DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Elfter Jahrgang. 13. Juli 1923. Heft 28.

Atmungsregulation und Reaktionsregulation.

Von Hans Winterstein, Rostock.

Der Organismus ist ein System von Regulationen. „Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses", lautet *Pflügers* berühmtes Bekenntnis zur teleologischen Mechanik. Aber diese Ausdrucksweise ist unnötig und fördert die Erkenntnis nicht gegenüber der Feststellung des einfachen Tatbestandes. Seines vitalistischen Schmuckgewandes entkleidet, würde der Satz lauten: „Eine jede Störung des dynamischen Gleichgewichtszustandes des Organismus setzt Mechanismen in Gang, die diese Störung beseitigen." Das ist eine nackte und unbestreitbare Tatsache, unabhängig von jeder mechanistischen oder vitalistischen Einstellung. Betrachten wir den Organismus so, wie er nun einmal ist, als den „Zweck" seines Daseins, dann können wir alle Mechanismen, die die Erhaltung oder Wiedererlangung dieses vorgefundenen Zustandes bewirken, als „zweckmäßig" bezeichnen[1]).

Unter diesen Regulationsmechanismen haben in den letzten 1½ Jahrzehnten in ständig wachsendem Maße jene die Aufmerksamkeit der Physiologen und Pathologen auf sich gelenkt, die wir im Organismus im Dienste der *Erhaltung einer bestimmten Reaktion,* eines bestimmten *Säure-Basen-Gleichgewichtes* entwickelt finden. Sie sind auf das engste verknüpft mit dem schon seit alten Zeiten viel studierten Mechanismus der *Atmungsregulation,* mit dem wir uns daher zunächst beschäftigen müssen.

Die Atmungsregulation ist zweifacher Art, nervöser und chemischer Natur. Die nervöse Regulation, d. h. die Beeinflussung der Tiefe und Frequenz der Atembewegungen durch Nerveninpulse, die aus der Peripherie des Körpers stammen, gipfelt im wesentlichen in der von *Hering* und *Breuer* entdeckten „Selbststeuerung der Atmung" durch die Nervi Vagi. Aber diese nervöse Regulation ist nur ein Hilfsmechanismus, sie trifft sozusagen nicht den Kern der Sache; sie ist nur ein Mittel, um die erforderliche Anpassung der Lungendurchlüftung in einer möglichst bequemen und vorteilhaften Weise durchzuführen, während sie anderenfalls unpraktisch und unzulänglich, mit einem viel zu großen Aufwand an Energie erfolgt; aber sie findet auch ohne Nerveneinfluß statt. Wir wollen uns daher auf die Betrachtung der chemischen Regulierung der Atmung beschränken.

I. Die chemische Regulierung der Atmung.

Die äußere Atmung, d. i. die Durchlüftung der Lunge durch geeignete Bewegungen des Zwerchfells und der Brustmuskeln, hat die Aufgabe, den Organismus mit Sauerstoff zu versorgen und die ständig in den Geweben gebildete Kohlensäure herauszubefördern. Eine jede Störung dieser Funktion veranlaßt eine Änderung des Atmungsmechanismus, die mit mehr oder minder großem Erfolg auf eine Beseitigung der Störung hinwirkt. Die am häufigsten zu beobachtende und am leichtesten zu erzielende Störung ist O_2-Mangel und CO_2-Anhäufung, wie sie bei jeder Behinderung der Lungenventilation durch Verengerung oder Zuschnürung der Luftwege, bei krankhaften Veränderungen des Lungengewebes oder des Kreislaufsapparates, bei längerem Aufenthalt in einem kleinen abgeschlossenen Raum u. dgl. eintreten können. Die Reaktion auf diese Funktionsstörung besteht in einer *Steigerung der Lungendurchlüftung,* die man *Dyspnoe* genannt hat, offenbar, um das peinliche subjektive Gefühl zu kennzeichnen, das mit diesem an sich offenkundig höchst „zweckmäßigen" Vorgang verbunden zu sein pflegt. Wir wollen diese auf subjektive Wertung sich gründende und nur für die stärkeren Grade zutreffende Bezeichnung durch den rein sachlichen Ausdruck *Hyperpnoe* ersetzen, unter dem jede über das gewöhnliche Maß hinausgehende Durchlüftung der Lunge verstanden werden soll, und der als *Hypopnoe* eine Verminderung derselben unter die Norm gegenübersteht, deren höchster Grad von einem völligen (natürlich nur vorübergehenden) Stillstand der Atmung, einer *Apnoe,* dargestellt wird.

Seitdem *Pflüger,* dem wir auch auf diesem Gebiete die grundlegenden Kenntnisse verdanken, mit seinen Schülern in den sechziger Jahren den Nachweis geliefert hatte, daß *sowohl* O_2-Mangel *als* CO_2-Anhäufung, jedes für sich allein, eine Hyperpnoe herbeizuführen vermögen, ist die Frage, welcher von diesen beiden Faktoren den normalen Regulator der Atmung darstelle, Gegenstand zahlreicher Kontroversen gewesen.

Die ausgezeichneten Untersuchungen *Haldanes* und seiner Mitarbeiter[2]) haben schließlich

[1]) Näheres s. bei *H. Winterstein,* Causalität und Vitalismus vom Standpunkt der Denkökonomie. J. F. Bergmann, 1919.

[2]) Vgl. die zusammenfassende Darstellung von *Douglas* in Ergebnisse d. Physiol. *14,* 338 (1914).

zu dem Ergebnis geführt, daß unter gewöhnlichen Bedingungen die CO_2-Spannung des Blutes als Regulator der Atmung betrachtet werden muß, daß aber unter den Bedingungen des O_2-Mangels, wie er etwa beim Aufenthalt in der verdünnten Luft des Hochgebirges oder einer pneumatischen Kammer oder bei angestrengter Muskelarbeit auftritt, auch diesem Faktor eine wesentliche Bedeutung zukommt, da eine Hyperpnoe dann schon bei viel niedrigerem CO_2-Druck zur Beobachtung kommt. Mit diesen Erfahrungen über Hyperpnoe standen auch jene über die Erzeugung einer Apnoe, also einer vorübergehenden völligen Einstellung der Atmung, gut in Einklang, wie sie bei übermäßiger Lungendurchlüftung (sei es willkürlich beim Menschen, sei es infolge lebhafter künstlicher Atmung im Tierexperiment) leicht zu erzielen ist. Daß hierbei den etwa mitspielenden nervösen Hemmungsimpulsen nur eine sekundäre Bedeutung zukommen kann, ergab sich in besonders anschaulicher Weise aus einem ingeniösen Experiment von *Fredericq*, der die zum Kopf führenden Blutgefäße zweier Tiere kreuzweise miteinander in Verbindung setzte und dann bei Behinderung der Atmung des einen Tieres Hyperpnoe beim anderen, und bei forcierter Durchlüftung der Lunge des einen Tieres Atemstillstand bei dem anderen eintreten sah, was offenbar nur durch die veränderte Beschaffenheit des sein Atemzentrum umspülenden Blutes bedingt sein konnte. Und zwar muß für das Erlöschen der Atmungstätigkeit nicht die (nur sehr geringfügige) Erhöhung der O_2-Spannung des Blutes, sondern die Verminderung seines CO_2-Druckes maßgebend sein, da die gewöhnliche Einatmung reinen Sauerstoffs trotz einer sehr viel größeren Steigerung des O_2-Druckes niemals zu einer Apnoe führt, während eine solche durch übermäßige Ventilation der Lungen auch mit einem O_2-armen, ja sogar O_2-freien Gasgemisch erzielt werden kann.

Die Gleichartigkeit der Wirkungen einer Steigerung des CO_2-Druckes und einer Verminderung der O_2-Spannung des Blutes hatte schon seit langem das Bestreben gezeitigt, beide auf eine einheitliche Ursache zurückzuführen, ein Bestreben, das jedoch meist in der (zuerst schon von *Hermann* im Jahre 1870 gemachten) Annahme gipfelte, daß der eine der beiden Faktoren, also z. B. die Kohlensäure, den „allein wirksamen Atemreiz" darstelle, die „Erregbarkeit des Atemzentrums" für diesen Reiz aber durch den anderen Faktor, also den O_2-Mangel, verändert werde. Bei näherer Überlegung liegt es auf der Hand, daß diese und alle ähnlichen „Zurückführungen auf eine einheitliche Ursache" Selbsttäuschungen sind, da es sich einfach um eine Umschreibung der Mitwirkung beider Momente handelt.

Ehe wir den zum Ziele führenden Weg beschreiten, müssen wir die Frage aufwerfen, wieso denn überhaupt der „Mangel eines Stoffes" eine „erregende" Wirkung ausüben könne. Heute, wo jedem Gleichgewichtsreaktionen bekannt sind, die bei Verminderung der Masse des einen reagierenden Bestandteiles eine Verschiebung erfahren müssen, erscheint dies vielleicht nicht weiter befremdlich, aber in den sechziger Jahren war es sicher ein erstaunlicher Scharfblick, wenn *Pflüger* diese von ihm zuerst erörterte Frage sogleich dahin beantwortete, daß nicht der O_2-Mangel als solcher, sondern eine durch ihn bedingte Anhäufung von Produkten unvollkommener Oxydation die unmittelbare Ursache der O_2-Mangel-Hyperpnoe darstelle. In der Tat wissen wir heute, daß in allen Geweben, auch im Zentralnervensystem, bei unzureichender O_2-Versorgung, eine Ansammlung von Säuren, hauptsächlich von Fleischmilchsäure, stattfindet.

Schon in den achtziger Jahren haben sinnreiche Experimente über die Änderungen der Blutbeschaffenheit bei Muskeltätigkeit und über die Wirkung von Säureinjektionen *Zuntz* und seine Mitarbeiter (*Geppert, Loewy, Lehmann*) zu der Vorstellung geführt, daß „Acidulierung des Blutes" eine Erregung des Atemzentrums bewirke, und *Lehmann*[3]) ist, wie ich glaube, als erster auf den Gedanken gekommen, „die längst bekannte Reizwirkung der Kohlensäure als einen Spezialfall der . . . Wirkung von Säuren im allgemeinen zu betrachten". Damit war offenbar ein Weg zu einer einheitlichen Auffassung der Atmungsregulation gegeben. Es fehlte nur der Beweis, daß die Säuren als solche tatsächlich eine Erregung des Atemzentrums zu bewirken vermögen. Denn die verschiedenen auch vor und nach *Lehmann* ausgeführten Versuche mit Injektion von Säuren in die Blutbahn gestatteten wegen der Kompliziertheit der hier vorliegenden Verhältnisse keine sichere Schlußfolgerung, da sie nicht bloß Änderungen der Reaktion des Blutes, sondern auch solche der CO_2-Spannung herbeiführen mußten. Und so meinte noch im Jahre 1909 *L. J. Henderson*[4]) in seiner grundlegenden Untersuchung über das Gleichgewicht zwischen Basen und Säuren im tierischen Organismus, daß es zurzeit keinen Anhaltspunkt zur Entscheidung der Frage gebe, welche von den drei voneinander abhängigen Variablen: freie Kohlensäure, Wasserstoff- oder Hydroxylionen der Regulator der Atmung sei.

Im Jahre 1910 versuchte ich[5]) der Lösung des Problems auf andere Weise näher zu kommen. Ich fand, daß man wenige Tage alte Säugetiere (Kaninchen, Katzen) bis über eine Stunde am Leben erhalten kann, wenn man ihr Gefäßsystem von der Hauptschlagader aus unter Verdrängung des ganzen Blutes mit einer geeignet zusammengesetzten und mit Sauerstoff gesättigten Salz-

[3]) *C. Lehmann*, Pflügers Arch. *42*, 302 (1888).

[4]) *L. J. Henderson*, Ergebnisse d. Physiol. *8*, 254 (1909).

[5]) *H. Winterstein*, Wiener mediz. Wochenschr. 1910, Nr. 39; Ztrbl. f. Physiol. *24*, 811 (1910); Pflügers Arch. *138*, 167 (1911).

lösung von Zimmertemperatur durchspült. Während der ganzen Dauer der Durchspülung führen die Tierchen, die auf jeden Reiz mit einer Bewegung antworten, *keine* Atembewegungen aus, auch dann nicht, wenn man eine O_2-freie Salzlösung verwendet, die innerhalb kurzer Zeit den Tod durch O_2-Mangel herbeiführt. Wird dagegen die Durchspülung auch nur eine kleine Weile abgestellt oder die zu durchspülende Lösung mit 2—3 Vol. % Kohlensäure versetzt, so treten sogleich Atembewegungen auf. Diese Versuche zeigten zunächst auf das klarste, daß unter diesen Bedingungen durchaus entsprechend der Pflügerschen Annahme selbst tödlicher O_2-Mangel als solcher nicht erregend wirkt, wenn durch kontinuierliche Durchspülung die Ansammlung der erregenden Stoffwechselprodukte verhindert wird. Es ergab sich weiter, daß eine Auslösung von Atembewegungen nicht bloß durch CO_2, sondern auch durch Zusatz kleiner Mengen anderer Säuren (Salzsäure, Weinsäure) zu der von Kohlensäure und Karbonaten freien Durchspülungsflüssigkeit erzielt werden konnte, so daß es sich augenscheinlich um eine direkte Wirkung der Säuren und nicht um eine spezifische Wirkung der Kohlensäure handelte. Gestützt auf diese Versuche stellte ich daher die Theorie auf, daß weder der O_2-Druck, noch die CO_2-Spannung, sondern *die Wasserstoffionenkonzentration der alleinige chemische Regulator der Atmung* sei; diese Theorie wollen wir als *Reaktionstheorie der Atmungsregulation* bezeichnen.

Es liegt auf der Hand, daß mit dem Nachweis einer direkten Erregung der Atemzentren durch Säuren noch keineswegs der exakte Beweis für die Richtigkeit dieser ja jetzt mathematisch faßbaren Theorie geführt war. Dazu wäre der Nachweis einer gleichen Wirksamkeit isohydrischer Lösungen erforderlich gewesen, während, wie *Laqueur* und *Verzár*[6]) mit Recht einwenden konnten, in meinen Versuchen die zur Auslösung von Atembewegungen verwendeten Wasserstoffionenkonzentrationen der anderen Säuren um das Vielfache höher waren als die der Kohlensäure, der sie daher nach wie vor eine spezifische Wirkung zuerkennen zu müssen glaubten. Wir können auf die Erklärung dieser Erscheinung erst später eingehen. Der Beweis für die Richtigkeit der Reaktionstheorie wurde bald darauf in einer vortrefflichen Arbeit von *Hasselbalch*[7]) geliefert, dessen Verbesserung der elektrometrischen Reaktionsbestimmung im Blut überhaupt erst die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung geschaffen hatte.

