

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

Bd. XXXI.

15. November 1911.

N^o 22.

Inhalt: Úlehla, Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung (Fortsetzung). — Dofflein, Über den Geruchssinn bei Wassertieren. — Woltereck, Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. — Branea, Meine Antwort auf Fater Wasmann's Erklärung.

Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung.

Von Vladimír Úlehla.

(Fortsetzung.)

Familie *Peranemaceae*.

Peranema trichophorum wurde in *Chlamydomonas*-Kulturen häufig gefunden. Der Körper ist farblos, bilateral symmetrisch, mit einer Kutikula, deren Streifen im Dunkelfeld leuchten. Die einzige Geißel ist am Vorderende inseriert, wo sich auch ein Staborgan befindet. Über die Insertion der Geißel siehe besonders Hartmann und Chagas (1910). Die Geißel ist ein Riesengebilde, viel länger als der große Körper, sehr dick, und, was sonst nicht zutrifft, dem Ende zu etwas verschmälert. Im Dunkelfeld erschien sie deutlich bandförmig, sie verriet auch eine komplizierte Struktur, die am besten der von Künstler (1882) beschriebenen entsprechen würde. Doch soll das hier weiter nicht berücksichtigt werden. Jedenfalls zeigt sie keine einfachen „Achsenstäbe“, wie häufiger beschrieben. Klebs beschreibt ein stückweises Abwerfen dieser Geißel, das habe ich auch häufig gesehen. Der Geißelstummel wächst von neuem aus, in $\frac{1}{2}$ —1 Stunde erreicht er wieder die volle Geißellänge, doch ist diese neue Geißel dann viel unempfindlicher.

Die Bewegung ist ein langsames Kriechen am Substrat. Der Körper kriecht aktiv, mit langsamer Rotation im Sinne der Kutikula-streifen. Die Geißel gleitet, vor dem Körper gestreckt, dem Substrat ganz anliegend. Nur die Spitze macht schlängelnde Bewegungen. Das kann man alles mit Hellfeld sehen (siehe z. B. Bütschli [1878]). Wegen der scheinbar geringen Tätigkeit wurde die Geißel nur für ein Tastorgan gehalten. Man sieht auch, dass, wenn der Körper nach einer Reizung stark metabolisch wird, die Geißel sich in großen Raumwellen krümmt und von dem Körper passiv mitgeschleppt wird.

Im Dunkelfeld konnte ich sehen, dass die scheinbar passiv voran gleitende Geißel in ihrer ganzen Länge aktiv ist. Es verläuft in ihr, wenn sie sich von dem Substrat durch dessen Unebenheiten etwas abhebt, ein Zittern, das sich nach außen als sehr kurze und zarte Wellen, die die gerade Gestalt der Geißel kaum deformieren,

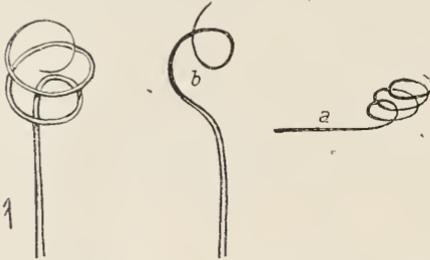


Abb. 38.

Abb. 39.

Abb. 38. *Peranema trichophorum*. Geißelspitze in Raumwellen eingekrümmt. Von oben gesehen.

Abb. 39. *Peranema trichophorum*. Geißelspitze in Raumwellen eingekrümmt. Die Achse des ungeschwungenen Raumes steht schief. (a) schematisch, von der Seite. Die dem Körper zugewandten Stellen der Raumwellen anleuchtend.

äußert. Die Geißel gleitet aktiv wie eine Schlange. Die Spitze hebt sich ab vom Substrat. Es verlaufen an ihr zwei Raumwellen, die, wie überall, wo es sich mit einer gewissen Sicherheit feststellen lässt, an der Basis ihren Ursprung nehmen. Sie verlaufen nicht so rasch, dass ein Lichtraum entsteht. Die Achse des elliptischen Zylinders, den die Geißelspitze umschwingt, fällt manchmal in die optische Achse des Mikroskops, manchmal steht sie etwas schief (Abb. 38). Wenn sie senkrecht steht, beobachtet man die Raumwellen in der Aufsicht. Dann umschreibt die Spitze fast einen Kreis (Abb. 38, 39 b), sie wird abwechselnd hell und dunkel, ebenso die übrigen Stellen. Die leuchtenden Stellen liegen alle an der dem Körper zugekehrten Seite, hier erfolgt der Schlag (Abb. 39 a), der wieder wie ein Ruderschlag wirkt. Eine Rotation des Körpers wird bei dieser Stellung der Spitze für gewöhnlich nicht beobachtet; sie tritt ein, wenn der ungeschwungene Raum sich schief nach vorn neigt.

Durch hohe Lichtintensität wird der Körper in starke und andauernde Metabolie versetzt, er zieht sich für kurze Zeit manchmal ganz zusammen. Dabei konnte ich eine andere Beobachtung machen,

die im Hellfeld nicht zu machen ist. Die Geißel kriecht nämlich während der Metabolie des Körpers, durch die er sich von dem Substrat ganz abheben und frei schweben kann, auf dem Substrat weiter. Dazu hebt sich auch noch die Basalhälfte der Geißel manchmal vom Substrat ab; jetzt gleitet nur ein kleiner, mittlerer Teil der Geißel wie ein Schlitten auf dem Substrat. Da ist offenbar die Tätigkeit der Geißelspitze Ursache der Fortbewegung, zumal in diesem Falle die Bewegung viel rascher vor sich geht als wenn der Körper dem Substrat anliegt. Man kann annehmen, dass durch das Gleiten des Körpers die Bewegung gehemmt wird. Es ist also die Geißel als ein Fortbewegungsorgan anzusehen.

Wenn die äußerste Spitze abgeworfen wird, bewegt sich die Geißel etwas anders, ganz anders, wenn weitaus der größte Teil abgeworfen wird. Doch wollen wir diese Erscheinungen, die einen pathologischen Charakter tragen, hier nicht weiter verfolgen.

