

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Mitteilungen aus der Tropenabteilung des Instituts für parasitäre und infektiöse  
Krankheiten der Tierärztlichen Hochschule Utrecht.  
Direktor: Prof. Dr. L. DE BLIECK.)

## **Beiträge zum Problem der Geißelbewegung.**

Von  
**B. J. Krijgsman.**

(Hierzu 6 Textfiguren.)

---

Vorliegende Arbeit hat nicht den Zweck, das außerordentlich schwierige Problem der Geißelbewegung zu lösen; dazu sind wir m. E. bei dem jetzigen Stand der mikroskopischen Technik noch gar nicht imstande. Sie will nur zeigen, daß die von früheren Autoren nach Beobachtungen an einzelnen Tieren aufgestellten Hypothesen durchaus nicht verallgemeinert werden dürfen; im Gegenteil, die Geißelbewegung kann bei den verschiedenen Protisten ganz verschieden sein. Ich möchte nur Kritik üben an den früheren Untersuchungen und neue Beobachtungen hinzufügen, die sich gegen die Schraubentheorie BÜTSCHLI'S und die Kegelschwingungstheorie METZNER'S richten.

Meinem verehrten Chef, Herrn Prof. Dr. DE BLIECK, danke ich herzlich für die meiner Arbeit entgegengebrachte Kritik und das Interesse.

### **Angaben früherer Forscher.**

Als ich die Literatur der Geißelbewegung der Protisten betrachtete, so erschien sie mir arm an positiven Resultaten; überreich aber an Theorien.

Lassen wir die älteren Beschreibungen außer Betracht, so begegnen wir zuerst der Geißeltheorie BÜTSCHLI'S (2, 3). Nach ihm soll die Geißel schraubenförmige Wellenbewegungen ausführen; die Wirkung soll also der Bewegung einer Schiffsschraube ähneln: der Organismus schraubt sich mit der Geißel voran durch das Medium hindurch.

Seine Theorie wurde, was die Bakterien anbetrifft, von REICHERT (16) und FUHRMANN (8) günstig beurteilt. A. FISCHER (6, 7) im Gegenteil beschrieb die Bewegung der Bakteriengeißel als eine Ruderwirkung. Auch außer dem Bakteriengebiete wurde die Verallgemeinerung der BÜTSCHLI'Schen Theorie angezweifelt.

ULEHLA (19) definiert die Geißelbewegung der Protisten als Ruderbewegung (Peitsche) (s. auch JOST (11)), während METZNER (12) eine Kegelschwingung annimmt, wobei die Geißel nur gelegentlich passiv eine Schraube bildet.

In bezug auf die Literaturangaben können wir von vornherein den Schluß ziehen, daß dieselbe Geißel verschiedene Bewegungsarten nacheinander auszuführen imstande ist. Diese Meinung finden wir auch bei manchen Autoren vertreten (PÜTTER (15), SCHINDERA (18) und in WINTERSTEIN'S Handbuch (20)).

Jetzt möchte ich aber noch etwas zu den Arbeiten ULEHLA'S und METZNER'S bemerken:

ULEHLA'S Untersuchungen sind hauptsächlich auf die Flagellaten-Protisten gerichtet. Er beobachtet im Dunkelfeld einen für jede Art spezifischen Lichtraum, welcher nach ihm von der Geißel durch- oder umschwungen wird. Experimentell will er eine Verlangsamung der Bewegung (vermittels Gelatine usw.) nicht hervorrufen, weil er diese immer als abnormal betrachtet. Obgleich er selbst diese Auffassung nicht immer konsequent durchführt; obgleich er auch aus der verzögerten Bewegung ab und zu Folgerungen zieht auf die normalgeschwindige Geißel, so kann ich seine Meinung doch in diesem Sinne stützen, daß die durch irgendwelche Beeinflussung der Tiere hervorgerufenen unregelmäßigen Bewegungen m. E. als abnormal zu betrachten sind.

Weil ULEHLA manchmal bestimmte Lichtlinien in den Lichträumen wahrnimmt, kommt er zu einem Ruderprinzip der Geißel. Darf er aber diesen Schluß ziehen? Hat er je die verschiedenen Haltungen der Geißel im Lichtraum deutlich beobachtet? Nein! Und kann die Geißel nicht sehr verschiedene Bewegungen ausführen, damit doch derselbe Lichtraum zustande kommt? Ja! Ein Beweis für die Ruderwirkung gibt er also eigentlich nicht.

