

weiterhin die zweckmäßigste Fragestellung ermöglichen. Darin liegt ihre große Fruchtbarkeit, aber darum ist auch bei ihrem weiteren Ausbau die große Gefahr vorhanden, daß den allgemeinen Schematen leicht spezielle Momente eingefügt werden, die das Schema nicht mehr als allgemein gültig bestehen lassen oder die gar direkt falsch sind. Der zur Ruhe gegangene große Meister hat sich daher in ihrer Ausgestaltung die vorsichtigste Beschränkung auferlegt. Er hat es z. B. vermieden, seine Begriffe der Assimilation und Dissimilation allzu speziell zu charakterisieren, obwohl wir ja sagen müssen, daß jede der beiden Phasen des Stoffwechsels eine große Summe von einzelnen speziellen chemischen Partialprozessen umfaßt. Das hat sich natürlich auch HERING selbst nicht verhehlt, aber er hat bei der geringen Kenntnis, die unsere Zeit noch von den chemischen Einzelvorgängen auch nur in einer einzigen Form der lebendigen Substanz besitzt, darauf verzichtet. Dadurch bewahrte seine allgemeine Grundvorstellung als ein einfacher schematischer Ausdruck der Tatsachen ihre unbedingte Richtigkeit und Anwendbarkeit auf alle speziellen Fälle. Selbstverständlich bedeutet das HERING'sche Schema von der Assimilation und Dissimilation nur ein Provisorium, und in diesem Sinne ist es auch von seinem Urheber nur gemeint. Die Zukunft wird die Aufgabe haben, die einzelnen Partialvorgänge immer feiner zu differenzieren und ihre Beteiligung bei der Einwirkung von Reizen auf das lebendige System für die verschiedenen Reizvorgänge zu ermitteln. Aber in der Formulierung dieser Aufgabe äußert sich gerade wieder die Fruchtbarkeit der HERING'schen Grundvorstellung, denn die Lösung derselben, die in unabsehbarer Zukunft liegt, umfaßt nichts weniger als das Problem der gesamten Physiologie, d. h. die Erforschung des Lebens.

Bonn, im September 1918.

Max Verworn.

*Nachdruck verboten.*

## Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen.

Von

J. S. Szymanski (Wien).

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Wien.)

Mit 16 Textfiguren.

(Der Redaktion zugegangen am 20. Februar 1918.)

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort . . . . .	106
I. Kap. Aktivität und Ruhe . . . . .	107
II. Kap. Die Methode . . . . .	109
III. Kap. Die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden . .	118
IV. Kap. Die Gesamtmenge von Aktivität und Ruhe in einem 24 stündigen Zyklus . . . . .	132
V. Kap. Die Schwankungen der Aktivitätsintensität . . . . .	138
VI. Kap. Die Schwankungen der Schlafintensität . . . . .	149
VII. Kap. Die Schwankungen der taktischen Bewegungen in Ab- hängigkeit von der Aktivitäts- bzw. Ruheperiode . .	154
VIII. Kap. Die Beeinflussung des Lernvorganges durch den Aktivi- täts- bzw. Ruhezustand . . . . .	158
IX. Kap. Das Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit	161

### Vorwort.

In einer Reihe von experimentellen Untersuchungen habe ich mich in den letzten Jahren mit dem Problem der Aktivität und der Ruhe bei Tieren und Menschen beschäftigt. (Vgl. Pflüger's Archiv, Jahrgänge 1914, 1918 und Biol. Centralbl. Jahrg. 1916.)

Die vorliegende Abhandlung bezweckt, die Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammenfassend darzustellen.

Obwohl die einzelnen Tatsachen von mir bereits veröffentlicht waren, besteht der Inhalt dieser Abhandlung keineswegs in einer bloßen Wiederholung des bekannten. Denn das Hauptproblem dieser Einzeluntersuchungen war das Verhalten einer bestimmten Tierart in bezug auf die Frage der Ruhe und Aktivität.

In der vorliegenden zusammenfassenden Untersuchung hingegen war das Augenmerk hauptsächlich auf die mit diesen Zuständen zusammenhängenden Probleme — unabhängig von der untersuchten Art — gerichtet; das betreffende Verhalten der einzelnen Arten lieferte bloß das Tatsachenmaterial für das Aufstellen der Hauptfragen, die weiter erforscht sein müßten, falls ein formeller Aufbau der Lehre von der Ruhe und Aktivität versucht sein sollte.

Diese Fragestellung bedingte, daß diese Untersuchung einen vorwiegend methodologischen Charakter trägt.

Die sämtlichen weiter beschriebenen Tierversuche wurden in dem physiologischen Institut der Wiener Universität angestellt.

Herrn Prof. Dr. A. KREIDL gebührt mein besonderer Dank für seine tatkräftige Unterstützung meiner wissenschaftlichen Bestrebungen.

Die Versuche an Säuglingen wurden an der ersten Frauenklinik der Wiener Universität ausgeführt. Dem Vorstand, Herrn Hofrat Prof. Dr. F. SCHAUTA will ich an dieser Stelle nochmals meinen verbindlichsten Dank für die Erlaubnis zum Anstellen der betreffenden Versuche an seiner Klinik aussprechen.

Schließlich bin ich dem Institutsmechaniker Herrn L. CASTAGNA, zum besten Dank für die Unterstützung bei der Konstruktion sämtlicher weiter unten beschriebenen Apparate verpflichtet.

### I. Kapitel.

#### Aktivität und Ruhe.

Die erste methodologische Forderung bei der Erörterung der Frage nach dem Aktivitäts- und Ruhezustand bei Tieren und Menschen besteht in der Feststellung, durch welche objektiven Merkmale sich beide Zustände voneinander unterscheiden.

Das hauptsächlichste und wichtigste Unterscheidungsmerkmal ist die Bewegung.

Durch Reize der Außenwelt bzw. durch innere Impulse wird das Individuum aus dem Ruhezustande herausgerissen und zum Aktivsein gezwungen.

Dieses Aktivsein, das Endglied einer ganzen Kette innerer Vorgänge, die durch die Rezeption von Reizen der Außenwelt oder durch die Wirkung autochtoner Impulse des Nervensystems ausgelöst werden und im Entladen von mechanischer Muskelenergie ihren Abschluß finden, äußert sich objektiv in der Bewegung, d. h. im Ortswechsel des ganzen Individuums bzw. eines seiner Körperteile.

Durch die aktive Bewegung führt das Individuum eine neue Orientierung gegenüber seiner Umgebung herbei; es sucht dadurch, sich den Kräften der Außenwelt gegenüber zu behaupten; es strebt, durch die motorische Aktivität den lebenswidrigen Bedingungen auszuweichen und die lebensfördernden sich zunutze zu machen; es lernt, allgemein gesprochen, durch aktives Handeln die lebenshemmende Passivität seiner Umgebung überwinden.

Die Bewegung in diesem Sinne<sup>1)</sup> als Ausdruck der Handlung ist die höchste Stufe der Lebensäußerung.

Diese Erkenntnis gehört mit zu den ältesten Errungenschaften des menschlichen Wissensschatzes. Die älteste griechische Philosophie faßte ja alles sich Bewegende als das Lebende und alles Lebende als das Beseelte auf.

Die Aktivität ist hiermit ein durchaus positiver Begriff. Sie

<sup>1)</sup> In diesem Zusammenhang möchte ich an eine tief sinnige Bemerkung von CL. BERNARD erinnern: Si donc l'experimentateur analyse peut, à volonté considérer ensemble ou séparément ces deux ordres de manifestations (sensibilité et mouvement), la chose n'existe pas physiologiquement; un phénomène de sentiment ne se manifesterait jamais que par le mouvement. (CL. BERNARD, Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux 1858 T. 1, p. 22.)

läßt sich physiologisch als das Infunktiontreten der Aktivitätsorgane (quergestreifte Muskel und sensorisch-motorische Nervencentra) definieren.

Hingegen ist die Ruhe ein negativer Begriff. Wir kennen ja keine Ruheorgane, deren Funktionieren den Ruhezustand herbeiführen würde; letzterer macht sich lediglich durch Zustandsänderung der Aktivitätsorgane kenntlich.

Demgemäß könnte der Ruhebegriff überhaupt eliminiert werden: man könnte bloß von den verschiedenen Intensitätsgraden der Aktivität reden.

Wenn diese Intensität die Motilitätsschwelle überstiegen hat, tritt der Zustand der motorischen Aktivität ein, wie dieser Begriff im alltäglichen Leben aufgefaßt wird; man könnte diesen Zustand als überschwellige Aktivität bezeichnen. Wenn die Aktivitätsintensität unter die Motilitätsschwelle gesunken ist, stellt sich die Ruhe ein. Den Ruhezustand könnte man hiermit als eine unterschwellige Aktivität ansehen.

Wenn die Herabsetzung der Aktivität einen wenig unter der Motilitätsschwelle liegenden Grad erlangt hat, so tritt der Ruhezustand schlechthin auf. Wenn das Sinken der Aktivitätsintensität noch weiter fortfährt, so verfällt das Tier in gewöhnlichen Schlaf; bei weiterem Sinken der Aktivitätsintensität kommt je nach den Umständen und der Tierart die Ohnmacht oder der Winterschlaf bzw. der Zustand des latenten Lebens. Fällt die Aktivitätsintensität auf den Nullpunkt, so stirbt der Organismus.

Die intuitive Erkenntnis, daß der Tod ein Bruder des Schlafes ist, trifft man bereits in der griechischen Volksphilosophie an.

Die Auffassung der Ruhe als einer herabgesetzten Aktivität hebt den gegensätzlichen Unterschied zwischen beiden Zuständen auf, und vereinfacht die Analyse beider Begriffe außerordentlich.

Denn wir haben gemäß dieser Auffassung es bloß mit einer homogenen Reihe von qualitativ gleichen und bloß quantitativ verschiedenen Vorgängen zu tun.

Diese Homogenität macht den Übergang eines Zustandes in den anderen durchaus begreiflich, ohne die Zuflucht zu weiteren hypothetischen Voraussetzungen nehmen zu müssen. Sie erklärt ferner ungezwungen jene Zwischenzustände, die gleichfalls zu der Ruhe wie auch zu der Aktivität hinzugerechnet werden könnten (relative Ruhe, herabgesetzte Aktivität, s. weiter unten).<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Wenn man trotz dieser Ausführungen im weiteren Verlaufe dieser Abhandlung die Begriffe der Ruhe und selbst der „absoluten Ruhe“ vor-

Die Wesensgleichheit beider scheinbar so heterogenen Zustände macht es schließlich verständlich, warum die objektiven Merkmale der Aktivität und der Ruhe, also die Bewegung und Bewegungslosigkeit, eine so regelmäßige Aufeinanderfolge aufweisen. Diese Aufeinanderfolge als ein Kennzeichen der Rhythmizität des Lebensablaufes ist eben ein Ausdruck für die Schwankungen der allgemeinen Erregbarkeit, die durch periodisch wiederkehrende Faktoren herbeigeführt werden.

Deshalb ist die Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätszustände von allergrößter Bedeutung für das Verständnis des Verhaltens eines Lebewesens. Denn diese Untersuchung läßt Rückschlüsse auf die Spannungsgrade der allgemeinen Erregbarkeit ziehen, die ja als eines der Hauptmerkmale der Vitalität angesehen werden muß.

## II. Kapitel.

### Die Methode.

Aus dem im vorigen Kapitel Gesagten geht hervor, daß die Untersuchung der Aktivität und der Ruhe im Feststellen von Ruhe- und von Bewegungsmenge eines Versuchstieres in einem 24stündigen Zyklus bestehen muß. Diese Untersuchung wird derart durchgeführt, daß man das Versuchstier seine Bewegungs- und Ruheperioden in einem geeigneten Apparate möglichst genau registrieren läßt.

Um dies zu erreichen, wurde zunächst ein Kymographion mit 24stündiger Umlaufszeit hergestellt. Das Kymographion wurde derart konstruiert, daß die Trommel eine volle Umdrehung in 12 Stunden machte; daraufhin senkte sie sich um ca. 2 cm und vollendete eine zweite Umdrehung in den nächsten 12 Stunden. Auf diese Weise erhielt man 24 Stunden nach dem Versuchsbeginne zwei übereinander gelagerte Kurven, von denen sich die untere auf die ersten 12, die obere auf die letzten 12 Stunden eines 24stündigen Zyklus bezog. Die Umlaufgeschwindigkeit der Trommel betrug rund 8 cm in der Stunde, so daß eine Kurvenlänge von 8 cm einem Zeitabschnitt von einer Stunde entsprach.

Die Apparate, die zum Aufschreiben der Bewegungen und der findet, so soll dies als eine Konzession an die herkömmliche Redeweise angesehen werden.

Ruhe der Versuchstiere benützt worden waren, belegte ich mit dem allgemeinen Namen von Aktographen.

Da viele Tierarten von verschiedener Körpergröße und mannigfaltiger Bewegungsform untersucht werden sollten, mußte man eine ganze Reihe von Aktographen herstellen, von denen jeder dieser beiden Faktoren tunlichst Rechnung zu tragen hatte.

Für die kleinsten Tierarten wurde ein Aktograph konstruiert, der auf dem Prinzip der chemischen Wage basiert war. Wie die Fig. 1 Abb. 1 veranschaulicht, bestand der Hauptteil des Apparates in einem kleinen Stahlprisma, das auf einem Lager ruhte. Auf dem Prisma waren zwei Aluminiumleisten von verschiedenen Längen befestigt; auf dem kürzeren Arm wurde der Käfig mit dem Versuchstier, auf dem längeren ein Schreiber befestigt. Der längere Arm trug obendrein ein Gewinde mit einem Laufgewicht (Fig. 1 Abb. 1).

Die Käfige, die an dem kürzeren Arm angebracht waren, variierten stark in Abhängigkeit von der Tierart, die untersucht wurde: entweder war bloß ein wenige cm breiter und nur etwas höherer Papierkäfig oder ein leichter kleiner Glaskolben, eine kleine Celluloid- bzw. Aluminiumdose oder schließlich ein bis 30 cm hoher Organtinkäfig an den Apparaten montiert.

Die Versuche mit diesem Aktograph wurden derart angestellt, daß, nachdem ein Versuchstier samt Futter in den Käfig gesetzt worden war, das ganze System mittels eines am längeren Arm angebrachten Laufgewichtes ausbalanciert wurde. Daraufhin wurde die Schreibspitze an die Kymographiontrommel angelegt und der Apparat während der nächsten 24 Stunden in der Ruhe belassen.

Dieser Aktograph zeichnete sich durch eine außerordentlich große Empfindlichkeit aus, so daß selbst die Bewegungen einer kleinen, auf dem gleichen Fleck verbleibenden Fliege deutlich zu sehen waren.

Mit diesem Apparat wurden die kleinen Arten (Schmeißfliegen und Küchenschaben) untersucht. Auch leistete der Apparat gute Dienste bei den Versuchen an größeren, jedoch bloß mit einer geringen Bewegungsgeschwindigkeit ausgestatteten Arten (Regenwurm, Weinbergschnecke, Laubfrosch).

Was die Weinbergschnecke betrifft, mußte noch eine Einrichtung getroffen werden, ohne die die Schnecke zur Bewegung überhaupt nicht gebracht werden konnte. Es mußte nämlich für eine automatische Feuchtigkeitszufuhr vorgesorgt sein, denn ohne eine solche verharren diese feuchtigkeitsbedürftigen Tiere in ihrem Gehäuse in voller Regungslosigkeit.

Die Feuchtigkeitsmenge mußte konstant in ihrem Gewichte bleiben, um das Gleichgewicht des ganzen Systems nicht zu stören; obendrein mußte die Vorrichtung, die diese Aufgabe zu erfüllen hatte, derart sein, daß die Wagebalken in ihren Schwingungen nicht beeinträchtigt wurden.

Allen diesen Forderungen entsprach folgende Versuchsanordnung (Fig. 1, Abb. 1a): der kugelförmige, durchlöcherete, ca. 10 cm im Durchmesser messende Celluloidkäfig wurde in seiner unteren Hälfte mit Filtrierpapier ausgepolstert; von dieser Hülle hing ein Streifen aus dem gleichen Papier herab und flottierte frei in einem unterstellten mit Wasser gefüllten Gefäß. Durch diese Vorrichtung wurde das Papier im Käfig während der ganzen Versuchsdauer automatisch feucht gehalten ohne etwaiger Eingriffe seitens des Versuchsleiters zu bedürfen und ohne das Gleichgewicht des ganzen Systems zu stören bzw. das Freischwingen der Wagenbalken zu hemmen.

Der Aktograph, in dem die etwas größeren Arten (Tanzmäuse, Flußkrebse) untersucht wurden, war auf dem Prinzip der hängenden Feder basiert. Der Käfig, in dem das Versuchstier untergebracht war, wurde auf einer feinen Feder aufgehängt (Fig. 1, Abb. 4). Zwischen den zwei Windungen der Feder wurde ein Arm eines Schreibhebels derart eingeführt, daß die Schreibspitze bei jeder Bewegung des in den Käfig eingesetzten Tieres eine Marke auf der Kymographiontrommel aufzeichnete. Um das Rotieren des Käfigs zu verhindern, wurden am Käfigboden zwei gleiche Ringe befestigt, in die je ein Stäbchen aus Eisendraht derart eingeführt wurde, daß die Ringe bei der Ruhestellung des Käfigs die Stäbchen nicht berührten; bei der Bewegung des Käfigs hinderten sie aber das Rotieren des letzteren. Mit dieser Anordnung wurden die Tanzmäuse untersucht. Für die Flußkrebse war der Apparat derart umgestaltet, daß, statt des großen Kartonkäfigs, in dem die Tanzmäuse untergebracht waren, ein durchlöcherter Celluloidkäfig auf der Feder aufgehängt und in ein unterstelltes Gefäß mit Wasser eingetaucht wurde (Fig. 1, Abb. 4a).

Auch diese Art von Aktographen erwies sich als recht empfindlich für die Untersuchung der Aktivität und der Ruhe bei den betreffenden Tierarten.

Für noch größere Tiere (Kanarienvögel, übrige Mäusearten, Feuersalamander) erwies sich als zweckmäßig ein Aktograph, der nach dem Prinzip der Luftübertragung die Bewegungen des Tieres bzw. des Käfigs registrierte.

In einem Holzbrett war eine Vertiefung ausgehöhlt und mit

einer Guttaperchamembran luftdicht verschlossen. Der so entstandene zylindrische Luftraum stand durch einen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung. Das äußere Ende des Kanals war mittels eines Schlauches mit einer Marey'schen Schreibkapsel verbunden (Fig. 1, Abb. 2).

Auf der Membran, die den Luftraum abschloß, war eine dünne Aluminiumplatte mit einem in der Mitte vertikal stehenden Aluminiumstabe festgeklebt; auf dem letzteren wurde ein kreisrunder Aluminiumkäfig aufgeschraubt. Dieser Aktograph zeichnete sich durch eine außerordentlich große Empfindlichkeit aus.

Für noch größere Tiere, und zwar weiße Ratten, wurde ein Aktograph hergerichtet, dem das Prinzip der postierten Feder zugrunde gelegt war.

