im Kampf ums Dasein zu Gebote. Die Ausnutzung des Lichts geschieht bei Pflanzen und Tieren in so verschiedener Weise, daß man jene Uebereinstimmungen nur als Konvergenzen deuten kann, wobei man von der Anschauung ausgehen mag, daß sie sich auf der Lichtempfindlichkeit des Protoplasmas als gemeinsamer Grundursache aufbauen. Die pigmentreiche Rückenseite eines Tieres, welche als Färbung wirkt und das Licht möglichst vom Eindringen in den Körper abhält, läßt sich in keiner Weise mit der Oberseite eines Blattes vergleichen, die gerade für das Eindringen der Strahlen eingerichtet ist. Bezüglich der tierischen Phototropismen stimme ich ERHARD bei, der im Gegensatz zu LOEB sie nicht für identisch mit den pflanzlichen hält. Das geht schon daraus hervor, daß die Protozoen im allgemeinen nicht phototrop sind und dieses erst werden, wenn sie sekundär Algen oder gewisse Pigmente in sich aufnehmen. Bei den Metazoen werden die Phototropismen immer durch das Nervensystem vermittelt, indem Pigment auf die Hautnerven einwirkt oder indem das Auge die Bewegungen reguliert. Das Maximum der phototropischen Bewegungen liegt bei Tieren im Gelbgrün bis Grün, bei den meisten Pflanzen im Blau oder Violett. Es liegen also ganz andere Verhältnisse in beiden Reichen vor, und ich bin überzeugt, daß eine nähere Untersuchung dies auch für die Hydroidpolypen bestätigen wird.

3. In phylogenetischer Hinsicht lassen sich diese Gedanken in folgender Weise auswerten. Die ungeheuerere Abhängigkeit der Pflanzen vom Licht läßt vermuten, daß bei der Entstehung der ersten Lebewesen, der I, S. 30 erwähnten Probien, neben hohen Temperaturen auch das Licht eine Rolle gespielt hat. Die Untersuchung des Stoffwechsels mariner autotropher Bakterien verspricht nach dieser Richtung wichtige Aufschlüsse. Die Entwicklung der chlorophyllhaltigen Flagellaten zu

chlorophyllosen Amöben wird eingetreten sein in Anpassung an das Leben im Schlamm und an anderen dunklen Wohnplätzen, wo tote organische Substanz, aber nur wenig Licht vorhanden war. So erklärt es sich, daß die meisten Protozoen sehr wenig oder gar nicht lichtempfindlich sind. Erst auf höherer Stufe hat die Tierwelt die Lichtempfindlichkeit neu erworben und dabei ganz andere Wege eingeschlagen als die Pflanzen. Die Phototropismen der Tiere sind wie die der Pflanzen Anpassungen, aber sie sind vielseitiger, denn sie dienen nicht nur dem Aufsuchen der Nahrung, sondern auch vielfach als Flucht- und Schreckbewegungen. Es hängt dies mit der freien Beweglichkeit zusammen, und daher finden wir ähnliche Erscheinungen auch bei den pflanzlichen Flagellaten und Schwärmsporen.