Zum Schluß die Arbeit METZNER'S. Dieser Untersucher konstruiert eine Anzahl sehr schöner Geißelmodelle, die er im Wasser sich drehen läßt.

Jetzt nimmt er Bewegungsströmungen wahr, welche das Tier, wenn die Geißel einen Kegelmantel umschwingt, vorwärts treiben sollen. Die Beobachtung dieser Strömungen am lebenden Objekt nach Hinzugeben eines Silberhydrosols an das Medium gelingt ihm aber nicht: . . . „Es zeigte sich aber, daß die Größenordnung der zu erwartenden Strömungserscheinungen hinter der BROWN'schen Molekularbewegung der kleinen Teilchen zurückblieb.“

Wenn aber die von der Geißel erzeugten Strömungen so schwach sind, daß sie die Molekularbewegung nicht überwinden können, wie kann dann überhaupt von einer Strömung und von einer Bewegung des Tieres die Rede sein!? Das ist mir völlig unklar. Weil METZNER also das lebende Objekt auf seine Weise nicht beobachten kann, beschränkt er sich auf die Figuren ULEHLA'S, denen er eine andere Deutung gibt. So kommt er zum Schluß, daß bei Flagellaten die Geißelbewegung eine reine Kegelschwingung ist; meines Erachtens ohne Recht.

### Eigene Beobachtungen.

In einer Erdinfusion fand ich gelegentlich eine ungeheure Menge Monadinen.<sup>1)</sup> Weil die stetig wechselnden Bewegungen der Geißeln in Beziehung zur Bewegung des Tieres mir sehr interessant vorkamen, so begab ich mich an diese Untersuchung.

Ein Tropfen der Kultur wurde mit einem Deckglas versehen und bei Dunkelfeldbeleuchtung (SIEDENTOPF'scher Paraboloidkondensator) beobachtet. Die Beobachtung geschah mit Zeißobj. 3 mm, 2 mm und den Komp. Okularen 4, 6, 8 und 12.

Es ergab sich alsbald, daß der von ULEHLA beschriebene, nach ihm für jede Art spezifische Lichtraum gar nicht immer wahrnehmbar ist; und sicherlich nicht so konstant wie er annimmt. Öfters verschwindet der Lichtraum; die Geißel selbst läßt sich einige Zeit beobachten, um sich nachher wieder in einen Lichtraum zu verwandeln. Erst wenn die Tiere längere Zeit am hellen Licht exponiert sind, erscheint der Lichtraum nicht wieder; die Geißelbewegungen werden unregelmäßig und das Tier stirbt.

Die von mir beobachteten Bewegungsarten kann ich am besten folgendermaßen einteilen:

<sup>1)</sup> Gattung *Monas* mit einer großen und einer kleinen Geißel.

## A. Vorwärtsbewegung.

## I. Mit maximaler Geschwindigkeit.

Die Geißel durchschwingt einen Lichtraum, dessen Gestalt der Fig. A a entspricht; er ist also eine Ebene, welche unten sattelförmig gebogen ist. Dieser Lichtraum erscheint, weil das Tier um seine Längsachse rotiert, abwechselnd links und rechts der Längsachse. (Hat das Tier sich  $90^\circ$  gedreht, so entspricht es der Fig. A b.) Durch welche Bewegungen der Geißel dieses Bild zustande kommt, ist aber so ohne weiteres nicht zu entscheiden.<sup>1)</sup>

Nun tritt aber zuweilen plötzlich die Geißel aus dem Lichtraum hervor; im Anfang eine noch sehr schnelle und nicht analysierbare Bewegung zeigend. Allmählich aber verzögert sich diese Bewegung, bis die verschiedenen Bilder der Geißel deutlich wahrnehmbar sind. Nach einiger Zeit nimmt die Geschwindigkeit (ohne kontrollierbare Ursachen) wieder zu, und endlich lösen die verschiedenen Geißelstadien sich wieder zu einem Lichtraum auf. Die verschiedenen Stadien der verzögerten Bewegung habe ich folgenderweise zusammengefaßt:

Phase a (Fig. A c): Die Geißel befindet sich im Stadium 1. Nun streckt die Geißel sich nach vorn, indem eine Welle von basal nach oben hinaufläuft; der basale Teil streckt sich ungefähr in die Richtung der Längsachse und so wird der apicale Teil nach oben gezogen. Die Geißel kommt in dieser Weise über die Stadien 2, 3, 4 und 5 im Stadium 6 an.