Es gelangten auch andere *Peranemaceae* zur Beobachtung, so *Entosiphon sulcatum*, *Heteronema spirale* u. s. w., aber doch nicht häufig genug, um die Einzelbeobachtungen verallgemeinern zu können. Sie gaben eine Fluchtreaktion; *Heteronema* führte mit der Schwimngeißel eine doppelte Funktion aus. Diese Schwimngeißel löst sich in einem Lichtraum auf, der schmal ist, stark an *Monas* erinnert und sich in Vorderstellung befindet. Er ist über den Körper, der an der Unterlage mittelst der Schleppgeißel gleitet, gebogen, und er führt dabei ununterbrochene Krümmungen im Sinne der Biegung aus, ähnlich wie der Lichtraum bei *Monas*, aber so rasch und kontinuierlich, dass er dabei die Tätigkeit einer schlagenden Cilie ausübt. Die Tätigkeit der Geißel ist hier also recht kompliziert.

B. Bakterien.

Von allen beweglichen Organismen waren die Bakterien die letzten, bei denen die Geißeln und ihre Funktion festgestellt wurden. Auch als der Nachweis der Bakteriengeißeln schon erbracht war, hat man sie für untätige Anhängsel gehalten und die Bewegung auf osmotische Differenzen u. s. w. zurückgeführt. Das Hauptverdienst an dem Studium der Bakteriengeißeln gehört A. Fischer (1895), der sie mit der Löffler'schen Methode fixierte. Doch, um sie am Leben in ihrer Tätigkeit zu verfolgen, bedarf es der ultramikroskopischen Methode. Mit dieser, speziell mit dem Reichert'schen Spiegelkondensator hat C. Reichert (1909)²²⁾ zuerst die Bakterien in Bewegung studiert. Er hat die verschiedenen Arten von Körperbewegung auf die Geißelbewegung zurückgeführt. Seine Ergebnisse hat dann Fuhrmann (1910) bestätigt.

22) Dasselbst auch Literatur.

Ich will zuerst einiges aus meinen eigenen Beobachtungen mitteilen.

Spirillum undula wurde aus frischen *Saprolegnia*-Kulturen gewonnen. Der Körper schwimmt abwechselnd nach vorn und rückwärts. Alle Geißeln sind dabei an beiden Polen in einen ganz kurzen, dicken Zopf (Reichert, Fuhrmann) zusammengeflochten. Es ist, wie Reichert hervorhebt, bei dem Schwimmen nur die dem Körper nacheilende Geißel tätig. Die andere schlägt sich bei dieser Art nicht um den Körper, sie bleibt schief nach vorn gerichtet, was für ihre große Steifheit spricht. Die freischwimmenden Individuen zeigen jetzt einen Lichtraum, der bei der Rotation nie strichförmig wird, folglich einen Kegel vorstellt (Abb. 41 *a, b*). Die Länge seiner Konturen gleicht derjenigen der Geißel selbst; schon hieraus muss man schließen, dass die Geißel den Lichtraum nur umschwingt, sich folglich nicht in Wellen oder Schrauben be-

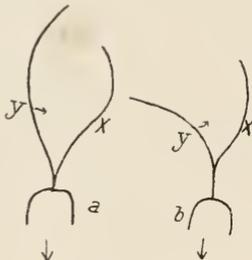
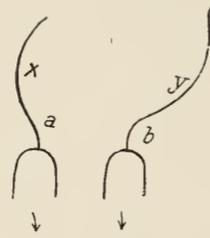
Abb. 41 *a-b*.Abb. 42 *a-b*.

Abb. 41 *a-b*. *Spirillum undula*. Körperende mit der tätigen Geißel. Geißel im Lichtraum aufgelöst, bei *x* erfolgt der Schlag.

Abb. 42 *a-b*. *Spirillum undula*. Die Geißel in *a* zu Beginn des Schlagens, hier die Kontraktion mit einem wirksamen Schlag. In *b* folgt die Dilatation.

wegt. Wenn man weiter das Individuum verfolgt, das im Begriff ist, die Richtung umzukehren, sieht man, dass die bisher nach vorn gestreckte, untätige Geißel sich unter Aufleuchten stark kontrahiert (Abb. 42 *a*), was sehr schnell geschieht, und dann langsamer zu der entgegengesetzten Seite des Körpers sich dilatiert (Abb. 42 *b*). Der Lichtraum, der sich nun bildet, hat zunächst die Gestalt, wie sie Abb. 41 *a* zeigt, beim raschen Schwimmen dann die Gestalt wie in Abb. 41 *b*. Inzwischen ist die bisher tätige Geißel ruhig geworden und der Körper wird nach einem momentanen Stillstehen nach der entgegengesetzten Seite hin eingeschraubt.

Der Kegel, den die Geißel umschwingt, ist nicht symmetrisch. Zu seiner konvexen Seitenkontur hin erfolgt durch die gewaltige und plötzliche Kontraktion der Schlag. Durch die Kegelschwingung selbst kam die Geißel den Körper wie einen Propeller vorwärts treiben; die Rotation und im Zusammenhang mit ihr auch z. T. das Einschrauben des Körpers wird dadurch bedingt, dass die Geißel

seitlich, der Achse des schraubig gewundenen Körpers zu, schlägt und ihn einschraubt.

Bei *Spirillum volutans* ist die Geißel länger und etwas biegsamer. Die Vordergeißel wird entweder, wie es Reichert schildert, rückwärts um den Körper geschlagen, oder sie bleibt nach vorn gerichtet. Die tätige Geißel verschwindet wieder in einem Lichtraum (Abb. 43 a, b), der asymmetrisch ist. Die konvexe Seite ist mehr gekrümmt und leuchtet stärker. Wie sich wieder während der Umkehr der Bewegung feststellen lässt, erfolgt dieser Seitenkontur zu der Schlag. Dabei kontrahiert sich die Geißel zu einer ganzen Schraubenwindung; der entgegengesetzten Seitenkontur zu dilatiert sie sich vollständig. Die „Schraube“ wird also bei jeder Umdrehung der Geißel um die Längsachse des Lichtraumes von neuem gebildet, sie kann folglich als solche gar nicht oder nur teilweise zu der Fortbewegung dienen. Wirksam ist hier wieder nur der Schlag.