Zum Verständnis dieser und der folgenden Untersuchungen müssen wir einige Vorbemerkungen über die Reaktion des Blutes und über den Säure-Basen-Haushalt des Organismus vorausschicken. Es hat sich in der Physiologie eingebürgert, als Maß der Reaktion ausschließlich die Konzentration der Wasserstoffionen zu verwenden, die auf verschiedenen Wegen einer sehr genauen Messung zugänglich ist. Da das Produkt der $[H^{\cdot}]$ und $[OH']$ bei einer bestimmten Temperatur eine konstante Größe ist, so ist mit der Konzentration der $H^{\cdot}$ auch jene der OH' ohne weiteres gegeben. Eine Sonderung der physiologischen Wirkung dieser beiden ist daher unmöglich, und wenn man sich gewöhnt hat, lediglich von der Wirkung der $H^{\cdot}$-Konzentration zu sprechen, so bedeutet dies natürlich nicht, daß es sich nicht ebensogut um eine solche der gegensinnigen Änderung der Konzentration der OH' oder des wechselseitigen Verhältnisses beider handeln könnte. Das Blut ist eine ganz schwach alkalische Flüssigkeit, d. h. seine $[H^{\cdot}]$, die wir nach dem Vorschlage von *Michaelis* kurz als „*Wasserstoffzahl*" bezeichnen und durch das in der englischen Literatur übliche Symbol c_H charakterisieren wollen, ist etwas kleiner als die des Wassers, nämlich normalerweise rund $4 \cdot 10^{-8}$ g H-Ionen im Liter (gegenüber $8 \cdot 10^{-8}$ des reinen Wassers bei 16 °). Statt $4 \cdot 10^{-8}$ können wir auch $10^{-7,4}$ schreiben, worin 7,4 offenbar den negativen Logarithmus der Wasserstoffzahl bedeutet, der nach dem Vorschlage von *Sörensen Wasserstoffexponent* genannt und mit dem Symbol p_H bezeichnet wird. Da sowohl bei der direkten elektrometrischen Bestimmung der c_H durch Konzentrationsketten wie bei ihrer indirekten Berechnung stets zunächst dieser Exponent gefunden wird, so ist es jetzt fast allgemein üblich geworden, ihn als Maß der Wasserstoffzahl zu verwenden. Auch wir wollen uns in der Folge vielfach des negativen Logarithmus der Wasserstoffzahl bedienen, bei dessen Gebrauch also zu berücksichtigen ist, daß p_H um so *größer* wird, je *kleiner* die Wasserstoffzahl, d. h. je *alkalischer* die Flüssigkeit ist und umgekehrt.

Die Untersuchungen *Hasselbalchs* gingen von der längst bekannten Tatsache aus, daß der Säure-Basen-Haushalt des Organismus in sehr hohem Maße von der Art der Ernährung abhängt. Je mehr der Stoffwechsel durch Umsatz von Eiweiß bestritten wird, also bei möglichst reiner Fleischkost oder beim Hungern, um so größer ist die Säureproduktion infolge der Oxydation des im Eiweiß enthaltenen Schwefels und Phosphors (wozu bei Kohlenhydratentziehung noch die Bildung saurer Acetonkörper aus den Fetten kommen kann), und je mehr vegetabilische Diät gewählt wird, um so größer ist (von gewissen Ausnahmen abgesehen) die Menge der entstehenden Basen, weil von den in den Pflanzen meist in beträchtlicher Menge enthaltenen pflanzensauren Alkalien der organische Säurerest zu CO_2 verbrannt wird, während die Basen übrig bleiben. Da, wie wir später sehen werden, der Organismus zur Aufrechterhaltung des Säure-Basen-Gleichgewichts den Überschuß zum großen Teil durch die Nieren zur Ausscheidung bringt, so wird der

---

[6]) *Laqueur* und *Verzár*, Pflügers Arch. *143*, 395 (1912).

[7]) *K. A. Hasselbalch*, Biochem. Ztschr. *46*, 403 (1912).

Harn der Fleischfresser sauer, jener der Pflanzenfresser alkalisch reagieren, der p_H kann im ersteren Falle bis unter 4,8 sinken, im zweiten bis über 7,6 steigen (der p_H des Wassers ist bei Zimmertemperatur etwas über 7). *Hasselbalch* beobachtete nun an sich selbst durch geeignete Wahl der Ernährungsform von reiner Fleischkost oder Hungern bis zu reiner Pflanzenkost, deren Basengehalt durch Zusatz von $NaHCO_3$ noch künstlich gesteigert wurde, Änderungen des p_H des Harns in so weitem Umfange, daß alle auch unter pathologischen Umständen zur Beobachtung kommenden Werte in die Grenzen dieser Änderungen hineinfielen. Hierbei war nun folgendes Verhalten feststellbar: Je saurer der Harn, je größer also die Menge der im Körper gebildeten Säuren war, um so mehr sank der CO_2-Druck der Alveolarluft, d. i. der Luft, die in den Lungenbläschen mit dem Blut in Gasaustausch tritt und deren CO_2-Spannung normalerweise als Maß jener des arteriellen Blutes betrachtet werden kann. Die Reaktion des Blutes dagegen blieb fast vollständig unverändert, obgleich sein Gehalt an sauren Valenzen offenbar eine bedeutende Zunahme erfahren hatte, da es bei Schütteln mit einem Gasgemisch von dem CO_2-Gehalt der *normalen* Alveolarluft eine viel höhere c_H als in der Norm zeigte. Diese Beobachtung läßt wohl nur folgende Schlußfolgerung zu: In dem Maße, in welchem saure Valenzen in die Blutbahn gelangen, bewirkt die geringfügige Vergrößerung der Wasserstoffzahl eine Erregung des Atemzentrums und eine Verstärkung der Lungenventilation, welche den CO_2-Gehalt des Blutes soweit vermindert, daß die normale Reaktion des Blutes wiederhergestellt wird. Das Umgekehrte ist der Fall, wenn basische Valenzen in größerer Menge in die Blutbahn gelangen: die Atmung wird abgeschwächt, CO_2-Gehalt und -Druck des Blutes steigen an. Da also die Intensität der Lungendurchlüftung sich *gerade umgekehrt* verhält wie die CO_2-Spannung des Blutes, so kann nicht diese, sondern nur die Wasserstoffzahl den Regulator der Atmung darstellen.

Zu dieser scharfsinnigen und, wie wir noch sehen werden, für das Verständnis der Reaktionsregulation im Organismus überaus bedeutungsvollen *indirekten* Beweisführung *Hasselbachs* fügte ich[8]) einige Jahre später den direkten Beweis, indem ich bei Kaninchen saure oder alkalische Lösungen in die Blutbahn injizierte und die dadurch gleichzeitig hervorgerufenen Änderungen der Lungendurchlüftung einerseits und der Reaktion und der CO_2-Spannung des Blutes andererseits *direkt* maß. Hierbei ergab sich, daß die Intensität der Lungendurchlüftung stets und ausnahmslos sich in gleichem Sinne änderte wie die Wasserstoffzahl des arteriellen Blutes, während die CO_2-Spannung des letzteren ein wechselndes Verhalten zeigte und nicht selten *gerade entgegengesetzte* Veränderungen erfuhr, also unmöglich der Regulator der Atmung sein konnte. Meine Versuche wurden später von *Haggard* und *Henderson* sowie von *Fleisch* wiederholt, mit dem übereinstimmenden Ergebnis, daß nicht die Gesamtkohlensäure oder die Konzentration der HCO_3-Ionen, sondern die c_H des Blutes den normalen Atmungsregulator darstellt. Höchstwahrscheinlich gilt das Gleiche auch für die Regulation des Kreislaufs, indem auch die den Blutdruck, die Herztätigkit und damit die das Ausmaß des Blutumlaufes regulierenden Zentren in der gleichen Weise durch die c_H der Umgebung beeinflußt werden (*Mathison, Boothby*).

In auffälligem Gegensatz zu den eindeutigen Ergebnissen der vorangehenden Versuche stehen nun eine ganze Anzahl von Beobachtungen, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Kohlensäure dennoch eine spezifische, von ihrer Säurenatur unabhängige erregende Wirkung auf die Zentren des Kopfmarkes ausübt. *Hooker, Wilson* und *Connet* stellten Versuche mit künstlicher Durchspülung des Kopfmarks an Hunden an, und zwar mit defibriniertem Blut, das zuerst durch Schütteln mit Luft CO_2-arm gemacht und dann in einer Probe mit CO_2, in einer anderen mit HCl bis zur Erreichung der gleichen c_H versetzt wurde. Es ergab sich nun, daß von diesen beiden Blutarten, obwohl sie die gleiche Wasserstoffzahl aufwiesen, die mit CO_2 versetzte eine viel stärkere Atmungsgröße herbeiführte, was offenbar für eine spezifisch erregende Wirkung dieser Substanz sprach. In analoger Weise fand *Scott*, daß die Injektion von Na_2CO_3 in die Blutbahn bei Katzen keine nennenswerte Änderung der Atmungsgröße hervorrief, obwohl die Alkaleszenz des Blutes von p_H 7,4 auf p_H 7,8 anstieg. Ließ man aber ein solches Tier Luft atmen, die 6—7 % CO_2 enthielt, so trat eine bedeutende Zunahme der Atmung ein, obgleich das Blut immer noch alkalischer war als in der Norm. *Collip* und *Backus* beobachteten bei Injektion von $NaHCO_3$-Lösungen sogar erregende Wirkungen auf die Atmung. *Dale* und *Evans* fanden, daß nach Injektion von $NaHCO_3$ die durch künstliche Atmung erzeugte Apnoe bereits zu einer Zeit ein Ende fand, wo der p_H noch außerordentlich hoch (8,23) lag, was augenscheinlich mit der Reaktionstheorie in Widerspruch stand. Umgekehrt trat der durch künstliche Atmung zu erzielende Abfall des Blutdrucks auch nach Injektion von HCl ein, obgleich der p_H des Blutes stark vermindert war, so daß auch diese charakteristische Beeinflussung des Blutdruckzentrums nicht so sehr von einem Absinken des c_H, sondern von dem Auswaschen der Kohlensäure aus dem Blut abzuhängen scheint. Alle diese Beobachtungen leiten also zurück zu der schon von *Laqueur* und *Verzar* (s. S. 627, 1 Sp.) festgestellten Erscheinung, daß die erregende Wirkung der CO_2 unter Umständen die aller übrigen Säuren bei weitem übertrifft, in unvereinbarem Gegensatz zu der nicht

[8]) *H. Winterstein*, Biochem. Ztschr. *70*, 45 (1915).

minder gesicherten Tatsache, daß die Tätigkeit des Atemzentrums unabhängig und oft entgegen den Änderungen der CO_2-Spannung des Blutes mit einer solchen Feinheit durch die c_H reguliert wird, daß sie die Reaktion des Blutes trotz gewaltiger Einbrüche von Säuren oder Basen konstant erhält.

Die Aufklärung dieses anscheinend unlösbaren Widerspruches verdanken wir schönen Experimenten von *Jacobs*[9]), welche dargetan haben, daß die Reaktion der die Zellen umgebenden Säfte durchaus nicht ohne weiteres als Maß der *in den Zellen selbst* herrschenden Reaktion betrachtet werden darf, weil diese auch von der *Durchgängigkeit* der Zellen für die Umgebungsbestandteile abhängt. Ein überaus eleganter Versuch veranschaulicht diese Tatsache auf das drastischste: *Jacobs* stellte drei Lösungen her, die alle drei ungefähr den gleichen p_H von 7,2 aufwiesen: 1. $\frac{m}{2}$ NaCl + eine Spur $NaHCO_3$, 2. $\frac{m}{2}$ $NaHCO_3$ gesättigt mit CO_2, 3. $\frac{m}{2}$ NH_4Cl + etwas NH_4OH. Wurden Seesterneier mit Neutralrot schwach gefärbt und in diese drei Lösungen von *gleicher Reaktion* gebracht, so ergab sich folgendes: In 1 blieb die Farbe unverändert, in 2 wurde sie hellrot und zeigte *saure* Reaktion an, in 3 wurde sie gelb und zeigte mithin *alkalische* Reaktion an. Die Erklärung dieser Erscheinung liegt darin, daß die Zelloberfläche, aller Wahrscheinlichkeit nach wegen ihres Gehaltes an Lipoidstoffen, zwar für undissoziierte Kohlensäure und undissoziiertes Ammoniumhydroxyd, nicht aber für die Ionen derselben durchgängig ist. In der Tat blieben diese Farbänderungen so lange bestehen, bis die Zellen infolge der Schädigung durch die Lösungen ihre spezifische Durchgängigkeit verloren hatten. Man kann dieses Verhalten, das *Jacobs* an ganz verschiedenen Arten pflanzlicher und tierischer Zellen bestätigt fand, auch leicht an leblosen Modellen nachahmen, am einfachsten, wie ich glaube, durch die folgende Versuchsanordnung: Von zwei kleinen Glaszylindern, deren verbreiterte und abgeschliffene Ränder genau aufeinanderpassen, wird der eine an der Unterseite mit einem Gummistopfen verschlossen und bis an den oberen abgeschliffenen Rand mit destilliertem Wasser gefüllt. Der zweite wird an seinem abgeschliffenen Ende mit einer Kollodiummembran überzogen und dann mit einer mit CO_2 gesättigten $\frac{m}{2}$ $NaHCO_3$-Lösung gefüllt und auf den ersten Zylinder aufgesetzt, nachdem der Inhalt beider durch einen Tropfen Neutralrot gefärbt wurde. Das destillierte Wasser zeigt infolge seines schwachen CO_2-Gehaltes eine leicht rote Färbung, während die Bicarbonatlösung intensiv gelb ist. Nach wenigen Augenblicken tritt infolge der Wanderung der Ionen des hydrolytisch dissoziierten Bicarbonats durch die Kollodiummembran auch in dem unteren Zylinder alkalische Reaktion auf. Ganz anders ist dagegen das Verhalten, wenn man die Kollodiummembran durch Eintauchen der vorher abgetrockneten unteren Fläche in Olivenöl mit einer kapillaren Ölschicht überzieht. Wird jetzt der untere mit destilliertem Wasser gefüllte Zylinder durch Zusatz von ganz wenig Bicarbonat schwach alkalisch gemacht, so daß er eben leicht gelb gefärbt erscheint, und jetzt der zweite Zylinder mit gleicher Füllung wie vorher aufgesetzt, so schlägt die Farbe des unteren Zylinders innerhalb 10—15 Minuten in tiefes Rot um, das stundenlang erhalten bleibt. Der Inhalt dieses Zylinders also, der durch die ölgetränkte Kollodiummembran von der *alkalischen* Bicarbonatlösung getrennt ist, nimmt eine *saure* Reaktion an, weil die Ölschicht zwar die undissoziierte CO_2 hindurchgehen läßt, die dann in der wäßrigen Lösung H-Ionen abdissoziiert, dagegen für die durch die Dissoziation des Bicarbonats entstehenden Ionen undurchgängig ist.

