© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

34. Georg Funk: Über das Verhalten der Oscillatoria amphibia Ag. im Kolonie-Verband.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Mit einer Abbildung im Text.)

(Eingegangen am 19. Juli 1920.)

Bei den Untersuchungen über Bewegungsvermögen der Oscillarien in den letzten Jahren[1]) wurde vor allem das Verhalten des isolierten Fadens (Individuums) geprüft zur Analyse der taktischen Reaktionen und zur Lösung des Mechanismus-Problems.

Das Verhalten von Kolonien[2]) unter verschiedenen äußeren Einflüssen ist einmal von Interesse, da die Fäden sich in ihren Bewegungen gegenseitig mechanisch mehr beeinflussen müssen, als dies bei frei schwimmenden Organismen der Fall ist, und somit aus dem Verhalten des Individuums nicht ohne weiteres auf dasjenige des sozialen Verbandes geschlossen werden kann. So waren weitere Anhaltspunkte für die Ökologie der Oscillarien-Bewegung zu erwarten, da Oscillarien ja gewöhnlich nur zu Kolonien vereinigt vorkommen.

Andere Fragen ergaben sich aus den von früheren Autoren mehrfach beobachteten Zusammenrottungen vieler Fäden, die bisher nicht aus taktischen Reaktionen mit außerhalb der Organismen liegenden Ursachen erklärt werden konnten, wie z. B. die sog. Schweif- und Lockenbildungen und ähnliche partielle Zusammenrottungen[3]).

Analoge Erscheinungen sind in den Schwarmbildungen und Schwarmbewegungen vieler niederen Organismen zu erblicken, wie den „Reigen" der Volvocaceen, Zusammenballungen von Bakterien, Schwärmsporen und Chlamydomonaden, Peridineen u. a., dann ferner bei allen vorübergehenden Schwarm- und Koloniebildungen der verschiedensten Tiergruppen, bei denen mannigfache gegenseitige Beeinflussungen der Individuen vorliegen. Bei Protisten und anderen niederen Organismen dürften diese Beeinflussungen

1) PIEPER, Phototaxis der Oscillarien, Diss. Berlin 1915. NIENBURG, Zeitschrift f. Bot. 8. 1916. FECHNER, ebenda 7. 1915. SCHMID, Flora 111/112. 1918.

2) Weitere Literatur ist in der ausführlichen Arbeit genauer berücksichtigt, die in den Beiheften zum Bot. Centralbl. erscheinen wird.

3) So namentlich bei PIEPER, FECHNER und SCHMID.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hauptsächlich in gegenseitiger chemotaktischer Anlockung bestehen, etwa wie bei den Anlockungen der Spermatozoiden durch von der Eizelle abgeschiedene Stoffe und wie bei anderen Befruchtungsvorgängen, ohne daß aber bei den in Rede stehenden Erscheinungen sexuelle Vorgänge zu erkennen sind.

Zur Kenntnis solcher Bewegungserscheinungen, für die ich vorläufig ohne Rücksicht auf die von den Organismen ausgehenden Reizursachen die Bezeichnung Aggregationsbewegungen[1]) vorschlage, sollen für Oscillarien neue Beiträge geliefert werden. Sie sind scharf zu trennen von rein passiven Ansammlungen, wie sie durch Wasserströmungen zustande kommen können (wie u. U. bei Chlamydomonaden, Schwärmern u. a.) und den durch äußere Faktoren (z. B. Lichtrichtung) hervorgerufenen taktischen Ansammlungen. Die Frage, ob bei den Aggregationen gegenseitige chemotaktische Beeinflussung der Individuen, Cytotaxis nach ROUX und PFEFFER[2]), vorliegt, soll später auf Grund des bis jetzt gesammelten Tatsachenmaterials und mit Hilfe absoluter Reinkulturen zu entscheiden versucht werden.

Untersuchungsobjekt war *Oscillatoria amphibia* Ag., eine kleine, äußerst bewegliche Sapropelform, die in Teichen spangrüne Kolonien bildet. Sie ist phototaktisch außerordentlich niedrig gestimmt (am Nordfenster auch bei trübem Wetter stets negativ). Über die ökologischen Verhältnisse am Standort werden in der ausführlichen Arbeit genauere Mitteilungen gemacht. Das Material, das in möglichst frischem Zustand rasch nach Entnahme vom Standort in filtriertem Teichwasser zur Beobachtung kam, wurde stets einer eigens ausgearbeiteten sorgfältigen Reinigungsmethode unterworfen, so daß an natürlichen Beimengungen (andere Oscillarien, Bakterien, Protozoen) nur höchstens 1—2 p. c. des Untersuchungsmaterials zu rechnen waren.