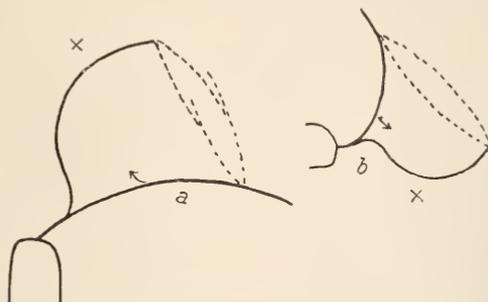


Abb. 43 a—b. Dasselbe Bild bei *Spirillum volutans*.

Clostridium spec. Diese Stäbchenbakterien, die in Infusionen dichte, weiße Schleimmassen bilden, sind schon mit schwachen Vergrößerungen sichtbar und gekennzeichnet durch eine zitternde, langsame, ziemlich geradlinige Bewegung, deren Richtung ununterbrochen wechselt.

Im Ultramikroskop sind die Geißeln sehr schön sichtbar. Sie sind an beiden Enden des Körpers inseriert (Abb. 40 e). Während der Bewegung ist wieder nur die nach hinten gerichtete Geißel tätig (Abb. 40 a). Die nach vorn gerichtete Geißel ist in breiter Schraube um den Körper gewunden. Die tätige Geißel bildet keinen Lichtraum, sie ist in viele kleine, steile Schraubenwindungen toridiert; die steileren Strecken dieser Schraube leuchten intensiver. Die Schraube verschiebt sich langsam der Spitze zu. Die einzelnen Verschiebungen erfolgen stoßweise und werden durch Kontraktionen an der Basis eingeleitet. Des langsamen Verlaufes dieser Bewegung wegen entsteht kein Lichtraum. An der Basis entstehen zwar Doppelbilder (Abb. 40 g); sie sind aber auf das Oszillieren der

Körperachse zurückzuführen; dieses letztere aber ist durch die Geißelstöße bedingt. Sie sind mit den Doppelbildern zu vergleichen, die bei einer exzentrisch rotierenden Schraube entstehen. Hinter der Basis verläuft dann die Schraube einfach. Durch diese Tätigkeit

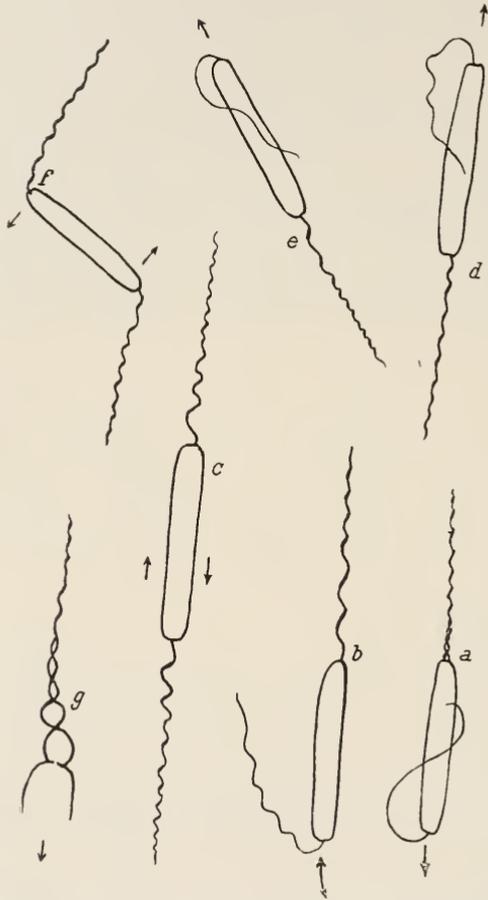


Abb. 40. *Clostridium* spec. a) Ein schwimmendes (gleitendes) Individuum. Die hintere Geißel allein tätig. a—e) Umkehrung der Bewegungsrichtung, hergestellt durch das Ausstrecken der vorderen untätigen Geißel und Umlegen der bisher tätigen. f) Ein Fall, in dem beide Geißeln tätig bleiben. Das Individuum dreht sich auf der Stelle. g) Basalteil der tätigen Geißel vergrößert. Zeigt Doppelbilder der exzentrischen Schraube.

der Geißel wird der Körper langsam, unter Rotation, nach vorn getrieben. Doch genügt die entwickelte Energie nicht, um den Körper frei im Wasser zum Schwimmen zu bringen. Sobald der dicke, zähflüssige Schleim, in dem sich diese Clostridien in der Natur bewegen, zwecks der Beobachtung mit Wasser verdünnt wird, gleiten die Individuen mit der tätigen Geißel an der Deckglas- oder

Objektträgerfläche, wobei der Körper unter einem kleinen Winkel frei ins Wasser ragen kann.

Der Übergang in die entgegengesetzte Schwimmrichtung wird durch die Abb. 40 *a—c* dargestellt.

Wenn, was vielleicht als Fluchtreaktion aufzufassen ist, beide Geißeln eine Weile tätig bleiben, wirken sie auf den Körper wie ein Kräftepaar mit einem Drehungsmoment (Abb. 40 *c*). Der Körper wird dadurch in eine andere Richtung gebracht und kann sich so von der Stelle des Reizes entfernen.

Wir können zu der Tätigkeit der Clostridiumgeißel kaum ein Analogon unter den anderen untersuchten Organismen finden. Ähnlich benimmt sich die Geißel II der *Marchantia*-Spermatozoiden (siehe diese). Auch hier sieht man keinen Lichtraum; an der Geißel verlaufen langsam steife und steile Kontraktionen, und zwar werden diese auch stoßweise an der Basis eingeleitet. Diese beiden Organismen bewegen sich in einem Schleim von zähflüssiger Konsistenz, und so können wir die langsame Tätigkeit verstehen, die aber eine spezifische Eigenschaft dieser Organismen vorstellt, die also auch in weniger zähflüssigem Medium fortgesetzt wird.

Reichert hat viele Bakterienarten studiert und an ihnen ganz allgemein gefunden, dass die Geißel sich ungefähr so bewegt, wie wir es soeben für *Clostridium* geschildert haben. Er hat diese Beobachtungen zu einer allgemeinen Theorie (siehe S. 4, 15) erweitert, deren Richtigkeit auch für Flagellaten und Schwärmsporen er annehmen zu dürfen glaubt. Da er seine Bakterien in konsistenter Gelatine beobachtete, möchte ich vermuten, dass alle seine Beobachtungen sich auf Individuen beziehen, die nicht die normale Geißelbewegung zeigen, sondern eine durch die Konsistenz des Mediums wesentlich modifizierte (siehe auch bei *Chlamydomonas*).