Auf einem Brett wurde ein Käfig auf vier Federn gestellt; bei jeder Erschütterung drückte der Käfig einen Arm eines unter-

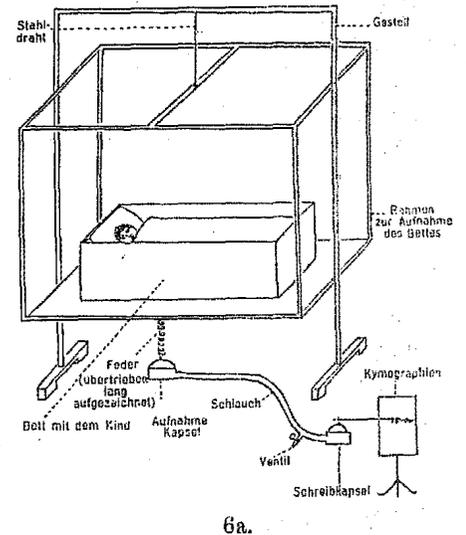
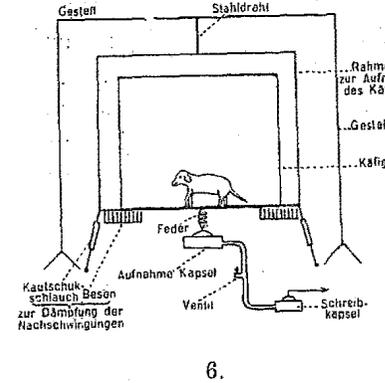
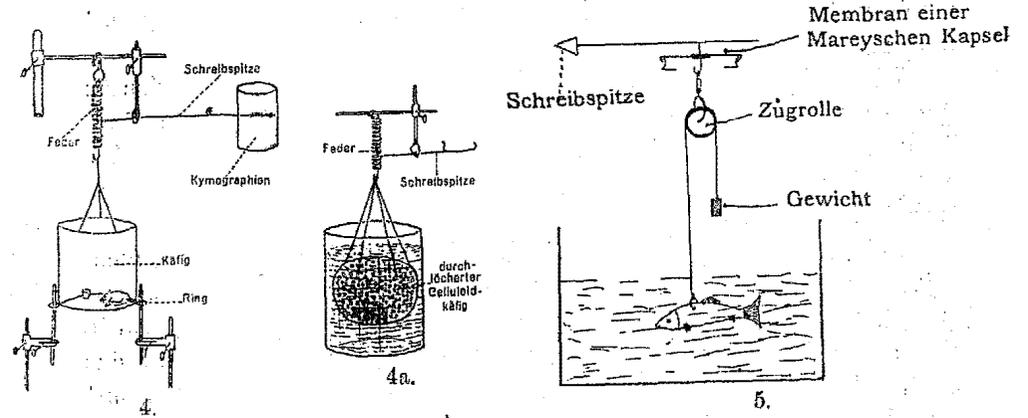
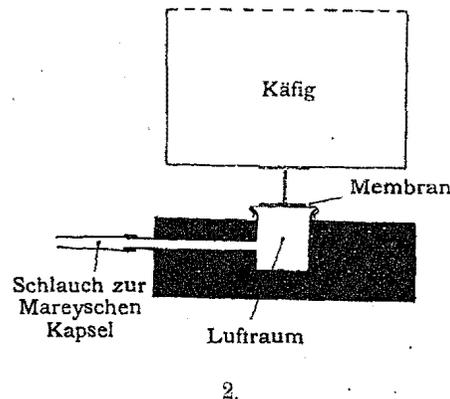
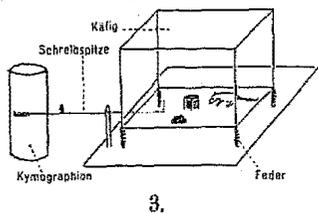
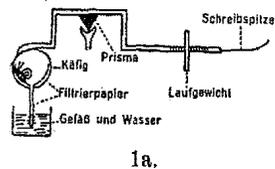
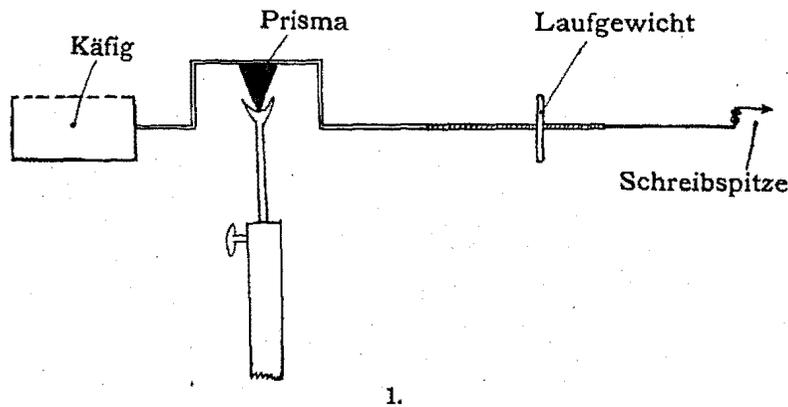


Fig. 1. Verschiedene Arten von Aktographen: 1. Aktograph auf dem Wageprinzip basiert. 2. Aktograph auf dem Prinzip der Luftübertragung basiert. 3. Aktograph auf dem Prinzip der postierten Feder basiert. 4. Aktograph auf dem Prinzip der hängenden Feder basiert. 5. Versuchsanordnung zur Untersuchung der Aktivität und Ruhe bei den Fischen. 6. Aktograph auf dem Prinzip der Schwerpunktverlagerung mit der Luftübertragung basiert.

stellten Schreibhebels nieder, so daß die Schreibspitze, die auf dem anderen Arm angebracht war, eine Marke auf der Kymographiontrommel aufzeichnete (Fig. 1, Abb. 3). Auch dieser Aktograph war imstande, selbst die kleinen Bewegungen der Ratten aufzuschreiben.

Die Untersuchung der größten von mir verwendeten Tierarten (Kaninchen, Katzen, Hunde) und der Säuglinge fand in einem Akto-

graph statt, der auf dem Prinzip der Schwerpunktverlagerung mit Luftübertragung beruhte.

Dieser Apparat bestand aus einem hölzernen Gestell, auf dessen Querbalken ein Brett mit Hilfe hölzerner Latten und mittels eines Stahldrahtes aufgehängt war. Auf dem Brett wurde ein großer Käfig mit dem Versuchstier bzw. ein Bett mit dem Säugling angebracht (Fig. 1, Abb. 6 und 6a).

Bei jeder Bewegung des in den Käfig eingesetzten Versuchsobjektes geriet das ganze System in Schwingungen. Um diese Schwingungen auf der Kymographiontrommel aufschreiben zu können, wurde eine große Aufnahmekapsel, die genau unter dem Mittelpunkt des Brettes bzw. des darauf stehenden Käfigs untergebracht war, mit dem Brettboden mittels einer feinen Feder verbunden. Die Aufnahmekapsel stand durch einen Kautschukschlauch mit einer Schreibkapsel in Verbindung. Um die Nachschwingungen dieses sehr empfindlichen Apparates zu dämpfen, wurden zweierlei Vorrichtungen getroffen: erstens wurden an den vier Ecken des den Käfig tragenden Brettes je ein Stück dünnen Kautschukschlauches befestigt; der Schlauch wurde gespannt und mit dem freien Ende am Tisch, an dem der ganze Apparat aufgestellt war, angenagelt. Und zweitens wurde ebenfalls an den vier Ecken des gleichen Brettes je ein Borstenbesen unter dasselbe derart untergeschoben, daß die untere Brettfläche bei dem Schwingen des ganzen Apparates an den freistehenden Borstenspitzen reiben mußte.

Durch die stärkere bzw. schwächere Anspannung der Kautschukschläuche und durch die vertikale Verschiebung der Besen ließ sich die Dämpfung nach Belieben regulieren.

Für Untersuchung der Säuglinge wurde ein ähnlicher Apparat bloß von geringeren Dimensionen verwendet. Da die Säuglinge bloß eine geringe Kraft zu entfalten vermögen, wurde ohne Dämpfung gearbeitet (Fig. 1, Abb. 6a).

Zum Schluß sei noch die Versuchsanordnung erwähnt, die zum Untersuchen der Goldfische diente.

Unmittelbar an der Membran einer Schreibkapsel war ein Haken befestigt; auf dem Haken war eine Zugrolle aus Aluminium mittels einer Vorrichtung (ähnlich jener bei den Uhrketten), die die unbehinderten Drehbewegungen der Rolle zuließ, aufgehängt. Über die Zugrolle war ein dünner Seidenfaden geführt; an das kürzere, frei in der Luft hängende Ende desselben war ein winziges Gewicht gebunden. Das längere Ende war an den Fisch, der sich in der unterstellten, mit Wasser gefüllten Glaswanne befand, befestigt

(Fig. 1, Abb. 5). Um den Fisch an dem Faden befestigen zu können, wurde ca. 10 Tage vor dem Versuchsbeginn dem Fisch ein an einem Ende zugespitztes Stück sterilisierten Aluminiumdrahtes durch die Muskeln auf der Höhe des vorderen Endes der Rückenflosse durchgestochen; daraufhin wurde der Draht zu einem Ring gebogen, an dem der Faden fest geschlungen war.

Gleich hier sei ausdrücklich hervorgehoben, daß die Kurven der einzelnen Tierarten, obzwar sie mit den verschiedenen Apparaten aufgenommen worden waren, miteinander unbedenklich verglichen werden konnten. Denn wegen der großen Empfindlichkeit dieser Apparate wurden selbst die geringen Bewegungen von den kleinsten untersuchten Tierarten (Fliegen u. a.) aufgezeichnet; die betreffenden Beispiele sind weiter unten angeführt.

Um sich von dem verschiedenen Charakter der Bewegungskurven, die die gleiche Tierart im Verlaufe eines 24stündigen Zyklus regelmäßig aufwies, Rechenschaft geben zu können, wurden die Bewegungen der Tiere im Apparat und die Exkursionen der Schreibspitze auf der Trommel gleichzeitig beobachtet. Diese Beobachtungen ermöglichten nachträglich, eine bestimmte Kurvenform auf eine bestimmte Bewegungsart zurückzuführen (Beispiele siehe weiter unten).

Als Hauptforderung bei allen diesen Versuchen galt es, den Versuchstieren im Apparat tunlichst normale Lebensbedingungen zu verschaffen.

Die Versuchstiere erhielten zunächst mit in den Apparat das ihnen zusagende Futter und Wasser; es wurde weiter dafür Sorge getragen, daß die Temperatur des Versuchsraumes möglichst konstant in den Grenzen blieb, die für die betreffende Tierart in der freien Natur als normal und optimal anzusehen ist. Der Versuchskäfig wurde nach Möglichkeit so groß gemacht, daß das Versuchstier sich frei nach allen Richtungen bewegen konnte.

Für die feuchtigkeitsbedürftigen Tiere wurde besonders vorgesorgt: so z. B. wurden die Versuche an Laubfröschen in einem Raum, der als Aquarium eingerichtet war und demnach mit Wasserdämpfen gesättigt war, angestellt; den Regenwürmern wurden faule Blätter in den Käfig mitgegeben; Schnecken wurden auf feuchtes Filterpapier gesetzt (siehe oben) usw.

Die lichtscheuen Tiere wurden durch eine Umhüllung des Käfigs mit schwarzem Papier vor Licht geschützt (Flußkrebse, Regenwürmer usw.).

Auch die besonderen Lebensgewohnheiten der Tiere wurden nach Möglichkeit berücksichtigt: so z. B. wurde für Kanarienvögel

eine Sitzstange, für Tanzmäuse und Ringelnattern ein kleines Häuschen im Versuchskäfig montiert; Laubfrösche erhielten einen Zweig mit Blättern usw.

Um die größeren Tiere vor der Feuchtigkeit ihrer eigenen Ausscheidungen zu schützen, wurde der Käfigboden mit Sägespänen bestreut.

Den Tierarten, die besonders wärmebedürftig sind und ein Schlafnest zu bauen pflegen (Mäusearten, Ratten), wurde etwas Baumwolle mit in den Versuchskäfig gegeben. In der Regel wurden die frisch erworbenen Tiere vor dem Versuchsbeginn eine Zeitlang in den Käfigen gehalten, um ihnen die Möglichkeit zu geben, sich an die neue Umgebung zu gewöhnen. Die letzten 24 Stunden vor dem definitiven Versuch verbrachten die Versuchstiere in der Regel bereits im Apparat, damit die Initialerregung (s. unten) abklingen konnte; bei den leicht erregbaren Tieren (Tanzmäusen) dauerte diese Vorbereitungszeit selbst einige Tage.

Trotz aller dieser Maßregeln könnte doch vielleicht der Einwand erhoben werden, daß das Tier in einer so fremden Umgebung, wie es jene der Versuchskäfige darstellt, anders als in der freien Natur sich benehmen würde.

Dieser event. Einwand wäre durch die Erinnerung an die Tatsache des zähen Persistierens der früheren Lebensgewohnheiten unter selbst stark geänderten und von den normalen abweichenden Lebensbedingungen zu entkräftigen. Besonders lehrreich in dieser Hinsicht sind sog. Rudimente.

Es ist z. B. bekannt, daß wilde Kanarienvögel eine erhöhte Aktivität vor dem Schlafengehen zeigen: sie versammeln sich nämlich vor dem Sonnenuntergang und suchen eine gemeinschaftliche Herberge (Bolle) auf. Auch andere Finkenarten,<sup>1)</sup> von denen die Kanarienvögel Vertreter sind, benehmen sich ähnlich.

Die gezähmten Kanarienvögel sind nicht nur solcher Sorgen enttoben, sondern durch das Züchten in Käfigen während vieler Generationen wahrscheinlich zum Leben im Freien überhaupt unfähig geworden. Dessenungeachtet ist die alte Lebensgewohnheit nicht spurlos verschwunden. Denn die aktographische Kurve der Kanarienvögel zeigt regelmäßig eine gesteigerte motorische Aktivität vor dem Schlaf als das funktionslose Rudiment.

<sup>1)</sup> Es ist nicht ohne Interesse hier zu erwähnen, daß auch E. MACH den der Nachtruhe vorangehenden Erregungszustand bei einem jungen Sperling beobachtet hat (E. MACH, Die Analyse der Empfindungen 1911, S. 62).

In etwas anderer Form zeigten die Ringelnattern in meinen Versuchen das Persistieren früherer Lebensgewohnheiten.

Diese Tiere weisen in meinen Versuchen die größte Aktivität von 12 Uhr bis 2 Uhr nachmittags auf.

In der Jahreszeit, in der die Versuche angestellt worden waren, waren die günstigsten Licht- und Temperaturverhältnisse für diese licht- und wärmebedürftigen Tiere im Versuchsraume in den Vormittagsstunden, als die Sonne den zuletzt genannten Raum, der sonst nicht geheizt wurde, grell beleuchtete.

Dessenungeachtet entfalteten die Tiere die größte motorische Aktivität erst in einer mehr vorgeschrittenen Tageszeit, aber gerade in jenen Stunden, die in der freien Natur sich durch die höchste Tagestemperatur und intensivste Beleuchtung auszeichnen.

Die Ringelnattern lieferten noch ein lehrreiches Beispiel für die in Rede stehende Frage. Die Versuche an Ringelnattern wurden absichtlich in der Übergangszeit zum Winterschlaf angestellt. Mit dem Vorschreiten des Herbstes wurde die Intensität der Bewegungen in den gewohnten, stets gleichbleibenden Tagesstunden immer geringer. Schließlich war die Zeit gekommen, in der die Ringelnattern ganze Tage hindurch regungslos liegen blieben; bloß in der gewohnten Tageszeit zeigten sie Bewegungsspuren.

Wenn die Tauglichkeit der aktographischen Untersuchungsmethode durch die Tatsachen der zähen Persistenz der Lebensgewohnheiten selbst unter den geänderten Lebensbedingungen als höchstwahrscheinlich gemacht worden war, so bekräftigt diese Wahrscheinlichkeit noch mehr eine weitere beobachtete Erscheinung, die darin besteht, daß die aktographischen Kurven bei verschiedenen Individuen der gleichen Art einen ziemlich konstanten und für die Art einen bestimmten Charakter tragen.

Wenn sämtliche Individuen gleicher Art eine konstant bleibende, für die Art charakteristische aktographische Kurve aufweisen, so liegt auf der Hand, daß die veränderten Lebensbedingungen im Aktographenkäfig die früheren normalen Lebensgewohnheiten nicht verwischen konnten; wäre das letztere der Fall, so würde das Verhalten eines jeden Individuums unter den neuen Bedingungen mehr oder weniger von dem Verhalten anderer Artgenossen sich unterscheiden müssen.

Und schließlich lieferte die Tatsache, daß das auf Grund der aktographischen Kurve erschlossene Verhalten einer Tierart sich in allen beobachteten Fällen mit dem Verhalten dieser Art in der freien Natur deckte, einen direkten Beweis für die Brauchbarkeit der

aktographischen Untersuchungsmethode. So galten z. B. Küchenschaben von altersher als Abend- und Nachttiere und als solche erwiesen sie sich auch im Aktographen; die Fliegen bzw. Tagesvögel sind in der freien Natur ausgesprochene Tagestiere — und auch im Aktographen zeigten sie das gleiche Verhalten; Mäuse nennt man in der Literatur „Tag- und Nachttiere“ und die aktographische Kurve bestätigte dieses Urteil völlig; Laubfrösche zeigen die größte Aktivität in den Vormittags- und Abendstunden (nach Beobachtungen von MOJSISOVICS VON MOJSVAR) — und das gleiche brachte die aktographische Untersuchung ans Licht; Flußkrebse und Regenwürmer (DARWIN) sind nach ihrer Lebensweise nächtlich, und als solche Tiere entpuppten sie sich tatsächlich im Aktographen usw.

Diese Tatsachen rechtfertigen, wie ich hoffen darf, vollkommen die Anwendung der aktographischen Methode für die Untersuchungen der Ruhe und Aktivität bei den Lebewesen.

Wie bereits oben erwähnt, dauerte ein einzelner Versuch volle 24 Stunden, die das Tier im Apparate ununterbrochen verbringen mußte. Jede Versuchsserie mit einer Tierart bzw. einem Individuum lieferte also zum Schluß eine Reihe von 24stündigen Kurven, von denen jede den Verlauf der Ruhe und Aktivität in einem 24stündigen Zyklus zur Darstellung brachte.

Die Bearbeitung dieser Kurven gab ein ziemlich vollständiges Bild des Verhaltens der betreffenden Tierart ab.

Man erhielt Aufschluß über die allgemeine Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden, über die Menge der Gesamtaktivität und Gesamtruhe in einem 24stündigen Zyklus und schließlich über die Aktivitätsintensität und die Schlafintensität.

Jeder dieser einzelnen Fragen wird im folgenden ein besonderes Kapitel gewidmet.

### III. Kapitel.

#### Die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden.

Bei der Untersuchung der Aktivität und Ruhe fällt zunächst der periodische regelmäßige Wechsel zwischen diesen beiden Zuständen in einem 24stündigen Zyklus auf.

Um die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden in einem 24stündigen Zyklus genau und bequem verfolgen zu können, wurde für jeden Versuch ein Aktogramm auf Grund der diesbezüglichen aktographischen Kurve aufgezeichnet.

Die Aktogramme wurden derart hergestellt, daß man zunächst ein Schema vorbereitet, das aus zwei konzentrischen, durch radiale Linien in 24 Abschnitte geteilte Kreise bestand. Daraufhin wurden die Perioden der Aktivität und der Ruhe aus der aktographischen Kurve in das Schema derart eingetragen, daß die Aktivitätsperioden auf dem äußeren Kreis, die Ruheperioden auf dem inneren Kreis zu liegen kamen. Dabei ist zu bemerken, daß bei den Tierarten, die viele Perioden in einem 24stündigen Zyklus aufwiesen, als eine Periode, eine Ruhe- bzw. Aktivitätszeit von mindestens 15 Minuten angesehen wurde. Alle Aktogramme wurden mit der Genauigkeit von  $\pm 15$  Minuten aufgezeichnet; alle angegebenen Stundenzahlen wurden einheitlich nach der astronomischen (Winter-)Zeit berechnet.

Bei dem Ablesen sämtlicher Aktogramme ist zu bemerken, daß die obere 12 sich auf die Mittagsstunde, die untere 12 auf die Mitternachtsstunde bezieht.

Für jedes Tier und für jeden Versuch wurde ein Aktogramm aufgezeichnet, um genügend Vergleichsmaterial zu gewinnen.

In der Fig. 2 sind die typischen Aktogramme für die untersuchten Tierarten und Säuglinge gegeben (Fig. 2).

Bereits bei einer flüchtigen Übersicht der Aktogramme lassen sich im großen und ganzen zwei Tierarten in bezug auf die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden unterscheiden.

Zu dem ersten Typus gehören jene Arten, die in einem 24stündigen Zyklus bloß im großen und ganzen eine große Aktivitäts- und eine große Ruheperiode zeigen. Als Vertreter dieses Typus wären Kanarienvögel, Ringelnattern, Goldfische, Schmeißfliegen (Fig. 2) anzuführen.

Der zweite Typus setzt sich aus jenen Arten zusammen, die in einem 24stündigen Zyklus mehr als eine große Aktivitäts- und eine große Ruheperiode aufweisen. Das schönste Beispiel für diesen Typus liefern Mäusearten und Kaninchen (Fig. 2), die in einem 24stündigen Zyklus 16—21 Ruhe- und Aktivitätsperioden erleben.

Wenn man eine Ruhe- und eine Aktivitätsperiode in einem 24stündigen Zyklus als eine Phase im Leben der Tiere auffaßt, so kann man die Vertreter des ersten Typus als monophasische Tiere den Vertretern des zweiten Typus als polyphasische Tiere gegenüberstellen.

Die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei den monophasischen Tieren steht im engen Zusammenhang mit dem Sonnenaufgang und Sonnenuntergang: bei den sog. Tagestieren wenigstens

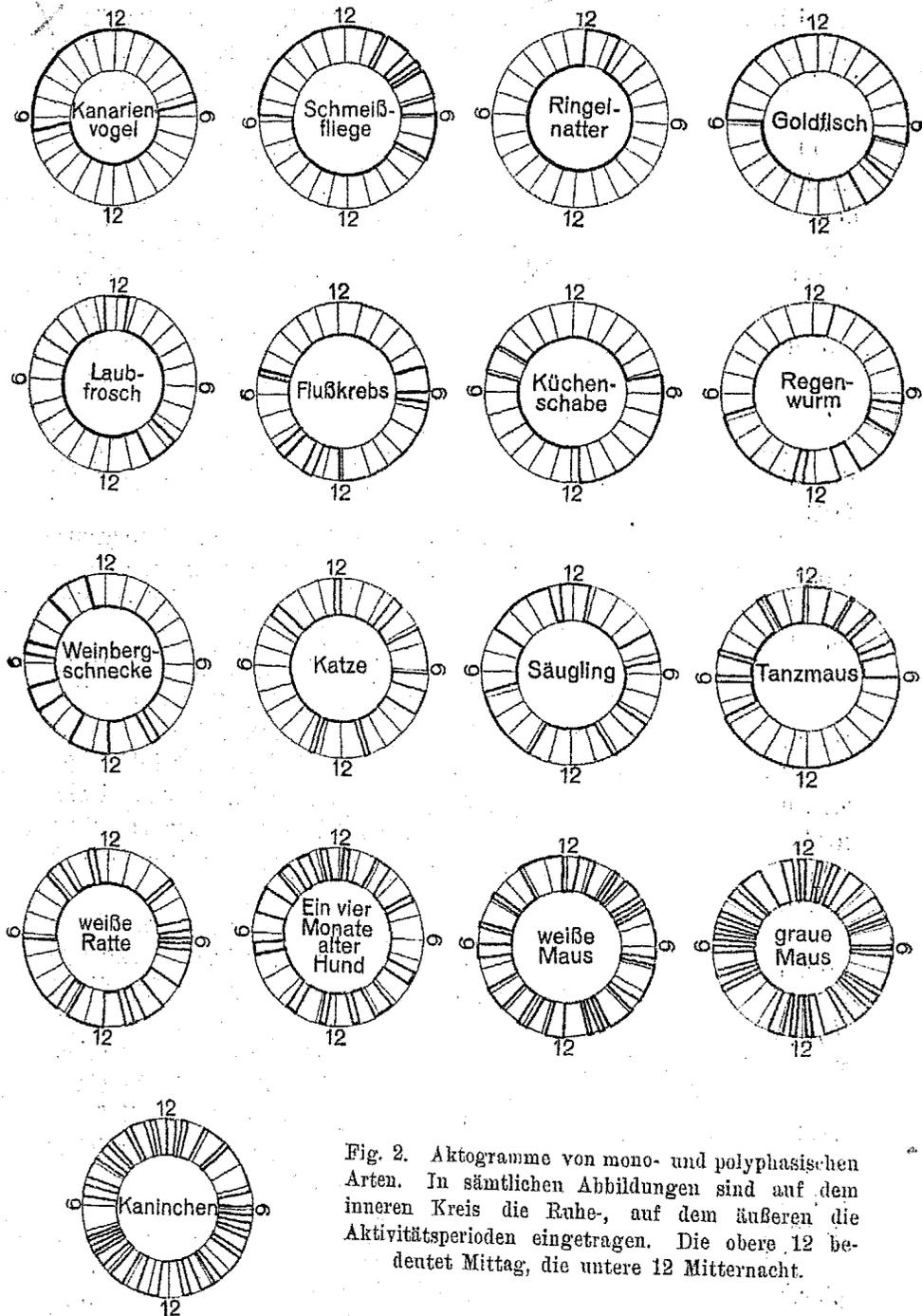


Fig. 2. Aktogramme von mono- und polyphasischen Arten. In sämtlichen Abbildungen sind auf dem inneren Kreis die Ruhe-, auf dem äußeren die Aktivitätsperioden eingetragen. Die obere 12 bedeutet Mittag, die untere 12 Mitternacht.

dauert die Ruheperiode vom Sonnenuntergang bis zum Sonnenaufgang und die Aktivitätsperiode vom Sonnenaufgang bis zum Sonnenuntergang an.