Zunächst wurde das Verhalten der Kolonien bei mechanischen Reizen untersucht. Hautartige Kolonie-Flocken kontrahieren sich bei Erschütterungen (z. B. infolge Übertragens aus einem Gefäß in ein anderes) durch dichteres Aneinandergleiten der Individuen. Diese Erscheinungen, die in wenigen Minuten Verkürzungen der Kolonien auf $^2/_3$ bis $^1/_2$ ihrer ursprünglichen Längenausdehnung ergeben und makroskopisch gut zu verfolgen sind, lassen sich nach

1) Vergl. POTTS, Flora 91. 1902 und PFEFFER, Physiologie II. Bd. 1904 wo diese Bezeichnung für ähnliche Vorgänge bei Myxomyceten (Acrasieen) angewandt wird.

2) Physiologie II., p. 828.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mikroskopischen Beobachtungen mit den Erfahrungen SCHMIDs[1]) über Bewegungsbeschleunigung der Einzelfäden nach Erschütterungsreizen in Verbindung bringen. In ihrem Habitus zeigen diese sozialen Reaktionen völlige Übereinstimmung mit den mechanischen Reaktionen gewisser koloniebildender Diatomeen[2]), wie *Homoeocladia* und *Bacillaria paradoxa*.

Den Schlüssel zu weiteren Untersuchungen lieferte die Beobachtung, daß größere Mengen isolierter Fäden, durch Schütteln von Oscillarien-Häuten in Wasser hinreichend dicht suspendiert, sich in wenigen Augenblicken zu einer kompakten Ansammlung, einer Aggregationskolonie, zusammenschließen. Aus Versuchen mit solchen Suspensionen verschiedener Konzentration[3]) ging hervor, daß die Dichte der so entstehenden Kolonie unter sonst gleichen Verhältnissen stets annähernd gleich ist. Aus sehr verdünnten Suspensionen entstanden gewöhnlich eine größere Anzahl kleinerer Kolonien.

Füllt man Oscillarien-Suspension in gerade Glasröhren, die man beiderseitig verschließt und dann wagrecht auflegt, so erhält man Aggregationskolonien von linearer, fadenförmiger Gestalt (Vergl. Abb.), an denen die Einflüsse verschiedener Außenbedingungen auf Geschwindigkeit des Aggregationsverlaufs und Dichte der resultierenden Kolonie an den Längenveränderungen des Kolonie-Fadens bequem zu verfolgen sind. Zur Erklärung des Aggregationsphänomens bei Oscillarien läßt sich die FECHNERsche Theorie[4]) des Bewegungsmechanismus heranziehen, aus der hervorgeht, daß 2 Oscillarienfäden, deren Bewegungsschleim nach diffuser Reizung von den Fadenenden nach den Fadenmitten hin quillt, sich bei Berührung an den Enden, wobei sie sich gegenseitig als Bewegungssubstrat benutzen, bis zu mehr oder weniger völligem Nebeneinanderlagern nähern müssen. Dasselbe muß auch bei längeren Fadenketten eintreten. Die Aggregationserscheinung bei dem Zusammenschluß suspendierter Fäden ist im wesentlichen die Folge der nur bei gegenseitiger Berührung in Wasser möglichen aktiven Gleitbewegung. Rein physikalische Vorgänge, wie Adhäsion und Abrundungsbestreben der erzeugten Schleimmassen treten demgegenüber völlig zurück, wie aus Versuchen mit Suspensionen toter Oscillarien und auf andere Weise festgestellt wurde.

---

1) Flora 111/112 (1918).

2) FUNK, Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 22, 1914.

3) Bezüglich der Methodik dieser und der folgenden Versuche muß auf die ausführl. Arbeit verwiesen werden.