4. Die Ansichten gehen darüber auseinander, ob die Phototropismen der Tiere zwangsmäßig verlaufen, wie die gewöhnlichen Reflexe und die Kettenreflexe (Instinkte) oder ob das nicht zutrifft. Im letzteren Falle müßten sie abhängig sein von einer Fähigkeit, zu lernen, Erfahrungen zu sammeln oder zu überlegen, also von einem gewissen Grade von Verstand. Den Wirbeltieren fehlen Phototropismen, abgesehen von Jungfischen und Kaulquappen, und wo bei Gliederfüßlern (Bienen, Ameisen) solche höhere psychische Eigenschaften vorkommen, sind die Phototropismen wenig ausgeprägt. Schon diese Tatsache spricht dafür, daß solche Bewegungen zwangsmäßig sind. Es geht dies ferner daraus hervor, daß fast alle unter gleichen Verhältnissen lebenden Individuen einer Art sich gleich verhalten. Wenn einige Tiere sich zuweilen anders benehmen als die Mehrzahl, so erklärt sich dies aus individuellen Unterschieden. Sie werden bedingt durch die genetische Konstitution (Rassenunterschiede), durch Hunger, Ermüdung, Häutungen, Altersstadien, krankhafte Zustände und innere Verhältnisse; ferner durch äußere Faktoren (Temperatur, einseitige oder allseitige Belichtung, Lichtintensität u. a.), denen die Individuen in ungleichem Maße ausgesetzt waren und die die Reaktion umkehren oder modifizieren können. Man braucht demnach in solchen Fällen seine Zuflucht nicht zu „Stimmungen“, d. h. zu unkontrollierbaren psychischen Zuständen zu nehmen. Ebenso können wir hier absehen von den durch Erfahrung beeinflussbaren Reflexen (vgl. I, S. 380), da diese nur für höhere Tiere nachgewiesen sind. Ganz irrig ist die Auffassung, daß die Tropismen sehr labil sein müßten, weil der Nervenreiz über ein Gehirn oder ein anderes kompliziertes Zentrum geleitet wird, denn auch diese arbeiten maschinenmäßig. Durch Erfahrung wird der tropistische Reflex vielleicht in einzelnen Fällen verstärkt oder beeinflusst — wenn die Eidechse gelernt hat, daß die Sonnenstrahlen warm sind, wird sie um so lieber sich ihnen aussetzen —, die vielen Tropismen ganz junger Tiere beweisen aber, daß solches Lernen nicht nötig ist. Aus der Zwangsmäßigkeit erklärt es sich, daß die Tropismen zuweilen unter ungewohnten Verhältnissen schädlich ausfallen. So beobachtete ich, daß große Mengen der Wanze *Pentatoma rufipes* bei Zinnowitz an der Ostsee in die vom Sonnenlicht grell beschienenen Brandungswogen flogen und dabei zugrunde gingen. Der Flug nächtlicher Insekten in die Flamme und von Tagsschmetterlingen gegen die Schneefelder der Alpen gehört ebenfalls hierher.

5. Die LOEBSche Phototropismenlehre ist im wesentlichen richtig, und die neuerdings vielfach gegen sie durch v. HESS, v. BUDDENBROCK, ALVERDES, ERHARD, MAST u. a. erhobenen Vorwürfe sind hinfällig, wenn man darunter „zwangsmäßige Orientierung gegen bzw.

zwangsmäßige Progressivbewegungen zu oder von einer Lichtquelle“ und die Auffassung versteht, daß die erste Einstellung in die Lichtrichtung durch eine Asymmetrie der Erregung, welche auf die Bewegungsmuskeln einwirkt, zustande kommt. Das Tier merkt, daß das eine Auge oder die eine lichtempfindliche Körperseite mehr beleuchtet wird als die andere, und es dreht sich dann so, daß es symmetrisch erregt wird. Es ist zuzugeben, daß LOEB in einigen Punkten zu weit gegangen ist. Ich wies schon darauf hin, daß der tierische und pflanzliche Phototropismus nicht identisch sind, wie LOEB meinte. Er faßt ferner einen Organismus zu grob-mechanisch als „chemische Maschine“ auf. Die Lichtreaktionen sind meist nicht einfache Reflexe, sondern Kettenreflexe (Instinkte), die auf dem zweckmäßigen Zusammenarbeiten vieler Muskeln auf Grund eines komplizierten Nervensystems beruhen. Aber auch diese komplizierte Maschinerie, welche den Phototropismen zugrunde liegt, arbeitet zwangsmäßig, und es spricht nichts dafür, daß