C. *Chlorophyceae*.

Diese Gruppe von Organismen ist auf ihre Bewegung hin schon von Naegeli (1860) gut untersucht worden. Er hat besonders *Tetraspora* Schwärmer studiert. Später²³⁾ hat sich besonders Pfeffer (1884) mit *Chlamydomonas*, Pringsheim (1860) mit kopulierenden *Pandorina*-Schwärmern, Strasburger (1878) mit vielen Schwärmern, Klein (1889), Oltmanns (1892), Kirchner (1883) und A. Meyer (1896) mit *Volvox*, Jost (1895) mit *Coleochacte*, Migula (1890) mit *Gonium*, Klebs (1896), Unger (1843) mit verschiedenen Schwärmern u. s. w. beschäftigt. Alle die genannten und nicht genannten Forscher haben zwar die Art der Körperbewegung feststellen können, es war

23) Vergleiche außerdem Cohn (1853), Klebs (1883), Rostafinski (1875), Dangeard (1898), Wille (1903), Prowazek (1901), Goroschankin (1890), Dill (1895), Bütschli (1883—1887), Blochmann (1884, 1895), Merton (1908) und viele andere.

ihnen aber nicht möglich, das Verhalten der Geißeln während des freien Schwimmens zu beobachten; denn selbst bei größeren Formen, wie *Chlamydomonas Braunii* und ähnlichen verschwinden die Geißeln immer dann, wenn sie in ein rasches Schlagen übergehen. (Im Dunkelfeld bleiben dagegen die Geißeln respektive die von ihnen gebildeten Lichträume immer sichtbar.)

Was das Material anlangt, so bekam ich *Volvocales* zwar nicht in Reinkulturen, aber trotzdem manchmal ganz rein, entweder aus den Tümpeln der Strasburger Umgebung oder aus durch Fäulnis gewonnenen Kulturen, die teilweise nach den von Jacobsen (1910) gemachten Erfahrungen hergestellt wurden. Schwärmer von grünen Algen gewann ich, nachdem ich viele Methoden im Sinne von Klebs (1896) ausprobiert habe, am sichersten nach Vorschrift von Walz (1868) durch Übertragen einer gesunden Kultur in frisches Wasser und Verdunkelung derselben bis zum nächsten Tage.

Es wurden verschiedene Familien untersucht, nur waren leider gerade die höchst interessanten großen *Oedogonium*- und *Vaucheria*-Schwärmer wegen ihres Leuchtens gänzlich untauglich und es gelang mir nicht, Schwärmer von einigen recht kleinen *Oedogonium*-Arten, die möglicherweise brauchbar wären, in genügender Menge zu bekommen. Von den übrigen soll nur über das Wichtigste berichtet werden.

Familie *Chlamydomonadaceae*.

Von *Chlamydomonas Braunii* und von anderen Arten wurden vegetative Individuen und Schwärmer, resp. Gameten untersucht.

Die *Chlamydomonas*-Gameten, die sich nicht immer identifizieren ließen, haben einen zylindrischen Körper und Geißeln von Körperlänge. Die Geißeln sind ziemlich starr, keiner „Schlängelung“ fähig, hier und da klebrig, gleich dick bis zur Spitze und von kreisförmigem Querschnitt.

Die Körperbewegung entspricht ganz den Beschreibungen Naegeli's. Der Körper rotiert um seine Längsachse, zugleich beschreibt er eine Schraube um die ideale Achse der Vorwärtsbewegung. Da eine Körperumdrehung einem Gang der Schraube entspricht (vgl. Naegeli [1860], Jennings [1910], Reichert [1909], siehe bei Cryptomonaden), so kehrt der Schwärmer immer dieselbe Körperseite der Schraubenschraube zu. Bei einem Schraubengang legt er einen Weg von ungefähr seiner fünffachen Körperlänge zurück, die Rotation verläuft im Vergleich mit der hohen Schnelligkeit der Vorwärtsbewegung langsam.

Bei dieser normalen Schwimmbewegung sind beide Geißeln in Lichträumen mit gleich intensiv leuchtenden Seitenkonturen aufgelöst. Die Gestalt der Lichträume ist aus Abb. 44 ersichtlich. Sie befinden sich während des normalen Schwimmens in der Mittel-

stellung. Die hintere Seitenkontur leuchtet manchmal stärker auf. Dieses Aufleuchten erfolgt, wie es scheint, an den beiden Lichträumen abwechselnd. In der Ansicht von oben sind die Lichträume fast strichförmig, sichelförmig gekrümmt, die Enden besonders stark und zwar bei den beiden Lichträumen in demselben Sinne. Es scheint mir fast sicher, dass die feinere Struktur und Gestalt des Lichtraumes je nach der Art in nicht wesentlichen, aber doch konstanten Merkmalen verschieden ist. Das könnte aber nur durch Studium von Reinkulturen entschieden werden. Wenn die Bahn

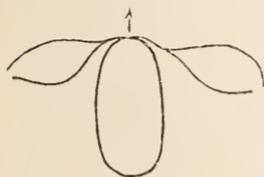


Abb. 44.

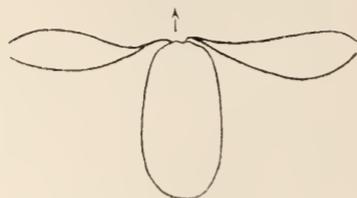


Abb. 46.

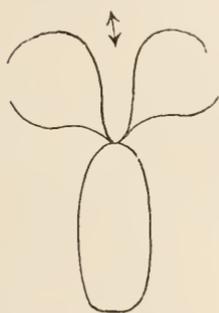


Abb. 47.



Abb. 45.

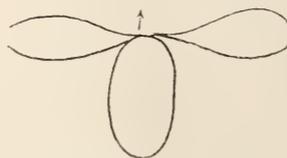


Abb. 48.

Abb. 44—53 Gameten von *Chlamydomonas Braunii*.

Abb. 44. Vorwärtsschwimmen. Lichträume in Seitenstellung.

Abb. 45. Schema der Schraubenbahn. Bei a und γ die Lichträume verdeckt.

Abb. 46. Strecken der Lichträume nach vorn bei schwacher Reizung.

Abb. 47. Lichträume in Vorwärtsstellung bei starker Reizung. Vorwärtsbewegung fast sistiert.