Phase b (Fig. A d und A e): Wenn die Geißel ganz nach vorn gestreckt ist, so tritt in der Mitte eine Einbuchtung auf (Stad. 7). Diese wird tiefer (Stad. 8 und 9); das Geißelende sinkt in Ansicht zum Körper nach unten (Stad. 10) und durch einen kräftigen Ruderschlag kommt die Geißel über die Stadien 11, 12, 13, 14 und 15 in den Zustand 16. Sodann geht sie ins Stadium 1 über und fängt so von neuem an.

In der Phase b erblicken wir also den aktiven Schlag.

Die bei der Phase a geschonte Wassermasse wird in der Phase b seitwärts hinunter gedrückt, und das Tier bewegt sich in einer Richtung entgegengesetzt der auf das Wasser ausgeübten Kraft. (Also in den Fig. A d und A e nach links oben.) Weil aber die von der Geißel durchschwungene Ebene ein wenig gebogen ist, so wird

<sup>1)</sup> Die kleine Geißel zeigt niemals einen Lichtraum, schlägt nur ab und zu; sie scheint mir also, wie ULEHLA auch schon sagte, für die die Vorwärtsbewegung bedingende Triebkraft keine Bedeutung zu haben.

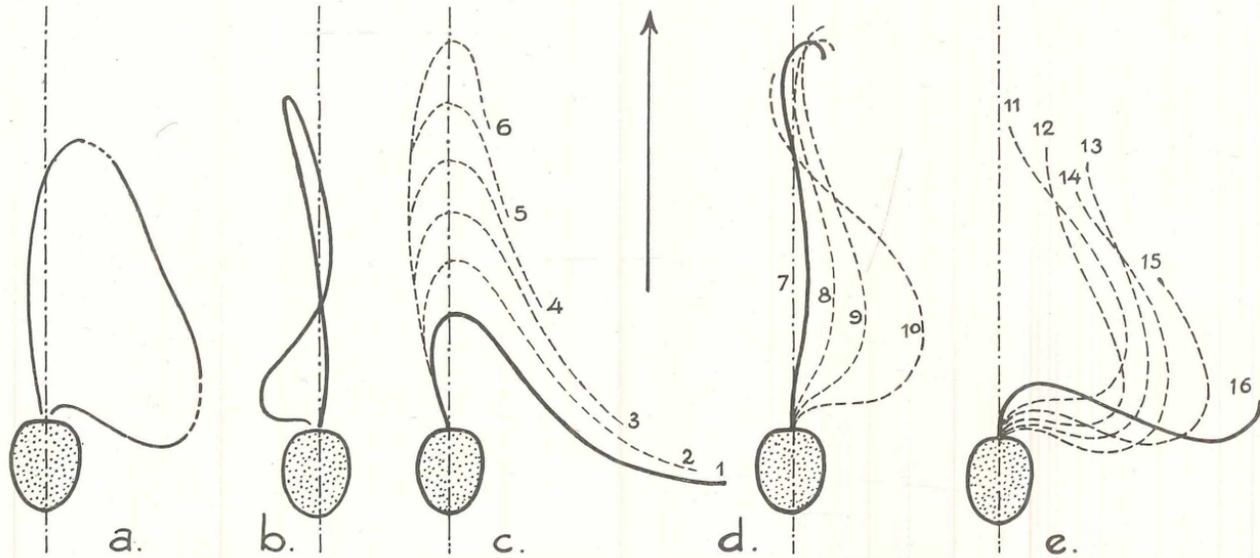


Fig. A. Vorwärtsbewegung mit maximaler Geschwindigkeit.

a Lichtraum bei voller Geißelschnelligkeit. b Derselbe Lichtraum  $90^\circ$  gedreht. c Das Zurückziehen der Geißel, die Geißel in verschiedenen Ständen gezeichnet. d u. e Der aktive Schlag, die Geißel in verschiedenen Ständen gezeichnet.