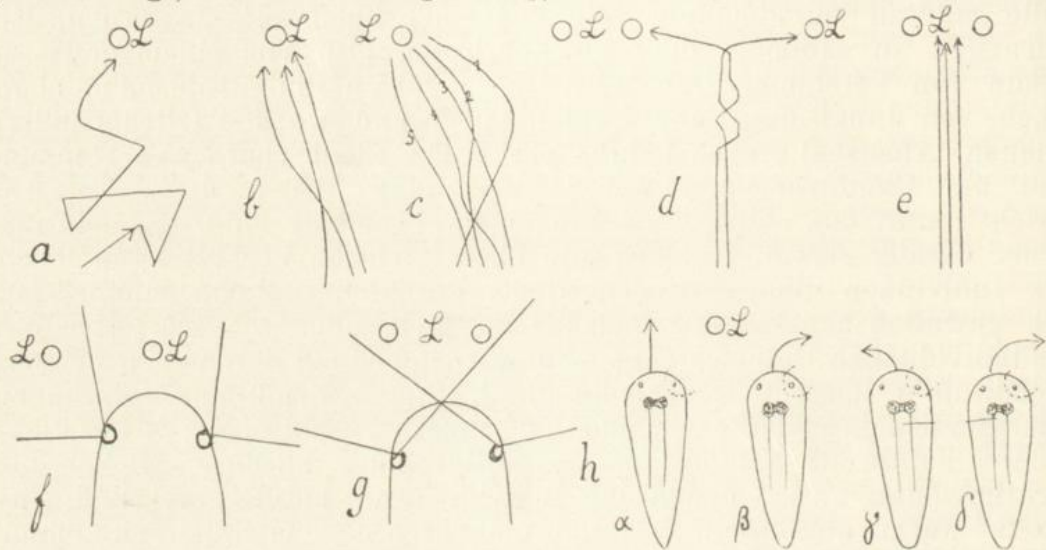


Fig. 371. Schemata zur Bewegung phototropischer Tiere. a photopathische Bewegung. b–g Phototaxien. b bei einem Licht, c–g bei zwei Lichtern. c Kriechspuren von 5 Individuen der Nemertine *Oerstedia dorsalis*. d Bewegung von *Daphnia*, Amphipode *Podocerus falcatus*, Zoölarven. Beide Lichter werden zuerst als eins, später getrennt wahrgenommen. e Beide Lichter stehen so nahe, daß sie als eins erscheinen. f, g Augen mit verschiedenen Sehfeldern. h Planarien, denen ein Auge entfernt und bei  $\gamma$ ,  $\delta$  auch die Halsnerven der einen Seite durchschnitten wurden. In  $\alpha$  kriecht das Tier gerade aus, weil das linke Auge kein Licht sieht; in  $\beta$  wendet es sich vom Licht ab; in  $\gamma$  und  $\delta$  Flucht nach der nichtdurchschnittenen Seite. L Licht. b–e nach V. BUDDENBROCK, h nach Schilderung von ERHARD, sonst Orig.

höhere psychische Eigenschaften, die eine Verstandestätigkeit voraussetzen, bei ihnen mitwirken. Ganz vereinzelt mag dies der Fall sein, wie das oben erwähnte Beispiel der „bestraften“ Schaben nach SZYMANSKI dartut. LOEB hat irrtümlicherweise den adaptiven Charakter der Phototropismen bestritten, obwohl er in sehr vielen Fällen klar zutage tritt. Wenn man die Lebensweise eines niederen Tiers kennt, kann man meist seine Reaktionsweise voraussagen. Dunkelformen sind negativ, Lichtformen positiv. Bei Ueberreizung oder bei Gefahr tritt eine Umkehr in die gegenteilige Bewegung ein. Der Leser vergleiche die Erklärung zu 371 h. LOEB hat ferner unnötigerweise angenommen, daß die Beibehaltung der geradlinigen Fortbewegung von der Fortdauer der symmetrischen Erregung abhängt. Tiere mit nur einem Auge oder einer Statocyste bewegen sich aber sehr oft geradlinig, weil die Muskulatur