Abb. 48. Breites Kreisen.

mit der Objektträgerebene parallel verläuft, sieht man die Lichträume abwechselnd erscheinen und verschwinden. Das wird aus dem über die Schraubenbahn Gesagten verständlich; an den Seiten liegen die Lichträume (Abb. 45 a, γ) über oder unter dem Körper und werden durch sein Leuchten verdeckt. Da der Körper während der normalen Schwimmbewegung der idealen Bewegungsachse in ganzen parallel bleibt, entsteht im Auge der Eindruck eines Schaukelns zwischen den extremen Lagen a und γ (Abb. 45). Die parallele Stellung des Körpers wird dadurch bedingt, dass beide Lichträume dieselbe Gestalt und Stellung aufweisen.

Dieses Gleichgewicht wird geändert, wenn der Körper in eine Reizbewegung gerät.

Chlamydomonas reagiert auf Licht, auf Kontakt- und mechanische Reize, wie es von Strasburger (1878) und besonders Pfeffer (1884) studiert wurde, mit einer prompten Reaktion im Sinne von Jennings. Nach verschiedenen Reizen waren die Bewegungsmodi dieselben, wie auch bei allen anderen Formen; es genügt daher, wenn ich mich auf die Schilderung der Reizerfolge beschränke, die durch die hohe Lichtintensität der Dunkelfeldmethode bedingt werden. Auf eine schwache Reizung hin tritt eine Retardierung in der Bewegungsgeschwindigkeit ein und die bisherige Richtung wird nicht so starr eingehalten. Die Lichträume zeigen dabei eine zunächst noch geringe Verschiebung aus der Seitenstellung nach vorn (Abb. 46). Je weiter nach vorn sie sich heben, desto langsamer wird das Vorwärtsschwimmen und die Rotation hört dann allmählich auf. Zugleich verändert sich auch die Gestalt der Lichträume (Abb. 47); sie sind in der typischen Vorwärtsstellung jetzt in der Aufsicht nicht mehr sichelförmig, sondern ähnlich wie in der Seitenansicht, sie haben also einen etwa kreisförmigen Querschnitt.

Wenn der Lichtraum etwas von der Seitenstellung nach vorn rückt, ohne gleich die typische Vorwärtsstellung einzunehmen, kommt für gewöhnlich die zweite Stufe der Fluchtreaktion, das breite Kreisen zustande. Dieses (Abb. 48) besteht darin, dass das Individuum mit oder ohne Rotation dicht am Deckglas oder Objektträger Kreise ausführt, die als flachgedrückte, sehr breite Schrauben, deren Achse mit der Tubusachse des Mikroskops zusammenfällt, aufzufassen sind (siehe *Mouas*, *Cryptomonas* u. s. w.). Der mehr nach vorn gestreckte Lichtraum geht in dem Kreisen voran; in Abb. 48 erfolgt das Kreisen in der Richtung der Pfeile.

In einem freien Wassertropfen würde dieser Vorgang so verlaufen: Die Lichträume heben sich etwas der Vorwärtsstellung zu, daher kommt eine Verlangsamung der Bewegungsschnelligkeit. Sie stellen sich weiter etwas schief, daher kommt eine bedeutende Erweiterung der Schraubenbahn. Der Körper schwimmt jetzt nicht mehr parallel der Schraubenachse, sondern in der Schraube selbst.

Wenn die Reizung verstärkt wird oder plötzlich auf ein sensibles Individuum einwirkt, tritt eine Schreckreaktion ein. Pfeffer (1884) hat sie für vegetative Individuen als ein „Zurückprallen“ geschildert und gefunden, dass sie z. B. auf jeden starken Wechsel in der Beleuchtung erfolgt. Tatsächlich kann man im Dunkelfeld diese Schreckreaktion unzähligmal dadurch auslösen, dass man rasch den Spiegel dreht. Außer dem Zurückprallen fand ich aber bei den Gameten und jungen Schwärmern ein anhaltendes Zurückschwimmen. Das kann mit der Stellung der Geißeln, wie sie Abb. 46 zeigt, beginnen. Dann verschwindet der Lichtraum plötz-

lich und an seiner Stelle werden die Geißeln sichtbar (Abb. 49 *a*); sie werden in demselben Moment nach vorn geschlagen (Abb. 49 *b*, 50) und zeigen dann eine scharfe Einbiegung an der Basis (*x*), die besonders stark leuchtet. Manchmal flechten sich die Geißeln²⁴⁾ in-

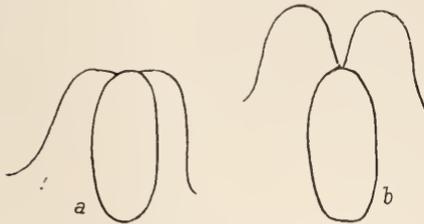


Abb. 49 *a, b*.



Abb. 50 *a, b*.

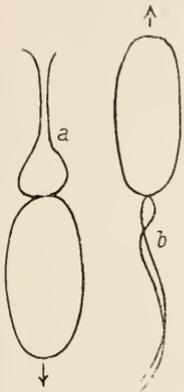


Abb. 51 *a, b*.

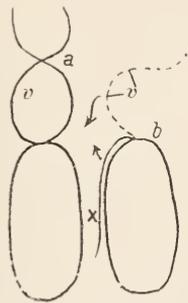


Abb. 52 *a, b*.

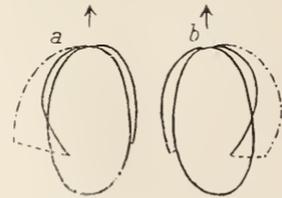


Abb. 53 *a, b*.

Abb. 49. Schreckmoment. Lichtraum verschwunden. Geißeln sichtbar.

Abb. 50. Geißeln im Schreckmoment nach vorn geschlagen. Basalstück bei *a* kontrahiert, bei *b* dilatiert.

Abb. 51. *a*) Rückwärtsschwimmen, Geißeln in abwechselnder Dilatation und Kontraktion begriffen.

b) Rückwärtsschwimmen mit Rotation, die Geißeln verflochten.

Abb. 52. Schreckmoment während des Vorwärtsschwimmens. *a*) Geißeln vorwärts geschlagen. *b*) Geißeln (nur eine gezeichnet). Lage der Geißel zu Beginn des Schlages (punktiert) und zum Ende des Schlages (ausgezogen).