Der Pfeil entspricht der Bewegungsrichtung des Tieres. (Halbschematisch.)

das Tier sich während der Phase b etwas drehen. In dieser Weise kommt bei fortgesetzter Bewegung die Rotation des Tieres zustande, und die vom Tiere beschriebene Bewegungsbahn ist fast gradlinig, schwach spiralgig. So verstehen wir auch, daß die Bewegung ruckartig verläuft: jeder Ruderschlag hat einen Ruck zur Folge. Die Fig. A zeigt deutlich, wie die Summe der Stadien der Oberfläche des Lichttraumes entspricht.

Eine Modifikation, in diesem Falle eine Vereinfachung der Bewegung bei maximaler Geschwindigkeit, habe ich öfters beobachten können. Sie tritt auf, indem die Geißel, nachdem sie die Stadien 1, 2, 3, 4, 5 und 6 (Fig. Ba) durchlaufen hat, einen einfachen Ruderschlag seitwärts nach hinten beschreibt (Stadien 8, 9, 10, 11, 12 und 13 der Fig. Bb).

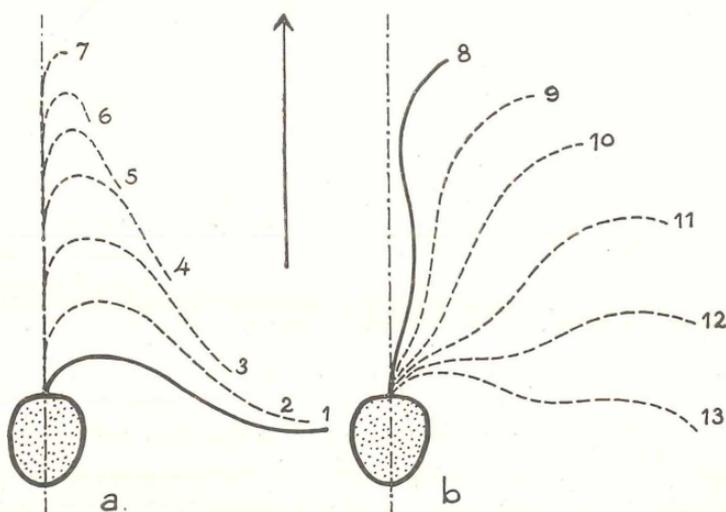


Fig. B. Vorwärtsbewegung mit maximaler Geschwindigkeit; Vereinfachung der Bewegung A I. a Das Zurückziehen der Geißel. b Der aktive Schlag. Im übrigen wie Fig. A (schematisch).

Eine Schnelligkeitsänderung oder eine Änderung der Bewegungsbahn infolge dieser Modifikation konnte ich nicht feststellen.

## II. Mit wenig Geschwindigkeit.

Nebst der maximalgeschwinden Vorwärtsbewegung konnte ich bisweilen auch ein sozusagen vorsichtiges Vorwärtsschwimmen beobachten; von einer langsamen Rotation des Tieres begleitet. Auch bei dieser Bewegung schlägt die Geißel so schnell, daß ein Lichtraum entsteht (seitlich von der Längsachse abgebogen, der Fig. Ca

entsprechend);<sup>1)</sup> jedoch ist offenbar der Effekt des Geißelschlages kleiner als bei der maximalen Geschwindigkeit.

Es war mir hier in derselben Weise (zeitliche Verzögerung der Bewegung ohne nachweisbare Ursachen) möglich, die Bewegung genau wahrzunehmen, und in zwei Phasen zu zerlegen:

Phase a (Fig. C b): Die Geißel zieht sich seitlich nach vorn zurück, indem sie sich kontrahiert über die Stadien 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 9; eine in den verschiedenen Stadien freigelassene Wassermasse umziehend.