Ganz das gleiche muß offenbar der Fall sein, wenn wir unter Versuchsbedingungen, wie sie normalerweise kaum je verwirklicht sein dürften, durch direkte Einführung von CO_2 durch Einatmen oder durch Injektion carbonathaltiger Lösungen in das Blut den CO_2-Gehalt des letzteren in einer solchen Weise erhöhen, daß durch Verminderung der Abgabe der Zellkohlensäure oder vielleicht sogar durch rückläufige Wanderung undissoziierter CO_2 in die Zellen des Atemzentrums die $c_{H'}$ des letzteren beträchtlich über die des Blutes hinaus erhöht wird. Die scheinbare Spezifizität der CO_2-Wirkung in all den früher erwähnten Versuchen findet also ihre einfache Erklärung in der Tatsache, daß die lipoidlösliche Kohlensäure die lipoiden Grenzflächen der Zellen sehr leicht und schnell zu durchwandern vermag, während diese, wie längst bekannt, Ionen nur schwer passieren lassen.

Die in den eben erörterten Experimenten erzielten Abweichungen der Reaktion in den Atemzentren von der des Blutes besitzen wohl keine größere biologische Bedeutung, da sie eben nur Kunstprodukte des physiologischen Versuchs darstellen. Die aus ihnen sich ergebende Tatsache aber, daß solche Verschiedenheiten der Reaktion vorkommen können, und daß es dann die Reaktion *in den Atemzentren* und nicht die des Blutes ist, welche das Ausmaß der Lungendurchlüftung bestimmt, ist bereits früher von mir festgestellt worden und besitzt die größte Bedeutung für das Verständnis der *Wirkungen des Sauerstoffmangels,* deren Erörterung wir uns jetzt zuwenden.

Vom Standpunkte der Reaktionstheorie aus müßte entsprechend den früheren Ausführungen (vgl. S. 626) die erregende Wirkung des O_2-Mangels zu erklären sein durch *saure* Stoffwechsel-

[9]) *M. H. Jacobs,* Amer. Journ. Physiol. *51,* 321 (1920); *53,* 457 (1920); Journ. general Physiol. *5,* 181 (1922).

produkte, die bei unzulänglicher O_2-Zufuhr auftreten oder in abnormer Menge sich ansammeln. Eine ganze Anzahl von Tatsachen schien mit dieser Annahme gut in Einklang zu stehen. Schon lange ist bekannt, daß unter dem Einfluß des niedrigen O_2-Druckes der Höhenluft CO_2-Gehalt und -Spannung des Blutes eine beträchtliche Verminderung erfahren[10]), die Titrationsalkalinität des Blutes absinkt, kurz anscheinend die gleichen Veränderungen eintreten, wie wir sie unter dem Einfluß einer säurereichen Diät beobachtet haben. Allein Versuche mit rasch einsetzendem O_2-Mangel, die ich im Jahre 1915 (a. a. O.) an Kaninchen anstellte, ergaben, daß unter diesen Bedingungen die direkt gemessene Wasserstoffzahl des Blutes nicht bloß nicht gesteigert, sondern im Gegenteil herabgesetzt ist, und zu dem gleichen Ergebnis gelangten einige Jahre später *Haggard* und *Henderson*[11]) sowie *Haldane* und seine Mitarbeiter[12]). Steht nun diese Beobachtung in Widerspruch zur Reaktionstheorie, oder bedarf diese, wie *Haggard* und *Henderson* meinen, eine Ergänzung, dahin gehend, daß zu der Wirkung der c_H noch die eines geheimnisvollen, von der Größe des O_2-Druckes abhängigen „respiratory x" hinzukomme? Keineswegs. Dieses Verhalten war vielmehr, wie ich bereits in meiner erwähnten Arbeit hervorhob, von vornherein zu erwarten. Zahlreiche Untersuchungen haben uns gelehrt, daß das Zentralnervensystem unter allen Organen am empfindlichsten gegen unzureichende O_2-Versorgung ist; längst weiß man, mit wie außerordentlicher Schnelligkeit das Gehirn bei Absperrung der Blutzufuhr eine saure Reaktion annimmt, und am isolierten Froschrückenmark habe ich zeigen können[13]), daß unter dem Einfluß von O_2-Mangel eine Säurebildung eintritt, die durch Zufuhr von Sauerstoff wieder beseitigt werden kann. Es liegt also auf der Hand, daß plötzlich einsetzender O_2-Mangel zuerst *im Zentralnervensystem* selbst, vor allem auch *in den Atemzentren* eine Säurebildung veranlassen muß, die zu ihrer Erregung führt, lange ehe eine gesteigerte Säureabgabe an das Blut eine Steigerung der c_H des letzteren bewirken kann. Die Erregung der Atemzentren aber muß durch die Erhöhung der Lungenventilation zu einer gesteigerten Abgabe von CO_2 aus dem Blut und daher zu einer Verschiebung der Reaktion desselben nach der *alkalischen Seite* Anlaß geben. Für die hiervon abweichenden Befunde einer normalen c_H des Blutes bei ganz langsam sich entwickelndem O_2-Mangel geringen Grades, wie er im Hochgebirge eintritt, werden wir erst später eine Erklärung finden, wenn wir die anderen Regulationsvorrichtungen des Organismus zur Erhaltung der normalen Blutreaktion kennen gelernt haben.

Somit steht auch die Wirkung des O_2-Mangels mit der Reaktionstheorie in vollstem Einklang, nur muß man sich die wichtige Tatsache vor Augen halten, daß die Tätigkeit der Atemzentren primär selbstredend nur von der in ihnen selbst herrschenden c_H bestimmt werden kann und daß für diese zwei Faktoren maßgebend sein müssen: *„hämatogene"*, insofern die im Blut hervorgerufenen Änderungen der Reaktion auch auf die der Zentren zurückwirken, und *„zentrogene"*, die durch die in den Zentren selbst sich abspielenden chemischen Vorgänge bedingt sind[14]). Die bis dahin nicht beachtete Sonderung dieser beiden Kategorien von Einflüssen auf die Tätigkeit der Atemzentren und die Größe der Lungenventilation wird mit größter Leichtigkeit alle Widersprüche und Unklarheiten beseitigen, denen man in der Physiologie und Pathologie der Atmungsregulation begegnete.

So können wir zusammenfassend die *Reaktionstheorie der Atmungsregulation* dahin formulieren, daß *das Ausmaß der Lungendurchlüftung reguliert wird durch die Wasserstoffzahl in den Atemzentren, die von den in ihnen sich abspielenden Stoffwechselvorgängen, von der Wasserstoffzahl der sie umspülenden Körpersäfte und von dem Permeierungsvermögen der die Reaktion bestimmenden Bestandteile abhängt.*

(Schluß folgt.)

Über einige Probleme der marinen Tiergeographie.

Von Hjalmar Broch, Dröbak.

(1) Die geographische Betrachtung der Meerestiere ist mit der hydrographischen Forschung so eng verknüpft, daß nicht wenige Tiergeographen die Daten über Salzgehalt und Temperatur ganz arglos auch für feste Grenzlinien der Tierverbreitung nehmen, ehrlich überzeugt, daß die Tierindividuen und Tiergenossenschaften sich diesen Daten fügen, sobald sie auf sie stoßen. Wenn derartig vorweggenommene Abgrenzungen und Einteilungen mehr sein wollen als Arbeitshypothesen, so fallen sie unter die Kategorie der Vorurteile. Die streng empirische Forschung, die zuerst und mit großer Peinlichkeit feststellt, wo ein Tier vorkommt, macht durchweg die Erfahrung, daß weder Salzgehalt noch Temperatur,

[10]) *A. Mosso*, Der Mensch auf den Hochalpen, Leipzig 1899.

[11]) *Haggard* und *Henderson*, Journ. biol. chem. *43*, 3, 15, 29 (1920).

[12]) *Haldane*, *Kellas* und *Kennaway*, Journ. Physiol. *53*, 181 (1920).

[13]) *H. Winterstein*, Biochem. Ztschr. *70*, 130 (1915).

[14]) *H. Winterstein*, Pflügers Arch. *187*, 293 (1921).

noch andere der augenblicklich bekannten hydrographischen Faktoren hinreichen, die Tatsachen der marinen Tierverbreitung erklärend zu umschreiben. So hochentwickelt die Hydrographie auch heute schon ist, in der Erfassung und Erklärung biophysikalischen (oder physiologischen) Geschehens steht sie doch nur erst am Anfang.

(2) Es ist eine oft zu beobachtende Erscheinung im heutigen Betrieb der marinen Tiergeographie, daß sich die Forscher lieber mit „den großen Zügen" beschäftigen, die Ermittelung der intimeren Einzelheiten aber übersehen. Es dreht sich die Diskussion meist um die Abgrenzung der größeren Reiche, der „Faunenbezirke", wie um die Umschreibung von Tiefenregionen in allgemeinen Zügen. Das ist leicht verständlich. Die Bemühungen um die biologische Erforschung der Meere haben, wenn wir von den lokal beschränkten Untersuchungen in Diensten der praktischen Fischerei absehen, meist den Charakter größerer Rekognoszierungen gehabt; große Tiefsee-Expeditionen haben die weiten Räume der Weltmeere in verhältnismäßig kurzen Zeiten durchmessen und daher selbstverständlich nur die allergröbsten Züge der Tierverbreitung aufstellen können. Beispielsweise ergab sich so die Vorstellung von einem belichteten Littoralgebiete, das bis zu 400 m Tiefe reiche. Spätere Untersuchungen, u. a. die Ermittlungen an Bord des Forschungsdampfers „Michael Sars" im Jahre 1910, haben gelehrt, daß photographisch noch sehr wirksame Lichtstrahlen bis zu 1000 m und mehr in die Wassermassen hineindringen, und zugleich hat die genauere Betrachtung der Tierwelt gezeigt, daß sich eine natürliche tiergeographische Grenze bei etwa 400 m Tiefe nicht ziehen läßt. Da sich überdies im Verfolg anderer Untersuchungen ergeben hat, daß der Begriff „Littoral" fortgesetzt anders definiert werden mußte, dürfte es geraten sein, den *Begriff Littoral* vorläufig wenigstens aus der tiergeographischen Terminologie *zu streichen*. Vieles deutet darauf hin, daß eine markante regionale Grenze erst bei etwa 600 m Tiefe liegt und daß die oberen 600 m des Meeres eine einheitlich umschriebene, natürliche Region darstellt, für die auch bereits eine eigene Bezeichnung, *„Region der Küstenbänke"* oder kürzer *„die Bankregion"*, vorgeschlagen wurde. Wenn sich die einzelnen Züge dieser Region erst besser übersehen lassen, wird sich wohl auch ein noch charakteristischerer Name dafür finden lassen.

(3) Wir stehen hier wiederum vor einer Frage allgemeineren Charakters. Vieles, wenn nicht alles in dem Vorhergehenden spricht dafür, daß das tiefere Verständnis der marinen Tiergeographie am allerbesten durch die Erforschung einzelner Probleme und enger umgrenzter Meeresabschnitte gefördert werden kann. Ich werde jetzt ganz kurz einige dieser Probleme aufzeigen und mich dabei bemühen, deutlich zu machen, wo und wie unsere augenblicklichen hydrographischen Kenntnisse noch unzulänglich sind.

Es ist eine auffällige Erscheinung, daß sich in den Erörterungen über Fragen der nordischen marinen Fauna sehr oft die *Reliktenphänomene* vordrängen, und daß eng damit verknüpft die Frage nach den *Strömungsweisern* erscheint. In einem Vortrage über die Verbreitung der planktonischen Copepoden im Atlantischen Ozean hat *O. Nordgaard* der skandinavischen Naturforscherversammlung von 1916 dargelegt, daß der hocharktische Copepode *Calanus hyperboreus* auch noch weit im Süden, *ziemlich nahe den Azoren*, zu finden ist, *vereinzelt* freilich nur, und ohne sich dort fortzupflanzen, *es fehlen in dem Gebiete alle Jugendstadien*. Könnte sich der Krebs in diesen Gewässern normal fortpflanzen, so müßte er auch dort einheimisch werden; in Wahrheit wird er aber dort immer wieder eingeschleppt. Wenn ein Organismus in dieser Weise auftritt, so deutet das immer auf Beimischung weither kommender Wassermassen, er ist also ein Strömungsweiser. — Ähnlich verhalten sich im Nordmeere die wärmeliebenden *atlantischen Hydroiden*, wie ich in verschiedenen Arbeiten gezeigt habe; sie *projizieren den Verlauf des atlantischen Stromes auf den Boden des Nordmeeres*, können sich aber dort nicht oder nur ausnahmsweise fortpflanzen, da sie dort nicht einheimisch sind und nicht in größeren Mengen auftreten. Daß für die Fortpflanzung der Salzgehalt eine entscheidende Rolle spielen kann, hat *Th. Mortensen* im Verlaufe anderer Untersuchungen für einen *Schlangenstern* zeigen können; er fand, daß ein um vier Promille (von 32 ‰ bis 28 ‰) herabgesetzter Salzgehalt bei *Amphiura filiformis* die Spermien inaktiviert. Für die Unterdrückung der Fortpflanzung der Hydroiden genügt dieser eine Faktor sicher nicht: auf sie wirken Salzgehalt und Temperatur und vielleicht noch einige bisher noch unbekannte Faktoren hemmend ein. — Die meisten Hydroiden können nur als Larven verfrachtet werden, da ja die erwachsenen Individuen unlösbar am Boden haften. Die weiten Strecken, die sie so durchreisen, ehe sie sich ansiedeln, deuten auf eine stark verlangsamte Larvenentwicklung hin, die möglicherweise durch herabgesetzte Temperatur allein erklärt werden kann, wofern es erlaubt ist, nach an anderen Tiergruppen experimentell gewonnenen Resultaten Analogieschlüsse zu ziehen.