Abb. 53. Individuen in Gelatine schwimmend.

einander. Es verläuft dann an ihnen ein leises Zittern, doch ist kein Lichtraum sichtbar. Die basale Biegung krümmt sich abwechselnd stärker und schwächer (kontrahiert und dilatiert sich [Abb 50]).

24) Ein nur selten, aber mit großer Konstanz in einem Aufguss aus der Erdprobe des botanischen Gartens auftretender Flagellat, der vier gleiche Geißeln am Vorderende seines oval-zylindrischen Körpers trug — mit *Tetramitus* nicht zu vergleichen — zeigte ebenso ein Einflechten der Geißeln mit Rückwärtsschwimmen und Ausflechten mit Vorwärtsschwimmen verbunden.

Die Dilatation erfolgt ruckweise und gibt einen Stoß gegen das Wasser, der den Körper nach hinten treibt (Abb. 51 *a*). Die Bewegung der Geißeln ist nicht besonders rasch, mit dem Auge gut verfolgbare. Der Stoß erfolgt an beiden Geißeln abwechselnd; wenn die Geißeln verflochten sind, tritt auch Rotation ein (Abb. 51 *b*). Die Gameten können bei andauernder Reizung minutenlang rückwärts schwimmen, die Bewegung wird aber häufig dadurch sistiert, dass die Geißel sich heftig nach hinten krümmt (Abb. 52 *b*), um sich wieder nach vorn zu strecken (*r*), wobei die beiden Geißeln übereinander schlagen können (Abb. 52 *a*). Solch ein momentanes Sistieren der Bewegung kann auch mitten im Normalschwimmen eintreten.

Bei *Chlamydomonas*-Schwärmern habe ich häufig versucht, die große Geschwindigkeit zu vermindern. Um die Bewegung zu verlangsamen, wurde 1% neutralisierte²⁵⁾ Gelatine gebraucht. Die Rotation bleibt dann in vollem Maße erhalten, die Vorwärtsbewegung wird stark herabgesetzt. Man sieht wieder einen Lichtraum, zugleich aber auch die Geißel, die hier nur eine Art von Pendelbewegung ausführt und in ihren extremen Lagen die Seitenkonturen des Lichtraumes bildet. Man kann hier also nicht von einem „Lichtraum“, sondern höchstens von einer „Lichtfläche“ sprechen. Die beiden Lichtflächen sind (Abb. 53 *a, b*) dem Körper fest angedrückt, sie befinden sich in einer Rückwärtsstellung. Sie sind dazu noch so eingekrümmt, dass, von der Seite gesehen, eine der Flächen unter den Körper gekrümmt ist, wenn die andere sich über den Körper erhebt. Sie sind also im gleichen Sinne eingebogen und bedingen so, da der wirksame Schlag an beiden Lichtflächen auch in demselben Sinne erfolgt, Rotation des Körpers. Das kann man besonders gut sehen, wenn die Schnelligkeit abnimmt. Die Individuen bewegen sich also, wie wir sehen, ganz anders als beim normalen Schwimmen und man kann nicht ohne weiteres auf ihre wahre normale Schwimmbewegung aus diesen Beobachtungen schließen. Das und die vielen sicher auch pathologischen Reizbewegungen, die unter solchen Bedingungen auftreten, haben mich davon abgehalten, die an und für sich angenehme und von Reichert (1909) in extenso angewandte Methode der mechanischen Verlangsamung der Bewegung zu meiden. Durch wiederholte, häufige und sorgfältige Beobachtung, wobei man die schnell schwindenden Lichteindrücke, einer photographischen Platte gleich, im Auge fixiert, kann man sie ersetzen.

25) Das Neutralisieren musste immer frisch und nicht vollkommen geschehen, da sich sonst eine Trübung bildete, die jede ultramikroskopische Beobachtung unmöglich macht. Aus dem Grunde erwiesen sich viele andere ausprobierte Schleime als unbrauchbar.

Über die vielen, an sich interessanten pathologischen Erscheinungen bei der Verlangsamung der Geißeltätigkeit durch Schädigungen wollen wir nicht sprechen.

Die vegetativen Individuen weisen viel größere und mächtigere Geißeln auf als die Gameten; auch sind hier die Geißeln sehr leicht zu sehen und sie werden von den Autoren allgemein geschildert. Beim Übergang in ein Palmellastadium verlieren die Individuen sehr langsam ihre Geißelbeweglichkeit, andere kleben sich mit ihren Geißeln an die Unterlage und, während sie nur die Geißelspitze frei lassen, schaukelu sie mit dem Körper hin und her. Dieses Schaukeln ist durch abwechselnde Kontraktionen der Basalbiegung bedingt. Das kann alles im Hellfeld gesehen werden. Außerdem sah ich einige mit den der Unterlage angeklebten Geißeln gleiten.

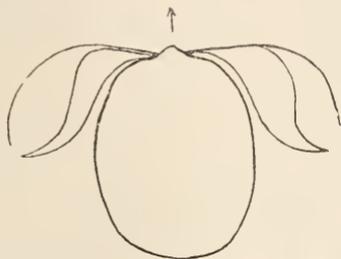


Abb. 54. *Chlamydomonas Braunii*.
Vegetatives Individuum freischwimmend.

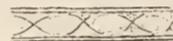


Abb. 55. *Gonium pectorale*. Ein Stück einer momentan ruhenden Geißel, Struktur der Geißel zeigend. Die Schraubenlinien verlaufen unter Aufleuchten ununterbrochen der Spitze zu (schematisch).

Im Dunkelfeld bieten die vegetativen Individuen wenig Neues. Die Rotation ist relativ sehr rasch, wohl der labilen kugeligem Gestalt wegen, und wird dadurch bedingt, dass die Enden der Seitenkonturen stark sichelförmig eingekrümmt sind (Abb. 54). Im Lichtraum sieht man noch eine Lichtlinie; dies ist wahrscheinlich eine bleibende Spur der Geißel, die mit einer fortschreitenden Kontraktion der hinteren Seitenkontur zu schlägt.

Außer *Chlamydomonas* habe ich *Polytoma* und *Chlorogonium* untersucht, die dasselbe Verhalten wie *Chlamydomonas* aufwiesen und deswegen nicht weiter geschildert werden sollen.

Familie *Volvocaceae*.