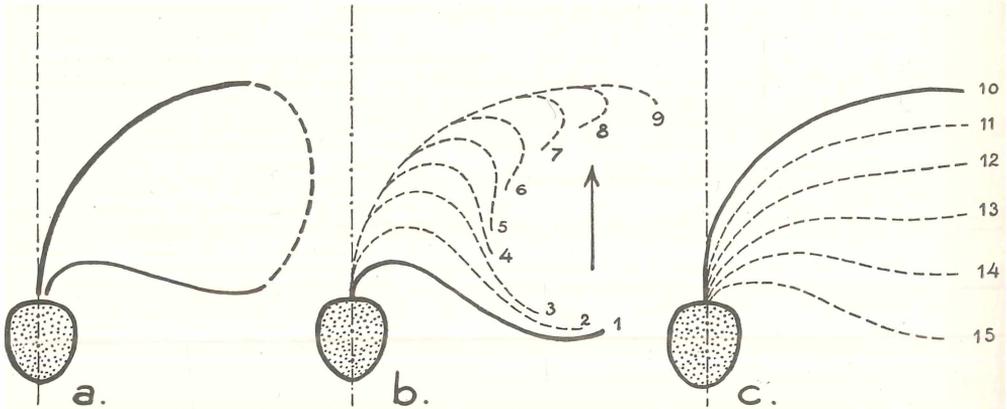


Fig. C. Vorwärtsbewegung mit kleiner Geschwindigkeit. a Lichtraum bei voller Schnelligkeit. b Das Zurückziehen der Geißel. c Der aktive Schlag. (Schematisch.)

Phase b (Fig. C c): Der Ruderschlag; die Geißel durchläuft die Stadien 10, 11, 12, 13, 14, 15 und versetzt so die bei der Zurückziehung freigebliebene Wassermasse.

### B. Bewegung nach hinten (Zurückfahren).

Zuweilen beobachtete ich, wie ein ruhig sich vorwärts bewegendes Tier auf einmal steht, und dann sehr langsam, aber ohne Rotation, eine kleine Strecke zurückfährt. Bei diesem Zurückfahren war es mir immer möglich, die Bewegungen der Geißel genau zu studieren, weil sie sich hier nur ziemlich langsam bewegt. Wie die Fig. D zeigt, benimmt die Geißel sich wie eine Leine, durch die man Wellen schickt, indem man das Ende (in diesem Fall der Basalteil) abwechselnd kräftig nach oben und nach unten bewegt. Diese

<sup>1)</sup> Im Hinblick auf die Rotation des Tieres liegt auch hier wahrscheinlich dieser Lichtraum nicht in einer flachen Ebene; es war mir jedoch nicht möglich, dies genau festzustellen.

Bewegungen finden ungefähr in einer flachen Ebene statt; von einer Schraube ist auch hier also nicht die Rede.<sup>1)</sup> Die Wassermasse wird durch die der Geißel entlang verlaufenden Wellen nach vorn geschickt, und das Tier bewegt sich der anderen Seite zu; also nach hinten.