Wir sahen soeben, wie Tierarten in neue Gebiete eindringen. Gerade die entgegengesetzte Bewegung, den Rückzug von Arten aus Gebieten, die für sie ungünstig geworden sind, behandelt die *Reliktenforschung*. So müssen wir z. B. annehmen, daß die arktischen Tiere während der Eiszeit in den nordischen Meeren durchweg weiter verbreitet waren als sie es heute sind, und daß sie sich vor der zunehmenden Erwärmung ihrer Wohngebiete nach Norden zurückgezogen

haben oder ausgestorben sind. Dabei ist es geschehen, daß einige Individuen hier und da innerhalb des alten Verbreitungsgebietes sitzen geblieben sind und so auch noch außerhalb des heutigen Hauptareals der Art erscheinen. Sie gedeihen dort und pflanzen sich fort und haben die morphologischen Merkmale der Individuen im Hauptwohngebiet unverändert beibehalten. Das sind Relikte. — Aus Experimenten wissen wir, daß sich einige Tiere allmählich an veränderte Verhältnisse gewöhnen können. So hat *F. Pax* einige Aktinien (Seerosen) durch allmähliche Aussüßung des Wassers in nahezu reinem Süßwasser am Leben halten können, in dem sie, plötzlich eingesetzt, schnellem Tode anheimgefallen wären. Ähnlich erklärt es sich wohl, daß gewisse heute als *Glazialrelikte* angesprochene Tierbestände unter Verhältnissen leben und gedeihen, die ihnen ursprünglich fremd oder sogar schädlich gewesen sein dürften; sie haben sich während der allmählichen Veränderung anpassen können, während die Individuen anderer Arten das nicht vertrugen und ausstarben. Unverständlich bleibt freilich, warum diese Tiere, die sich doch unter den neuen Verhältnissen unzweifelhaft fortpflanzen, auf ihre engbegrenzten Lokalitäten, etwa einen kleineren Bezirk eines Fjordes, beschränkt bleiben und nicht ihren Lebensbezirk erweitern. Schon in diesen Fragen kann uns die Hydrographie nicht immer mit ihrem Wissen vorwärts helfen, noch weniger vermag sie das bei dem Problem der sekundären Zentren, dem wir uns jetzt zuwenden.

(4) Unter „*sekundären Zentren*“ verstehe ich Wohnräume, in denen die Art *zahlreicher* auftritt als im Zentralbezirk ihres Areals. Im Trondhjemfjord finden wir den großen atlantischen Korallenbiozönosen beigemischt einige „arktische Relikte“, wie die Hydroiden *Stegopoma plicatile, Tubularia regalis* und *Corymorpha groenlandica,* die sonst nur in rein arktischen Gewässern zu Hause sind und dort in größerer Zahl und in voller Entwicklung gefunden werden. Im Trondhjemsfjord nun zeigen die beiden erstgenannten arktischen Arten ein massenhaftes Auftreten und eine Vollkommenheit und Größenentwicklung der Individuen, wie man sie sonst kaum beobachtet. Dabei sind andere arktische Relikte, wie *Myriothela phrygia* oder die Schnecke *Buccinum hydrophanum,* Seltenheiten im Fjord. Welche selektiven Faktoren hier tätig sind, können wir zurzeit nicht sagen.

Ein anderes Beispiel. In den großen Weltmeeren leben die prachtvollen planktonischen Medusen *Periphylla regina, Periphylla hyacinthina* und *Atolla Bairdii* nebeneinander in den oberen Partien der „*intermediären*“ *Wasserschichten,* d. h. in einigen hundert Metern Tiefe. Die *Periphylla regina,* die sich auch in den kalten Wassern der Antarktis zu Hause fühlt, vermag nicht in das norwegische Nordmeer einzudringen; sie scheint an den unterseeischen Rücken, die von Schottland nach Island-Grönland verlaufen, Halt zu machen, während die beiden anderen Arten im Nordmeer erscheinen. Von dort aus ist wohl die *Periphylla hyacinthina* in die westlichen norwegischen Fjorde eingewandert, während *Atolla* hier auffälligerweise fehlt. Es ist nicht ersichtlich, weshalb die *Atolla* z. B. im Sognefjord nicht vorkommt, wo *Periphylla* in den tieferen Schichten geradezu in Unmengen gefangen worden ist, wie sonst nirgends. Hier liegt kein Reliktphänomen vor, die Frage aber, welche Faktoren so selektiv wirken, ist dieselbe und vorderhand nicht zu beantworten. Wir haben hier wohl eine Summe von Faktoren vor uns, die die spezielle Entwicklung der Biozönosen mehr oder weniger stark abgegrenzter Fjorde oder Meeresabschnitte bestimmen, und ahnen, daß uns die Aufstellung dieser auf engstem Raume wirkenden biophysikalischen Faktoren die biologischen Verhältnisse des Weltmeeres verständlicher machen würde.

(5) Zum Schluß möchte ich noch eine Erscheinung berühren, die zweifelsohne den Forschern, die sich mit der Bodenfauna der Meere befassen, sehr gut bekannt ist, nämlich die *quantitativen Schwankungen der Elemente der Bodenfauna.* Die großen Schwankungen der Fischbestände, besonders auch der Menge der Fischeier, haben seit Jahren die Forscher beschäftigt; von den Schwankungen der Bodenfauna hat man weniger gehört, wiewohl es naheliegt, die Ursache der Veränderung in der Zahl einiger Fische in den Veränderungen der Besiedelung des Bodens zu suchen. Im Kristianiafjord haben wir bei Dröbak mehrere Jahre hindurch solche Veränderungen festgestellt, ohne daß wir bis heute die Ursachen nachweisen könnten. So traten, um ein Beispiel zu nennen, im Frühjahre 1921 unzählige Exemplare des roten Seesterns *Asterias rubens* auf, die die Fischerei mit seichter stehenden Geräten äußerst schädigten. Im Sommer desselben Jahres war der Boden mit geradezu abenteuerlichen Mengen ganz junger Seesterne übersät, bis im Oktober eine Katastrophe die Massen derart reduzierte, daß junge Asterias Seltenheiten waren. Im Frühjahr 1922 war die Zahl der Seesterne wiederum normal. Daß es sich hier nicht um ein einmaliges und lokales Phänomen handelt, geht auch aus einer brieflichen Mitteilung des Herrn Dozenten *R. Hutzen Stamm* in Kopenhagen hervor, wonach im Sommer 1922 bei Skagen in Jütland die Schnecke *Philine* in großen Massen auftrat, wo sie sonst nicht gerade häufig ist. — Diese faunistischen Schwankungen dürften zu einer Zusammenarbeit zwischen Hydrographen und solchen Biologen mahnen, die sich mit der Bodenfauna und -flora beschäftigen. Sie gehören zu den biogeographischen Fragen, die eben jetzt, wo man auf kostspielige Hochseefahrten verzichten muß, auf die Tagesordnung gestellt werden sollten.

Über die „Sprache“ der Bienen.

Eine tierpsychologische Untersuchung[1]).

v. Frisch gibt eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse mehrjähriger Versuche, über die er schon in drei kleineren Mitteilungen vorläufig berichtete. Bei seinen Dressurversuchen zum Studium des Farben- und des Geruchssinnes der Biene war ihm aufgefallen, daß zu einer nicht zu reichen Futterquelle (Zuckerwasserschälchen, das nur zeitweilig nachgefüllt wurde) immer nur eine bestimmte Anzahl derselben Bienen kam, daß sich also eine Sammelgemeinschaft gebildet hatte. Versiegte die Futterquelle zeitweise, so kam gelegentlich die eine oder die andere der Sammlerinnen, am gewohnten Platze Nachschau zu halten. Fand sie nichts, so blieb der Futterplatz vorerst einsam; hatte sie aber Futter gefunden, so folgten bald die anderen Schargenossen nach. Es erheben sich sofort zwei Fragen: 1. wie kommt die Schar zustande? 2. wie verständigt die erfolgreiche Kundschafterin der Schar die zu Hause wartenden Schargenossen, daß die Quelle wieder fließt, wie sendet sie ihre Genossen zu dem ihnen bekannten Futterplatze? Offenbar löst die Biene im 2. Falle eine leichtere Verständigungsaufgabe als im ersten. Ist die Schar erst einmal gebildet, d. h. kennen mehrere Bienen denselben Futterplatz, so braucht die erfolgreiche Kundschafterin den anderen — in Menschensprache — nur zu sagen: Geht wieder dorthin, wo ihr schon gefunden habt. Hat aber eine Biene eine *neue* Trachtquelle entdeckt, die sie selber nicht bewältigen kann, so fällt ihr die schwerere Aufgabe zu, eine Schar anzuwerben, d. h. — in Menschensprache — einigen Stockbienen zu sagen: Geht an den und jenen Ort und sammelt dort das und das. So geht *v. Frisch* in der Darstellung von der einfacheren zweiten Frage aus, wie die erfolgreiche Kundschafterin ihre Schargenossen zu der ihnen bekannten Futterquelle schickt, die vorübergehend versiegt war; wobei die Frage nach dem Zustandekommen der Schar vorerst zurückgestellt wird.

Entscheidend für den Erfolg war 1. ein sehr bequemes Verfahren, nach dem die Tiere mit leicht lesbaren Zahlensymbolen bis zu 500 numeriert werden konnten, 2. die Konstruktion von Beobachtungsstöcken, die die gleichzeitige Beobachtung sämtlicher Stockangehörigen auf den nebeneinanderstehenden, ihre Breitseiten dem Beschauer zuwendenden Waben gestattete. Mittels dieser Hilfsmittel ließ sich folgendes feststellen: Jede beliebige Scharangehörige kann während der Futterpause als Kundschafterin zum bekannten Zuckerwasserschälchen fliegen, während die übrigen Schargenossen, seit sie zum letztenmal am Futterplatze vergeblich gesucht hatten, untätig auf einer der dem Flugloche zunächst liegenden Waben sitzen. Kehrt eine Kundschafterin von einer erfolglosen Unternehmung zurück, so kommt sie bald irgendwo auf der Wabe zur Ruhe, ohne daß die wartenden Schargenossen von ihr Notiz nehmen. Hat sie aber am Futterplatze ihre Honigblase rasch und mühelos füllen können, so beginnt sie auf der Wabe den *„Nektartanz“*: Sie rennt in sehr engem Kreise, der oft nur eine einzige Wabenzelle umgreift, herum, macht plötzlich kehrt und kreist in der entgegengesetzten Richtung, dann wendet sie wieder und kreist im anfänglichen Sinne, und so fort bis zu einer Minute. Nicht selten wird der Tanz noch mehrmals an anderen Wabenstellen wiederholt. Plötzlich bricht sie ab, eilt zum Flugloche und fliegt geradeswegs zum Flugplatz zurück, um weiter zu sammeln. Alle Bienen, an die die Tänzerin anstößt, geraten in Erregung; sie verfolgen sie, indem sie mit den Fühlern ihren Hinterleib berühren. Gehören sie nicht zur Schar, so lassen sie bald von der Tänzerin ab und kommen bald wieder zur Ruhe. Sind sie aber Schargenossen, was der Beobachter an ihrer Numerierung erkennt, so folgen sie eine Zeitlang der Tänzerin, bis sie auch ihrerseits plötzlich abbrechen und zu dem ihnen bekannten Futterplatze fliegen. Kommen sie nun selber heim und haben sich gut vollgesogen, so tanzen sie auch, und die Wahrscheinlichkeit, mit weiteren noch wartenden Schargenossen auf der Wabe zusammenzustoßen und sie dadurch ebenfalls zum gemeinsamen Futterplatze hinauszusenden, wird mit der Zahl der Tänzer immer größer. Von 204 Bienen, die mit einer Schargenossin zusammenstießen, erschienen 155 (76 %) in den folgenden 5 Minuten am Schälchen, 49 (24 %) erst später oder gar nicht. Vor dem Kontakte mit der Tänzerin war keine von den 204 Bienen während der letzten mindestens 38 Minuten als Kundschafterin beim Schälchen gewesen, viele erheblich länger nicht. Rechnet man die 18 weiteren Bienen mit, die 5—10 Minuten nach Berührung der Tänzerin am Futterplatze erschienen, so ist also die durch den Tanz erfolgte Mitteilung: „In unserem Zuckerwasserschälchen gibt es wieder etwas“ bei 173 Bienen (85 %) von Erfolg begleitet gewesen. Wurden statt des Zuckerwasserschälchens Blüten dargeboten (Stock und Blüten standen in einem Glashause, das sonst keine weiteren Blüten enthielt), so war der Erfolg derselbe, ebenso auch bei Bienen, die dort mangels geeigneter Futterquellen Blattlausexkremente sammelten.