Indessen fällt ebensowenig der Aktivitätsbeginn ganz genau mit dem Sonnenaufgang wie auch der Ruhebegrinn mit dem Sonnenuntergang zusammen; dies steht möglicherweise mit den im Versuchsraum herrschenden Lichtverhältnissen im Zusammenhang. So beginnt z. B. die Aktivitätsperiode bei Kanarienvögeln, die in einem Raum mit den Fenstern gegen Süden hin untersucht worden waren, in den Monaten Oktober bis Januar eine halbe Stunde vor dem Sonnenaufgang und kommt mit dem Sonnenuntergang zum Ende; bei Schmeißfliegen hingegen, die in einem Raum mit einem gegen Norden gerichteten Fenster untersucht worden waren, beginnt die Aktivitätsperiode im Monat August erst durchschnittlich ca. 1–2 Stunden nach Sonnenaufgang und wird erst knapp nach Sonnenuntergang abgeschlossen (Fig. 3).

Die Dauer der Aktivitätsperiode muß nicht bei allen monophasischen Tieren sich annähernd mit der Tagesdauer decken. Wenn außer dem Licht noch andere Faktoren mit im Spiel sind, so kann die Tagesaktivität stark verkürzt werden. Die Ringelnattern z. B., eine in hohem Grade wärmebedürftige Tierart, beschränken ihre Aktivitätsperioden bloß auf die heißeste Tageszeit (Fig. 2).

Aus diesen Beispielen der monophasischen Tierarten (Vögel, Fische, Schlangen, Fliegen) ist zu ersehen, daß alle hier aufgezählten Organismen ihre Aktivität nach dem Tageslicht richten: sie sind ausgesprochene Tagestiere; auch der Mensch gehört hierher.<sup>1)</sup>

Wenn man nun die Sinnestätigkeit dieser Tiere ins Auge faßt, so weiß man bereits von lange her, daß alle diese Arten optisch sind, d. h. daß sie ihre Umgebung hauptsächlich mit dem Auge erkennen.

Es scheint also, daß die optischen Tierarten in der Regel monophasisch sind. Die Monophasie dieser Tiere läßt sich demnach als

<sup>1)</sup> Auch die menschenähnlichen Affen gehören scheinbar zu den monophasischen Tagestieren. Wenigstens schiefen die Schimpansen auf der Anthropidenstation auf Teneriffa, die „alle gefangen worden waren und daher von menschlichen Einwirkungen ziemlich unbeeinflusst waren“, den ganzen Tag gar nicht. Am Abend bei Sonnenuntergang gingen sie von selber in der richtigen Ordnung in ihre Schlafräume. (M. ROTHMANN und E. TEUBNER, Aus der Anthropidenstation auf Teneriffa: I. Ziele und Aufgaben der Station sowie erste Beobachtungen an den auf ihr gehaltenen Schimpansen. Abhandl. der Kgl. Preuß. Akad. der Wissensch. Jahrg. 1915, Phys.-math. Kl., Nr. 2.)

eine Anpassung des biologisch wichtigsten Sinnesorganes (des Auges) an die periodischen Intensitätsschwankungen des adäquaten Reizes (des Sonnenlichtes) auffassen.

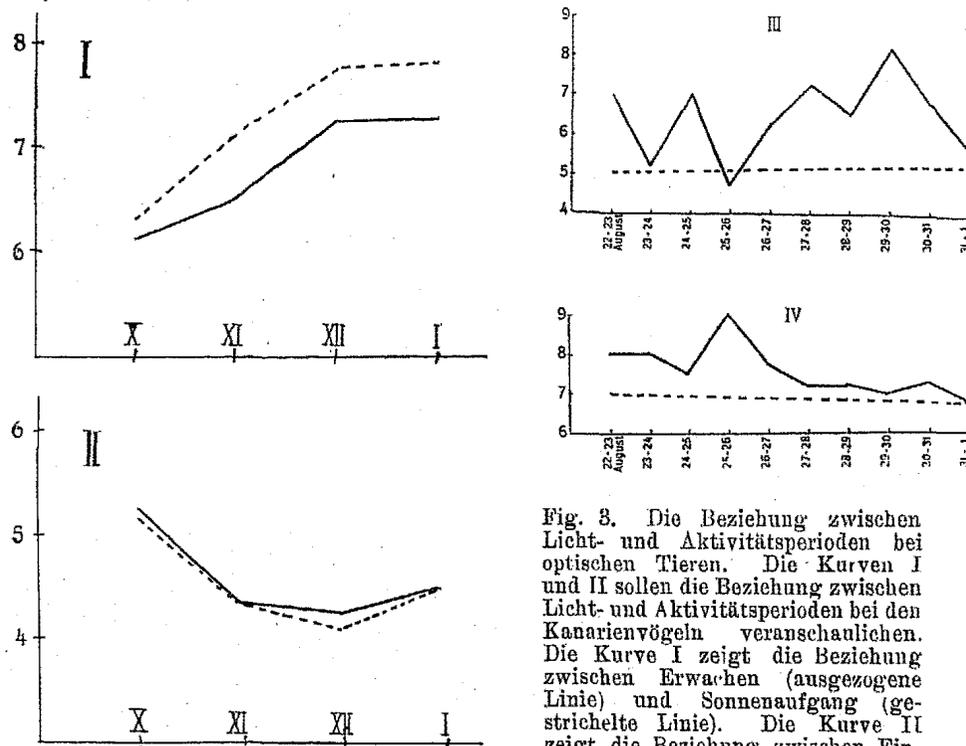


Fig. 3. Die Beziehung zwischen Licht- und Aktivitätsperioden bei optischen Tieren. Die Kurven I und II sollen die Beziehung zwischen Licht- und Aktivitätsperioden bei den Kanarienvögeln veranschaulichen. Die Kurve I zeigt die Beziehung zwischen Erwachen (ausgezogene Linie) und Sonnenaufgang (gestrichelte Linie). Die Kurve II zeigt die Beziehung zwischen Einschlafen (ausgezogene Linie) und

Sonnenuntergang (gestrichelte Linie). (In beiden Kurven sind auf der Abszisse Monate, auf der Ordinate Vormittags- bzw. Nachmittagstunden aufgetragen.) (Die Fenster im Versuchsraum waren gegen Süden hin gerichtet.) Die Kurven III und IV sollen die Beziehung zwischen Licht- und Aktivitätsperioden bei den Schmeißfliegen (*Calliphora*-Sp.) zeigen. Die Kurve III zeigt die Beziehung zwischen Erwachen (ausgezogene Linie) und Sonnenaufgang (gestrichelte Linie). (Auf den Abszissen sind die Morgenstunden, auf der Ordinate sind die Versuchstage eingetragen.) Die Kurve IV zeigt die Beziehung zwischen Einschlafen (ausgezogene Linie) und Sonnenuntergang (gestrichelte Linie). (Auf den Abszissen sind die Abendstunden, auf den Ordinaten sind die Versuchstage eingetragen.) (Die Fenster im Versuchsraum waren gegen Norden hin gerichtet.)

Freilich müssen nicht alle optischen Tiere monophasisch sein, die Monophasie kann in die Polyphasie umschlagen, falls noch andere Faktoren mitbestimmend auf die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden wirken können. Der Laubfrosch z. B., einerseits ein ausgesprochen optisches, andererseits aber ein feuchtigkeitsbedürftiges und einer zu hohen Temperatur ausweichendes Tier, erlebt in einem 24stündigen Zyklus zwei Aktivitätsperioden, die durch zwei Ruhe-

perioden getrennt sind. Die Aktivitätsperioden fallen aber ungefähr auf jene Tageszeit, in der die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse dem Tiere gerade zusagend sind (Fig. 2).

Wenn man sich nun zu den polyphasischen Tieren wendet, so ist zunächst zu verzeichnen, daß keines von den untersuchten polyphasischen Tieren zu den ausgesprochen optischen Arten gehörte

Wenn man zunächst die Tiere, bei denen die Polyphasie besonders scharf ausgesprochen ist, ins Auge faßt, so reagieren diese Tiere (weiße und graue Maus, Kaninchen), wie mich die diesbezüglichen Versuche belehrt haben, überhaupt nicht oder nur ganz unbedeutend auf Lichtreize; beide Arten sind vorwiegend osmatische Tiere, d. h. bei dem Erkennen ihrer Umgebung spielt das Geruchsorgan eine wichtige Rolle.

Diese Tiere zeigten besonders regelmäßige Verteilung von kurzdauernden relativ gleich großen Aktivitäts- und Ruheperioden in einem 24stündigen Zyklus; sie zählen hiermit zu den reinsten Vertretern der polyphasischen Arten (Fig. 2).

Die anderen untersuchten polyphasischen Arten (Küchenschabe, Flußkrebs, Regenwurm, Weinbergschnecke, Tanzmaus und weiße Ratte) zeigten in der Verteilung der Aktivitäts- und Ruheperioden den gemeinsamen Zug, daß sie während des Tages bloß wenige und kurz andauernde, während der Nacht hingegen mehr und länger währende Aktivitätsperioden aufwiesen.

Wenn man die Sinnestätigkeit dieser Arten prüft, so stellt sich heraus, daß die Küchenschabe, Flußkrebs, Tanzmaus und weiße Ratte, obwohl diese Tiere osmatisch sind, nichtsdestoweniger eine mehr oder weniger ausgesprochene Reaktion auf Lichtreize zeigen.

So konnte die Rezeptionsfähigkeit für die optischen Reize bei den Küchenschaben GRABER und ich selbst, bei Krebsen und Krabbenarten DEARBORN, DRZEWINA und DOFLEIN, bei Tanzmäusen YERKES und bei weißen Ratten ich selbst nachweisen.

Auch bei dem Regenwurm, der sich bloß durch ein schwaches Geruchsvermögen (Darwin) auszeichnet und zu der Kategorie der taktilen Tiere<sup>1)</sup> gehört, läßt sich gleichfalls eine Rezeptionsfähig-

<sup>1)</sup> Die methodologische Forderung für das Feststellen, ob ein Tier als taktil angesehen werden darf, habe ich bereits früher derart formuliert, „daß das letztere der Fall ist, wenn man bei der Analyse der Wirksamkeit der einzelnen Reizqualitäten feststellt, daß die mechanischen Reize sich entweder als einzig wirksame oder mindestens wirksamer als alle anderen erweisen“. (Vgl. meinen Aufsatz „Über taktile Tiere“ im Biol. Centralbl. Bd. 37, 1917, S. 416.) Und von Regenwürmern schreibt DARWIN, daß „von allen ihren Sinnen der des Gefühles ist, unter diesem Ausdruck auch

keit für optische Reize nachweisen (Darwin und einige neuere Forscher).<sup>1)</sup>

Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß die Polyphasie bei den osmatischen und taktilen Tieren besonders verbreitet zu sein scheint.

Dabei tritt bei jenen osmatischen Tieren, die keine bzw. bloß sehr unbedeutende optische Rezeptionsfähigkeit besitzen, die Polyphasie in besonders reiner Form auf. Hingegen hängt die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden bei den Arten, die, obwohl hauptsächlich osmatisch bzw. taktil, nichtsdestoweniger Lichtreize mehr oder weniger deutlich zu rezipieren vermögen, auch von dieser letzteren Rezeptionsfähigkeit ab, so daß diese Tiere während der Tageszeit, in der die Lichtverhältnisse (und möglicherweise die Temperatur) ihnen nicht zusagend sind, der Ruhe pflegen; in der Nachtzeit aber, in der die Lichtverhältnisse für sie gerade günstig sind, eine mehr oder weniger ausgesprochene Polyphasie zeigen.

Die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden bei einigen der zuletzt genannten Arten kann sich auch derart gestalten, daß die Tiere während des Tages bloß kurze Aktivitätsperioden aufweisen; während der Nacht hingegen befinden sie sich in ununterbrochener Bewegung (Tanzmäuse) (Fig. 2). Eine abweichende Stellung nimmt die Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden bei der Weinbergschnecke ein, die, obwohl blind (nach den Untersuchungen von JUNG) sich in den Nacht- und Vormittagsstunden durch die Polyphasie auszeichnet und in den Tagesstunden in der Regungslosigkeit verharrt (Fig. 2).

Dieses Verhalten, das bei einem zu den optischen Rezeptionen unfähigen Tiere auf den ersten Blick befremdend wirkt, findet seine Erklärung in dem großen Feuchtigkeitsbedürfnis dieser Tiere; sie ruhen eben in den trockenen Tagesstunden und äußern die Aktivität während der feuchten Nachtstunden.

Die Untersuchung der Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden bei den verschiedenen Tierarten und das Prüfen der Rezeptionsfähigkeit derselben hat zum Feststellen einer Abhängigkeit

die Wahrnehmung einer Schwingung mit einbegreifend, wie es scheint, der bei weitem am höchsten entwickelte“ (CH. DARWIN, Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer, mit Beobachtung über deren Lebensweise 1882, S. 16).

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. G. F. ADAMS, On the negative and positive phototropism of the earthworm *alloobophora foetida* (Sar.) as determined by light of different intensities (Am. Journ. of Physiol. Vol. IX, 1903, p. 26).

zwischen dem Vorherrschen eines Sinnesorganes und der Periodenverteilung geführt. Diese Abhängigkeit bestünde darin, daß die Tiere mit einem mehr oder weniger gut entwickelten Gesichtssinn hauptsächlich monophasisch sind; die osmatischen und taktilen Tiere mit rudimentärem Gesichtssinn hingegen — überwiegend polyphasisch. Vielleicht das schönste Beispiel für diese Abhängigkeit — neben den bereits oben angeführten — liefert der Mensch. Der erwachsene Mensch, der zu den optischen Arten gehört, erlebt, wie dies bei den bisher untersuchten optischen Organismen die Regel zu sein scheint, bloß eine große Ruhe- (in der Nacht) und eine große Aktivitätsperiode (während des Tages); er gehört demnach zu den monophasischen Organismen.

Der Säugling, insoweit wir dies wenigstens heute wissen, ist in erster Linie ein taktiler Organismus, denn die Rezeptionsfähigkeit für die mechanischen Reize scheint bei ihm obenan zu stehen<sup>1)</sup>.

Er ist auch gleich den anderen taktilen (und osmatischen) Arten, bei denen die normale Nacht- und Tagfolge die Periodenverteilung bloß mehr oder weniger unbedeutend zu beeinflussen vermag, ein polyphasischer Organismus. Denn bei jenen meiner Versuche, bei denen die Säuglinge keine regelmäßigen Mahlzeiten erhielten und erst dann an die Brust gelegt worden waren, nachdem sie mindestens 15 Minuten lang geschrien haben, zeigten sie im Durchschnitt 5–6 Aktivitäts- und Ruheperioden, die ziemlich regelmäßig auf einen 24stündigen Zyklus verteilt waren.

In den Fällen, in denen außer dem vorherrschenden Sinne noch andere Sinnesrezeptionen die Periodenverteilung bestimmen, kann als Resultat der Mitwirkung verschiedener Rezeptionen entweder die zu erwartende Monophasie der überwiegend optischen Tiere in die Polyphasie umschlagen; oder aber kann die Polyphasie der überwiegend osmatischen bzw. taktilen Tiere auf einen bestimmten Zeitabschnitt eines 24stündigen Zyklus beschränkt bleiben.

Der Hauptfaktor, der die Monophasie der optischen Tiere be-

<sup>1)</sup> Wenigstens berichtet ein neuerer Forscher auf diesem Gebiete, daß bei Neugeborenen „sight is only a dim . . . , hearing appears . . . as a dull sensibility to auditory jar . . . , dermal feeling includes a sensibility to contact, lively about the face . . . , a lively sensibility to decidedly cold touches . . . , dull sense of pain . . . , taste and smell sensations seem wholly wanting under normal conditions . . . , sensations of motion, of muscular activity and fatigue, of equilibrium, and visceral sensations, chiefly hunger thirst, and organic pain . . . are individually feeble at this period.“ (M. W. SHINN, The Development of the senses in the first three years of childhood, University of California Publications 1907, p. 15–48, insb. 46.)

dingt, wären die periodischen Schwankungen des adäquaten Reizes, d. h. des Sonnenlichtes.

Das Leben der osmatischen und taktilen Tiere wird durch keinen uns bekannten Reiz, der rhythmischen Intensitätsschwankungen unterworfen wäre, beherrscht. Dennoch weisen diese Tierarten eine regelmäßige und ziemlich konstante Periodenverteilung in einem 24 stündigen Zyklus auf.

Es entsteht hier ein interessantes Problem, durch welche Faktoren die Periodenverteilung im Falle der Polyphasie geregelt wird. Eine bestimmte allgemeine Antwort auf diese Frage zu geben, ist zurzeit unmöglich.

Bloß von Fall zu Fall läßt sich eine Erklärung finden.

So vermochte G. BOHN nachzuweisen, daß bei einigen in der Strandzone lebenden Seewürmern und Seeschnecken hauptsächlich die periodische Wechselfolge zwischen der Trockenheit und der Feuchtigkeit auf die Periodenverteilung mitbestimmend wirkt.

Die häufigen, kurz andauernden Aktivitätsperioden der weißen und grauen Mäuse und möglicherweise der die gleiche Lebensweise führenden Kaninchen läßt sich vielleicht auf die äußerst leichte Ermüdbarkeit dieser Tiere zurückführen.

Diese Vermutung stützt sich auf die Tatsache einer überraschend schnell eintretenden Ermüdung bei den weißen Mäusen, die ich anlässlich meiner Versuche an diesen Tieren über die Assoziationsbildung festzustellen wiederholt Gelegenheit hatte.

Nachdem diese Tiere durch wiederholte elektrische Schläge in einen großen Käfig mit „elektrischem Boden“ zum Laufen während höchstens einiger Minuten gezwungen waren, verfielen sie öfters fast augenblicklich in Schlaf, wenn es ihnen gelang, eine im Käfig untergebrachte Glasscheibe zu erreichen, wo sie vor den Schlägen voll geschützt waren. Nach kurzer Zeit von ebenfalls einigen bis ca. 15 Minuten erwachte das Tier und äußerte neuerdings eine lebhaftere Aktivität.

Die leichte Ermüdbarkeit, die sich möglicherweise auch unter den normalen Lebensbedingungen nach einer kurzen Aktivitätsperiode geltend macht, läßt die Tiere öfters der Ruhe pflegen. Es ist weiter möglich, daß, gleich wie in meinen Versuchen, die Tiere bloß einer kurzen Zeit bedürfen, um ihre Kräfte wieder herzustellen — und eine neue Aktivitätsperiode beginnt wieder, um bald darauf durch eine Ruheperiode abgelöst zu werden usw.

In den übrigen beobachteten Fällen der Polyphasie bin ich noch mehr im Unklaren, welche Faktoren diesen Typus der Perioden-

verteilung hätten bedingen können. Bloß als vage Vermutung möchte ich die Frage aufwerfen, ob nicht in vielen Fällen der periodisch auftretende Hunger die für eine Art bestimmte Periodenverteilung bewirke (Säuglinge?).<sup>1)</sup> Auch in bezug auf die ganz merkwürdige Periodenverteilung bei einem Haustier (Katze) möge hier eine kleine Erklärung versucht werden.

Die von mir untersuchten zwei Hauskatzen wiesen eine fast ununterbrochene Ruheperiode während der Nachtstunden und einige relativ kurze Aktivitätsperioden während der Tagesstunden auf (Fig. 2).

Da die wild lebenden Katzenarten ein nächtliches Leben führen, so liegt hier der Gedanke nahe, daß die Jahrtausende fortdauernde Zucht der Katzen durch den Menschen, die nicht bloß in zoologisch-systematischer Hinsicht neue Rassen zu erzeugen vermag, sondern auch in psychischer Beziehung die Hauskatze neue Eigenschaften erwerben ließ, auch die Periodenverteilung beeinflusste. Diese Beeinflussung fand in dem Sinne statt, daß die Katzen ihre große Schlafperiode an die Gewohnheiten der Menschen anpassen mußten: deshalb sind sie Tagestiere geworden.