4) l. c. p. 345 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ökologisch sind diese sozialen Reaktionen der Oscillarienkolonien bei Erschütterungen und die Bildung von Aggregationen aus Suspensionen isolierter Fäden so zu verstehen, daß sie den

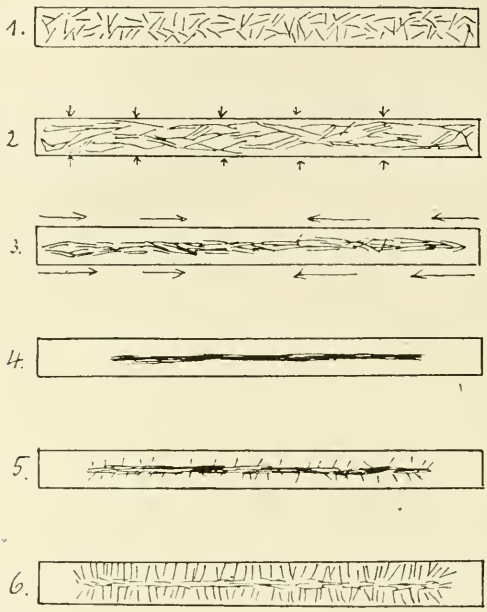

Abb 1. Schematische Darstellung der Bildung und Kontraktion einer Aggregationskolonie aus suspendierten *Oscillatoria*-Fäden und ihrer Wiederausbreitung. (Aufeinanderfolgende Stadien in Glasröhre.)

1. In Wasser suspendierte Einzelfäden in regelloser Lage. Soeben eingefüllt.
2. Die Fäden haben sich aneinandergekettet und sich in der Längsrichtung zu Flocken und Strängen parallel aneinandergefügt. 2 Min. nach Nr. 1.
3. Die Kolonie verdichtet sich zunächst im Querschnitt und kontrahiert sich dann durch Zusammengleiten der Fäden nach der Mitte zu. 4 Min. nach Nr. 1.
4. Die Kolonie nach Beendigung ihrer Kontraktionsbewegung (Relatives Dichtemaximum), die Fäden sind zunächst noch längs gelagert. 8 Min. nach Nr. 1.
5. Die Fäden stellen sich quer und streben strahlenförmig auseinander. 30 Min nach Nr 1.
6. Die strahlige Wiederausbreitung der Kolonie vollendet (längs der Glaswand). 2 Stunden nach Nr. 1.

Kolonien ermöglichen, bei gewaltsamer Zersplitterung durch im Schlamm wühlende Tiere sich rasch wieder zu größeren Gruppen zu vereinigen, die beim Herausarbeiten aus dem Schlamm größere Kraftäußerungen als Einzelfäden entwickeln können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In eigenartiger Weise zeigte sich eine Lichtwechselwirkung an hautartigen Kolonien am Boden flacher Kulturschalen. Diese bildeten bei Tage ausgebreitete homogene Schleier, die bei Nacht sich in eine große Menge kleiner, dichter Klümpchen zerteilten und in diesem Zustande bewegungslos zusammengeknäult bis zur Wiederausbreitung am nächsten Morgen verharrten. Auch durch künstliche Verdunkelung konnten ähnliche partielle Aggregationen hervorgerufen werden. Auffallende Übereinstimmung zeigen diese Gruppierungen mit solchen gewisser Algenschwärmer, wie sie NÄGELI[1]) beobachtet und abgebildet hat, doch ist bei den kriechend am Boden sich fortbewegenden Oscillarien eine Wirkung von Konvektionsströmungen des Wassers, mit denen SACHS[2]) solche Figurenbildungen erklärte, völlig ausgeschlossen. Hier ist die Möglichkeit, daß die Oscillarienfäden sich bei Dunkelheit stärker gegenseitig chemotaktisch beeinflussen, nicht von der Hand zu weisen. Im übrigen besitzen diese Bewegungen eine Parallele in den „Schlafbewegungen" bei *Bacillaria paradoxa*[3]), bei denen die Individuen auch bei Dunkelheit dicht aneinanderrücken und bei Beleuchtung sich voneinander entfernen. Andere, sehr eigentümliche Erscheinungen traten an etwas dichteren Hautkolonien auf, an deren Oberfläche sich bei Tage sehr regelmäßig angeordnete Stränge bildeten aus parallel nebeneinandergelagerten Fäden, die von bestimmten Punkten ausstrahlend, das Lager in eine große Anzahl 3- bis 6eckiger Felder teilten. Auch diese Gruppierung wandelte sich abends in die klumpenförmige Anordnung um.