Bedeutet also der Tanz, der in gleicher Weise von erfolgreichen Sammlerinnen von Nektar, Honig, Zuckerwasser und Blattlausexkrementen ausgeführt wurde, nichts weiter als: Es gibt etwas Süßes? — Es wurden an zwei vom Stock gleich weit entfernten Plätzen A und B Zuckerwasserschälchen aufgestellt, und die A- und B-Sammler durch verschiedene Markierung kenntlich gemacht. Wurde dann nach längerer Unterbrechung der Fütterung bei A und bei B plötzlich bei A allein weitergefüttert, so mobilisierte die erste erfolgreiche Spürbiene der Schar A durch ihren Tanz im Stocke die Angehörigen *beider* Scharen in gleicher Weise; die A-Bienen suchten bei A und fanden, die B-Bienen suchten bei B vergeblich und doch hartnäckig. Wurden aber bei A Robinien-, bei B Lindenblüten aufgestellt, so mobilisierte, bei sonst gleicher Versuchsanordnung, die erste erfolgreiche A-(Robinien-)Kundschafterin diesmal *nur* die Robiniensammler, *nicht* aber auch die Lindensammler. Eine ungewöhnlich findige Biene hatte nun sowohl bei den Linden, wie auch bei den Robinien gesammelt; kehrte sie als erfolgreiche Kundschafterin nach der Futterpause von Linden heim, so mobilisierte sie die Lindensammler, während die Robiniensammler untätig blieben. Kam sie aber von Robinien heim und tanzte, so setzte sie die Robiniensammler in Bewegung und die Lindensammler blieben daheim. So spricht alles dafür, daß die Angehörigen einer Schar sich nicht persönlich kennen, daß aber der Geruch, der der Blütenbesucherin anhaftet, den Bienen sagt, wo die Tänzerin gesogen hat. Denn allein bei dem für die Bienen geruchlosen Zuckerwasser waren die Bienen nicht imstande, zu unterscheiden, ob die Tänzerin ihrer oder der anderen Schar angehörte, so daß sie auch auf falschen Alarm hin ausflogen. Die Vermutung bestätigte sich durch weitere

[1]) *Karl v. Frisch*, Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. und Physiol., Bd. *40*, H. 1/2, S. 1—186, 1923.

Versuche mit zwei Zuckerwasserplätzen, bei denen das Schälchen auf einer Fließpapierunterlage stand, das mit einem der aus *v. F.s* Geruchsarbeit bekannten Duftstoffe betropft worden war. War z. B. etwa bei A Zuckerwasser auf Tuberosenduft, bei B Zuckerwasser auf Pfefferminzduft geboten, so setzte der Tanz der ersten nach der Futterpause erfolgreichen Pfefferminzsammlerin nur Pfefferminzsammler in Tätigkeit, während die Tuberosenkundschafterin durch ihren Tanz nur Tuberosensammler aussandte. Die eingangs gestellte Frage beantwortet sich also so: Der „Nektartanz“, den die erfolgreiche Biene im Stocke ausführt, sagt aus: Es gibt Arbeit. Der der Tänzerin anhaftende Blütenduft aber sagt den Bienen, daß es die Sammelarbeit dort gibt, wo es so duftet wie die Tänzerin. Bienen, die gerade gewohnt sind, sich von eben diesem Dufte zum Futter hinlenken zu lassen, fliegen auf die Wahrnehmung einer ihren Sammelduft tragenden Tänzerin hin zu ihrem Sammelorte. Pollensammler führen den „Schwänzeltanz“ aus, wenn sie sich mühelos mit Pollen beladen haben: Sie durcheilen abwechselnd einen Halbkreis nach links und einen nach rechts, dazwischen laufen sie ein Stückchen geradeaus, indem sie dabei heftig schwänzeln, d. h. zitternde seitliche Bewegungen des ganzen Körpers ausführen. Die Stockinsassen beriechen dabei mit den Fühlern die Höschen oder, wenn diese schon abgeladen sind, die Körbchen der Tänzerin. Ebenso wie bei den Nektartänzen von Blütenbesucherinnen wird hier die Aufmerksamkeit der Stockbiene schon auf Distanz hin erregt, was bei den Zuckerwassersammlern (auf geruchlosen Unterlagen) niemals der Fall war. So spricht auch hier alles für eine eingehendere Verständigung durch Düfte.

Um zu entscheiden, ob die Düfte der Blumen oder der Eigenduft des Pollens entscheidet, bildete *v. F.* bei A eine Schar von Glockenblumensammlern, bei B eine andere von Rosensammlern. Glockenblumentänzer regten, als erste nach der Futterpause erfolgreich heimkehrend, nur die Glockenblumensammler an, Rosensammler immer nur die Rosensammler. Nun schnitt *v. Frisch* aus beiden Blütenarten die Staubgefäße heraus und vertauschte sie miteinander. Wenn jetzt eine Biene aus Glockenblumen Rosenpollen gesammelt hatte, so sandte sie nur Rosenpollensammler aus; und Bienen, die aus Rosen Glockenblumenpollen heimtrugen, erregten durch ihren Tanz nur Glockenblumenpollensammler. Also ist der Duft des *Pollens*, der der Schwänzeltänzerin anhaftet, der maßgebliche. Die Pollengerüche sind auch für die menschliche Nase deutlich wahrnehmbar.

Die zweite Frage war nun die nach dem Zustandekommen der auf einen Futterplatz eingeflogenen Scharen. Wie schafft die Entdeckerin einer bisher unbekannten, neuen Trachtquelle sich Zuzug von Helfern, die den Futterplatz noch nicht kennen? Der schon beschriebene Tanz ist zugleich auch ein *Werbe*tanz, durch den unbeschäftigte Bienen, die augenblicklich auf keine besondere Blume eingeflogen sind, angeworben werden. Nur bei reicher Tracht, die gemeinsame Ausbeute lohnt, tanzt und wirbt die Entdeckerin: Wurde den Bienen statt des Schälchens voll Zuckerwasser eine Schale voll Fließpapierblätter geboten, die nur spärlich mit Zuckerwasser durchtränkt waren, so daß die Biene auch nach langer Saugarbeit ihre Honigblase nicht ganz füllen konnte, so blieben die Tänze aus. Wie aber unterrichtet die Entdeckerin reicher Tracht die durch den Tanz anzuwerbenden Neulinge von der Lage und Beschaffenheit des Fundortes? — Die nächstliegende Annahme, daß die Entdeckerin die Neulinge einfach mitbrächte, wird durch Beobachtungen widerlegt. Eine markierte Biene wurde bei 222 Flügen vom Stock zum Schälchen beobachtet; sie flog stets allein. Während dieser Flugzeit kamen 17 Neulinge zum Schälchen und waren stets „plötzlich da“. Versuche lehrten, daß die Neulinge wahllos die ganze Gegend um den Stock absuchen, so lange, bis sie dem Dufte begegnen, den die Tänzerin ausströmte. Wurde z. B. am Futterplatze Zuckerwasser auf Pfefferminzöl gefüttert und in die Wiese rings um den Futterplatz Zuckerwasserschälchen mit Pfefferminzöl und mit anderen Düften gestellt, so traten Neulinge am Futterplatz und an sämtlichen Pfefferminzölschälchen in der Wiese auf, die alle aus dem Stock stammten, der die Futterplatzschar gestellt hatte; die andersduftenden Schälchen aber blieben ganz unbeachtet. Oder wurden am Futterplatze mit Zuckerwasser beträufelte Cyclamenblüten aufgestellt, am Beobachtungsplatz in der Wiese ein Cyclamen- und ein Phloxstrauß, beide ohne Zuckerwasser, so flogen Neulinge nur beim Cyclamen an; als aber am Futterplatze die Alpenveilchen entfernt und dafür Phlox mit Zuckerwasser geboten wurde, blieben am Beobachtungsplatze weitere Neulinge an den Alpenveilchen, während jetzt Neulinge am Phloxstrauße sich zu schaffen machten. „Überlandversuche“ zeigten, daß die Neulinge die Stockumgebung bis zu einem Kilometer Entfernung nach dem Dufte der Tänzerinnen absuchten, d. h. also wohl die ganze Flugweite des kleinen Versuchsstöckchens.

Doch auch damit ist noch nicht alles gesagt. Wie sich nämlich in weiteren streng durchgeführten Versuchen herausstellte, wurden reiche Futterplätze von zahlreicheren Neulingen aufgefunden, als spärliche Futterquellen, auch wenn beide gleich und gleich stark duften, und auch wenn beide in der Zeiteinheit von gleich zahlreichen Bienen angeflogen werden. Als dem reicheren Trachtplatze anhaftende Kennzeichen kamen vermutungsweise zwei in Betracht: 1. der Flugton, 2. der Duft des ausgestülpten Duftorgans. Kehrt eine Biene, die mit gefüllter Honigblase im Stocke getanzt hat, zum reichen Futterplatze zurück, so erklingt ihr Flugton in den Grenzen von ais bis d′, im Mittel als cis′, während die den spärlichen Trachtplatz befliegenden Tiere gis bis cis′, im Mittel h als Flugton erklingen lassen. Ferner stülpen die Sammlerinnen am reichen Futterplatze das dorsal nahe an der Hinterleibsspitze gelegene Duftorgan aus, was die Bienen am spärlichen Futterplatze, die nicht getanzt haben, unterlassen. So lagert über dem reichen Trachtorte eine Wolke fruchtätherartigen Geruches, den die Duftorgane verbreitet haben. Als *v. F.* den hohen Flugton durch eine auf cis′ abgestimmte elektrische Stimmgabel für Menschenohren ziemlich täuschend nachahmte, wurden dadurch keine Neulinge angelockt, d. h. die Zahl der Neulinge blieb dieselbe, ob die Stimmgabel tönte oder schwieg. Wurde aber am reichen Trachtorte den dort zugelassenen Sammlerinnen das Duftorgan mit einem Kollodiumhäutchen verklebt, so erhielt er nicht mehr Besuch von Neulingen als der spärliche Trachtort. Damit ist die Wirksamkeit des Duftes der ausgestülpten Duftorgane sicher erwiesen. Daß der Flugton nicht auch mithilft, darf aber noch nicht behauptet werden, obwohl die Stimmgabelversuche negativ ausfielen. Denn es wäre möglich, daß die Nachahmung für Bienen weniger gut gelungen sei als für den Menschen. Doch ließ sich auf einem Umwege die Unwirksamkeit der Flugtonhöhe erweisen. In einem ersten Versuche wurde am Platze A reiche Tracht, bei B spärliche Tracht geboten und die Zahl der Neulinge an beiden Plätzen festgestellt. In einem zweiten Versuch, der sich unmittelbar anschloß, wurde bei A wieder reiche Fütte-

rung geboten, bei B diesmal ebenfalls reiche, doch den hier sammelnden Bienen das Duftorgan verklebt. Im Versuch 1 kennzeichneten also den Platz A der hohe Flugton und der Duft der Duftorgane, den Platz B *tiefer* Ton und keine Duftorgane; im Versuch 2 aber waren bei A wieder hoher Flugton und Duftorgane, bei B *hoher* Flugton und keine Duftorgane kennzeichnend. Sollte also auch die Höhe des Flugtones Neulinge mitanlocken, so müßte das Neulingsverhältnis B : A im Versuch 1 günstiger für A sein als im Versuche 2; denn in 1 und 2 fehlt bei B das Duftorgan, ist aber bei A vorhanden, wozu außerdem in 1 auch der tiefe Flugton B benachteiligen muß, in 2 aber nicht. Die Neulingsanzahlen waren nun in 1 A 168, in 1 B 18, in 2 A 123, in 2 B 12, das Verhältnis B : A also in 1 = 1 : 9,3, in 2 aber 1 : 10,2. Es war also, umgekehrt als erwartet, eher in 2 günstiger für A als in 1. Demnach spricht die Höhe des Flugtones nicht mit, der reichere Trachtort gibt sich allein durch den Geruch der ausgestülpten Duftorgane der hier sammelnden Bienen den Neulingen zu erkennen.

Somit lehren *v. F.s* Versuche folgendes: Der Tanz sagt, es gibt lohnende Tracht, je nach der Art des Tanzes Nektar oder Pollen. Der Duft der Tanzenden nach bestimmten Blumen oder bestimmten Pollen sagt aus, es gebe die lohnende Tracht dort, wo es so duftet wie die Tänzerin. Bienen, die gerade eine Futterquelle kennen, die nach diesem Duft riecht, fliegen zu der ihnen bekannten Futterstelle. Andere, die gerade keine bestimmte Tracht sammeln, suchen das ganze Flugfeld um den Stock herum so lange ab, bis sie bei dem Dufte der Tänzerin Futter gefunden haben. Stoßen sie bei dieser Suche auf Plätze, die außerdem noch den Fruchtätherduft ausgestülpter Bienenduftorgane wahrnehmen lassen, so suchen sie hier besonders eifrig; hier können sie damit rechnen, nicht nur überhaupt etwas, sondern es besonders reichlich und mühelos sich einverleiben zu können. So erklärt sich endlich auch, wie Bienen an Blüten sammeln können, die weder durch Farbe, Form noch Duft deutlich ausgezeichnet sind, wie an denen des wilden Weines, der Heidelbeere u. a. m. Hat eine Biene bei zufälligem Suchen die Blüten gefunden und ihren Fruchtäthergeruch dort gelassen, so ist das Feld für die blindlings und ohne spezifische Geruchsmarken suchenden Neulinge wenigstens durch den Fruchtätherduft gekennzeichnet. Zudem wird das Auffinden durch die Reichlichkeit der stets in größeren Beständen beieinanderstehenden Blüten erleichtert. — Es hat immer als besonderer Intelligenzbeweis gegolten, daß die Biene die Anzahl der an einer bestimmten Stelle sammelnden Bienen der Menge des zu Sammelnden anpaßt; auch diese Tatsache erklärt sich einfach und rein mechanisch: Solange noch die Biene sich leicht vollsaugen kann, tanzt sie und wirbt dadurch Neulinge an. Sind aber so viele da, daß für die einzelne Biene die Tracht spärlich wird, so tanzt sie nicht mehr, es werden keine weiteren Neulinge mehr angeworben und von den schon eingeflogenen Tieren bleibt eines nach dem anderen aus, wenn es beim Sammeln allzu große Mühe gehabt hat. — Was allein unsere Bewunderung erregen muß, das ist die Plastizität, mit der die Biene immer neue Assoziationen schließt und alte, unnütz gewordene löst und mit wie verhältnismäßig bescheidenen Verständigungsmitteln erstaunliche Erfolge erzielt werden, nämlich eine derart ökonomische und kraftsparende Regelung der Sammeltätigkeit, wie sie in Anbetracht der geistigen Fähigkeiten der Biene besser nicht ausgedacht werden könnte.

Koehler, München.

Ber. üb. d. ges. Phys. u. exp. Pharm. Bd. *18*, 1923.

Besprechungen.

Plate, L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 1. Teil: Einleitung, Cytologie, Histologie, Promorphologie, Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem. Jena, Gustav Fischer, 1922. VI, 629 S. und 557 teilweise farbige Abbildungen. 16×24 cm. Preis Gz. geh. 9,—; geb. 13,—.