Nach dem Feststellen der für eine Art bestimmten und als für diese Art normal aufzufassenden Periodenverteilung tauchte die Frage der Veränderlichkeit dieser Verteilung unter dem Einfluß von inneren und äußeren Reizen auf. Es ist zunächst hervorzuheben, daß als Regel gelten kann, daß die Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden für jede Tierart ziemlich konstant ist. Die Konstanz und die Regelmäßigkeit der Periodenverteilung scheint dabei um so größer zu sein, eine je höhere Entwicklungsstufe im zoologischen System die Art einnimmt. Wenigstens zeigten die von mir untersuchten Säuger und Vögel noch größere Regelmäßigkeit in der Periodenverteilung als die niederen Wirbeltiere und Wirbellosen.

Es war nun von Interesse zu untersuchen, inwiefern diese große Regelmäßigkeit in der Periodenverteilung bei den Säugern und Vögeln sich durch eine von der Norm total abweichende Reizwirkung vorübergehend beeinflussen läßt.

Es wäre denkbar, daß diese abnorme Reizwirkung die Periodenverteilung in zweierlei Richtung beeinflussen könnte, und zwar könnte

<sup>1)</sup> Anlässlich meiner Versuche an den 1—10 Tagen alten Säuglingen hatte Herr Hofrat F. SCHAUTA die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß ältere als die von mir untersuchten Säuglinge sich allmählich an die Mahlzeiten zur festgesetzten Zeit gewöhnen: in den Intervallen bleiben sie nun ruhig liegen, wenn aber die Zeit, in der sie zu saugen gewöhnt sind, sich nähert, so beginnen sie zu schreien.

bei der mehr oder weniger veränderten allgemeinen Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden das Auftreten der einzelnen Perioden sich verschieben; oder aber könnte bloß die Periodenzahl variieren. Beide Fälle waren zu beobachten.

Eine Verschiebung des Auftretens der einzelnen Perioden zeigte ein Kanarienvogel, der lange Zeit hindurch ununterbrochen in Dunkelheit gehalten wurde.

Nachdem festgestellt wurde, daß dieser Vogel keine Abweichung von der Norm hinsichtlich der für Kanarienvögel charakteristischen Periodenverteilung (vgl. das betreffende Aktogramm in der Fig. 2) zeigte, wurde das Tier ununterbrochen während 73 Tagen in vollkommener Dunkelheit gehalten. Unmittelbar nachher wurde der Vogel der Untersuchung in der Dunkelheit und daraufhin unter normalem Tag- und Nachtlichtwechsel unterzogen. Während der Aufenthalt in der Dunkelheit durch bloß 24 Stunden, wie dies bei anderen Kanarienvögeln festgestellt wurde (s. unten) nicht imstande ist, die normale Periodenverteilung abzuändern, zeigte der Kanarienvogel, der nach dem vorhergehenden ununterbrochenen Aufenthalt von 73 Tagen in der Dunkelheit auch in Dunkelheit neuerdings untersucht worden war, eine derartige Verschiebung in der Periodenverteilung, daß nunmehr die Aktivitätsperiode von 11,45 vormittags bis 2 Uhr nachts andauerte.

Derselbe Vogel, der unmittelbar nachher bei dem normalen Tag- und Nachtlichtwechsel untersucht worden war, zeigte ein für Kanarienvögel typisches Aktogramm.

Dieses Beispiel macht wahrscheinlich, daß ein langandauernder Einfluß eines total veränderten Reizkomplexes die Periodenverteilung zu beeinflussen vermag; vorausgesetzt indessen, daß der veränderte Reizkomplex ununterbrochen fortwirkt.<sup>1)</sup> Wird das Tier wiederum der Wirkung des normalen Reizkomplexes ausgesetzt, so verschwindet sofort die neuerworbene Periodenverteilung und das frühere für die Art normale Verhalten kehrt zurück.

Dieser Umstand aber beweist, wie zähe die normale Periodenverteilung sich hält, worauf bereits oben (im Kapitel II) hingewiesen wurde.

<sup>1)</sup> Als Seitenstück zu diesen Ausführungen möge hier ein Fall erwähnt werden, der das gute Beispiel der Verschiebung des Auftretens der einzelnen Perioden unter dem Einfluß des ununterbrochenen Lichtes liefert. Nach den Beobachtungen von BREHM begeben sich die hochnordischen Vögel während des sommerlichen Sonnenhochstandes erst gegen Mitternacht zur Ruhe (A. BREHM, Vom Nordpol zum Äquator, S. 21).

Das Aktogramm des eine längere Zeit in Dunkelheit gehaltenen Kanarienvogels zeigt nicht bloß die Verschiebung im Auftreten der einzelnen Perioden, sondern überdies die Änderung des Charakters derselben.

Wenn man dieses Aktogramm mit dem normalen Aktogramm eines Kanarienvogels (Fig. 2) vergleicht, so ersieht man sofort, daß, im Falle des in der Dunkelheit untersuchten Vogels, die große, unter normalen Bedingungen ununterbrochene Aktivitätsperiode nun in einzelne kleinere Aktivitätsperioden zerfällt. Das Verhalten dieses Tieres zeigt demnach eine große ununterbrochene Ruheperiode während einer Hälfte eines 24stündigen Zyklus und viele kleinere bzw. größere Aktivitätsperioden während der zweiten Hälfte.

Der Einfluß der ununterbrochenen Dunkelheit äußerte sich also in diesem Falle darin, daß der Mangel an Licht die Schlafperiode unberührt ließ; hingegen schaltete er einige Ruheperioden in die sonst ununterbrochene große Aktivitätsperiode ein.

Wenn die ununterbrochene Dunkelheit die Schlafperiode nicht zu modifizieren vermag, so war das ununterbrochene Licht wirksam genug, um auch diese letztere Periode zu beeinflussen.

Das Aktogramm von einem Kanarienvogel, der der Einwirkung von ununterbrochenem Licht von gleicher Intensität während des Versuches ausgesetzt war, zeigt den vollkommenen Umschlag der normalen Monophasie in die Polyphasie; während des ganzen 24stündigen Zyklus waren nun ab und zu einzelne Aktivitätsperioden zu beobachten.

Der Unterschied zwischen den Nacht- und Tagesstunden kam nur insofern zum Vorschein, als die Aktivitätsperioden während der Tageszeit länger und die Ruheperioden kürzer als während der Nachtzeit ausfielen.

Wenn wir Kanarienvögel als Vertreter der monophasischen und optischen Tierarten auffassen wollen, so kommen wir zu dem Schluß, daß bei diesen Tierarten sowohl die ununterbrochene Dunkelheit wie auch in noch höherem Maße das ununterbrochene Licht die normale Monophasie in die Polyphasie umschlagen läßt.

Verfolgen wir nun die Einwirkung der gleichen Faktoren bei weißen Ratten als Vertreter der hauptsächlich osmotischen, nur schwach optischen und polyphasischen Tiere.

Sowohl die ununterbrochene Dunkelheit wie auch, wenngleich in viel geringerem Maße, das ununterbrochene Licht vermehren die Periodenzahl.

Der Unterschied zwischen der Einwirkung dieser beiden Fak-  
Zeitschrift f. allg. Physiologie. XVIII. Bd. 9

toren bestand hauptsächlich darin, daß die Gesamtaktivität im Falle der Dunkelheit bedeutend gesteigert war; im Falle des Lichtes blieb sie unverändert (darüber näheres s. Kap. IV). Da ich die Vermehrung der Periodenzahl als Ausdruck für die Steigerung der allgemeinen Erregbarkeit anzusehen geneigt bin, so muß ich auf Grund dieser Versuche schließen, daß sowohl auf die monophasischen wie auch auf die polyphasischen Arten, wenn die letzteren eine wenigstens schwache optische Rezeptionsfähigkeit besitzen, die ununterbrochene Dunkelheit bzw. das ununterbrochene Licht erregend wirkt. Der erhöhten Erregbarkeit, die die Tiere zur Aktivität zwingt, kommt in diesen Fällen eine große vitale Bedeutung zu, denn durch die gesteigerte Aktivität suchen die Tiere sich der störenden Lichteinwirkung zu entziehen.

Zu dem modifizierenden Einfluß der äußeren Reize auf die Periodenverteilung ist wohl auch die Regulation durch die Kultur hinzuzuzählen. Eine derartige Regulation fand scheinbar bei den untersuchten Hauskatzen statt, die die Nächte wahrscheinlich in Anpassung an den Menschen, aber im Gegensatz zu dem Verhalten der wildlebenden Katzenarten in Ruhe verbringen.

Noch prägnanter äußerte sich diese Regulation bei Säuglingen, deren Periodenverteilung von ihren Wärterinnen durch die regelmäßige (z. B. je 3 Stunden) Mahlzeitenverteilung im voraus bestimmt wird.<sup>1)</sup> (Vgl. Fig. 7, Abb. II.)

Nicht nur die äußeren Reize, wie das Licht einer ist, vermögen die Periodenzahl in einem 24stündigen Zyklus zu vermehren.

Vielleicht in einem noch höheren Grade sind die inneren Faktoren imstande, dasselbe zu bewirken.

Es wurde nämlich die Einwirkung des Hungers auf das Ver-

<sup>1)</sup> Wahrscheinlich läßt sich durch den Kulturfaktor die merkwürdige Periodenverteilung bei den Indianern Guayanas erklären: „Die Indianer schliefen nur von 8—2 Uhr. . . Diese Sitte, 4, 5 Stunden vor Sonnenaufgang wach, ja auf den Beinen zu sein, herrscht bei den Indianern in Guayana allgemein“ (A. v. HUMBOLDT, Die Reise in die Äquinoctialgegenden des neuen Kontinents, Bd. III, S. 277); nach IM THURN schlafen die Indianer Guayanas „nach Art der Hunde ohne Schwierigkeit nur für kurze Zeit, dafür aber um so öfter, gleichgültig ob bei Tag oder Nacht und ganz nach Laune“ (zit. nach H. SCHURTZ). Wenn H. SCHURTZ daraus schließen will, daß „es aus dieser Darstellung hervorgeht, daß das ununterbrochene Wachen am Tage und der feste und viele Stunden umfassende Nachtschlaf erst Errungenschaft der Kultur sind“ (H. SCHURTZ, Urgeschichte der Kultur 1900, S. 228—229), so scheint mir diese Auffassung im direkten Widerspruch mit unseren Erfahrungen über die Periodenverteilung bei den optischen Organismen zu stehen.

halten der Ratten untersucht. Das Ergebnis war das gleiche wie bei den Lichtversuchen.

Denn der Einfluß eines zweitägigen Hungers äußerte sich hauptsächlich in der Vermehrung von Aktivitätsperioden und was damit unzertrennlich verbunden ist, auch von Ruheperioden; dies läßt aber wiederum auf die Erhöhung der allgemeinen Erregbarkeit schließen.

Schließlich vermögen, wie wir dies beim Menschen gesehen haben, die Änderungen des inneren Reizkomplexes, die mit der ontogenetischen Entwicklung einhergehen, eine Umstimmung der Polyphasie des Säuglings in die Monophasie des erwachsenen Subjektes zu bewirken.

Das allgemeine Resultat dieser Versuche läßt sich dahin zusammenfassen, daß, falls die allgemeine Erregbarkeit durch äußere bzw. innere und vital nicht indifferente Reize erhöht wird, dies seinen Ausdruck in einer vorübergehenden Vermehrung der Periodenzahl in einem 24stündigen Zyklus findet. Die Vermehrung der Aktivitätsperioden begünstigt aber die Wahrscheinlichkeit, sich dem lebensgefährdenden Einfluß der abnormen Reize zu entziehen.

Bevor ich die Darstellung der Untersuchungen über die Periodenverteilung abschließe, will ich noch eines Problems Erwähnung tun. Dieses besteht in der Frage nach der Lokalisation der Periodizität, der Aktivität und der Ruhe im Zentralnervensystem: ist diese Periodizität ausschließlich an das Gehirn gebunden? oder genügt das Bauchmark bzw. Rückenmark allein, um die normale Periodenverteilung zu regeln?

Um der Beantwortung dieser Frage vorzuarbeiten, habe ich folgenden Versuch an zwei Regenwürmern ausgeführt.

Nachdem die Tiere zunächst in unversehrtem Zustand akto-graphisch untersucht worden waren, habe ich nun dieselben derart durchschnitten, daß der Vorderkörper das Zerebralganglion mit dem vorderen Teil des Bauchmarkes, der Hinterkörper bloß den hinteren Teil des Bauchmarkes einschloß.

Wie wohl bekannt ist, überleben die beiden Teile eines derart operierten Wurmes und regenerieren sich nachträglich zu einem ganzen Tier.

Das Verhalten beider Teile unterscheidet sich dadurch voneinander — was bereits NORMAN beobachten konnte —, daß der Vorderkörper vorwärtskriechen kann; der Hinterkörper hingegen führt bloß windende Bewegungen aus. Auch die allgemeine Beweglichkeit des Vorderkörpers ist viel bedeutender als jene des Hinterkörpers; dasselbe läßt sich von der Stärke einzelner Bewegungen be-

haupten: 24 bzw. 48 Stunden nach der Operation wurden zunächst der Vorderkörper und nachher der Hinterkörper aktographisch untersucht.

Es ergab sich, daß bloß das ganze unversehrte Individuum die für die Art charakteristische Periodenverteilung aufweist; indessen lassen sowohl der Vorderkörper wie auch der Hinterkörper halb verwischte und verschobene Spuren der normalen Periodenverteilung erkennen.

Die Versuchsergebnisse, die in diesem Kapitel niedergelegt waren, berechtigen zunächst zu dem Schluß, daß die Verteilung von Aktivitäts- und Ruheperioden in einem 24stündigen Zyklus für eine bestimmte Art ziemlich konstant bleibt.

Eine bestimmte und für eine Art charakteristische Periodenverteilung scheint ferner im großen und ganzen in Abhängigkeit von dem Vorherrschen eines Sinnesorganes zu stehen: denn in der Regel sind die optischen Tierarten und der Mensch monophasisch, die osmatischen und taktilen Tierarten und der Säugling hingegen polyphasisch.

Außer der vorherrschenden Sinnestätigkeit können auch andere äußere bzw. innere Kräfte auf die Periodenverteilung einen stärkeren bzw. geringeren Einfluß ausüben, so daß schließlich diese Verteilung das Resultat vieler Faktoren sein kann.

Wenn ein wirksamer äußerer Reiz in einer besonders starken Intensität den Organismus trifft, so kann die Periodenverteilung während dieser abnormen Reizeinwirkung abgeändert werden. Hört die abnorme Reizwirkung auf, so kommt die für die Art charakteristische Verteilung sofort wieder zur Geltung.

#### IV. Kapitel.

##### Die Gesamtmenge von Aktivität und Ruhe in einem 24stündigen Zyklus.

Die Gesamtmengen von Aktivität und Ruhe, die ein Versuchstier in einem 24stündigen Zyklus aufwies, konnte man leicht aus dem betreffenden Aktogramm berechnen.

Um die Gesamtaktivität eines Tieres durch eine Zahl übersichtlich charakterisieren zu können, habe ich für jedes Tier und jeden Versuch einen Wert, den ich Beweglichkeitsquotienten ( $Q$ ) nannte, berechnet.

Dieser Wert, der erlaubt, die Aktivität der verschiedenen Individuen und der verschiedenen Tierarten einfach miteinander zu vergleichen, stellt das Verhältnis zwischen den Aktivitäts- und den Ruhestunden dar, die ein Organismus während eines 24stündigen Zyklus erlebt hat. Wenn die Zahl der Aktivitätsstunden in einem 24stündigen Zyklus gleich  $a$  ist, so ist  $Q = \frac{a}{24-a}$ . Es ist klar, daß,

wenn  $Q = 1$  ist, die Zahl der Aktivitätsstunden in einem 24stündigen Zyklus jener der Ruhestunden gleich ist. Wenn  $Q > 1$  ist, so ist die Zahl der Aktivitätsstunden größer und wenn  $Q < 1$  ist, so ist die Zahl der Aktivitätsstunden geringer als jene der Ruhestunden.

Aus der Formel  $Q = \frac{a}{24-a}$  läßt sich auch umgekehrt der Wert

für  $a$  berechnen und zwar ist  $a = \frac{24 \cdot Q}{Q+1}$ .

Bei der Untersuchung der durchschnittlichen Gesamtmenge der Aktivität muß der erste Versuch unberücksichtigt bleiben, denn die Tiere äußern in den ersten Stunden des Aufenthaltes im Apparate eine erhöhte Beweglichkeit (infolge der Initialerregung, s. unten), die die Aktivitätsmenge während des ersten Versuches größer erscheinen läßt als jene, die für die Art als charakteristisch angesehen werden darf. Um nun ein Beispiel anzuführen, zeigte eine Ringelnatter den Wert für  $Q = 0,26$  am ersten Versuchstage; dieser Wert war am zweiten bzw. dritten Tage gleich 0,08 bzw. 0,11.

Schließlich konnten besonders bei den niederen, in einen Winterschlaf verfallenden Arten die Jahreszeit und auch das Alter den Wert für  $Q$  beeinflussen; auch die Temperatur des Versuchsraumes und die Feuchtigkeitsverhältnisse könnten den Beweglichkeitsquotienten abändern.

Unter Berücksichtigung all dieser Faktoren habe ich in der nächstfolgenden Tabelle die Werte für  $Q$  und für alle untersuchten Arten zusammengestellt. (Siehe Tabelle auf S. 134.)

Da die Werte für  $Q$ , die in dieser Tabelle niedergelegt sind, in der Regel den Durchschnitt aus vielen Versuchen darstellen und da alle für eine Art gefundenen Zahlen nur relativ wenig von den angegebenen Durchschnittswerten abweichen, so ergibt sich zunächst, daß, wenn eine Tierart sich nicht im Zustande des latenten Lebens befindet, sie — die für den normalen Lebensablauf günstigen Lebensbedingungen vorausgesetzt — eine gewisse Aktivitätsmenge in einem 24stündigen Zyklus absolvieren muß. Diese Aktivitätsmenge wird nicht durch den Hunger, der das Tier zwingt, Bewegungen

## Werte für Q.

Tierart	Q (im Durchschnitt; bei konstanter Zimmertemperatur)	d. h. in einem 24stündigen Zyklus rund Aktivitäts- stunden	d. h. in einem 24stündigen Zyklus rund Ruhestunden
Regenwürmer (September)	1,19	13	11
Weinbergschnecken (September)	0,75	10	14
Flußkrebse (September)	0,46	7,5	16,5
Küchenschaben (Dezember—Januar)	0,29	5	19
Schmeißfliegen (August)	0,81	11	13
Goldfische	0,5 bis ∞	8 bis 24	16 bis 0
Laubfrösche (Juli—August)	0,17	3	21
Ringelnatter (September)	0,11	2	22
Kanarienvogel (Oktober)	0,89	11	13
Weiße Mäuse	1,04	12	12
Graue Mäuse	0,75	10	14
Tanzmäuse	1,42	14	10
Weiße Ratten	0,73	10	14
Kaninchen	1,03	12	12
Eine Katze	0,23	4,5	19,5
Ein Hund	0,39	6,75	17,25
(4 Monate alter Fackel) Säuglinge	0,76	10,00	14,00

auszuführen, herbeigeführt, denn die Tiere bewegen sich einerseits unvergleichlich länger als dies das Ernährungsgeschäft verlangt. (Besonders eingehend habe ich dies bei den weißen Mäusen und dann bei den Tanzmäusen beobachtet.) Andererseits tritt die Aktivität auch in dem Falle auf, wenn die Tiere überhaupt kein Bedürfnis nach Nahrung äußern. So z. B. konnte ich bei den Ringelnattern in den ad hoc angestellten Versuchen ganz genau feststellen, daß die Tiere ihr tägliches Bewegungspensum absolvierten, selbst wenn sie keine Freßlust zeigten.

Es ist weiter erwähnenswert, daß die Tiere, die sich in zwei verschiedenen Abschnitten eines 24stündigen Zyklus zu bewegen pflegen, sich in einem Abschnitt um so mehr in Bewegung befinden, je weniger aktiv sie in dem anderen Abschnitt waren, so daß schließlich der Gesamtbetrag der Aktivität stets konstant bleibt.

So lassen z. B. die Tanzmäuse zwei scharf voneinander getrennte Abschnitte in bezug auf die Aktivität in einem 24stündigen Zyklus erkennen: während der Nachtstunden weisen sie eine große ununterbrochene Aktivitätsperiode, während der Tagesstunden hingegen

einige kleine Perioden auf (vgl. das betreffende Aktogramm in der Fig. 2). Auch die Form der Aktivität ist während der Nachtstunden abweichend von jener während der Tagesstunden: in der Nacht führen sie ununterbrochen Tanzbewegungen aus, bei Tag besteht ihre Aktivität bloß in kleinen Bewegungen. (Freßbewegungen usw.) (siehe darüber näheres im nächsten Kapitel).

Wenn man nun bei diesen Tieren den Gesamtbetrag der Aktivität in einem 24stündigen Zyklus gleich  $a$  Stunden, die Gesamtaktivität in der großen Periode während der Nacht gleich  $b$  Stunden und die Gesamtaktivität während der übrigen Zeit eines 24stündigen Zyklus (also  $a-b$ ) gleich  $c$  setzt, so wird, wie dies die beigefügte Tabelle zeigt,

$\frac{a}{b} + \frac{a}{c}$  konstant:

Nr. des Tieres	$\frac{a}{b}$	$\frac{a}{c}$	$\frac{a}{b} + \frac{a}{c}$ (konstant)
1	1,2	4,6	5,8
2	1,2	4,8	6
3	1,2	4,4	5,6
4	1,2	4,1	5,3
5	1,3	4,2	5,5
6	1,3	3,5	4,8
7	1,6	1,7	3,3
8	1,3	4	5,3
9	1,5	3	4,5

Alle diese Tatsachen berechtigen zu dem Schluß, daß der Gesamtbetrag der Aktivität in einem 24stündigen Zyklus für eine Tierart und während eines bestimmten Jahres- bzw. Lebensabschnittes konstant ist, vorausgesetzt, daß der Organismus sich unter den für das Leben günstigen Bedingungen befindet. Dazu ist noch zu bemerken, daß, nach den Resultaten meiner Versuche zu urteilen, der Gesamtbetrag der Aktivität um so konstanter ist, je höher das Tier im zoologischen System steht.