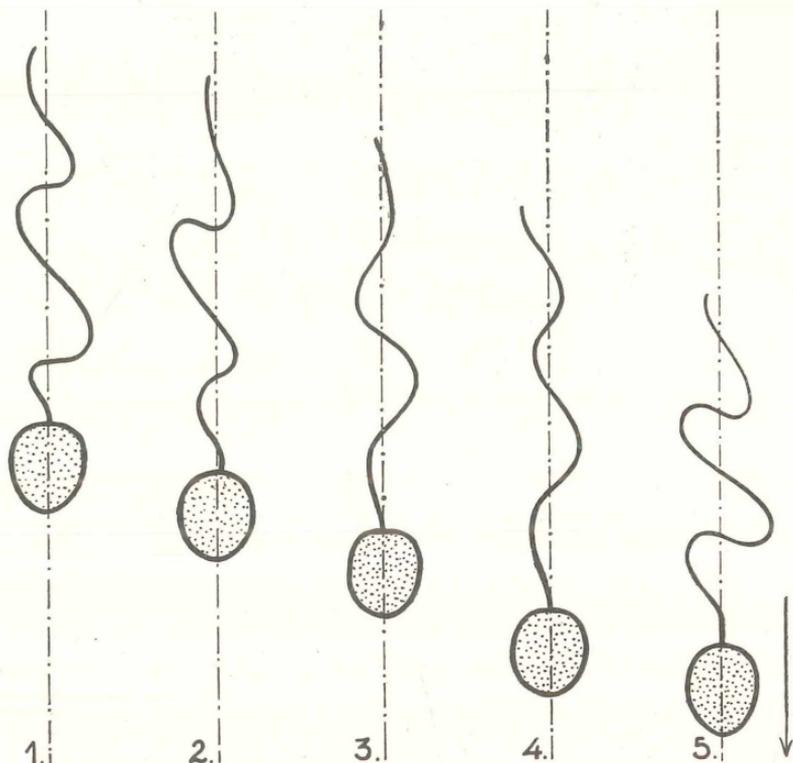


Fig. D. Bewegung nach hinten. Von der Geißelbasis laufen Wellen zur Geißelspitze hin. (Schematisch.)

### C. Seitliche Bewegung (Seitwärtsfahren).

Einige Male konnte ich beobachten, wie ein Individuum in einer Richtung senkrecht zur Längsachse gradlinig zur Seite fuhr (ohne Rotation) (Fig. E.)

Die Geißel hat sich hier eingestellt auf eine Richtung entgegengesetzt der Bewegung; sie schiebt, wie beim Zurückfahren, in einer ungefähr flachen Ebene Wellen zur Seite, wie die Stadien 1, 2, 3, 4 und 5 der Fig. E zeigen. Nur ist die Bewegung der Geißel hier entschieden schneller<sup>2)</sup> und die Wellen sind bedeutend größer.

<sup>1)</sup> Dergleichen undulierende Bewegungen wurden neuerdings von BRETSCHNEIDER bei anderen Flagellaten beobachtet (1).

<sup>2)</sup> Jedoch nicht so schnell, daß ein Lichtraum entsteht.

## D. Die Runddrehbewegung.

Zuletzt bleibt mir noch eine, leider nur selten beobachtete Runddrehung des Tieres zu beschreiben übrig (Fig. F).

Bei dieser Bewegung ist die Geißel in Ruhe; nur die Spitze erscheint heftig erregt. Sie beschreibt Figuren, die ich bis jetzt noch nicht ganz zu analysieren vermag. Nur konnte ich beobachten, daß im bewegenden Teil Wellen zur Spitze hinlaufen; ob dies aber in einer Ebene stattfindet, konnte ich nicht feststellen. Die Runddrehung findet in die Richtung der Pfeile statt; also entgegengesetzt der Wellenrichtung.

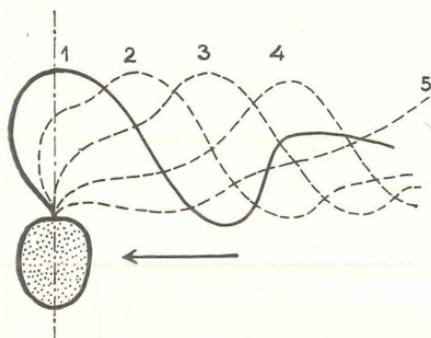


Fig. E.

Fig. E. Bewegung seitlich senkrecht zur Längsachse. Die Geißel zeigt eine Wellenbewegung. (Schematisch.)

Fig. F. Das Runddrehen des Tieres. Die Geißel ist außer der Spitze in Ruhe; die Spitze zeigt Wellenbewegung (schematisch).

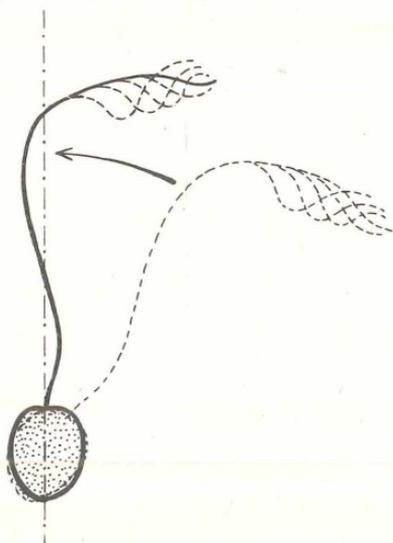


Fig. F.