Plates Werk ist auf vier Teile berechnet. Aus Vorlesungen des Verfassers entstanden, will es das Gesamtgebiet der Zoologie, soweit es der Abstammungslehre dient, darstellen. Im zweiten Teil werden die Sinnesorgane behandelt werden, im dritten weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie, im vierten gezeigt werden, inwieweit Systematik, Experimentalzoologie einschließlich der Vererbungslehre, Embryologie, Tiergeographie und Paläontologie die Abstammungslehre gefördert haben; eine gewaltige Aufgabe, bei deren Bewältigung dem Verfasser neben seinen schon vorliegenden deszendenztheoretischen Büchern vor allem seine eigene, die verschiedensten Gebiete berührende Forschertätigkeit und eine ungewöhnliche Belesenheit zugute kommen. Die vergleichend-anatomische und historische Betrachtungsweise der Organismen ist ja bekanntlich heute etwas unmodern geworden, von systematischen Studien gar nicht zu reden, und das Interesse konzentriert sich vornehmlich auf physiologische, vererbungsgeschichtliche und entwicklungsmechanische Untersuchungen. *Plate* verkennt ihre Bedeutung keineswegs, ihr Ertrag für den Phylogenetiker aber ist bisher nur gering gewesen. Er ist der Meinung, daß diese augenblickliche Strömung alsbald wieder zurückschlagen wird, „denn die kausalanalytische Forschung zeigt uns doch immer nur eine Seite des Lebensproblems und keineswegs immer die interessanteste". „Selbst wenn genau festgestellt ist, welche Temperatur-, Druck- oder chemischen Verhältnisse bei der Ontogenie eines Organs von Bedeutung sind, kommt man um die historische Betrachtung nicht herum und auch nicht um die Frage, welche Anpassungen an gegenwärtige oder frühere Lebensverhältnisse in ihm zum Ausdruck kommen." Die Lebewesen sind eben mit einer Psyche begabte, historische Gebilde, die nur aus ihrer Vergangenheit heraus verständlich werden, und über diese kann sich nur vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung äußern und keine mechanischen, kausalanalytischen Methoden. Gewiß wird die vergleichende Anatomie erst verständlich, wenn sie auf die Leistungen der Organe Bezug nimmt, aber „der Zoologe soll doch in erster Linie Morphologe bleiben und das wundervolle Gebiet der Formenlehre weiter ausbauen". Wievielmehr noch müssen wir verlangen, daß der werdende Zoologe, welches Arbeitsgebiet auch immer er in der Folge zu dem seinen machen wird, zunächst einen tiefen Blick in die Welt der Form tut und in der „alten" Zoologie heimisch wird. Wie auch in den kommenden Jahrzehnten Wert und Unwert der einzelnen zoologischen Disziplinen bemessen werden wird, ob eine historisch-morphologische Betrachtung wieder an Boden gewinnen oder noch für längere Zeit als etwas Überlebtes über die Achseln angesehen werden wird, wer für ihren eigenartigen,

nicht zuletzt auch ästhetischen Reiz empfänglich ist, wird sich freuen, daß hier ein Werk entsteht, das mit Nachdruck auf sie zurück verweist.

P. Buchner, München.

Kühn, Alfred, Grundriß der allgemeinen Zoologie für Studierende. Leipzig, Georg Thieme, 1922. VIII, 212 S. und 170 Abb. 16 × 24 cm. Preis Gz. geh. 4,15; geb. 6,75.

Der überwiegende Teil der Hörer in den zoologischen Hauptvorlesungen besteht nicht aus Naturwissenschaftlern oder gar künftigen Zoologen, sondern Medizinern, die keine zoologischen Spezialkenntnisse erwerben wollen, sondern nach den Grundlagen einer allgemeinen Biologie verlangen. Dementsprechend wird wohl überall im Laufe der Jahre den Problemen der vergleichenden Physiologie, der Vererbungslehre, Entwicklungsmechanik mehr Platz eingeräumt worden sein. Je nach der Einstellung des Vortragenden wird er sich in verschiedener Weise mit dem übergroßen Stoff auseinandersetzen. In *Kühns* Grundriß wird die allgemeine Zoologie in weitgehendem Maße nach den Bedürfnissen des Mediziners orientiert. Die vergleichende Anatomie wird auf die Darstellung einer Reihe von Organisationstypen reduziert, von denen gute schematische Bilder gegeben werden, von der beschreibenden Entwicklungsgeschichte nur das Allernötigste mitgeteilt, und das Hauptgewicht auf die Leistungen der Tiere gelegt. Reizphysiologie, Entwicklungsphysiologie und Mendelismus nehmen daher den meisten Platz ein.

Das Buch steht so in einem interessanten, für die augenblicklichen Strömungen in der Zoologie charakteristischen Gegensatz zu *Plates* Allgemeiner Zoologie. Dort wird das ganze gewaltige Tatsachenmaterial um das Problem der Abstammungslehre gruppiert, sie ist der lichtbringende Wegweiser durch die Fülle der Gestalten, hier steht das Tier als Objekt zum Experimentieren im Zentrum des Interesses, und das Kapitel über die Artbildung nimmt kaum soviel Platz in Anspruch als eines über Muskelbewegung oder Reizerscheinungen bei Einzelligen. Einer solchen Einstellung entspricht es auch, daß die Beziehungen zwischen Organisation und natürlichen Existenzbedingungen nicht zum Worte kommen.

Kühns Darstellung ist durchweg knapp und klar, die Bilder werden das Verständnis in hohem Maße erleichtern, und es wäre nur zu wünschen, daß recht viele Studenten, die sich auf die ärztliche Vorprüfung vorbereiten und denen die Lehrbücher der Zoologie zu umfangreich sind, sich lieber dieses Grundrisses bedienten als jener Repetitorien von zweifelhaftem Wert. Damit soll nicht gesagt sein, daß nicht auch weiteren, naturwissenschaftlich interessierten Kreisen hier eine bequeme Möglichkeit geboten ist, sich in Kürze mit den Ergebnissen der experimentellen Zoologie vertraut zu machen.

P. Buchner, München.

Nierstrasz, H. F., und G. Chr. Hirsch, Anleitung zu makroskopisch-zoologischen Übungen. Heft 1: Wirbellose Tiere. Jena, Gustav Fischer, 1922. VII, 103 S. 16 × 24 cm. Preis Gz. geh. 1,50; geb. 3,50.

Ein durchaus ungewöhnliches Buch: Ein zootomisches Praktikum ohne Abbildungen. Und zwar nicht aus erzwungenem Verzicht, sondern aus pädagogischer Absicht. Eine intensive Lehrmethode ist hier durchgeführt. „Die Aufgabe des Führers ist, sehen zu lehren"; die Arbeit soll zum Besitz einer lebendigen, dreidimensionalen Vorstellung vom Bau der Tiere und dem Zusammenhang ihrer Teile führen. Das ist erfahrungsgemäß nur dadurch sicher zu erreichen, daß möglichst alles vom Schüler selbst erarbeitet wird. Daher wird eigentlich nur eine Anleitung zum Selbstentdecken und Selbstzeichnen gegeben. Dem Schüler wird die Arbeit schwer gemacht, er wird von Aufgabe zu Aufgabe geführt, die er selbst zu lösen hat. Immer wieder wird das Tier und jedes seiner Organe ihm von einer anderen Seite gezeigt, so daß er die Teile, die er aus einer Ansicht kennt, nun in einer anderen Ansicht wiederfinden und zeichnen muß. Die Anleitung ist im Telegrammstil gehalten. Sie besteht im wesentlichen aus den Anweisungen zur Präparation und Stichworten für die Reihenfolge der aufzusuchenden Teile. Die Beschreibung beschränkt sich auf das für das Aufsuchen Notwendige. Anweisungen zur Beobachtung der Tiere und ihrer Reaktionen im Leben und fortwährende Hinweise auf die Funktion der einzelnen Teile schlagen die Brücke zur Physiologie und verhüten ein Erstarren in rein stereometrischer Anschauung. Auf 100 Seiten werden in dieser Weise 14 Tiere aufs gründlichste durchgearbeitet, nämlich Astacus fluviatilis, Carcinus maenas, Periplaneta orientalis, Lumbricus terrestris, Arenicola marina, Aphrodite aculeata, Hirudo medicinalis, Ascaris lumbricoides, Anodonta cygnea, Pleurobranchaea Meckeli, Helix pomatia, Alloteuthis subulata, ein Cephalopod der Nordsee (es ist Wert darauf gelegt, möglichst nur Nordseetiere zu verwenden), Echinus esculentus, Solaster papposus.

Im ersten Augenblick sind sicher viele geneigt, an der Verwendbarkeit des Buches zu zweifeln. Dazu ist zu sagen, daß es die Erweiterung eines Privatdruckes darstellt, der sich seit Jahrzehnten in Utrecht bestens bewährt hat. Als Anleitung zum Selbststudium für den absoluten Anfänger ist es gewiß nicht geeignet. Dem nicht ganz Unvorbereiteten wird es bei allerdings großem Zeitaufwand dienen können, wenn er es in Verbindung mit einem Lehrbuch benutzt. In der Hand eines geschickten Lehrers aber ist es wohl geeignet, einem zootomischen Kursus ein Maximum an pädagogischem und didaktischem Erfolg zu sichern.

Nomenklatorisch möchte ich die Verwendung der Ausdrücke „proximal" und „distal" im Sinne von „vorne" und „hinten" am Tier beanstanden. Diese Ausdrücke bedeuten „nach dem Zentrum zu gelegen" und „nach der Peripherie zu gelegen" und sind in diesem Sinne allgemein gebräuchlich. Ferner kann ich nicht einsehen, warum „Arbeitsleistung" statt „Funktion" der Organe gesagt wird. „Arbeitsleistung" hat einen speziellen physikalischen Sinn und „Funktion" als allgemeine Bezeichnung wird von jedermann richtig verstanden. Die Verfasser zeigen doch auch sonst keine Scheu vor Fremdwörtern.

F. Süffert, Berlin-Dahlem.

Goldschmidt, Richard, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Vierte verbesserte Auflage. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1923. XII, 547 S. und 176 Abb. 18×26 cm. Preis Gz. geh. 15,—; geb. 18,—.

Auch bei der Bearbeitung der vierten Auflage war der Verfasser bemüht, das Buch nach Kräften zu verbessern. In den meisten Abschnitten finden sich Änderungen, Zusätze und Streichungen, wie sie der neueste Stand unserer Kenntnisse zu erheischen schien. Größere Änderungen finden sich im letzten Drittel des Buches. Hier wurde der 13. Vorlesung ein neuer Abschnitt über Heterogamie, Luxurieren und Inzucht zugefügt. Die 16. Vorlesung enthält hauptsächlich eine neue Darstellung des Verhaltens der Speziesbastarde, an die sich jetzt gleich die Besprechung des Önotherafalles anschließt. Auch die 17. Vorlesung ist bis auf die Einleitung neu und gibt den jetzigen Stand des Mutationsproblems wieder. *Aus dem Vorwort*

(Ausführliche Besprechung bleibt vorbehalten.)

Zuschriften und vorläufige Mitteilungen.

Neuere Beiträge zur Kenntnis der Bandenspektra.

Die theoretische Erforschung der Bandenspektra stößt insofern noch auf Schwierigkeiten, als die experimentelle Untersuchung der Spektren entweder nur auf die Ausmessung einiger weniger Teilbanden oder aber bei unaufgelösten Banden auf die Angabe der Kanten sich beschränkte. Systematisch untersucht und in seinem Serienaufbau im wesentlichen klargestellt war eigentlich bis jetzt nur das Bandensystem der violetten Cyanbanden. So ist es denn zu begrüßen, daß es gelungen ist, bei zwei weiteren Bandensystemen, nämlich beim Kupfer und beim Jod, den Serienaufbau festzustellen. Das Bandenspektrum des Kupfers (wegen des kleinen Trägheitsmomentes, $\Delta\nu = 14{,}0\ \mathrm{cm}^{-1}$, kommt auch das Hydrid CuH als Träger in Betracht) hat sich im Aufbau als vollkommen identisch mit dem Cyanspektrum erwiesen, besitzt aber vor demselben den großen Vorteil, daß bei dem großen Linienabstand die Serien durch Überlagerungen wenig gestört sind und die Auflösung der Banden sich bis an die Kanten heran erstreckt. Ich beschränke mich hier auf die Wiedergabe der Formel für die Nullinien. Näheres über dieses Spektrum wird später an anderer Stelle berichtet werden.

$$\nu = 23311{,}1 + n_1\,(1655{,}7 - 44{,}6\,n_1) - n_2\,(1903{,}0 - 36{,}6\,n_2)$$

Zu einem *gänzlich anderen Typus*, der aber unter den bekannten Bandenspektren häufig vertreten zu sein scheint, gehört das Absorptionsspektrum des Jods. Allerdings ist es eines der kompliziertesten und linienreichsten Spektren, die wir kennen; da aber gerade bei ihm eine große Reihe experimenteller Untersuchungen allgemeiner Art vorliegt, war eine systematische Ausmessung sehr wünschenswert. Ich konnte zunächst zwischen λ 5000 und λ 7000 A. E. 130 Kanten bei großer Dispersion (Rowlandsches Gitter) messen, die sich in 10 Serien einordnen ließen. Die Kantenserien zeigten dann wieder Zusammenhänge unter sich, so daß sämtliche Kanten des ganzen Bandensystems sich durch eine Deslandresche Formel darstellen ließen:

$$\nu = 16462{,}74 + n_1\,(126{,}52 - 0{,}852\,n_1 - 0{,}0033\,n_1^2) - n_2\,(218{,}43 - 0{,}571\,n_2 - 0{,}0021\,n_2^2)$$

Nach kürzeren Wellen rücken die Kanten so dicht zusammen, daß unterhalb λ 5000 eine Auflösung nicht mehr möglich ist und die Absorption kontinuierlich erscheint. Die Intensitätsverteilung im Bandensystem ist hier eine derartige, daß die Kanten mit mittleren Quantenzahlen (etwa $n_1 \sim 23$ und $n_2 \sim 5$) die stärksten sind, die Banden mit kleinen Quantenzahlen aber sind im Gegensatz zum Cyanspektrum, wo sie die intensivsten des Systems sind, mit merklicher Intensität *nicht* vorhanden. Auch der Aufbau der Banden selbst scheint ein anderer zu sein. Bisher ließen sich in jeder Bande entweder zwei Serien (sog. positiver und negativer Zweig) oder gar deren drei (negativer, positiver und Nullzweig) feststellen. Bei den hierauf untersuchten Banden des Jods war aber stets nur *eine* Serie aufzufinden (Nullzweig?).