Wenigstens ein Teil des täglichen Aktivitätsquantums wird wahrscheinlich aus innerem Antrieb angeführt. Denn, wie wir gesehen haben, nicht nur äußere Reize bzw. der Hunger bringen dieses Mindestmaß der Aktivität zur Entladung, sondern es ist die innere Beschaffenheit des Nervensystems, die bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Kräften der Außenwelt das Tier zur Aktivität zwingt.

Bei dem Betrachten der Tabelle, in der die Werte für  $C$  angegeben sind, fällt noch eine höchst unerwartete Tatsache auf.

Alle Werte für  $Q$ , selbst jene für die sog. langsamen Tiere (Schnecke, Regenwurm, Flußkrebis usw. und Säuglinge) sind relativ sehr hoch, so daß als Regel zu gelten scheint, daß selbst die trägen Tiere überraschend viel Aktivität entfalten.<sup>1)</sup>

Es scheint ein verhängnisvoller Fehler in der Beurteilung der Aktivität der Tierwelt vorzuliegen: man stempelte ganze Reihen von Tierarten zu den trägen Organismen, indem man eine langsame Bewegungsart mit dem trägen Wesen verwechselte!

Indessen erweisen sich die sich langsam bewegenden Tiere als recht aktiv.

Wie oben hervorgehoben wurde, muß ein Tier überhaupt ein gewisses Bewegungsquantum in einem 24stündigen Zyklus absolvieren. Dieser Aktivitätsbetrag, wenn er auch unter ein gewisses Minimum nicht sinken darf — die günstigen Lebensbedingungen vorausgesetzt — kann innerhalb gewisser Grenzen in Abhängigkeit von vielen Faktoren variieren.

Um zunächst die früheren diesbezüglichen Versuche zu erwähnen, konnte SLONAKER experimentell nachweisen, daß der Gesamtbetrag der Aktivität bei den weißen Ratten in einem 24stündigen Zyklus großen Schwankungen in Abhängigkeit von verschiedenen Lebensperioden unterworfen ist.<sup>2)</sup>

Weiter kann der Gesamtbetrag der Aktivität durch den Hunger erhöht werden; so lief eine hungrige Calosomalarve ununterbrochen 72 Stunden lang, bis sie starb.<sup>3)</sup>

Auch gewisse innere Vorgänge (Brunst usw.), die wahrscheinlich durch Hormone herbeigeführt werden, können den Gesamtbetrag der Aktivität erhöhen, wie dies die alltägliche Beobachtung zeigt; der messenden experimentellen Prüfung wurde diese Frage bisher noch nicht unterzogen.

Schließlich können pathologische Zustände die Aktivität enorm

<sup>1)</sup> In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß man keine Tierart kennt, die ihr ganzes Leben in Ruhe verbringt; man kennt aber wohl Tierarten, die in einem fort in Bewegung sich befinden. (Amöben, viele Seetiere: Vgl. hierzu: GIBBS and DELLINGER, *The daily life of Amoeba proteus*. *Am. Journ. of Psychol.* vol. 19, 1908 und POLIMANTI: *Activité et repos chez les animaux marins*. *Extr. du Bull. de l'Inst. Gén. Psychol.* 11<sup>me</sup> an. 1911.)

<sup>2)</sup> SLONAKER, *The normal Activity of the albino rat from birth to natural death; its rate of growth and the duration of life*. *Journ. of animal Behavior*, vol. 2, p. 20, 1912.

<sup>3)</sup> K. ESCHERICH, *Die angewandte Entomologie in den Vereinigten Staaten* S. 115, 1913.

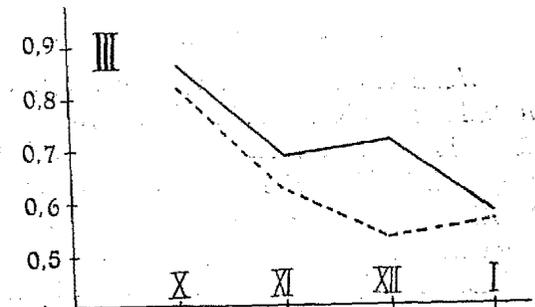
steigern. Ein Kanarienvogel, der von mir am Vortage vor seinem Tod untersucht worden war, ergab den Wert für  $Q = 11$ ; er blieb also 22 Stunden in Bewegung („prämortale Hyperaktivität“ POLIMANTI).

Hingegen verbleiben Tiere, die einen Winterschlaf halten, während der Wintermonate regungslos liegen, wie dies die Untersuchung am Salamander zeigte („hiberne Hypoaktivität“).

Bei der systematischen Untersuchung läßt sich deutlich verfolgen, wie der Gesamtbetrag der Aktivität in einem 24stündigen Zyklus mit der fortschreitenden Jahreszeit allmählich abnimmt, bis er auf Null sinkt; so war z. B. der Beweglichkeitsquotient bei einer Ringelnatter am 10.—11. September 0,11; am 15.—16. Oktober 0,04; am 19.—20. Oktober 0.

Um nun des Einflusses der äußeren Faktoren auf die Schwankungen der Gesamtaktivität zu gedenken, sei auf die Regulation der Bewegungsmenge durch das Licht hingewiesen. Der Einfluß des normalen Sonnenlichtes im Verlaufe der Jahreszeiten auf die Gesamtaktivität bei einem optischen und monophasischen Tier und zwar einem Kanarienvogel ist aus der in der Fig. 4 aufgezeichneten Kurve zu ersehen. Diese Kurve, die die Beziehung zwischen der Tagesdauer und Gesamtaktivität während der Herbst und Wintermonate zeigt, beweist, daß das Licht regulierend auf den Gesamtbetrag der Aktivität wirkt (Fig. 4).

Fig. 4. Beziehung zwischen dem Beweglichkeitsquotient (ausgezogene Linie) und dem Verhältnis zwischen Tagesdauer zur Nachtdauer (gestrichelte Linie) bei Kanarienvögeln; auf der Abszisse sind die Monate, auf der Ordinate die Werte für Beweglichkeitsquotienten bzw. für das Verhältnis zwischen Tag- und Nachtstunden eingetragen.



Ein ununterbrochen wirkendes Licht übt weder bei den monophasischen und optischen Tieren (Kanarienvögeln) noch bei den polyphasischen und osmatischen Tieren (weiße Ratte) irgendwelchen Einfluß auf die Gesamtaktivität aus. Anders erwies sich die Wirkung der ununterbrochenen Dunkelheit; bei den Kanarienvögeln führte sie eine bedeutende Herabsetzung der Aktivität, bei den Ratten hingegen bedeutende Erhöhung derselben herbei. So sank der Wert für  $Q$  bei den in Dunkelheit gehaltenen Kanarienvögeln

von durchschnittlich 0,77 auf 0,42; bei weißen Ratten erhöhte sich dieser Wert von 0,73 auf 1,17.

Diese, im entgegengesetzten Sinne verlaufenden Änderungen der Gesamtaktivität in der Abhängigkeit von ununterbrochen wirkender Dunkelheit stehen im Zusammenhang mit der verschiedenen Lichtreaktion dieser Tiere: die Dunkelheit scheint bei den Kanarienvögeln, die ausgesprochene Tagestiere sind, die Beweglichkeit zu hemmen, der Lichtmangel aber im Gegenteil die Beweglichkeit der lichtscheuen Ratten zu fördern!

Überblicken wir zum Schlusse dieses Kapitels die Ergebnisse der Untersuchungen über die Gesamtaktivität in einem 24stündigen Zyklus, so kommen wir zu dem Schluß, daß jede Tierart, die für die Lebensentfaltung günstigen Bedingungen vorausgesetzt, überhaupt einen gewissen Betrag von Aktivität in einem 24stündigen Zyklus absolvieren muß.

Wenn die normalen Lebensbedingungen durch einen ungewöhnlichen Reizkomplex verändert werden, so kann auch dieser Betrag Schwankungen im positiven bzw. negativen Sinne unterworfen werden.

## V. Kapitel.

### Die Schwankungen der Aktivitätsintensität.

Wenn die Untersuchung der Gesamtaktivität und der Periodenverteilung in einem 24stündigen Zyklus eine allgemeine Orientierung über die Aktivitäts- und Ruhezustände bei einer Tierart ermöglichte, so gewährte die Erforschung der Schwankungen der Aktivitäts- und Ruheintensität einen tieferen Einblick in den inneren Betrieb der Organismen.

Die Analyse der Periodenverteilung und des Gesamtbetrages der Aktivität erfolgte auf Grund der allgemeinen und groben Unterscheidung zwischen den Beweglichkeits- und Ruhekurven.

Der Vergleich der verschiedenen Arten von Beweglichkeitskurven untereinander einerseits, von den Ruhekurven andererseits, läßt die Schlüsse auf die Intensitätsschwankungen beider Zustände ziehen.

Maßgebend bei diesem Vergleich ist die Hubhöhe und die Häufigkeit von einzelnen Ausschlägen. Durch direkte fortgesetzte Beobachtung lassen sich meistens bestimmte Kurvenabschnitte in Beziehung

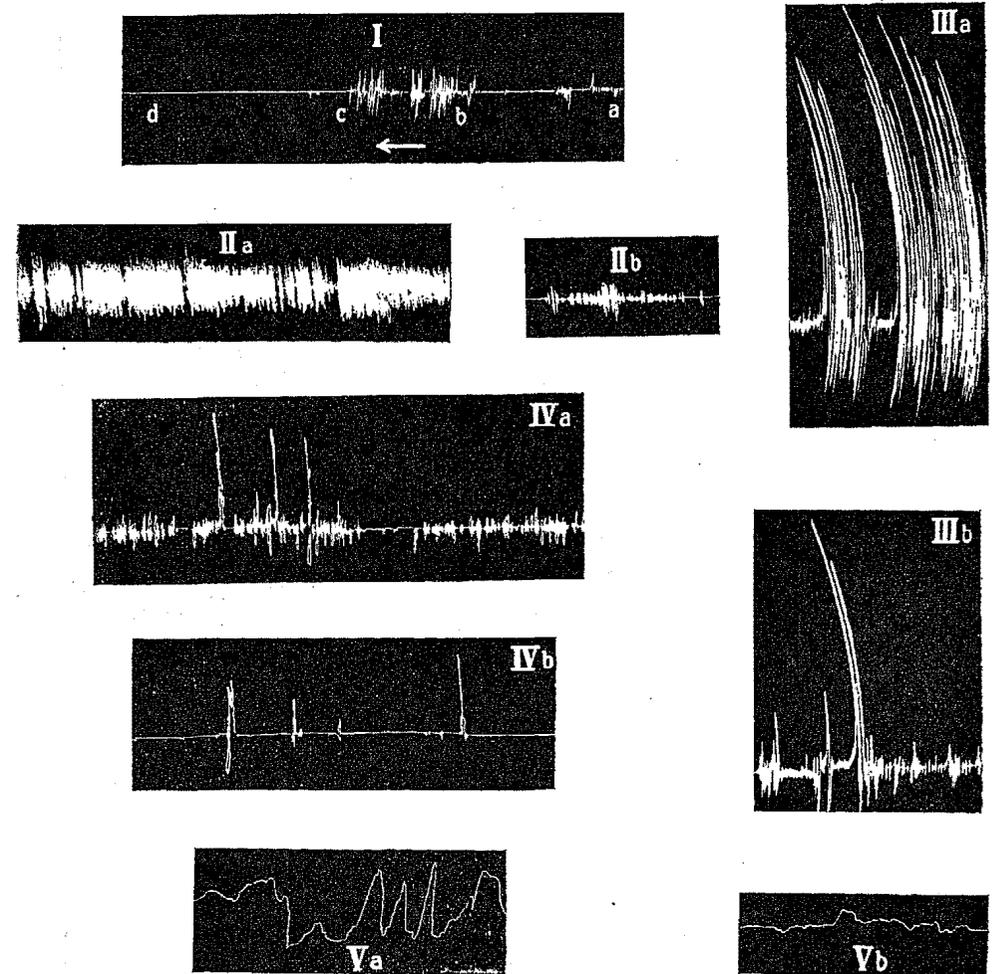


Fig. 5. Verschiedene Aktivitätsintensitäten im Verlaufe eines 24stündigen Zyklus. I. Typische Beweglichkeitssteigerung bei Kanarienvögeln in der der Nachtruhe vorangehenden Tageszeit (ab — Endphase der motorischen Tätigkeit in den Nachmittagsstunden; bc — Steigerung der Beweglichkeit in der der Nachtruhe vorangehenden Tageszeit; cd — Beginn der Nachtruhe. Am 12. I. zwischen 4—5 Uhr Nachmittag aufgenommen). II. a) Typische Aktivitätssteigerung (Tanzbewegungen) in den Nachtstunden bei Tanzmäusen (zwischen 1 und 2 Uhr nachts aufgenommen). b) Typische geringe und kurzandauernde Aktivität (Putzen, Fressen) in den Tagesstunden (zwischen 7,45—8,15 morgens aufgenommen). Beide Kurven beziehen sich auf das gleiche Tier und sind am gleichen Tage aufgenommen. III. Aktivitätssteigerung in den Nachtstunden bei weißen Mäusen (die Kurve a zwischen 9,50—10,15 abends). Die Kurve b (zwischen 7 und 7,15 morgens) zeigt eine für die Tageszeit normale Aktivität. (Beide Kurven beziehen sich auf das gleiche Tier und sind am gleichen Tage aufgenommen.) IV. Typische Steigerung der Beweglichkeit während der Hauptperiode der Aktivität bei einem Flußkreb (die Kurve a zwischen 7—8 Uhr abends, 12. Sept. aufgenommen). Die Kurve b vom gleichen Krebs und dem gleichen 24stündigen Zyklus, zwischen 4,30—5,30

morgens aufgenommen, zeigt zum Vergleich die geringe Beweglichkeitsintensität in der sonstigen Aktivitätszeit V. Typische Steigerung der Aktivität während der Hauptperiode der Aktivität bei einem Regenwurm (die Kurve a zwischen 5,30 bis 6 Uhr abends, 30. Sept. aufgenommen). Die Kurve b von dem gleichen Wurm und dem gleichen 24stündigen Zyklus (zwischen 1,45—2,15 nachmittags aufgenommen) zeigt zum Vergleich die geringe Beweglichkeit in der sonstigen Aktivitätszeit.

zu bestimmten Tätigkeiten des Tieres bringen. In der Regel bezieht sich ein Kurvenabschnitt, der bloß relativ kleine Ausschläge aufweist, auf kleine Bewegungen. Diese Bewegungen sind hauptsächlich der Ausdruck für das Fressen und Putzen. Hingegen bezieht sich ein Kurvenabschnitt, der aus relativ großen Ausschlägen besteht, auf die großen Bewegungen (Fortbewegung, bzw. Herumfliegen bei den Kanarienvögeln und Tanzbewegungen bei den Tanzmäusen). Meistens zeigen die beiden Kurvenabschnitte eine regelmäßige Reihenfolge in einem 24stündigen Zyklus, so daß eine Kurve, die sich auf eine bestimmte Bewegungsintensität bezieht, sich in den gleichen Zeitabschnitten wiederholt.

So steigert sich z. B. die Bewegungsintensität der Kanarienvögel regelmäßig vor dem Beginn der Nachtruhe (Fig. 5, Abb. I). Die Bewegungsintensität der Tanzmäuse ist während der Tagesstunden gering; sie erhöht sich mit einer großen Regelmäßigkeit während der Nachtstunden, in welcher die Tiere viele Stunden lang ununterbrochen Tanzbewegungen ausführen (Fig. 5, Abb. II).

Auch bei den weißen Mäusen zeichnen sich die Aktivitätsperioden, die während der Nachtstunden zur Beobachtung kommen, durch eine Steigerung der Intensität aus (Abb. III). Bei den Flußkrebsen steigert sich die Bewegungsintensität während der Abendstunden (Abb. IV).

Schließlich zeigt bei den Schmeißfliegen der Kurvenabschnitt, der sich auf die ersten Stunden der großen Aktivitätsperiode bezieht,

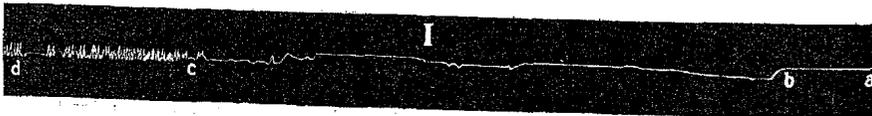


Fig. 6. Die Kurve I (zwischen 4,30—7,30 morgens) soll die geringe Beweglichkeit in erster Zeit nach dem Erwachen veranschaulichen: von a bis b — Ende der Nachtruhe; von b bis c geringe Beweglichkeit zu Beginn der Tagesaktivität, von c bis d gesteigerte, für den weiteren Verlauf der Tagesaktivität charakteristische Beweglichkeit. Die Kurve II (zwischen 7—8,30) zeigt den unmittelbaren Übergang von der gesteigerten Tagesaktivität zur Nachtruhe. (Beide Kurven beziehen sich auf die gleiche Schmeißfliege und den gleichen 24stündigen Zyklus, 26.—27. August.)

stets eine geringe Bewegungsintensität;<sup>1)</sup> erst dann folgt der für die übrige Aktivitätsperiode charakteristische Kurvenabschnitt, in dem die lebhafte Beweglichkeit zum Ausdruck kommt (Fig. 6).

Die Möglichkeit, die einzelnen Intensitätsgrade der Aktivität zu unterscheiden, gestattet es, die Intensitätsschwankungen in ein detailliertes Aktogramm hineinzuzeichnen. Beachtungswert gestalten sich die Schwankungen der Bewegungsintensität bei den optischen Tieren. Wie das nächstfolgende Aktogramm eines Kanarienvogels veranschaulicht, steigt diese Intensität in den Vormittagsstunden, sinkt in den Nachmittagsstunden, um sich dann vor der Nachtruhe noch einmal zu erhöhen (Fig. 7).

Den gleichen Verlauf der Bewegungsintensität in einem 24stündigen Zyklus zeigt die Schmeißfliege (vgl. das Aktogramm in der Fig. 2). Auch der Kurvenverlauf bei dem Menschen, der ebenfalls ein Vertreter der optischen und monophasischen Arten ist, stimmt mit jenem der Vögel und Fliegen überein, wie dies aus der folgenden Schilderung seiner Wachkurve hervorgeht: „Die Wachkurve würde kurz nach dem Erwachen rasch auf ihren Gipfel steigen, dort kürzer oder länger verweilen, dann absinken und nicht weit vor dem Übergang zum abendlichen Schlafbedürfnis noch einen kleinen Anstieg aufweisen.“<sup>2)</sup>

Im Gegensatz zu den optischen Arten läßt der detaillierte Verlauf einer einzelnen Aktivitätsperiode bei den nicht optischen Organismen keine regelmäßigen Schwankungen in der Bewegungsintensität erkennen; wohl aber können sich, wie bereits oben erwähnt, die verschiedenen Aktivitätsperioden in einem 24stündigen Zyklus durch ihre Intensität voneinander unterscheiden (s. auch Fig. 7 II<sub>2</sub>, II<sub>3</sub>).

Nicht immer lassen sich, wie in den angeführten Beispielen, die Schwankungen der Bewegungsintensität auf Grund der Beschaffenheit der aktographischen Kurve erschließen.

Es gibt Tierarten, bei denen die Kurven von verschiedenen Aktivitätsperioden eines 24stündigen Zyklus sich vollkommen ähneln, so daß es unmöglich ist, zu sagen, wann ein Tier eine besonders intensive Aktivität entfalte.

Um auch in diesen Fällen doch ermitteln zu können, in welchem Zeitabschnitte eines 24stündigen Zyklus ein Tier zum Aktivwerden

<sup>1)</sup> Die geringe Aktivitätsintensität in den ersten Morgenstunden läßt sich vielleicht in Zusammenhang mit der in dieser Tageszeit herrschenden tiefen Temperatur bringen.

<sup>2)</sup> HELPACH, Die geopsychischen Erscheinungen 1911, S. 183.