Von diesen Organismen wurden Kolonien von *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina* und *Volvox* untersucht, mit Erfolg nur diejenigen von *Pandorina*. *Volvox* leuchtete auch in ganz jungen Kolonien zu stark, *Gonium* verlor in der hohen Lichtintensität bald seine Beweglichkeit. *Pandorina*, die in einem der faulenden Aufgüsse in natürlicher „Reinkultur“ als Wasserblüte auftrat, konnte in jungen, vegetativen Kolonien gut untersucht werden. Diese sind wenig empfindlich und nicht allzu stark leuchtend.

Die Geißeln sind sehr lang, fast von der Länge der ganzen Kolonie, schwach bandförmig und elastisch, aber einer ösenförmigen Einbiegung nicht fähig. Sie sind, auch wenn sie ruhen, in ständigem Zittern begriffen, das in der Geißel ununterbrochen der Spitze zu verläuft. Dabei entstehen Bilder, die an die (Abb. 55) von Künstler geschilderten erinnern. Er hat sie allerdings an fixierten Geißeln gesehen. Ähnliche „Strukturen“ konnte ich an *Gonium*-Geißeln wahrnehmen. Innerhalb einer ruhenden Mantelschicht scheinen sich da zwei (oder viele?) Schrauben ununterbrochen zu verschieben, einzelne Abschnitte von Ellipsoidgestalt zwischen sich hinterlassend. Etwas Näheres war nicht zu ermitteln.

Die *Pandorina*-Kolonie zeigt nicht eine kugelige (wie sie gewöhnlich abgebildet wird), sondern ovale Gestalt, was schon Pringsheim (1869) abgebildet hat. Er hat die Geißeln nur an den längeren Seiten des Ellipsoids gezeichnet, nicht an den kürzeren. Wir werden sehen, dass diese Beobachtung nicht ein Zufall, sondern von der Art der Bewegung abhängig ist.

Im Dunkelfeld zeigt jede Geißel eine scharfe Biegung an der Stelle, wo sie aus der Gallerthülle austritt. Beide Geißeln treten durch dieselbe Pore nach außen, erst da trennen sie sich, zeigen aber in der Ruhe stets eine Biegung nach derselben Seite. Sie können sich so aneinanderlegen, dass sie sich fast ganz decken (Abb. 56). Diese Erscheinung hat Merton (1908) für *Pleodorina* beschrieben. Aber nicht nur das Geißelpaar der einzelnen Zelle zeigt die gleiche Biegung, sondern alle oder die meisten Geißeln der ganzen Kolonie, wie die Abb. 57, im Moment des Stillhaltens skizziert, zeigt. Und was noch merkwürdiger, die Geißeln der hinteren und vorderen Zellen sind so zu beiden Seiten gebogen, dass die schmalen Seiten geißelfrei bleiben. Eine einzelne Geißel verschwindet beim Vorwärtsschwimmen in einem Lichtraum, aber nicht immer vollständig. Die Seitenkonturen des Lichtraumes entsprechen der Geißel selbst (Abb. 58). Eine dieser Konturen ist kürzer und gebogener, stärker leuchtend. Das ist die Stelle der Kontraktion und des Schlages. Sie liegt bei allen Geißeln nach hinten während des Schwimmens. Alle Geißeln rudern also im gleichen Sinne. Jede einzelne Geißel umschwingt einen Raum, sie durchschwingt ihn auch zum Teil bei Kontraktion in sukzessivem Rollen, wie die manchmal auftretende Lichtlinie (Abb. 59) zeigt. Man kann die Tätigkeit dieser Geißel völlig mit jener von *Spirillum undula* vergleichen. Ein gegen das Deckglas rotierendes Individuum zeigt, dass alle Geißeln (Abb. 60) in demselben Sinne gekrümmt sind. Einen Lichtraum kann man hier nicht wahrnehmen, die Geißel schwingt trotzdem nicht in einer Ebene, sondern in einem Raum von elliptischem Querschnitt. Durch die Biegung in demselben Sinne erklärt sich die Körperrotation, die entgegengesetzt der Biegung verläuft.

Es arbeiten also alle Geißeln harmonisch. Die Tätigkeit der einzelnen Geißel ist dementsprechend sehr konstant, ohne die Abwechslungen, wie man sie z. B. bei *Monas* beobachtet.

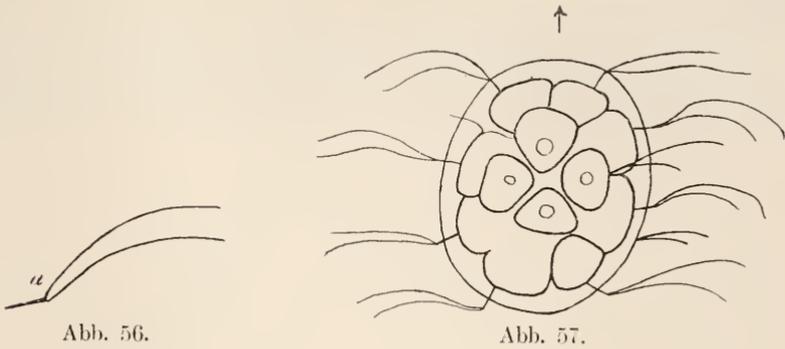


Abb. 56.

Abb. 57.

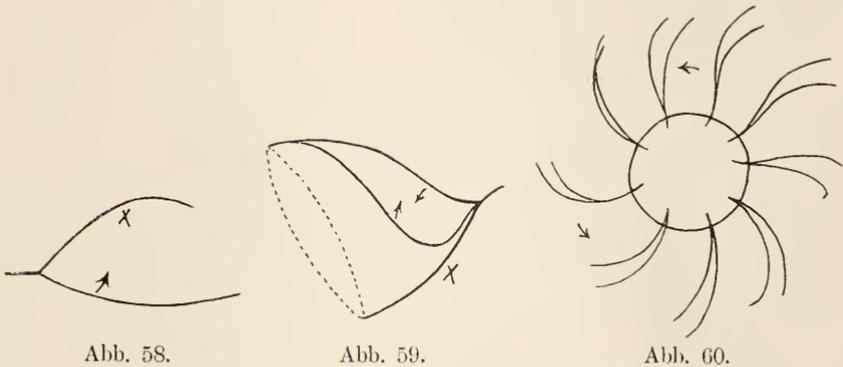


Abb. 58.