Der Joddampf sendet nun auch ein *Fluoreszenzspektrum* aus, welches sich durch monochromatische Anregung bis auf einzelne Liniengruppen vereinfacht. Dieses sog. Resonanzspektrum, hauptsächlich von *R. W. Wood* untersucht, läßt sich in Serien mit der Formel:

$$\nu = \nu_0 - n_2\,(218{,}4 - 0{,}57\,n_2 - 0{,}002\,n_2^2)$$

einordnen, die also mit dem Endzustand der obigen Formel vollkommen identisch ist. Der Wert von ν_0 hängt selbstverständlich von der erregenden Linie ab. (Die grüne Quecksilberlinie, die in der Hauptsache für die Anregung in Betracht kam, fällt in die Kante $n_1 = 26$; $n_2 = 4$.) Dieses Resultat ist nun in doppelter Hinsicht interessant. Einerseits beweist es, daß das bisher nur aus einer Reihe von konstanten Schwingungsdifferenzen geschlossene Zuordnungsprinzip der Kanten und Linien in Serien auch aus rein *physikalischen* Gründen als das einzig richtige anerkannt werden muß, dann gestattet es aber auch Aufschlüsse über die Schwingungsvorgänge bei der Fluoreszenz zu geben. Bisher waren Fluoreszenz und Absorption nur rein qualitativ durch das Stokessche Gesetz miteinander verknüpft (fluoreszierendes Licht langwelliger als absorbiertes Licht), das aber, wie auch hier, eine Reihe von Ausnahmen aufwies. Die Übereinstimmung beider Formeln zeigt nun, daß der *Träger der Fluoreszenz das absorbierende Jodmolekül* ist, eine besondere Dissoziationserscheinung scheint also *nicht* mit der Fluoreszenz verknüpft zu sein. Trotz der Übereinstimmung der Serienformeln sind aber die Spektra keineswegs identisch. Das Stokessche Gesetz ist auch hier in der Hauptsache erfüllt. In Absorption sind z. B. nur die Serien $n_2 = 4$ bis $n_2 = 14$ zu beobachten, bei monochromatischer Fluoreszenzanregung hingegen treten Glieder von $n_2 = 0$ bis $n_2 = 31$ auf. Hierdurch erstreckt sich das Fluoreszenzspektrum bedeutend weiter nach langen Wellen zu und nur in unmittelbarer Nähe der erregenden Absorptionslinie stimmen beide Spektra überein. Auch die beobachteten „antistokesschen" Glieder $n_2 = 0$ bis $n_2 = 3$ konnten in Absorption mit meßbarer Intensität nicht festgestellt werden. In bezug auf Einzelheiten sei auf die ausführliche Mitteilung in den Annalen der Physik Bd. *71* (Kayser-Festschrift) verwiesen.

Bonn, den 5. Juni 1923. *R. Mecke.*

Über den Nachweis magneto-optischer Effekte in schwächsten Magnetfeldern.

Während die ursprüngliche klassische Theorie die magneto-optischen Effekte an Spektrallinien (Zeemaneffekt und seine Begleiterscheinungen) durch Beeinflussung der Elektronenbewegungen innerhalb des Atoms infolge der magnetischen Kräfte erklärt, führt die Quantentheorie diese Effekte — unter modifizierter Übertragung des bekannten Larmorschen Satzes über die Kreiselpräzession — auf die sogenannte „räumliche Quantelung" zurück. Die Quantentheorie setzt das gesamte Impulsmoment eines Atoms gleich $\frac{n\,h}{2\,\pi}$ und fordert für die räumliche Lage der Impulsachse relativ zur Richtung eines von außen wirkenden magnetischen Feldes ganz bestimmte diskrete Lagen. Das Vorhandensein dieser „Richtungsquantelung" ist theoretisch unabhängig von der Stärke des magnetischen Feldes.

Bei dem Studium von magneto-optischen Effekten muß man sich darüber klar sein, daß das auf ein Atom einwirkende äußere magnetische Feld, dessen Wirkung dem Versuch unterliegen soll, in Konkurrenz tritt mit anderen Kräften, welche von magnetischen und elektrischen Feldern anderer, benachbarter Atome herstammen. Dies macht sich vor allem geltend, wenn es sich um das Verhalten von Atomen in sehr schwachen Feldern handelt. Gerade dieser Fall ist aber von besonderem Interesse, weil, wie oben gesagt, die Quanten-

theorie fordert, daß auch für die schwächsten Felder noch vollständige räumliche Quantelung vorhanden ist, wenn alle störenden fremden Felder ausgeschaltet sind. Solche Bedingungen lassen sich realisieren durch die Untersuchung der *Absorption in Dämpfen von sehr niedrigem Dampfdruck bei vollständiger Abwesenheit fremder Gase.* Wir haben unter solchen Bedingungen die Drehung der Polarisationsebene in der unmittelbaren Nähe der beiden *D*-Linien des Natriums im longitudinalen Felde beobachtet. *Hierbei ergab sich, daß schon in Feldern von der Größenordnung der Horizontalintensität des Erdmagnetismus ein mühelos wahrnehmbarer Effekt auftritt.*

Versuch: Linear polarisiertes kontinuierliches Licht fällt durch Natriumdampf und einen Analysatornicol auf den Spalt eines Spektrographen mittlerer Dispersion (Trennung der Na-*D*-Linien in unserem Instrument etwa $^1/_{10}$ mm). Der Natriumdampf befindet sich in einem dauernd mit der Pumpe verbundenen sehr gut gereinigten Glasröhrchen mit aufgeblasenen Enden zur guten Durchsicht; die Verbindung mit der Pumpe ist wichtig, weil auch kleine Spuren von aus Na freiwerdendem Wasserstoff stören. Das Röhrchen wird elektrisch (bifilare Wicklung *und* Wechselstrom) erhitzt, seine Temperatur wird mit einem an der kältesten Stelle des Röhrchens (einem angeblasenen Ansatz, der auch den Bodenkörper enthält) anliegenden Thermoelement gemessen.

Der Analysatornicol wird zur Schwingungsrichtung des einfallenden Lichtes gekreuzt, so daß das Gesichtsfeld des Spektrometers möglichst vollkommen verdunkelt ist. Erzeugt man am Ort des Röhrchens ein longitudinales Magnetfeld, d. h. Kraftlinienrichtung parallel zur Beobachtungsrichtung, so erscheinen an der Stelle der *D*-Linien zwei helle Linien. Infolge der Drehung der Polarisationsebene wird nämlich die unmittelbare Umgebung der *D*-Linien aufgehellt, infolge der kleinen Dispersion natürlich nicht von den *D*-Linien selbst zu unterscheiden. Bei einer Dampfdichte des Natriums von 10^{-5} mm erhält man eine eben merkliche Aufhellung in Feldern von einigen Gauß. Die Stärke der Aufhellung wächst zunächst mit zunehmender Dampfdichte, sie wird auch bei immer kleineren Feldern sichtbar. Im Druckbereich von 8×10^{-3} bis 16×10^{-3} mm läßt sie sich ziemlich mühelos noch bei Feldern von wenigen Zehntel Gauß beobachten. Nimmt die Dampfdichte weiter zu, so wird das niedrigste Feld, durch welches schon Aufhellung eintritt, wieder höher; z. B. ist bei 70×10^{-3} mm und Feldern unter 1,2 Gauß nichts mehr zu sehen. Auch minimale Spuren fremder Gase (H_2, N_2) genügen, um die untere Grenze des Auftretens der Drehung der Polarisationsebene merklich heraufzusetzen. Jedoch ist bemerkenswert, daß Zusatz fremder Gasatome einen viel geringeren Einfluß hat als Erhöhung der Dampfdichte, obwohl dann entsprechend der größeren Zahl der Natriumatome eine stärkere Aufhellung zu erwarten wäre. So entsprach, nach dem Betrag der Aufhellungsabschwächung beurteilt, eine Zunahme des Dampfdrucks von 12×10^{-3} auf 70×10^{-3} mm einem H_2-Zusatz von 3 mm H_2 zu Natriumdampf von 12×10^{-3} mm. Über diese Frage soll an anderer Stelle mehr gesagt werden. —

Durch Verwendung längerer Natriumdampfschichten wird sich das untere Grenzfeld noch weiter herabsetzen lassen. Mit einer Schicht von 6 cm Länge beobachtet man noch die Drehung, welche durch einen kleinen Stabmagneten oder einen Schlüsselbund in einigen Zentimetern Entfernung vom Röhrchen bewirkt wird!

Wir haben auch nach dem entsprechenden Transversaleffekt, der Doppelbrechung in unmittelbarer Nähe der Absorptionslinie (Voigt-Wiechertsche Doppelbrechung) in schwachen Feldern gesucht und denselben schon in Feldern von der Größenordnung 2000 Gauß (mittels Babinet und Nicol) photographieren können. Unter 1000 Gauß ließ er sich mit unserer Anordnung nicht mehr gut beobachten; das ist verständlich, da dieser Effekt an sich viel schwächer ist und außerdem mit dem Quadrat der Feldstärke abnimmt.

Es scheint uns für die quantentheoretische Deutung der genannten Effekte von prinzipieller Bedeutung zu sein, daß die theoretische Annahme der Erhaltung der räumlichen Quantelung in schwächsten Feldern („Limes Kraft = Null" s. *A. Sommerfeld*, Atombau, III. Aufl., S. 302) *bei Abwesenheit störender Felder* experimentell erwiesen ist.

Frankfurt a. M., den 6. Juni 1923.

W. Gerlach. W. Schütz.

Zur Kenntnis des Kombinationsprinzipes.

In den Linienspektren kombinieren die Terme mp der Hauptserienfolge mit denen ns der Folge der II. N.S. in jeder möglichen Weise. Alle Linien, deren Wellenzahlen durch $\pm\ (mp - ns)$, $m = 2, 3, 4, \ldots$ $n = 1, 2, 3, \ldots$ gegeben sind, existieren unter gewöhnlichen Bedingungen der Leuchterregung. Ist $mp > ns$, so gehört die Linie einer II. N.S. an, im umgekehrten Falle einer Hauptserie. Lange bekannt sind:

die stärkste II. N. S. $2p - ns$; $n = 2, 3, 4, \ldots$

„ „ H. S. $1s - mp$; $m = 2, 3, 4, \ldots$

Man kann auch eine Linie $mp - ns$ (oder $ns - mp$) festgehalten denken, falls der Wert des Terms mp zwischen $(n-1)s$ und ns (oder zwischen ns und $(n+1)s$) liegt. An diese als Grundlinie schließt an: *erstens* eine II. N.S mit der Grenze mp und den kleineren Termen der s-Folge, *zweitens* eine H.S. mit der Grenze ns und den kleineren Termen der p-Folge. $1s - 2p$ wäre so die Grundlinie der stärksten II. N.S. und zugleich der stärksten H.S. Nach *Bohr* würde sie nur zur H.S. gehören. Aber die letzte Formulierung ist die einfachste des sogenannten Rydberg-Schusterschen Gesetzes, daß die Differenz der Grenzen von H.S. und II. N.S. gleich der Grundlinie der H.S. ist.

Die Terme der Hauptserienfolge mp kombinieren auch mit den Termen nd der I. N.S.-Folge. Doch waren von solchen Kombinationen bisher nur Nebenserien bekannt, deren stärkste die I. N.S. ist:

$$2p - nd;\ n = 3, 4, 5, \ldots$$

Eine Hauptserie dazu, deren stärkste wäre:

$$3d - mp;\ m = 4, 5, 6, \ldots$$

war bisher nicht mit Sicherheit bekannt.

In letzter Zeit sind Tatsachen bekannt geworden, aus denen folgt, daß solche Hauptserien unter gewöhnlichen Leuchtbedingungen vorhanden sind, und daß weiter außer den Bergmannserien $nd - mf$, deren stärkste wäre:

$$3d - mf;\ m = 4, 5, 6, \ldots\ ^{1)}$$

auch Serien $mf - nd$, sie seien „Umkehrungsserien" genannt, unter gleichen Leuchtbedingungen existieren. Die stärkste wäre:

$$4f - nd;\ n = 5, 6, 7 \ldots$$

[1]) Diese und die stärkste H.S. zur I. N.S. haben wieder wie zwei Nebenserien die gleiche Grenze.

Ferner gibt es die Serie:

$$4f - mf'; \quad m = 5, 6, 7 \ldots .$$

und die Umkehrungsserie dazu

$$5f' - mf; \quad m = 6, 7, 8 \ldots .$$

so daß allgemein die Serien

$$\pm(nf - mf'); \; n = 4, 5, 6, \ldots .; \; m = 5, 6, 7, \ldots .$$

existieren.

Bekanntlich werden diese verschiedenen Termfolgen eines Spektrums nach *A. Sommerfeld* durch verschiedene Werte k der azimutalen Quantenzahl unterschieden. Ein Term einer Serienfolge ist gekennzeichnet durch die Hauptquantenzahl n, welche in der Termfolge alle ganzen Zahlen von k an durchlaufen kann, und durch k, indem man ihn als einen n_k-Term bezeichnet. So bezeichnet *N. Bohr*

eine Folge von ns np nd nf nf'-Termen
als eine solche von n_1 n_2 n_3 n_4 n_5-Termen

Der Index gibt die von *Sommerfeld* gewählten und allgemein angenommenen Werte der azimutalen Quantenzahlen obiger Termfolgen an.

Nach dem allgemeinen Kombinationsprinzip von *W. Ritz* gibt die Differenz je zweier beliebiger Terme dieser Folgen eine existenzfähige Linie in Übereinstimmung mit vielfältiger Erfahrung. Unter regelmäßiger Leuchterregung z. B. in der positiven Lichtsäule einer Gasentladung oder in der Mitte eines mit schwachem Strome brennenden Bogens und bei Ausschaltung elektrischer Felder gilt aber die von *N. Bohr* aus seinem Korrespondenzprinzip erschlossene Auswahlregel der azimutalen Quantenzahlen, nach welcher k nur um eine Einheit geändert werden kann. Danach erscheint unter zwangloser Leuchterregung sowohl die Linie $n_k - n'_{k+1}$ wie diejenige $n_k - n''_{k-1}$. Dies bedeutet gerade, daß außer den gewöhnlichen und bisher bekannten Serien auch ihre „Umkehrungsserien" zu erwarten sind, und daß überall dieselben Verhältnisse obwalten, welche für die H.S. und II. N.S. lange bekannt sind.