Zur Untersuchung der Wirkung von Außenfaktoren (Lichtwechsel, Temperaturwechsel, elektrischer Strom) wurden zumeist Aggregationskolonien in Glasröhren (Stadium 4 d. Abb.) verwandt, die selbst schwache Reaktionen durch Verlängerung oder Verkürzung (Auseinander- bzw. Gegeneinandergleiten der Fäden) innerhalb weniger Sekunden bereits makroskopisch erkennen und über Millimeterpapier messen ließen.

Solche Versuche mit Glasröhren zeigten zunächst, daß die Aggregationsbewegung bei höherer Lichtintensität wesentlich schneller verläuft, entsprechend der von PIEPER und HARDER[4]) festgestellten schnelleren Ortsbewegung von Cyanophyceenfäden im Lichte. Auf Lichtwechsel reagieren Kolonien außerordentlich exakt durch Verlängerung oder Verkürzung, und zwar löst jegliche-

1) Beiträge zur wiss. Botanik, Heft 2. 1860.
2) Flora 59. 1876.
3) FUNK, Ber. d. D. Bot. Ges. 37. 1919. p. 190.
4) Zeitschr. f. Bot. 10. 1918. p. 201 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verstärkung des diffus einfallenden Lichtes energische Kontraktion, Verringerung dagegen weniger deutliche Streckung der Kolonien aus. Diese Reaktionen sind bei hinreichender Größe der Glasröhren (25 cm Länge, 4—6 mm lichte Weite) und entsprechend starker Erhellung leicht mit bloßem Auge zu verfolgen, wobei die Kolonielänge auch hier in wenigen Minuten oft auf weniger als die Hälfte sich reduziert. Sie sind in der Hauptsache zurückzuführen auf negative Topo-Phototaxis der Fäden, wobei jeder Einzelfaden bei überoptimalem Licht sich in das Innere der Kolonie zurückzuziehen, gewissermaßen im Schatten seiner Genossen zu verbergen sucht. Da sie aber bei jeglicher Lichtverstärkung auch unterhalb der optimalen Intensität erfolgen, ist darin auch eine phobotaktische Reaktion, wenigstens im ersten Augenblick der Lichtverstärkung zu erblicken. Die Kontraktionen sind gewöhnlich nach etwa 10 Minuten beendet, worauf die Kolonien trotz fortdauernder Beleuchtung sich wieder zu entfalten beginnen. Diese „Gegenreaktion" erfolgt im wesentlichen als Verdickung der Kolonien mit darauf folgender strahliger Ausbreitung der Fäden (Stadium 6 in der Abb.), und setzt eine phototaktische Umstimmung der Fäden nach kurzer Einwirkung der höheren Lichtintensität voraus. Kurz andauernde Intensitätserhöhung des diffusen Tageslichts (1 Minute) hatte schwächere Kontraktion mit sofort folgender Wiederausdehnung der Kolonie zur Folge.

Am natürlichen Standort sind solche Kolonie-Kontraktionen infolge starker Beleuchtung von Bedeutung, wenn es den Oscillarien auf Steinen oder sonstigen glatten Flächen (faulende Laubblätter) nicht möglich ist, bei direkter Besonnung in Schlamm zurückzukriechen. Die hautartigen Kolonien sind dann befähigt, sich in dichte Klümpchen zu teilen und so — analog gewissen Chromatophorenverlagerungen, die SENN[1]) Systrophen nennt — die belichtete Oberfläche zu verringern.

Untersuchung der Aggregationsbewegung bei verschiedenen Temperaturen erbrachte mit besonderer makroskopischer Methode die Bestätigung der VAN t'HOEFschen Regel, deren Gültigkeit durch HARDER und SCHMID mit mikroskopischen Beobachtungen an Cyanophyceen-Einzelfäden dargetan worden war. Auch die Dichte der Kolonie nach beendeter Aggregationsbewegung ist von der Temperatur abhängig, und zwar in gesetzmäßiger Weise bei tiefer Temperatur größer als bei höherer, d. h. die Fäden kriechen

1) Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. W. ENGELMANN, Leipzig 1908. Vergl. auch Zeitschr. f. Bot. 11. 1919. p. 85.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei niedriger Temperatur näher zusammen. Dabei muß vorläufig noch dahingestellt bleiben, inwiefern das bei höherer Temperatur erhöhte Quellungsvermögen des Bewegungsschleimes von Einfluß auf die Bewegungen ist. Auf Temperaturwechsel reagieren Kolonien in Glasröhre ebenfalls so, daß die Ausschläge mit Millimeterpapier ohne optische Hilfsmittel zu verfolgen sind. Abkühlung hat Kontraktion der Kolonien (oder Zusammenkriechen der Fäden), Erwärmung Entfaltung (oder Auseinanderrücken der Fäden) zur Folge. Homogene Hautkolonien in Petrischalen zeigen bei plötzlichen Temperatursprüngen nach dem Minimum oder Maximum ähnliche Zerklüftung in kleine Klümpchen, wie bei starker Beleuchtung oder Verdunkelung. Ob dieses Verhalten der Oscillarien bei Temperaturwechsel auf Thermotaxis beruht, bleibt mit anderer Versuchsanordnung noch zu entscheiden. Bei Ablauf von Lichtreaktionen unter verschiedenen Temperaturen konnte ebenfalls die Gültigkeit der VAN t'HOFFschen Regel erkannt werden.

Als weiterer Außenfaktor, mit dem sich im Experiment die Bewegungen der Oscillarienkolonie schön beeinflussen lassen, wurde der galvanische Strom festgestellt und dessen Wirkungsweise durch eine Reihe von Versuchen geprüft. Mit einfachen Hilfsmitteln wurde der Strom einer Lichtleitung von 220 V. durch eine frisch mit Oscillariensuspension gefüllte Glasröhre hindurchgeleitet. Der Strom hemmte fast augenblicklich die Aggregationsbewegung, die erst nach Unterbrechung des Stromes fortgesetzt wurde. Kolonien, die nach Beendigung ihrer Aggregationsbewegung elektrisch gereizt wurden, zeigten ein augenblickliches Auseinanderweichen der Fäden durch Verlängerungen an und nach Stromunterbrechung erneutes Zusammenrücken der Fäden durch Koloniekontraktion. Es ist anzunehmen, daß der Strom von der dichten Kolonie besser geleitet und dann als schädigender Reiz von den Oscillarien stärker perzipiert wird als in lockerer Verteilung der Fäden. So wäre es zu verstehen, daß die Fäden während der Stromdauer weiter auseinanderrücken, wodurch sich die Leitfähigkeit der Kolonie verringern muß. Starke Schädigungen der Oscillarien durch den angewandten Strom, dessen Wirkungsdauer immer nur auf einige Minuten beschränkt wurde, waren nicht festzustellen, denn kurz darauf zeigten alle so elektrisierten Kolonien normale Reaktionen auf Licht und mechanische Reize, nach mehreren Stunden auch normales, strahliges Ausbreitungsvermögen.

Auffallend ist eine Versuchsanordnung, bei der nach mehrmaligen Stromreizungen, die unter schwachem Licht ausgeführt wurden, Strom und Lichtverstärkung gleichzeitig zur Einwirkung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kamen. Hier reagierte die Kolonie in den ersten 3 Minuten noch auf den Strom durch Ausbreiten, bis dann die Lichtreaktion die Oberhand gewann und energische Verkürzung eintrat.

Aus den gesamten Untersuchungen ergibt sich also, daß eine Reihe von Bewegungsformen der Oscillarien im Kolonieverband auf phototaktische und mechanische Reaktionen zurückgeführt werden können. Die beschriebenen Reaktionen auf thermische und elektrische Reize waren bisher für Oscillarien noch nicht bekannt. Das Phänomen der Aggregation in Wasser suspendierter Fäden, das sich aus dem Bewegungsmechanismus der Oscillarien gemäß der FECHNERschen, bzw. SCHMIDschen Theorie verstehen läßt, sowie die exakte Reaktionsfähigkeit solcher Aggregationskolonien auf die verschiedensten äußeren Einflüsse bildet die Grundlage einer Untersuchungsmethode, die für die verschiedensten reizphysiologischen Fragen noch weiter ausgebaut werden soll.

Das eigenartige Verhalten hautförmiger Kolonien, besonders unter dem Einfluß des tagesperiodischen Lichtwechsels, das sich weder aus dem Bewegungsmechanismus, noch aus phototaktischen Reaktionen völlig erklären läßt, ist wohl noch am ehesten auf gegenseitige chemotaktische Beeinflussung der Fäden zurückzuführen, worüber in Vorbereitung begriffene Versuche Klarheit bringen sollen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Funk Georg

Artikel/Article: Über das Verhalten der Oscillatoria amphibia Ag. im Kolonie-Verband. 267-274