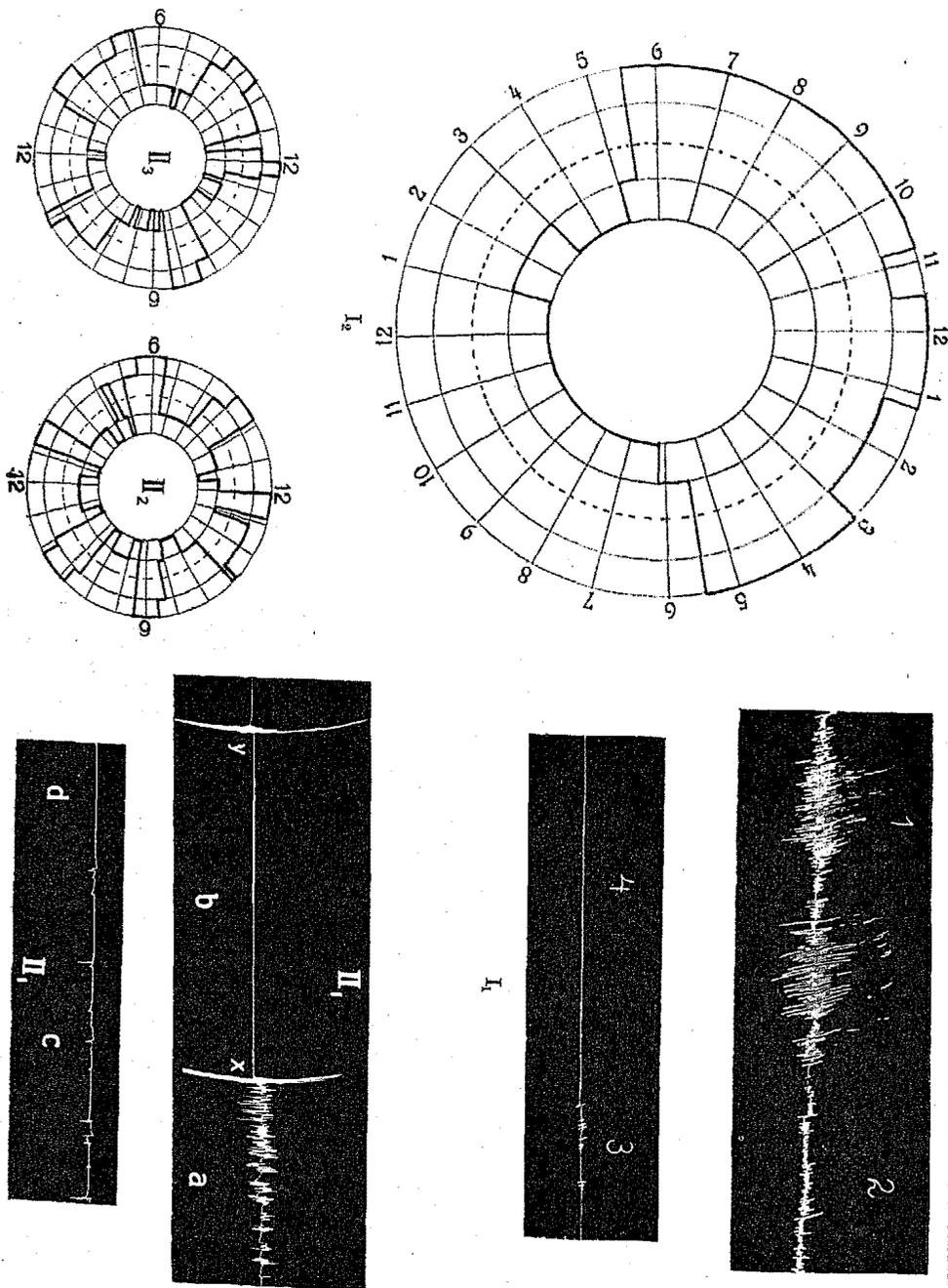


Fig. 7. Intensitätsschwankungen der Beweglichkeit bei einem optischen (I) und nicht-optischen (II) Organismus. I. 1. Kurvenarten der Kanarienvögel: 1. lebhafte

Beweglichkeit (Flugversuche). 2. geringe Beweglichkeit (Fressen, Putzen). 3. relative Ruhe (oberflächlicher Schlaf?). 4. absolute Ruhe (tiefer Schlaf). I. 2. Das detaillierte Aktogramm von einem Kanarienvogel während der Herbstmonate. Im Aktogramm bedeuten die konzentrischen Kreise von der Peripherie gegen die Mitte zu: lebhafte Beweglichkeit (entspricht dem Kurvenabschnitt 1 der Abb. I<sub>1</sub>); geringere Beweglichkeit (Kurvenabschnitt 2 der Abb. I<sub>1</sub>); relative Ruhe (Kurvenabschnitt 3 der Abb. I<sub>1</sub>); absolute Ruhe (Kurvenabschnitt 4 der Abb. I<sub>1</sub>); die gestrichelte Linie trennt die Aktivitäts- von den Ruheperioden. II. 1. Die Kurvenarten von den Säuglingen: a — lebhafte Beweglichkeit, b — Saugeperiode (bei x wurde das Kind aus dem Apparate herausgenommen und an die Brust gelegt, bei y — in den Apparat zurückgebracht); c — relative Ruhe, d — absolute Ruhe. II. 2. Das detaillierte Aktogramm eines 7 Tage alten Mädchens bei dem Aufrechterhalten der auf der Wiener ersten Frauenklinik üblichen Mahlzeiten (je 3 Stunden eine Mahlzeit). II. 3. Das detaillierte Aktogramm eines 4 Tage alten Mädchens, das an die Brust erst dann gelegt wurde, nachdem es wenigstens 15 Minuten geschrien hatte. In dem Aktogramm bedeuten die konzentrischen Kreise von der Peripherie gegen die Mitte zu: Saugeperiode (entspricht dem Kurvenabschnitt b der Abb. II. 1), lebhafte Beweglichkeit (a der Abb. II<sub>1</sub>); relative Ruhe (c der Abb. II<sub>1</sub>); absolute Ruhe (d der Abb. II<sub>1</sub>). Die gestrichelte Linie trennt die Aktivitäts- von den Ruheperioden.

besonders geneigt ist, habe ich die Häufigkeit der Aktivität berechnet und graphisch dargestellt.

Zwecks der Ermittlung der Häufigkeit der Aktivität in einem 24stündigen Zyklus wurden alle jene Fälle zusammengezählt, in welchen ein Tier sich in Bewegung befand; es wurde dabei derart verfahren, daß jeder Fall, in dem ein Tier sich wenigstens eine Viertelstunde bewegte, in eine Tabelle, deren 24 Rubriken Stunden eines 24stündigen Zyklus darstellten, eingetragen wurde. Da für jeden Versuch, wie bereits im Kapitel über die Methode bemerkt wurde, ein Aktogramm aufgezeichnet wurde, ließ sich dies leicht bewerkstelligen. Nachdem der Gesamtbetrag der in jeder Rubrik eingetragenen Fälle gefunden worden war, konnte man ermitteln zwischen welchen Stunden eines 24stündigen Zyklus sich das Individuum besonders häufig in Bewegung befand.

Auf Grund der gewonnenen Resultate ließ sich die Häufigkeitskurve der Aktivität aufzeichnen (Fig. 8).

Wie diese Kurven erkennen lassen, äußern die weißen Ratten und die Tanzmäuse die größte Aktivitätshäufigkeit in den Nachtstunden, die Laubfrösche gegen Mittag und Abend, die Ringelnattern schließlich während der ersten Nachmittagsstunden. Diese Befunde berechtigen zu dem Schluß, daß ein Tier eben in den Stunden, in denen es die größte Häufigkeit der Aktivität aufweist, auch den Antrieb zur Aktivität besonders intensiv empfinden muß.

Es bietet sich noch ein Mittel, den besonders intensiven Antrieb zur Aktivität allerdings auf indirektem Wege ausfindig zu machen. Die Häufigkeit der Aktivität dürfte nämlich mit der Häufigkeit der Freßperioden einhergehen.

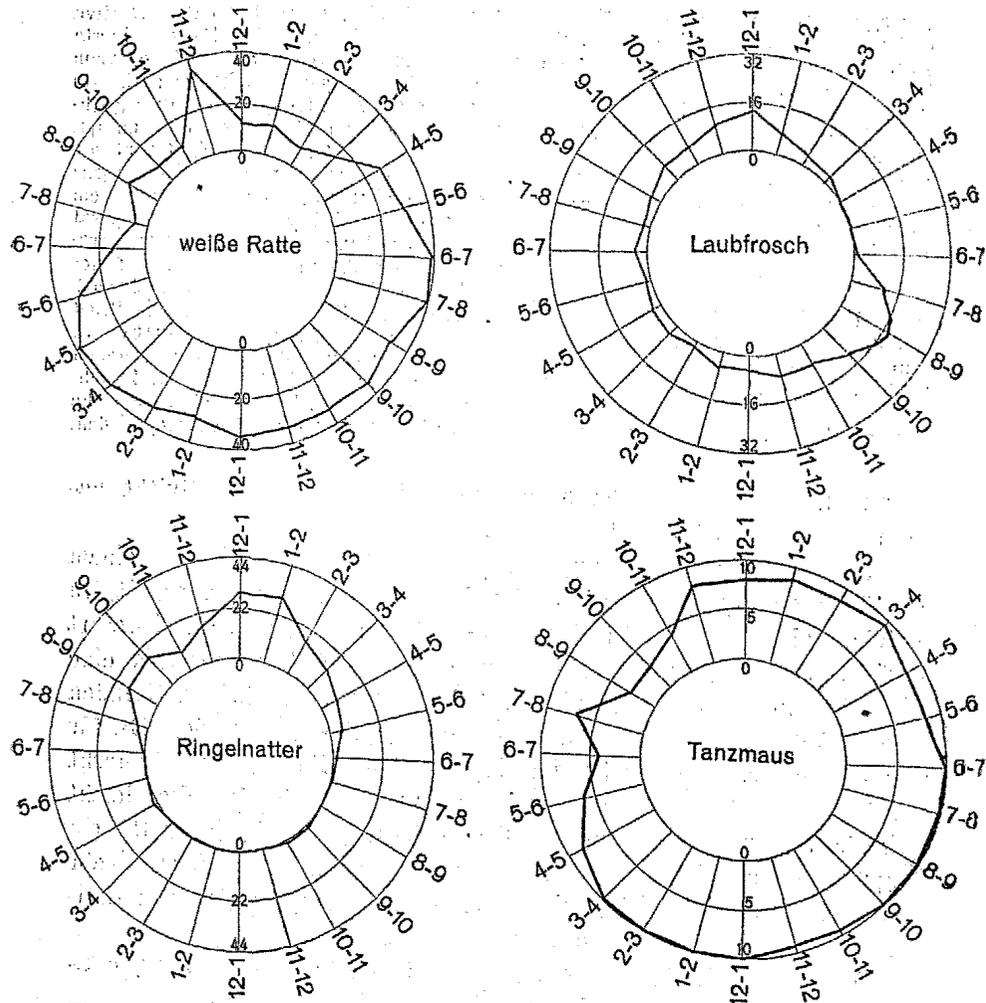


Fig. 8. Häufigkeitskurven der Aktivität. Auf den Abszissen sind die Nacht- und Tagesstunden, auf den Ordinaten die Zahl der beobachteten Fälle (der Versuchstage) eingetragen. Die obere 12 bedeutet Mittag, die untere 12 Mitternacht. Bemerkung zur Rattenkurve: zwischen 11—12 Uhr vormittags wurde täglich der Käfig vom Aktographen gereinigt und das Futter hineingegeben. Die häufige Aktivität um diese Zeit läßt sich demnach als eine zufällige Erscheinung und zwar als eine Folge der Störung des Versuchstieres von außen, auffassen.

Mit einem Apparat, dessen Beschreibung mich hier zu weit führen würde<sup>1)</sup>, konnte ich die Häufigkeit der Freßperioden bei

<sup>1)</sup> Die genaue Beschreibung des Apparates und der Versuchsanordnung befindet sich in meinen „Untersuchungen über den biologisch richtigen Verlauf des Lernvorganges bei weißen Mäusen“ (Pflüger's Archiv Bd. 169, S. 537 ff.).

weißen Mäusen feststellen und auf Grund der gewonnenen Resultate die Häufigkeitskurve der Freßperioden aufzeichnen (Fig. 9).

Fig. 9. Die Häufigkeitskurve der Freßperioden bei weißen Mäusen. Auf den Ordinaten sind die Anzahl der Versuchstage, auf den Abszissen die Stunden eines 24stündigen Zyklus eingetragen.

Die Häufigkeitskurve der Freßperioden zeigt, daß die größte Häufigkeit dieser Perioden auf die Nachtstunden fällt. Es liegt also der Gedanke nahe, daß wahrscheinlich auch der größte Antrieb zur Aktivität sich in den gleichen Stunden geltend macht, was

mit der Analyse der Bewegungsintensität auf Grund der Aktivitätskurve (s. oben) ganz gut übereinstimmt.

Die unter Zugrundelegung dieser methodologischen Voraussetzungen durchgeführten Untersuchungen über den normalen, für eine Tierart charakteristischen Verlauf der Aktivitätsintensität in einem 24stündigen Zyklus lassen darauf schließen, daß jede Tierart während eines 24stündigen Zyklus eine bzw. zwei Perioden aufweist, während welcher sie einen besonders intensiven Antrieb zur Aktivität äußert.

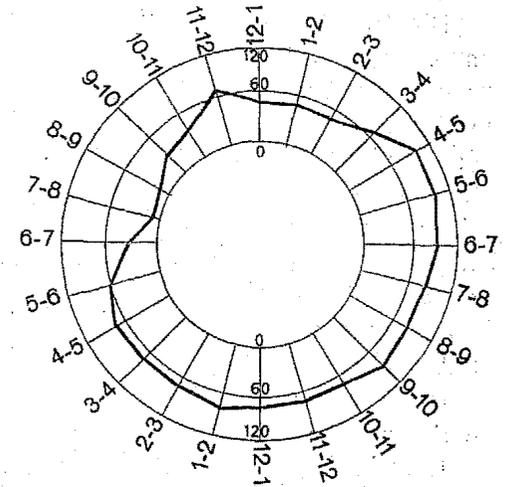
Diese Periode, in welcher das Tier die größte Aktivität äußert, kann man als die Hauptperiode der Aktivität in einem 24stündigen Zyklus ansehen. Diese Periode bzw. diese Perioden können auf verschiedene jedoch für eine Tierart konstant bleibende Tages- bzw. Nachtstunden fallen.

So zeigt z. B. die Ringelnatter eine Hauptperiode der Aktivität während der ersten Nachmittagsstunden; die Laubfrösche, deren zwei an der Zahl, gegen Mittag und gegen Abend.

Den anderen optischen und monophasischen Arten (Kanarienvogel, Schmeißfliege, Mensch) sind zwei Hauptperioden eigentümlich und zwar eine in den Vormittagsstunden, eine andere gegen Abend. Die Küchenschaben, Flußkrebse, Weinbergschnecken und Regenwürmer haben ihre Hauptperiode in den Nachtstunden. Desgleichen weiße Ratten, Tanzmäuse, weiße Mäuse.

Die Dauer der Hauptperiode ist großen Schwankungen unter-

Zeitschrift f. allg. Physiologie. XVIII. Bd. 10



worfen: sie kann bis über 10 Stunden betragen (Tanzmäuse); sie kann aber auch nicht viel mehr als eine Stunde in Anspruch nehmen (Flußkrebse).

Die Hauptperiode der Aktivität kommt weniger infolge einer Einwirkung der äußeren Reize bzw. des Hungers, als hauptsächlich aus innerem Antrieb zustande. Wie schon oben (im Kapitel über die Methode) auseinandergesetzt wurde, ist es nicht der Hunger, welcher die Steigerung der Aktivitätsintensität bewirkt. Die gesättigten Tiere machen genau so wie die hungrigen ihre Hauptperiode der Aktivität durch. Aber auch das Verhältnis zwischen der Zeitspanne, die die Tiere zum Ernährungsgeschäft brauchen, und der Dauer der Hauptperiode der Aktivität beweist, daß nicht der Hunger für das Zustandekommen und die Länge der Hauptperiode der Aktivität verantwortlich gemacht werden kann.

Die absolute Bewegungsintensität läßt sich durch viele Faktoren beeinflussen.

Um einige Beispiele anzuführen, sei zunächst auf die Herabsetzung der Aktivitätsintensität durch die Dunkelheit bei den Kanarienvögeln hingewiesen.

Ein weiterer Faktor, der die Bewegungsintensität im Sinne einer Steigerung bei den Kanarienvögeln beeinflussen kann, ist die Jahreszeit. Es scheint, daß die Intensität bei den Vögeln im Spätherbst steigt<sup>1)</sup> (Fig. 10).

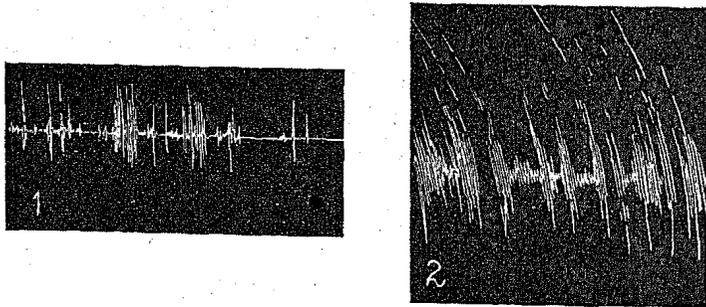


Fig. 10. Die Kurven sollen die Steigerung der Kraft der einzelnen Bewegungen in Abhängigkeit von dem Jahresmonat veranschaulichen. Beide Kurven beziehen sich auf den gleichen Kanarienvogel, beide sind in der gleichen Tageszeit (von 7,45—8,15 vormittags) aufgenommen: (Kurve 1 am 16. Okt., Kurve 2 am 16. Nov.). (Es sei hier ausdrücklich betont, daß beide Kurven mit dem gleichen Apparat und bei der gleichen sonstigen Versuchsanordnung aufgenommen wurden.)

<sup>1)</sup> Möglicherweise läßt sich der Wandertrieb der Zugvögel in Zusammenhang bringen mit der Steigerung der Aktivitätsintensität in den Herbstmonaten, wie dieselbe selbst der Kanarienvogel, ein Vertreter der Standvögel, zeigt.

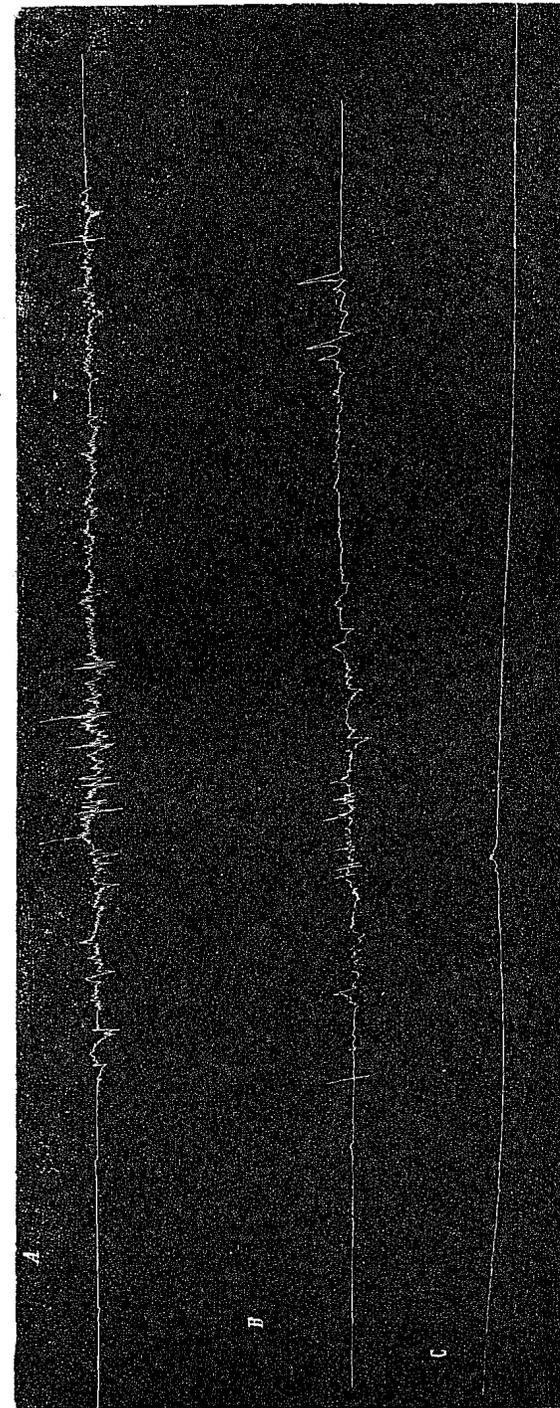


Fig. 11. Die Kurven sollen die Abnahme der Beweglichkeit und die Herabsetzung der Kraft der Ringelnatter in der der Winterruhe vorangehenden Jahreszeit demonstrieren. Sämtliche Kurven beziehen sich auf die gleiche Ringelnatter und sind in der Hauptperiode der Aktivität (zwischen 12—2 Uhr) aufgenommen: Die Kurve A am 16. September, die Kurve B am 13. Okt., die Kurve C am 25. Okt.

In entgegengesetzter Richtung gehen die Veränderungen der Bewegungsintensität mit der fortschreitenden Jahreszeit bei jenen Tierarten vor sich, die in Winterschlaf verfallen. Bei diesen Tieren, z. B. bei den Ringelnattern, sinkt die Bewegungsintensität in den Herbstmonaten immer mehr, bis endlich jede Beweglichkeit überhaupt aufhört. Aber auch im letzteren Falle lassen sich noch Bewegungsspuren in der Hauptperiode der Aktivität beobachten. Diese Erscheinung bezeugt, wie stark der Antrieb sein muß, der die Tiere in der Hauptperiode der Aktivität zur Bewegung drängt (Fig. 11).

Zum Schluß ist noch ein Fall der Erhöhung der Bewegungsintensität wegen der Häufigkeit seines Vorkommens erwähnungswert. Jedes Versetzen eines Tieres in eine neue Umgebung bringt dasselbe in den Zustand gesteigerter Erregung, die eine Steigerung der Bewegungsintensität zur Folge hat. Diese Steigerung der Erregung infolge des Versetzens in eine neue Umgebung läßt sich vielleicht zutreffend mit dem Namen der Initialerregung belegen. Bereits das Einsetzen eines Tieres in den Apparatkäfig genügt, um die Erscheinung der Initialerregung in der Form einer Erhöhung der Aktivitätsintensität hervorzurufen. Nach einer gewissen Zeit, die je nach der Tierart verschieden lang andauern kann, klingt die Initialerregung ab. Die nächstfolgende Kurve von einer weißen Maus veranschaulicht den Verlauf der Initialerregung, die durch das erstmalige Einsetzen in den Aktographenkäfig herbeigeführt wurde (Fig. 12).