Daß die Umkehrungsserien, z. B. die Hauptserie zur I. NS., bisher nicht oder nicht schlußkräftig beobachtet worden sind, liegt daran, daß dieselben bei Bogenspektren meist im Ultraroten liegen, wo bisher nur spärliche Beobachtungen der stärksten Linien vorliegen. Es wird z. B. die Serie $3d - mp$ ihre Grenze $3d$ bei einer Wellenzahl zwischen 12 202,5 (Li I) und 16 809 (Cs I) haben. Ihre stärksten Linien liegen bei:

für Li I $\nu = 12202{,}5 - 7017 = 5185{,}5$ $\lambda_L = 19279{,}2$ Å.E.
für Cs I $\nu = 16809 - 9461 = 7348$ $\lambda_L = 13604$ Å. E

Diese stärkste Linie ist tatsächlich in einzelnen Fällen beobachtet, z. B. in den Spektren der Alkalien, aber die folgenden der Serie waren schon zu schwach.

Die neuen Beobachtungen, durch welche die Existenz dieser Hauptserie zur I. N.S. und anderer solcher Umkehrungsserien offenbar geworden ist, sind folgende: *F. A. Saunders*[2]) findet im Bogenspektrum Ca I des Calciums außer der starken I. N.S. einfacher Linien $2P - mD$:

Grenze $2P = 25\,652{,}4$.

$m =$	3	4	5	6	7
$\lambda_L =$	(55 481)	7 326,1	5 188,85	4 685,26	4 412,30
$\nu =$	(1802,9)	13 646,1	19 266,9	21 337,7	22 657,7
$mD =$	27 455,3	12 006,3	6 385,5	4 314,7	2 994,7

die Hauptserie $3D - mP$ dazu:

Grenze $3D = 27\,455{,}3$.

$m =$	2	3	4	5
$\lambda_L =$	(55 481)	6 717,69	5 041,61	4 526,94
$\nu =$	(1 802,9)	14 882,0	19 829,5	22 083,9
$mP =$	25 652,4	12 573,3	7 625,8	5 371,4
$m =$	6	7	8	9
$\lambda_L =$	4 240,46	4 058,91	3 946,05	3 871,54
$\nu =$	23 575,8	24 630,4	25 334,8	25 822,2
$mP =$	3 879,5	2 824,9	2 120,5	1 633,1

Diese beiden Serien würden an die Linie 55 481 ÅE., welche noch nicht nachgewiesen ist, als I. N.S. und H.S. anschließen. Die analoge Serie hat *Saunders* auch im Spektrum Ba I nachgewiesen. Der Nachweis in diesen beiden Fällen war dadurch ermöglicht, daß diese Serien im Sichtbaren liegen, indem ihre Grenzen, also die Terme $3D$, außergewöhnlich hohe Werte besitzen, nämlich 27 455 bei Ca I, 30 634 bei Ba I.

Auch in den Tripletsystemen dieser Spektren ist der Term $3d$ von solcher Größe, daß die Hauptserie zur I. N.S. im Sichtbaren vorhanden sein sollte. Indessen sind in diesen Fällen die Beobachtungen und deren Diskussionen noch unzulänglich. Es ist nicht einmal die gewöhnliche Hauptserie sicher erkannt. Immerhin sind im Falle Ca I und auch Sr I und Ba I einzelne Glieder $nd_i - mp_j$ einer H.S. zur I. N.S. nach den Zeemaneffekten ihrer Linien oder nach dem Bau ihrer Gruppen nachgewiesen, deren Einordnung in die Serie noch aussteht.

Im Spektrum Al II[3]) des einfach ionisierten Aluminiums ist die Hauptserie $3d_i - mp_j$ mit 5 Gliedern beobachtet. Sie läuft parallel der ebenfalls beobachteten Hauptserie $4s - mp_j$ im Abstande $4s - 3d_i$ und hat stärkere Tripletgruppen als letztere. Auch von der Serie $4d_i - mp_j$ ist ein Glied nachgewiesen.

Die Leuchtbedingungen, unter denen dieses Spektrum erscheint, schließen stärkere elektrische Felder völlig aus.

Im Spektrum Al III des zweifach ionisierten Aluminiums[4]) habe ich außer dem starken Paare $3d_i - 4p_j$ 3601—3612 ÅE. neuerdings ein Paar gefunden, welches anfangs wegen naher Koincidenz mit Verunreinigungen übersehen war, nämlich:

Int.	λ_L	ν	Komb.
4	3350,875	29 834,40	$4d_2 - 6p_2$
5	3348,42	29 856,27	$4d_1 - 6p_1$

Es ist wahrscheinlich, daß die unter „Komb." angegebene Deutung zutrifft. Die Termwerte $6p_i$ fügen sich gut in die mp_i-Folge, und die Schwingungsdifferenz des Paares hat die erwartete Größe. Weitere Glieder solcher Hauptserien liegen bei Al III nicht in dem beobachteten Spektralgebiete oder können dort nicht mehr intensiv genug erwartet werden.

Diese Hauptserien können bei Al II oder Al III vollständig oder mit einzelnen Gliedern beobachtet werden, weil hier die Terme $3d_i$ genügende Größe haben, und weil daher im Sichtbaren oder Ultravioletten Linien derselben liegen. Al II ist ja ungefähr das Spektrum Mg I mit vervierfachten Termen, also in vierfacher Vergrößerung, und dabei bedeutend nach Violett verschoben. Al III enthält, roh gesagt, verneunfachte Na I-Terme, gibt also noch mehr nach Violett verschoben das Na I-Spektrum in neunfacher Vergrößerung ungefähr wieder.

Im Falle des Spektrums Al III sind weiter erkannt außer den Serien $3d_i - mf_j$, $4d_i - mf_j$ und

[2]) *F. A. Saunders*, Astrophys. Journ. 52 (1920), S. 385.

[3]) *F. Paschen*, Ann. d. Phys. 71 (1923), S. 537.

[4]) *F. Paschen*, Ann. d. Phys. 71 (1923), S. 142.

$5d_i - mf_j$ auch die Umkehrungsserien, nämlich $4f_j - md_i$, $5f_j - md_i$, ferner außer den Serien $4f_i - mf'_j$ und $5f_i - mf'_j$ auch die Linie $5f' - 7f$.

Diese Kombinationen würden im ultraroten Bezirke des Na I-Spektrums liegen. Wir dürfen nach diesen Tatsachen annehmen, daß die ultraroten Bogenspektra der Alkalien alle erwähnten Serien $n_k - n'_{k-1}$ führen, und weiter, daß allgemein, wie oben ausgeführt ist, alle mit der Auswahlregel *Bohrs* verträglichen Kombinationen in den Spektren vorhanden sind. Die Hauptserie zur I. N.S. ist, wo sie nachgewiesen werden konnte, ebenso intensiv oder intensiver als die gewöhnliche H.S.

Die Existenz dieser dem Theoretiker gewiß nicht unerwarteten Verallgemeinerung des Kombinationsprinzips glaubte ich einmal feststellen zu sollen, obwohl sie auch für mich nichts besonders Neues enthält.

Tübingen, den 7. Juni 1923. *F. Paschen.*

* * *

Ich wünschte, *Paschen* würde seine interessante Mitteilung zur Kenntnis des Kombinationsprinzips dahin erweitern, daß er uns die experimentelle Bedeutung der Auswahlregel *Bohrs* auseinandersetzte. Tatsächlich kommen doch z. B. bei Lithium und Natrium die Serien $2p - mp$ vor, die der Auswahlregel *Bohrs* widersprechen. Es genügt doch nicht einfach zu sagen, normalerweise kommen sie nicht vor. Alle schwächeren Linien kommen normalerweise nicht vor, wenn nämlich das Licht nicht intensiv genug oder die Beobachtungsmittel nicht fein genug sind.

Wie weit ist es festgestellt, daß die der Auswahlregel widersprechenden Kombinationen nur bei Anwendung sehr starker elektrischer Felder zur Erscheinung gebracht und nicht nur dadurch verstärkt werden?

Göttingen, den 22. Juni 1923. *C. Runge.*

Zur Hydrodynamik der Infusorien.

Zu den Metznerschen Ausführungen über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen in Heft 20 und 21 der „Naturwissenschaften", die ich mit größtem Interesse gelesen habe, sei mir vom Standpunkt der Hydrodynamik die folgende Bemerkung gestattet.

Wenn man erreichen will, daß bei einem Versuch mit einem vergrößerten (oder verkleinerten) Modell eine mit der ursprünglichen vergleichbare Bewegung entsteht, so muß man dafür sorgen, daß die aus der Massenträgheit der Flüssigkeit resultierenden Kräfte und die durch die Zähigkeit der Flüssigkeit hervorgerufenen am Modell im selben Verhältnis zueinander stehen, wie am Original. Von dieser „Modellregel" sind Ausnahmen nur insoweit zulässig, als durch nähere Untersuchungen festgestellt wird, daß der eine der beiden Einflüsse gegen den andern belanglos klein ist; in einem solchen Fall kommt es natürlich nicht mehr darauf an, ob der belanglose Teil $^1/_{1000}$ oder $^1/_{100000}$ des anderen ist. Soweit verschiedene Flüssigkeiten miteinander zu vergleichen sind, wird das Verhältnis der Zähigkeitswirkungen zu denen der Massenträgheit, gemessen durch die „kinetische Zähigkeit" ν, die definiert ist als Quotient des Zähigkeitskoeffizienten und der Dichte der Flüssigkeit[1]). Die Dimension dieser Größe ist (Länge)^2/Zeit. Bedeutet l eine maßgebende Länge an dem zu untersuchenden Objekt und l' die entsprechende Länge am Modell, ferner t eine maßgebende Zeit am Objekt, z. B. die Schwingungszeit, t' die entsprechende Zeit am Modell, so besagt die Modellregel, daß vergleichbare Zustände dann eintreten, wenn

$$\frac{\nu t}{l^2} = \frac{\nu' t'}{l'^2}.$$

Die angeschriebenen Ausdrücke sind dimensionslos, d. h. sie sind reine Zahlen, wie es für das Verhältnis zweier gleichartiger Größen, hier Kräfte, sein muß. (Aus der Forderung, daß sich reine Zahlen ergeben müssen, läßt sich die Modellregel geradezu herleiten.)

Wir wollen diese Regel nun in der Weise anwenden, daß wir von der Infusorienwimper ein Modell im Maßstabe 10 000 : 1 machen. Eine Wimper von 5 μ Länge würde dabei durch ein Modell von 5 cm Länge wiedergegeben werden. Nehmen wir in beiden Fällen dieselbe Flüssigkeit ($\nu' = \nu$), so ist $\frac{t'}{t} = \left(\frac{l'}{l}\right)^2$ zu setzen, d. h. die Schwingungszeit des Modells müßte hundertmillionenmal so groß wie die des Originalobjektes gewählt werden. Wir wollen, um die Zeiten etwas zu verkleinern, für das Modell eine viel zähere Flüssigkeit wählen, z. B. statt Wasser das (bei 20 ° C) 680mal zähere Glyzerin. Dann wäre $\frac{t}{t'} = \frac{10\,000^2}{680} \cong 147\,000$. Nimmt man, entsprechend den raschesten von *Metzner* beschriebenen Objekten, eine Schwingungszeit von rund $^1/_{40}$ Sek. an, so kommt man beim Modell auf 3680 Sek., also rund eine Stunde Schwingungszeit! In Glyzerin eine Stunde für eine Schwingung, das heißt aber, daß die Trägheit praktisch völlig aus dem Spiel bleibt, und nur die Zähigkeit eine Rolle spielt! Deshalb können wir uns auch, da hier die eingangs erwähnte Ausnahme vorliegt, nachträglich von der Modellregel frei machen. Wahrscheinlich kann man in Glyzerin, ohne daß Trägheitseinflüsse stören werden, bei der angegebenen Modellgröße bis auf 10 oder 20 Schwingungen in der Minute gehen.

Die Bewegungen einer sehr zähen Flüssigkeit sind noch sehr wenig erforscht, so daß zurzeit von einem exakten Standpunkt aus keine bestimmte Antwort darüber erteilt werden kann, wie die Wirksamkeit der Wimper- und Geißelbewegung für die Fortbewegung zu verstehen sei. Sicher ist nur, daß alle Widerstände hier proportional der *ersten* Potenz der Geschwindigkeit sind, und daß alle Erklärungen, die einen Widerstand proportional dem Quadrat der Geschwindigkeit zugrunde legen, entschieden fehlerhaft sind. Demnach sind Unterschiede in der Schnelligkeit der Hin- und Rückbewegung der Wimper für das Vorwärtskommen gänzlich wirkungslos, da bei Erhöhung der Geschwindigkeit die Kraft in demselben Verhältnis zunimmt, in welchem die Bewegungszeit abnimmt. Die Erklärung der Wirksamkeit der Wimperbewegung muß daher in einer andern Richtung gesucht werden. Gemäß der von Herrn *Metzner* gegebenen Beschreibung ist die Wimper beim Rückschlag ziemlich lang ausgestreckt, bei der Vorbewegung aber stark an den Körper herangebogen. Dies führt zu der Vermutung, daß in einem sehr klebrigen Medium, wie es Wasser für Geschöpfe von Infusoriendimensionen ist, eine um so größere Verschiebungswirkung durch ein seitlich herausgestrecktes Organ erreicht wird, je weiter ab vom Körper die Bewegung ausgeführt wird. Diese Auffassung läßt sich, wie ich glaube, auch theoretisch verstehen. Die Entscheidung durch zweckmäßig angestellte Versuche dürfte nicht allzu schwer sein.

Göttingen, den 13. Juni 1923. *L. Prandtl.*

[1]) Vgl. z. B. Handwörterbuch der Naturw., Artikel „Flüssigkeitsbewegung".

Herausgeber und verantwortlicher Schriftleiter: Dr.-Ing. e. h. *Dr. Arnold Berliner*, Berlin W 9.
Verlag von Julius Springer in Berlin W 9. — Druck von H. S. Hermann & Co in Berlin SW 19.