beider Körperseiten an ein symmetrisches Zusammenspiel gewöhnt ist, und weil die nichtverletzten Sinnesorgane kompensatorisch für das ausgeschaltete Organ eintreten. Für eine Uebertreibung der Tropismenlehre halte ich die LOEBsche Auffassung, daß die phototropischen Tiere andauernd in diesem Erregungszustande bleiben, wenn die Beleuchtung sich nicht ändert. Die Erfahrung lehrt, daß alle derartigen Geschöpfe nach einiger Zeit indifferent gegen das Licht werden, nachdem sie in die Zone optimaler Lichtfülle gelangt sind. Die Daphnien oder die jungen Raupen bewegen sich so lange nach oben, bis sie in diese Region gekommen sind. Dann fischen die ersteren horizontal das Wasser ab, und die letzteren nehmen bald diese, bald jene Stellung zum Lichte ein. Eine dauernde Parallelstellung zum Lichteinfall wäre höchst unpraktisch, denn dann müßten die Tiere immer mit dem Kopf hinter der Sonne herlaufen. Die phototropische Erregung ist demnach keine

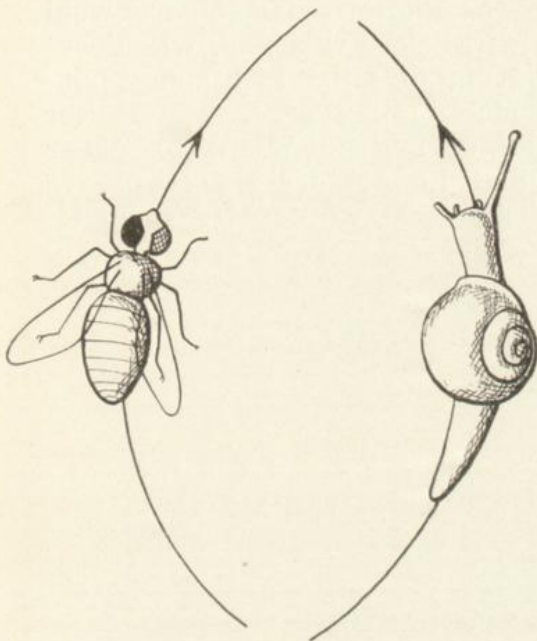


Fig. 372.

Fig. 372. Schemata der Kreisbewegung von einseitig geblendeten Tieren infolge der Tonuswirkung der Augen. Die Tiere sind von oben belichtet. Die Schnecke zeigt gleichseitige Tonuswirkung und dreht sich nach der verletzten Seite. Das Insekt zeigt gekreuzte Tonuswirkung und dreht sich nach der normalen Seite. Nach V. BUDDENBROCK.

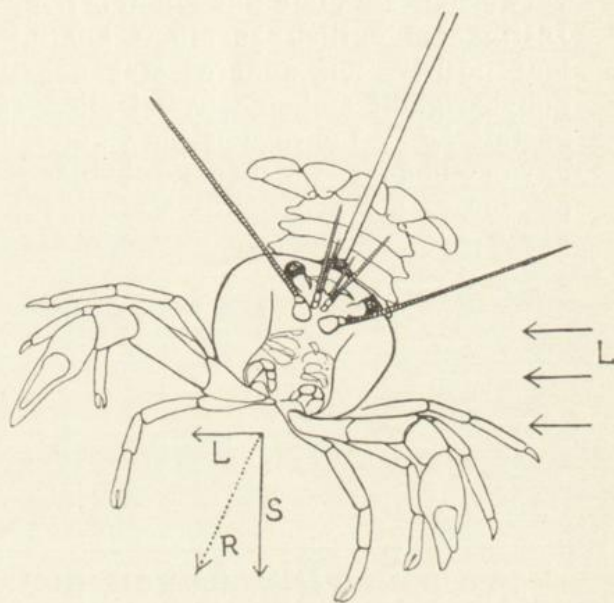


Fig. 373.