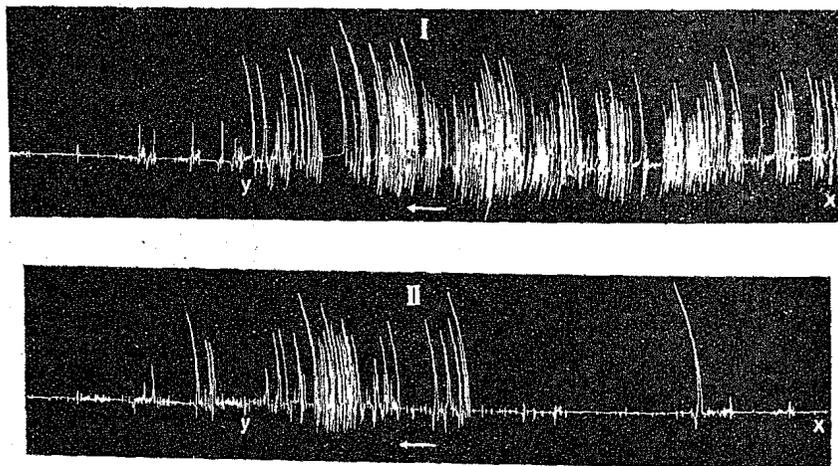


Fig. 12. Die Initialerregung bei einer weißen Maus. Bei X (Kurve I) wurde eine Maus direkt aus dem Wohnkäfig in den Aktograph gesetzt; bis y dauerte die erhöhte Beweglichkeit an. X—Y ist gleich einem Zeitraum von 9 Uhr morgens bis 12 Uhr mittags. Die Kurve II, die am nächsten Tag in den gleichen Stunden aufgenommen wurde, dient zum Vergleich. Die Maus blieb nach dem ersten Versuchstag ununterbrochen im Apparat.

Wenn man zum Schluß ein zusammenhängendes Bild von den Schwankungen der Aktivitätsintensität gewinnen will, so muß man zunächst die Tatsache hervorheben, daß jede Tierart eine besondere Steigerung der Aktivitätsintensität in bestimmten und für die betreffende Art gleichbleibenden Stunden eines 24stündigen Zyklus aufweist. Die Zeit, in der diese Steigerung der Aktivitätsintensität auftritt, sei als die Hauptperiode der Aktivität bezeichnet. Die Hauptperiode der Aktivität wird hauptsächlich durch einen inneren Antrieb herbeigeführt. Wie stark dieser Antrieb sich geltend macht, bezeugt der Fall der Winterschläfer, die in der Übergangszeit, nachdem der Anfang der Winterruhe sich bereits eingestellt hat, nichtsdestoweniger Bewegungsspuren in der Hauptperiode der Aktivität aufweisen.

## VI. Kapitel.

### Die Schwankungen der Schlafintensität.

Die Untersuchung über die Schwankungen der Bewegungsintensität mußte sich auf das Vergleichen der verschiedenen Grade dieser Intensität bei einer Tierart beschränken. Es gab keine Möglichkeit, die absoluten Bewegungsintensitäten bei verschiedenen Tierarten miteinander zu vergleichen; es fehlte eben ein Maß, um die verschiedene Bewegungskraft einzelner Tierarten unter einem einheitlichen Gesichtspunkte beurteilen zu können.

Anders steht es um die Schlafintensität.

Hier ist dieses Maß darin gegeben, ob eine Tierart ununterbrochen, d. h. ohne den Schlaf durch einzelne kürzer oder länger andauernde Bewegungen zu stören, schläft oder aber ob die Schlafentiefe durch vereinzelt Bewegungen verflacht wird.

Bevor ich in meinen Ausführungen fortfahre, will ich zunächst einem eventuellen Einwand entgegenreten. Man könnte nämlich einwenden, daß die Schlafkurven der einzelnen Tierarten, die ja mit verschiedenartigen Aktographen aufgenommen worden sind, sich miteinander überhaupt nicht vergleichen ließen. Die verschiedenartig konstruierten Apparate könnten nämlich eine abweichende Empfindlichkeit haben; infolgedessen könnte man eine Schlafkurve ohne jegliche Ausschläge, also eine Kurve der großen Schlafintensität erhalten, wo in der Wirklichkeit schwache Bewegungen vorkämen, die bloß nicht registriert würden.

Diesem Einwand begegnet man mit dem Hinweis darauf, daß sämtliche Aktographen, wie dies bereits in dem Kapitel über die Methode hervorgehoben wurde, sehr empfindliche Apparate waren, so daß selbst geringe Bewegungen registriert werden konnten (vgl. Fig. 6).

Der Vergleich der Schlafintensität bei den verschiedenen Tierarten läßt auf den ersten Blick erkennen, daß die optischen und monophasischen Tierarten in der Regel eine größere Schlafintensität als die polyphasischen und vorwiegend osmatischen Arten aufweisen. Wenn man die Schlafkurven der Figur 13 miteinander vergleicht, so fällt sofort auf, daß die Kurven der Schmeißfliege und des Kanarienvogels eine gerade Linie ohne irgendwelche Ausschläge darstellen; der Schlaf dieser monophasischen Tiere hat also eine große Tiefe erreicht. Im Gegenteil bezeugen die Schlafkurven von Mäusen, Ratten, Kaninchen und Säuglingen, lauter polyphasischen Arten, daß der Schlaf öfters durch kleine Bewegungen unterbrochen war. Besonders oberflächlich scheint der Schlaf der weißen Mäuse zu sein (Fig. 13).

Dieser auffallende Zusammenhang zwischen der Mono- bzw. Polyphasie und der Schlafintensität führt zu einer weiteren Schlußfolgerung, die besagt, daß, je öfters die Aktivitäts- und Ruheperioden abwechseln und je kürzer sie andauern, d. h. je ausgesprochenener eine Art polyphasisch ist, um so oberflächlicher der Schlaf ist.

So weisen beispielsweise unter den polyphasischen Arten die weißen Mäuse, Kaninchen, weißen Ratten einen weniger tiefen Schlaf als die Tanzmäuse auf, bei denen die Periodenverteilung nicht so regelmäßig ist und die als hauptsächliche Nachttiere gelten müssen. (Vgl. die Aktogramme in der Fig. 2.)

Wenn man sich nun der Frage zuwendet, wie die Kurve der Schlafintensität bei der gleichen Tierart und während einer Ruheperiode verläuft, so ist zunächst hervorzuheben, daß diese Kurve bei den polyphasischen Tierarten einen einförmigen Verlauf nimmt: während der ganzen Ruheperiode werden die kurzen Perioden der absoluten Ruhe ab und zu durch eine oder einige kleine Bewegungen unterbrochen; dann folgt eine neue Aktivitätsperiode usw.

Bei den optischen und monophasischen Tierarten, die eine große, die ganze Nacht währende Ruheperiode aufweisen, ist die Schlafintensitätskurve den regelmäßigen Schwankungen unterworfen.

Wenigstens war der Verlauf dieser Kurve bei Kanarien-

vögeln in den Herbstmonaten folgender: in den ersten Nachtstunden sank diese Kurve bis zur absoluten Ruhe (große Schlafintensität), nach Mitternacht bis zum Erwachen stieg sie und da die Kurve auf die Höhe der relativen Ruhe (mehr oberflächlicher Schlaf). (Vgl. das Aktogramm in der Fig. 7.)

Einen ähnlichen Verlauf zeigt die Kurve der Schlafintensität bei einer anderen monophasischen und optischen Art, und zwar beim Menschen.<sup>1)</sup>

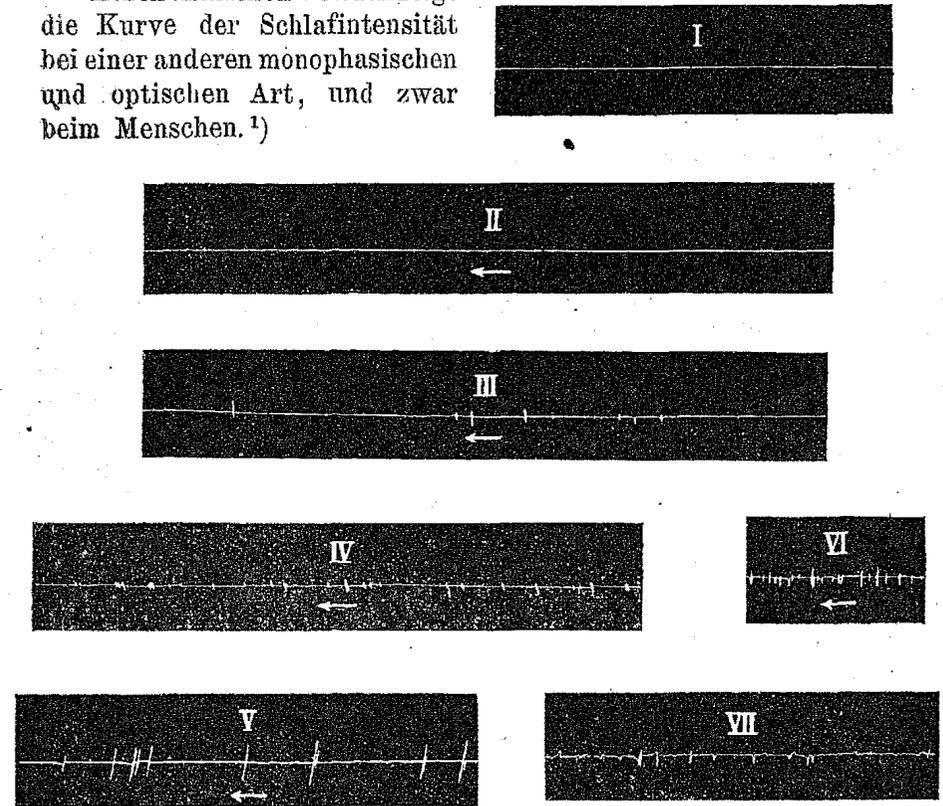


Fig. 13. Typische Schlafintensität bei verschiedenen Tierarten. I. Schmeißfliege (August zwischen 1—2 nachts). II. Kanarienvogel (Sommermonate zwischen 1,45 bis 3,15 nachts). III. Tanzmaus (zwischen 5,15—6,45 morgens). IV. Weiße Ratte (zwischen 9—10,30 vormittags). V. Kaninchen (zwischen 12,15—1,15 nachts). VI. Weiße Maus (zwischen 7,45—8,10 morgens). VII. Säugling (Mädchen, 2 Tage alt; zwischen 12,45—1,45 nachmittags).

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu: „die Kurve der Festigkeit des Schlafes“ in E. KOHL-SCHÜTTER, Messungen der Festigkeit des Schlafes 1862, bzw. „Normale Schlafkurve“, welche E. KRAEPELIN auf S. 239 des I. Bd. seiner „Psychiatrie“ (8. Aufl. 1909) gibt; bzw. „Courbe de la profondeur du sommeil“ (in F. CLAPARÈDE, Esquisse d'une théorie biologique du sommeil. Arch. de Psychol. t. 4, p. 267 ff., 1905).

Die Kanarienvögel lieferten ferner ein interessantes Beispiel von Schwankungen der Schlafintensität in Abhängigkeit von den Jahreszeiten in dem Sinne, daß die Schlafintensität im Frühherbst und im Sommer im allgemeinen größer ist als im Spätherbst und im Winter.

Bevor ich dieses Kapitel abschließe, will ich noch ein Beispiel anführen, das veranschaulicht, wie ein äußerer Faktor die Schlafintensität beeinflussen kann: ein Kanarienvogel, der während 24 Stunden dem Einflusse des Lichtes ununterbrochen ausgesetzt war, zeigte eine, im Sinne einer Verflachung, von der Norm abweichende Schlafintensität (Fig. 14).

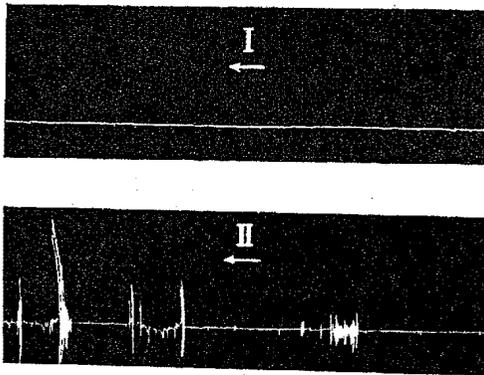


Fig. 14. Einfluß des Lichtreizes auf die Schlafintensität bei einem Kanarienvogel. (Beide Kurven sind zur gleichen Nachtzeit zwischen ca. 12,30—2 Uhr und beim gleichen Vogel aufgenommen.) I. am 31. V. bis 1. VI. bei normalem Tag- und Nachtlichtwechsel. II. am 1.—2. VI. bei permanenter Beleuchtung des Versuchsraumes mit 192 HK.

Aus den Untersuchungen über die Schlafintensität der einzelnen Tierarten ergab sich das allgemeine Resultat, daß die monophasischen Tiere eine größere Schlafintensität als die polyphasischen Arten aufweisen.

Dies steht vielleicht in einigen Fällen mit der leichteren Ermüdbarkeit der polyphasischen Arten in Zusammenhang. Die meisten monophasischen Arten (Schmeißfliegen, Kanarienvögel) verbringen in der Regel den ganzen Tag in Bewegung, sie schlafen aber auch fast die ganze Nacht hindurch.

Die polyphasischen Arten (Mäuse, Kaninchen, Ratten) hingegen befinden sich während einer Aktivitätsperiode bloß relativ kurze Zeit in Bewegung; dann verspüren sie Ruhebedürfnis, wie in dem im Kap. II beschriebenen Falle bei den weißen Mäusen, die nach einer Anstrengung fast augenblicklich in Schlaf verfielen. Die Ruhe braucht aber bloß eine kurze Weile zu währen und recht oberflächlich zu sein und dann sind die Tiere wieder aktiv, um bald wiederum der Ruhe zu pflegen usw.

Es läßt sich also denken, daß die meisten monophasischen Tiere nicht schnell ermüden und deshalb lange Zeit hindurch ununterbrochen sich in der Bewegung befinden können; dafür benötigen sie viel tiefen Schlaf, um ihre Kräfte wieder zu restituieren.

Im Gegenteil würden die meisten polyphasischen Arten schnell ermüden, um nach einem oberflächlichen und kurzen Schlaf ihre Kräfte wieder herzustellen.

Dieses abweichende Verhalten der beiden Tierarten läßt sich vielleicht als eine Anpassung an die Reize der Außenwelt ansehen.

Wie bereits oben auseinandergesetzt wurde, muß eine jede Tierart, die sich nicht in dem Zustande des latenten Lebens befindet, einen gewissen Aktivitätsbetrag in einem 24stündigen Zyklus absolvieren.

Die Art, wie diese Aktivitätsmenge zur Entladung gelangt, hängt nun möglicherweise von der Stellung ab, die eine Tierart der Außenwelt gegenüber einnimmt.

Die monophasischen Arten, deren Hauptsinnesorgan in der Regel der Gesichtssinn ist, können ihre Aktivität bloß in jener Zeit eines 24stündigen Zyklus entfalten, in der die für sie günstigen Lichtverhältnisse herrschen. Es ist nun möglich, daß ihr Organismus sich in der Richtung einer möglichst vollen Ausnützung der Tageszeit für die Aktivität und der Nachtzeit für die Ruhe entwickelt hat; demnach werden sie nicht schnell ermüdbar sein, bedürfen aber zur Herstellung ihrer Kräfte voller und langer Ruhe. Die polyphasischen Arten, die ihre Umgebung weniger mit dem Auge als mit anderen Sinnesorganen rezipieren, sind nicht auf die Entfaltung ihrer Aktivität bloß während der Tageszeit angewiesen. Ihnen, die ja von Licht mehr oder weniger unabhängig sind, steht jede beliebige Zeit in einem 24stündigen Zyklus zum Aktivwerden frei. Die ausgesprochensten Vertreter dieses Tierotypus haben sich demnach an die regelmäßige Verteilung ihrer Aktivität auf den ganzen 24stündigen Zyklus angepaßt: während des ganzen Zyklus folgen nur mehr oder weniger regelmäßige kurze Aktivitätsperioden auf kurze Perioden oberflächlichen Schlafes. Diese Tierarten können also schnell ermüdbar sein: sie müssen aber bereits nach einer kurzen Ruhe wieder hergestellt werden.

## VII. Kapitel.

Die Schwankungen der taktischen Bewegungen in Abhängigkeit von der Aktivitäts- bzw. Ruheperiode.<sup>1)</sup>

Die Zustände der Ruhe und der Aktivität weichen so weit voneinander, daß man vermuten kann, daß der Ablauf von vielen angeborenen und erworbenen Reaktionen sich in Abhängigkeit von diesen Zuständen verschieden gestalten müsse.

Um dieser Frage näher zu kommen, wurde der Verlauf von einigen taktischen Reaktionen während eines 24stündigen Zyklus untersucht.

Diese Untersuchungen wurden mit zwei verschiedenen Methoden, die das Registrieren der Schwankungen der taktischen Bewegungen während 24 Stunden ermöglichten, ausgeführt. Die erste dieser Methoden kann man als die Methode des Aufzeichnens einer mehrstaffeligen Kurve bezeichnen. Diese Methode wurde auf der Eigenschaft des auf dem Prinzip der chemischen Wage basierten Aktographen begründet, eine mehrstaffelige Kurve in Abhängigkeit von dem Ort im Käfige, welchen das zu untersuchende Tier in einem bestimmten Zeitabschnitt einnimmt, zu schreiben.

Wie aus der Fig. 15 zu ersehen ist, zeichnete die Schreibspitze die mittlere Staffel auf, falls das Versuchstier die mittlere Lage in dem Käfige eingenommen hat. Wenn das Tier sich an der äußersten lateralen bzw. an der obersten (in einem schräg gestellten Käfig) Stelle im Käfige befand, registrierte die Schreibspitze die obere Staffel. Und schließlich, wenn das Tier die äußerste mediale bzw. unterste (in einem schräg gestellten Käfige) Stelle eingenommen hat, wurde die untere Staffel markiert (Fig. 15, Abb. I).

Man brauchte nun bloß die Reizeinwirkung in beiden Hälften eines Käfigs, der mit seiner Längsachse parallel zu den Wagebalken angebracht war, verschiedenartig zu gestalten, um die betreffenden taktischen Bewegungen in einem 24stündigen Zyklus auf der Kymographiontrommel aufzeichnen zu lassen. Für die Untersuchung der Geotaxis genügte es, den Käfig mit seiner Längsachse

<sup>1)</sup> Die periodischen Änderungen des Vorzeichens der taktischen Bewegungen in einem 24stündigen Zyklus haben bereits J. LOEB bei Schmetterlingen (LOEB, Der Heliotropismus der Tiere usw. 1890, S. 46 ff., F. T. GROOM und J. LOEB bei den Larven von *Balanus perforatus* (Biol. Centralbl. 1890, S. 169) und G. BOHN bei einigen in der Strandzone lebenden Muscheln und Würmern durch bloße Beobachtung feststellen können.

unter einem Winkel, der größer als 90° war, anzubringen, um eine dreistaffelige Kurve registrieren zu lassen. Mit dieser Methode wurden die Schwankungen der Geo-, Photo- und Thermotaxis in einem 24stündigen Zyklus bei den Küchenschaben und der Geotaxis bei den Laubfröschen untersucht.

Um den Verlauf der Versuche näher zu erklären, sei hinzugefügt, daß die laterale Käfighälfte bei der Untersuchung der phototaktischen Bewegungen verdunkelt und die mediale Hälfte beleuchtet war; bei der Untersuchung der thermotaktischen Reaktion war die Wärmequelle derart angebracht, daß die laterale Käfighälfte die höhere Temperatur als die mediale Hälfte aufwies. Für die Untersuchung der Geotaxis war der Käfig, wie bereits oben erwähnt, zum Wagebalken unter einem Winkel größer als 90° gestellt (vgl. Fig. 15, Abb. Ib und Ic).

Die zweite Methode kann man als die Methode des Aufzeichnens der zwei synchronen Kurven benennen.

Dieses Verfahren bestand darin, daß man zwei identische auf dem Prinzip der postierten Feder basierte Aktographen derart nebeneinander untergebracht hat, daß das Versuchstier bequem und nach Belieben von einem Aktographenkäfig in den anderen wandern konnte (Fig. 15, Abb. IIa).

Die Schreibspitzen beider Käfige zeichneten synchron zwei untereinander liegende Kurven auf; dabei schrieb stets jene Schreibspitze, die dem zurzeit leeren Käfige gehörte, eine gerade Linie auf. Die andere Schreibspitze, die an dem zurzeit von dem Versuchstier besetzten Käfige angebracht war, markierte eine Ruhe- bzw. Aktivitätskurve (Fig. 15, Abb. IIb). Durch den Vergleich beider Kurven konnte man leicht erschließen, wann und wie lange ein Versuchstier in einem der Käfige verweilte.

Es genügte nun, eine Reizqualität von verschiedener Intensität in je einem Käfig einwirken zu lassen, um die taktischen Schwankungen während eines 24stündigen Zyklus verfolgen zu können. Mit dieser Methode wurde die Phototaxis der weißen Ratten untersucht.