Daß es außer den von mir beschriebenen Bewegungsarten noch viele andere gibt, ist ohne weiteres klar, wenn man sich nur einen Augenblick die Tiere ansieht, wie sie öfters ihre Bewegungsrichtung ändern. Viele dieser Bewegungen war ich aber ihrer Kompliziertheit und Seltenheit wegen noch nicht zu analysieren imstande.<sup>1)</sup>

Bei Bewegungshemmung mittels Gelatine erhielt ich im großen und ganzen dieselben Resultate.

Nun möchte ich zurückgreifen auf die Frage, ob die von mir beobachteten Geißelbewegungen durchaus als normal anzusehen sind. Verzögert ist die Bewegung jedenfalls; ob dies aber auf irgendeine Schädigung (z. B. vom starken Licht) zurückzuführen ist? Ich glaube nein. Die verzögerte Bewegung stellt hier nämlich nicht

<sup>1)</sup> Mit Hilfe eines kinematographischen Apparates für verzögerte Aufnahmen wird es wahrscheinlich möglich sein, alle Bewegungen genau zu analysieren.

den Anfang des Absterbens dar; sie ist nur ein Intermezzo, nach der die Geißel mit neuer Energie zu schlagen beginnt. Überdies entspricht die Summe der beobachteten Geißelbewegungsstadien durchaus dem durchschwungenen Lichtraum.

Wenn nun die Verzögerung die Folge einer Schädigung sein sollte, so könnten doch nicht konstant immer wieder dieselben Bewegungstypen auftreten. Diese verzögerten Bewegungen sind jedenfalls ganz verschieden von denen, die ich beobachtete an Tieren, die nach stundenlanger Beobachtung abzusterben begannen. Im letzten Fall schwingt die Geißel immer weniger schnell und führt absolut ungeordnete Bewegungen aus; während das Tier selbst meistens steht.

Zusammenfassend möchte ich sagen:

1. Die Bewegung bei der von mir beobachteten Monadine ist die Folge einer Ruderwirkung der Geißel; wie ULEHLA schon behauptete.

2. Die auftretenden Bewegungsverzögerungen sind nicht alle als abnormal zu betrachten.

3. Die Geißel ist eine Organelle, die in Beziehung auf ihre Bewegungsmöglichkeiten kompliziert gebaut sein muß; auch weil ihre Bewegungen zurzeit nicht nach einfachen mechanischen Gesetzen erklärt werden können.

Utrecht, Mai 1925.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) BRETSCHNEIDER, LUDWIG H.: *Pyramimonas ultrajectina* nov. spec. eine neue Polyblepharididae. Erscheint im Arch. f. Protistenk.
- 2) BÜTSCHLI, O.: Protozoa BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
- 3) —: Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902 p. 41.
- 4) ENTZ jun., G.: Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 1909 p. 93.
- 5) ERHARD, H.: Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 1910.
- 6) FISCHER, A.: Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 27 1895.
- 7) —: Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.
- 8) FUHRMANN, F.: Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Zentralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 25 1910 p. 129.

- 9) GOLDSCHMIDT, R.: Lebensgeschichte der Mastigamöben *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa* n. sp. Arch. f. Protistenk., Suppl. I, 1907 p. 83.
  - 10) JENSEN: Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 1 p. 1055.
  - 11) JOST: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1913.
  - 12) METZNER, P.: Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. Bd. 40 1920 p. 49.
  - 13) S. VON PROWAZEK: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903.
  - 14) —: Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig 1910.
  - 15) PÜTTER, A.: Die Flimmerbewegung. Ergebn. d. Physiol. 2. 2. Abt. 1903.
  - 16) REICHERT, K.: Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt. Bd. 51 1909 p. 14.
  - 17) SCHAUDINN, F.: Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. Arb. a. d. Kais. Gesundh. Bd. 20 1904.
  - 18) SCHINDERA, M.: Beiträge zur Biologie, Agglomeration und Züchtung von *Trypanoplasma helioides*. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 1922 p. 200.
  - 19) ULEHLA, V.: Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Zentralbl. Bd. 31 1911 p. 645, 657, 689, 721.
  - 20) WINTERSTEIN: Handb. d. vergl. Physiol. Bd. III, 1. Jena 1914.
-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [52\\_1925](#)

Autor(en)/Author(s): Krijgsman B.J.

Artikel/Article: [Beiträge zum Problem der Geißelbewegung 478-488](#)