Fig. 373. Flußkrebs, nach links schief gestellt und von links stark belichtet. Ruhelage in der Resultante (*R*) beider Reize. *L* Lichtrichtung, *S* Schwererichtung. Nach KÜHN.

dauernde, sondern tritt nur ein nach Intensitätsschwankungen, und zwar gleichgültig, ob ein Auge (365 b–e, 371, 372) oder zwei davon betroffen werden. Sehen wir von diesen Irrtümern der Tropismenlehre ab, so besteht sie nach meiner Ueberzeugung in der Hauptsache, so wie ich sie oben umgrenzt habe, vollkommen zu Recht, und man sollte dankbar anerkennen, wie sehr sie unser „Verständnis“ für die tierischen Handlungen bereichert und viele gesetzmäßige Zusammenhänge aufgedeckt hat. Sie wird auch durchaus bestätigt, wenn man ein Tier in die Mitte vor zwei Lichter stellt. Wenn die Augen ein seitliches Gesichtsfeld haben, dann wird nur ein Licht auf die eine Netzhaut fallen, und das Tier wird auf dieses Licht zukriechen (371 c). Durch die Such-

bewegungen des Kopfes kommt es nicht selten vor, daß ein Individuum plötzlich seine Richtung ändert und auf das andere Licht zukriecht, weil dieses in seine Blickrichtung gefallen ist (c, 1 wollte erst nach rechts, ist aber dann nach links umgebogen). Stehen beide Lichter nahe beieinander, so wirken sie wie eins (e). Ist nur ein Auge vorhanden (*Daphnia*), oder haben beide Augen ein großes gemeinsames Gesichtsfeld (g), so wirken auch zwei etwas auseinanderstehende Lichter zunächst wie eins (d), und das Tier bewegt sich in der Mittellinie auf sie zu. Ist aber das Tier in die Nähe der Lichter gekommen, so wirkt bei den Kopfbewegungen plötzlich eins stärker als das andere, und das Tier dreht sich nach diesem herum. Buridans Esel war nur in der scholastischen Philosophie so dumm, daß er in der Mitte zwischen zwei Heubündeln verhungerte. In Wirklichkeit zwang ihn der Hunger zu Suchbewegungen, und diese führten ihn erst zu dem einen und dann zum andern Bündel. Man kann der Phototropismenlehre wohl vorwerfen, sie biete nur ein Wort, keine wirkliche Erklärung, wie dieser Instinkt eigentlich zustande kommt, warum dieselbe Lichtmenge einmal positiv, ein anderes Mal negativ oder indifferent wirkt. Dieser Schwierigkeit stehen wir bei allen Instinkten gegenüber. Wenn MAST anstatt jener Lehre den Satz aufstellt, daß die Art des Muskelreflexes davon abhängt, welcher Punkt der Retina gereizt worden ist, so bietet er uns nichts prinzipiell Neues, sondern nur eine etwas andere Form der Tropismentheorie.

## X. Kapitel.

### Die Augen der Evertebraten.

Wir geben zunächst eine morphologische Uebersicht über die Augen und augenähnlichen Organe der wichtigsten Wirbellosen einschließlich des *Amphioxus* und werden manche physiologische Betrachtungen direkt an sie anschließen. Im Kapitel XI soll dann eine vergleichende Uebersicht gegeben und geschildert werden, wie die Lichtsinnesorgane sich phyletisch entwickelt und ihre Leistungsfähigkeit gleichzeitig erhöht haben.

#### a) Protisten.

Unter den einzelligen Geschöpfen finden wir Lichtorganellen nur bei gewissen Flagellaten, und zwar sind sie weit verbreitet bei den Schwärmern der Algen, bei Euflagellaten und finden sich ferner bei einigen Peridineen. Unter den Euflagellaten kommen sie namentlich bei den mit Chromatophoren versehenen, sehr hochstehenden Familien der Euglenoiden und Volvocineen vor, doch sind auch farblose Gattungen mit ihnen versehen. Sie sitzen am Vorderende in der Nähe der Geißeln als ein roter Fleck, Stigma genannt, dessen plasmatischer Grundsubstanz zahlreiche rote ölartige Körperchen eingelagert sind, welche aus einer dem Chlorophyll verwandten Substanz, Hämatochrom