Das allgemeine vorläufige Ergebnis dieser Versuche, die allerdings bloß zur ersten Einführung in dieses Problem dienen sollten, läßt sich folgendermaßen zusammenfassen:

Die untersuchten Tiere wiesen in den Ruheperioden und in den Aktivitätsperioden, mit Ausnahme der Hauptperiode der Aktivität, jene Taxis auf, die für die betreffende Tierart als charakteristisch gilt. Also waren die Küchenschaben negativ phototaktisch, positiv thermotaktisch und — vielleicht schwach positiv geotaktisch; die

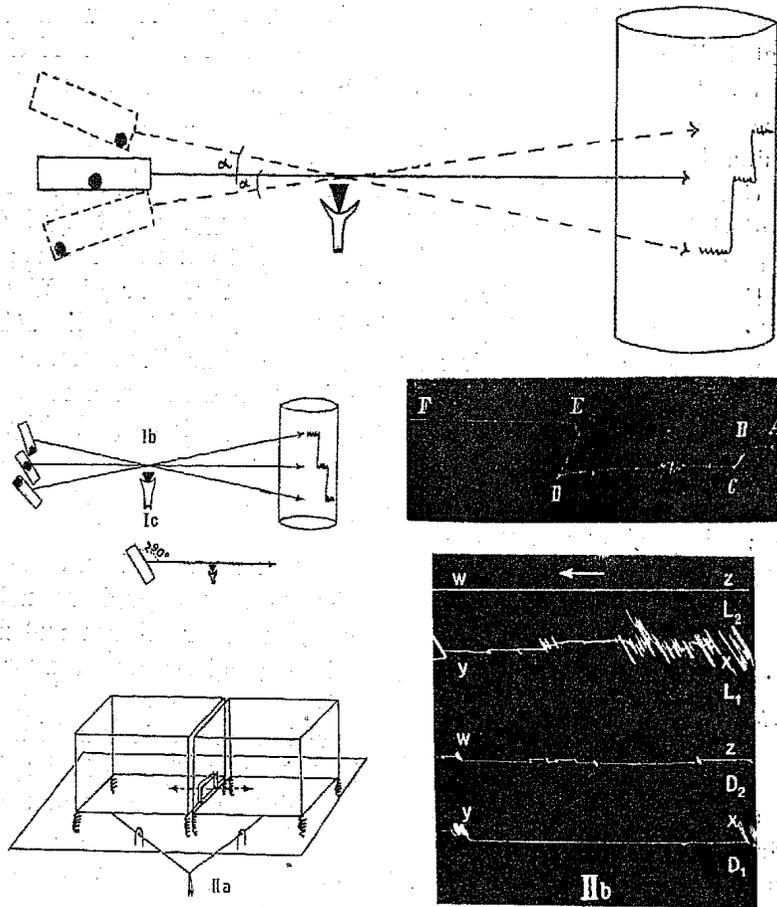


Fig. 15. Versuchsanordnung zur Untersuchung der taktischen Schwankungen während eines 24stündigen Zyklus. I. Methode einer mehrstufigen Kurve. Ia, Ib, Ic veranschaulicht die Eigenschaft des Apparates, eine mehrstufige Kurve zu schreiben in Abhängigkeit von der Stelle, welche das Tier im Käfig einnimmt. Id zeigt einen Abschnitt einer geotaktischen Kurve vom Laubfrosch (zwischen 11-11 1/2 vorm. aufgenommen). A-B. der Frosch befand sich in der Mitte des Käfigs. C-D. Der Frosch befand sich oben im Käfig. E-F. der Frosch befand sich unten im Käfig. II. Methode der zwei synchronen Kurven. IIa, die zwei gleichen Käfige von je einem Aktographen sind so nahe aneinandergestellt, daß das Tier von einem Käfig in den anderen durch die kleinen Öffnungen nach Belieben herüberwandern kann. IIb zeigt einen Abschnitt einer phototaktischen Kurve von einer weißen Ratte. Da das Kymographion derart konstruiert war, daß die Trommel sich nach dem Verlaufe von 12 Stunden senkte und die Kurve von den nächstfolgenden 12 Stunden senkte und die Kurve von den nächsten 12 Stunden lagerte, so erhielt man nach 24 Stunden vier übereinanderliegende Kurven, von denen einerseits die erste (von unten) und die dritte (D<sub>1</sub> und L<sub>1</sub>), andererseits die zweite und die vierte (D<sub>2</sub> und L<sub>2</sub>) gleichzeitig aufgeschrieben wurden. Die Kurven D<sub>1</sub> und D<sub>2</sub> sind von einer verdunkelten, die Kurven L<sub>1</sub> und L<sub>2</sub> sind von einem beleuchteten Käfig aufgezeichnet. Zwischen x und y war die Ratte positiv phototaktisch (Zacken auf der Kurve vom beleuchteten Käfig), zwischen z und w negativ phototaktisch (Zacken auf der Kurve vom verdunkelten Käfig), zwischen z und w negativ phototaktisch (Zacken auf der Kurve vom verdunkelten Käfig).

phototaktisch (Zacken auf der Kurve vom verdunkelten Käfig), zwischen z und w negativ phototaktisch (Zacken auf der Kurve vom verdunkelten Käfig). D<sub>1</sub> und L<sub>1</sub> zwischen 2-2,45 nachmittags, D<sub>2</sub> und L<sub>2</sub> zwischen 2,45-3 nachts aufgenommen.

weißen Ratten zeigten eine negative Phototaxis; die Laubfrösche waren indifferent geotaktisch. Dieses Bild änderte sich in der Haupt-

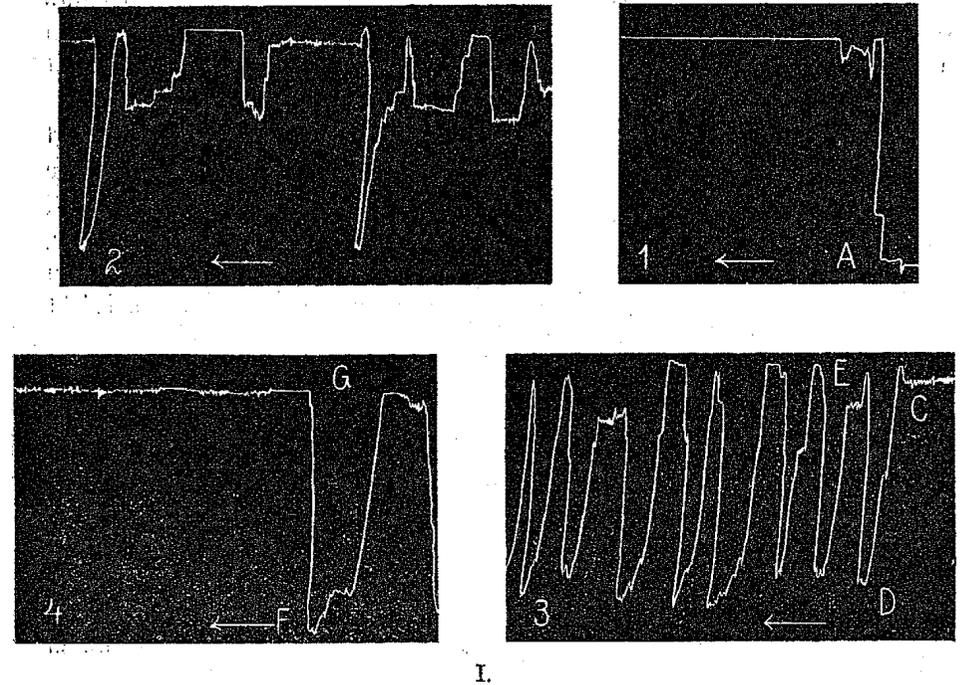
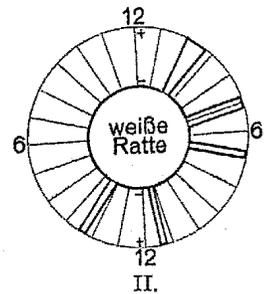


Fig. 16. Das Aufheben bzw. die starken Schwankungen der taktischen Bewegungen in der Hauptperiode der Aktivität. I. Die phototaktische Kurve von einer Küchenschabe. Der laterale Käfigteil in einem Aktographen für Aufzeichnen von mehrstufigen Kurven war verdunkelt, der mediale Teil mit 16 HK. beleuchtet; demnach bezieht sich die obere Kurve auf den Aufenthalt in Dunkelheit, die untere Kurve auf den Aufenthalt im Lichte. Von der Hauptperiode der Aktivität verblieb die Schabe bewegungslos in der Dunkelheit (Abb. 1); sie war negativ phototaktisch; zu Beginn der Aktivitätsperiode bewegte sich das Tier hauptsächlich im verdunkelten Teil des Käfigs (Abb. 2).

Während der Hauptperiode der Aktivität war jede Phototaxis aufgehoben und die Schabe lief den ganzen Käfig ohne Rücksicht auf Licht und Dunkelheit auf und ab (Abb. 3). Nach dem Abklingen dieser Periode verblieb die Schabe wiederum im verdunkelten Teil; das Tier wurde wieder negativ phototaktisch (Abb. 4). II. Ein Photoaktogramm von einer weißen Ratte (Verlauf von Phototaxis in einem 24stündigen Zyklus). Auf dem äußeren Kreis ist die positive (+), auf dem inneren die negative (-) Phototaxis eingetragen. In beiden Figuren bedeutet die obere 12 mittags, die untere 12 Mitternacht.



periode der Aktivität, in der die für eine Tierart charakteristische Taxis verschwunden war. Die Tiere, die ihrem Antrieb zur Aktivität folgen mußten, ließen keine bestimmte Taxis mehr erkennen. Sie liefen — unbeachtet der einwirkenden Reize — unterschiedslos und beständig den ganzen Käfig entlang (bei der ersten Methode) bzw. von einem Käfig in den anderen (bei der zweiten Methode), so daß sich von einem Aufheben bzw. von den beständigen Schwankungen der taktischen Bewegungen während der Hauptperiode der Aktivität reden läßt (Fig. 16).

Auch in dem Falle der indifferenten d. h. einmal positiven und einmal wieder negativen Geotaxis bei Laubfröschen konnte man die gleiche Regelmäßigkeit beobachten. Wenn man nämlich vergleicht, zu welcher Zeit der Umschlag einer Art Geotaxis in die andere, also der negativen in die positive bzw. umgekehrt, auftritt, so kann man feststellen, daß dies während der Hauptperiode der Aktivität der Fall ist.<sup>1)</sup>

Die Tatsache des Aufhebens bzw. der äußersten Schwankungen der taktischen Bewegungen während der Hauptperiode der Aktivität führt zum Schluß, daß das Verhalten der Tiere gegen sonst wirksame äußere Reize sich in der Hauptperiode der Aktivität zu ändern scheint.

Wenigstens verhielten sich in allen von mir untersuchten Fällen die Tiere so, als ob die inneren Impulse und zwar der Antrieb zur motorischen Aktivität überhaupt, die Oberhand über die äußeren sonst wirksamen Reize in der Hauptperiode der Aktivität nehmen würden.

## VIII. Kapitel.

### Die Beeinflussung des Lernvorganges durch den Aktivitäts- bzw. Ruhezustand.

Die Zustände der Ruhe und Aktivität üben scheinbar einen derart starken Einfluß auf die allgemeinen in dem Organismus ablaufenden Reaktionen aus, daß man denken könnte, daß sie auch

<sup>1)</sup> Die Änderungen des Luftdruckes beeinflussen die Schwankungen der geotaktischen Bewegungen der Laubfrösche nicht, wie der Vergleich der korrespondierenden aktographischen und barometrischen Kurven lehrt. (Vgl. Pfüger's Arch. Bd. 170, S. 180, Fig. 34.)

den Vorgang der Entstehung von assoziativen Verknüpfungen beeinflussen dürften.

Es wäre wohl denkbar, daß es Unterschiede im Verlaufe eines Lernvorganges während der beiden Perioden gäbe; der Verlauf eines solchen Vorganges, der während der Aktivitätsperiode vorgenommen wird, könnte ja von dem Lernvorgang in der Ruheperiode mehr oder weniger abweichen.

Um dieses Problem einer experimentellen Prüfung zu unterwerfen, wurden Lernversuche an weißen Ratten mit der wohlbekanntem Labyrinthmethode ausgeführt. Die Ratten, die dem gleichen Wurf entstammten, wurden in zwei Gruppen verteilt, von denen eine während der Periode der tiefsten Ruhe, die andere in der Hauptperiode der Aktivität untersucht wurde.

Wie die Häufigkeitskurve der Aktivität gezeigt hat, fällt einer der Gipfel der Hauptaktivität auf 6—8 Uhr abends und einer der Gipfel der Hauptruhe auf 7—10 Uhr vormittags (vgl. Fig. 15, Abb. „weiße Ratte“).

Die Tiere einer Gruppe mußten nun täglich einmal und zwar um 7 Uhr abends, also während der Hauptperiode der Aktivität, im Labyrinth laufen, um allmählich zu erlernen, das Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen und zu dem im Labyrinthzentrum untergebrachten Wohnkäfig mit Futter zu gelangen; an den Tieren der zweiten Gruppe wurden die gleichen Versuche um 9 Uhr morgens also während der Hauptperiode der Ruhe angestellt.

Als Antrieb zur Erlernung der Handlung wurde der Hunger angewendet: die Ratten erhielten Futter und Wasser bloß einmal täglich und zwar nachdem sie zu dem im Labyrinthzentrum aufgestellten Käfig gelangten.

Die Ergebnisse dieser Versuche ließen erkennen, daß der Lernvorgang bei den beiden Gruppen gleich war.

Denn weder die Zeit- noch die Weg- und Fehlerkurven von beiden Gruppen wiesen in ihrem Verlauf irgendwelche nennenswerte Unterschiede auf; die sämtlichen untersuchten Ratten, ob im Zustande der Aktivität, ob im Ruhezustande, erlernten ungefähr in der gleichen Zeit und auf die gleiche Weise das Labyrinth auf dem kürzesten Weg und in der gleich kurzen Zeit zu durchlaufen, um zum Wohnkäfig und Futter zu gelangen.

Der einzige Unterschied im Verhalten beider Gruppen bestand darin, daß die Ruheratten anfangs (bis zum inkl. 13. Versuche) im Labyrinth langsamer als die Aktivitätsratten liefen; dann aber war

(vom 14. Versuch ab bis zum Schluß) die Fortbewegungsgeschwindigkeit beider Gruppen im Labyrinth fast gleich.

Die bedeutendere Geschwindigkeit der Aktivitätsratten zu Beginn der ganzen Versuchsserie läßt sich möglicherweise auf die durch die Aktivitätsperiode bedingte Erregungssteigerung zurückführen.

Ebenso läßt sich die geringere Geschwindigkeit der Ruheratten durch die durch die Ruheperiode bedingte Erregungsherabsetzung erklären.

Im weiteren Verlaufe des Lernvorganges erhöhte sich die Geschwindigkeit derart, daß zum Schluß der ganzen Versuchsserie sowohl die Aktivitäts- wie auch die Ruheratten sich im Labyrinth gleich schnell und bedeutend schneller als zum Beginn der ganzen Versuchsserie fortbewegten.

Diese Tatsachen würden, wenn sie sich bei einer größeren Anzahl von Tieren bestätigen sollten, darauf hinweisen, daß eine in Entstehung begriffene lebenswichtige rezeptorisch-motorische Verknüpfung im allgemeinen die Erregung während der Ausübung der betreffenden motorischen Reaktion erhöht.

Nachdem die Verknüpfung sich gebildet hat, bleibt diese Erregung konstant erhöht, vorausgesetzt, daß der Antrieb zur Ausführung der neuerlernten Handlung der gleiche wie während des Lernvorganges bleibt.

Bei den Aktivitätsratten bewirkte der fortschreitende Lernvorgang bloß die Erhöhung jener Erregung, die dank der Aktivitätsperiode bereits bestand.

Bei den Ruheratten wurde die Erhöhung der ursprünglichen geringeren Erregung im Verlaufe der ganzen Versuchsserie noch bedeutender, so daß der Zustand der relativen durch die Ruheperiode bedingten Trägheit überwunden, ja weit überholt wurde.

Es läßt sich also auf Grund der bisherigen Versuchsergebnisse vermuten, daß der Antrieb zur Ausführung einer lebenswichtigen Handlung nicht nur eine bereits vorhandene Erregung bei den Aktivitätstieren erhöht, sondern selbst eine geringe Erregung bzw. Trägheit der Ruhetiere in das Gegenteil umschlagen läßt.

Es ist selbstverständlich, daß bloß eine Versuchsserie und die geringe Anzahl der Versuchstiere nicht die Frage nach dem Lernvorgang während der Ruhe- und Aktivitätsperioden definitiv entscheiden können. Indessen verhilft dieser Versuch zur genauen Präzisierung des Problems und bahnt den Weg für eventuelle weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete an.

## IX. Kapitel.

### Das Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit.

Nachdem die experimentellen Ergebnisse der Untersuchungen über die Aktivität und Ruhe niedergelegt worden sind, will ich zum Schluß auf einige Tatsachen aufmerksam machen, um das ihnen zugrunde liegende Prinzip näher formulieren zu können.

Wie in den vorangehenden Kapiteln wiederholt hervorgehoben wurde, bedarf das Auftreten der Aktivität nicht unentbehrlich der vorangehenden Einwirkung äußerer Reize.

Die für die volle Lebensentfaltung günstigen Bedingungen vorausgesetzt, muß die Aktivität in gewissen Abschnitten eines 24stündigen Zyklus aus einem inneren Antrieb auftreten.

Die Tatsachen, die zu dieser Schlußfolgerung führten, wurden oben bereits einzeln erwähnt.

Einer der wichtigen Beweise dafür, daß das Auftreten der Aktivität in gewissen Abschnitten eines 24stündigen Zyklus aus innerem Antrieb geschieht, besteht darin, daß diese Aktivität nicht notwendig durch den Hunger bewirkt sein muß (Ringelnatter). Aber selbst die anfangs hungrigen Tiere bewegen sich unvergleichlich länger als dies das Ernährungsgeschäft verlangt (Mäuse usw.).

Wenn die Aktivität nicht einem inneren Antriebe entspränge, so würde ein Tier nach dem Stillen des Hungers usw. wiederum in Ruhe verfallen, statt stundenlang weiter herumzulaufen.

Eine andere Tatsache, die sich hier anführen läßt, ist die gemachte Beobachtung, daß ein Organismus einen gewissen Bewegungsbetrag in einem 24stündigen Zyklus bis zu einem gewissen Grade unabhängig von äußeren Reizkomplexen absolvieren muß, vorausgesetzt, daß derselbe sich nicht im Zustande des latenten Lebens befindet. Der Beweglichkeitsquotient bleibt dabei für eine Art und einen bestimmten Zeit- und Lebensabschnitt ziemlich konstant (vgl. Kap. IV).

Das Feststellen der Hauptperioden der Aktivität liefert eine weitere Stütze für die Annahme der Aktivität aus innerem Antrieb. Die Hauptperioden der Aktivität treten unabhängig von äußeren Reizen auf. Es scheint, daß sie den Zeitabschnitt darstellen, in der sich der Antrieb zur Aktivität besonders stark geltend macht. Denn selbst zu Beginn des Winterschlafes weisen die Organismen in der Hauptperiode der Aktivität noch Bewegungsspuren auf (Ringelnatter). Ja selbst die verstümmelten Körperteile eines Regenwurmes

lassen noch die Wirkung dieser Periode erkennen. Die Untersuchungen über die taktischen Schwankungen zeigen schließlich direkt, daß der innere Antrieb zur Aktivität in der Hauptperiode der Aktivität sich mächtiger als die äußeren sonst wirksamen Reize erweist. Denn die äußeren Reize, welche die für eine Tierart charakteristischen taktischen Bewegungen auslösen, bleiben in der Hauptperiode der Aktivität wegen des ungestümen Bewegungsdranges unwirksam, so daß der letztere die normalen taktischen Bewegungen aufhebt.

So wie nach dem Stillen des Hungers, des Reinigungs- bzw. geschlechtlichen Triebes der Antrieb zur Ausführung von diesbezüglichen Handlungen erlischt, so erlischt auch nach der Entladung der motorischen Energie der Antrieb zur Aktivität; die Aktivitätsperiode wird durch die Ruheperiode gelöst.

Das Walten des inneren Antriebes zur Aktivität im tierischen und menschlichen Organismus, das sich in der unbedingten Notwendigkeit des Aktivwerdens äußert, läßt sich kurz als das Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit bezeichnen.

// Das Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit will selbstredend nicht besagen, daß jede Bewegung ausschließlich durch innere Impulse ausgelöst wird. Es braucht nicht erst betont zu werden, daß die äußeren Reize den Organismus selbst während der tiefsten Ruheperiode zur Aktivität zwingen können. Das Prinzip der Aktivität aus innerer Notwendigkeit hebt bloß hervor, daß die inneren Impulse in gewissen Zeitabschnitten eines 24stündigen Zyklus ausreichen, um als Antrieb zur Aktivität dienen zu können.

Der Antrieb zur Aktivität macht sich geltend innerhalb der ganzen tierischen und menschlichen Welt.

Von ihm unberührt bleiben nicht einmal die als „träge“ bezeichneten Tiere. Ja, selbst die Schnecke, dieses Sinnbild der Trägheit, äußert überraschend viel Aktivität. /

*Nachdruck verboten.*

## Antagonistische Wirkungen von Salzlösungen, dargestellt durch eine verschiedene Einwirkung der letzteren auf die freibewegliche Zelle.

Von

Dr. Adrienne Koehler.

(Aus dem Institut für physik.-chem. Biologie der Universität Bern.)

Mit 40 Kurven im Text.

(Der Redaktion zugegangen am 24. März 1918.)

### Einleitung.

Anlässlich einer Reihe von Versuchen an Colpoden mit dem von ENRIQUES und ZWEIBAUM (Arch. f. Protistenkunde Bd. 26, 1912) für Paramäcium als konjugationsbeförderndes Agens verwandten  $AlCl_3$  stellte ich fest, daß  $NaCl$  die Wirkung des  $AlCl_3$  abzuschwächen und aufzuheben imstande ist.

An Hand der durch das  $AlCl_3$  an den Colpoden auftretenden Membranveränderungen und den dadurch bedingten Gestaltsveränderungen,<sup>1)</sup> kam ich zum Schlusse, daß die Einwirkung des  $AlCl_3$  als eine Wechselwirkung zwischen Salzlösung und Membrankolloiden aufzufassen sei derart, daß im Sinne der HARDY'schen Regel<sup>2)</sup> durch

<sup>1)</sup> Nach Zusatz des  $AlCl_3$  war eine Verklebung der Cilien, sowie ein Klebrigwerden der Tiere wahrzunehmen. Nach längerer Dauer der Einwirkung trat eine amöboide Formveränderung der Colpoden auf, welche darauf hindeutet, daß die Membran ihre ursprüngliche Konsistenz unter dem Salzeinfluß eingebüßt hat.

<sup>2)</sup> Die HARDY'sche Regel besagt: anodische Kolloide werden durch Kationen, kathodische Kolloide durch Anionen ausgefällt. Eine Lösung