Abb. 59.

Abb. 60.

Abb. 56—60. *Pandorina morum* (junge Kolonie).

- Abb. 56. Das Geißelpaar eines Individuums. Bei *a* ragen die im gleichen Sinne gebogenen Geißeln aus der Gallerte heraus.
- Abb. 57. Kolonie im Moment des Ruhens. Alle Geißeln gleich gebogen. Fortbewegung würde erfolgen in der Richtung des Pfeiles.
- Abb. 58. Lichtraum einer schlagenden Geißel. Bei *x* erfolgt der Schlag mit Kontraktion.
- Abb. 59. Dasselbe; im Lichtraum auch Lichtlinie sichtbar.
- Abb. 60. Eine gegen das Deckglas schwimmende Kolonie, von oben gesehen. Alle Geißeln im gleichen Sinne gebogen.

Schwärmer von grünen Algen.

Die meisten Chlorophyceen-Schwärmer und Gameten gleichen im Prinzip den Chlamydomonaden. Dies wurde konstatiert an Schwärmern von *Tetraspora*, *Ulothrix*, *Draparnaldia*, *Coleochaete*, *Ulva* u. a. Leider sind die Schwärmer gewöhnlich sehr empfindlich und gehen im Dunkelfeld bald zugrunde. Nur in den ersten Momenten zeigen sie die normale Schwimmbewegung. Dann tritt Schreckreaktion ein.

Die *Ulva*-Schwärmer²⁵⁾ sind zweigeißelig und zeigen einen Lichtraum von *Chlamydomonas*-Typus. Die Geißel ist (Abb. 61 *a, b*) dadurch interessant, dass sie ein Endstück von $\frac{1}{3}$ der Körperlänge trägt. Sie ist sonst noch starrer als diejenige der *Chlamydomonas*-Gameten.

Ein weiter nicht bestimmter viergeißeliger Schwärmer von einer *Ulothrix*-Spezies war dadurch interessant, dass die vier Lichträume in normalem Schwimmen in Seitenstellung um 90° voneinander

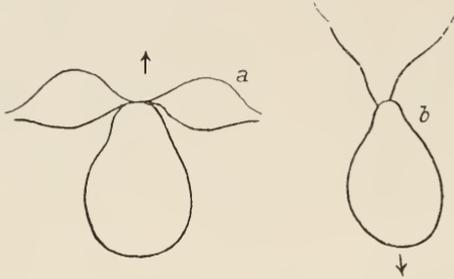


Abb. 61. *Ulva* spec. *a*) Ein schwimmender Schwärmer. *b*) Ein Schwärmer im Schreckmoment.

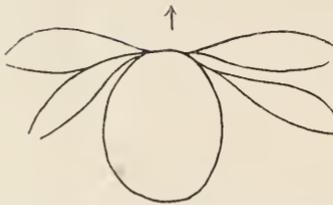


Abb. 62. *Ulothrix* spec. 4geißel. Schwärmer

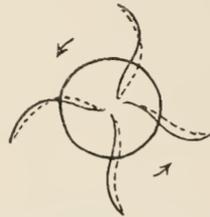


Abb. 63. Derselbe, gegen das Deckglas rotierend.

abstanden, beim breiten Kreisen (Abb. 62) dagegen alle in eine Ebene zu liegen kamen. Dieser Schwärmer machte ähnlich wie *Tetraspora*-Schwärmer (Naegeli, 1860) oder junge *Pandorina*-Kolonien den Versuch, sich in das Deckglas „einzubohren“. Er war eben negativ phototaktisch. Man konnte hier häufig und leicht die Lichträume (Abb. 63) in der Aufsicht betrachten. Sie sind da (siehe bei *Pandorina*) fast strichförmig und in gleichem Sinne sichelförmig gebogen. Daher die lebhafteste Rotation, die in einer der Biegung entgegengesetzten Richtung verläuft. Diese Beobachtung bietet eine Ergänzung zu der an *Chlamydomonas* gemachten. *Chlamydomonas* wird durch ihre Kontaktreizbarkeit an derartigen „Bohren“ gegen

25) Ob es sich um Gameten handelte, konnte ich nicht entscheiden, da sie zu rasch zugrunde gingen. Thuret (1878) sah sie ja ohne Kopulation keimen.

das Deckglas verhindert oder sie klebt sich mit ihren Geißeln gleich an das Glas und man kann sie äußerst selten in Aufsicht freischwimmend beobachten.

Coleochaete Nitellarum-Schwärmer kennzeichnen sich durch außerordentlich lange Geißeln. Bei normalem Schwimmen bilden wieder beide Geißeln Lichträume in Seitenstellung (Abb. 64), die aber mehrmals durchgebogen sind, was vielleicht der Torsion der bandförmigen Geißeln entsprechen dürfte. Als Schreckreaktion tritt

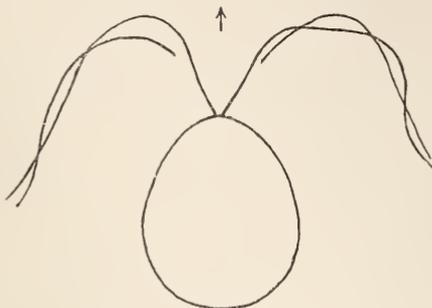


Abb. 64.



Abb. 65.

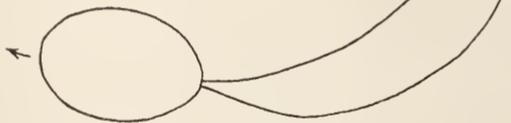


Abb. 66.

Abb. 64—66. *Coleochaete Nitellarum*. Schwärmer.

Abb. 64. Vorwärtsschwimmen. Die sehr langen Geißeln in geteilten Lichträumen aufgelöst.

Abb. 65. Rückwärtsschwimmen mit Rotation.

Abb. 66. Rückwärtskreisen ohne Rotation, Geißeln mehr seitlich gebogen.

ein anhaltendes Rückwärtsschwimmen ein, wobei die Geißeln einen (Abb. 65) sehr schmalen Lichtraum bilden, indem sie in sehr kurzen Flächenwellen verlaufen. Ein Drehen tritt ein, wenn sich beide Lichträume entsprechend biegen.

Es konnten leider, wie schon hervorgehoben, die interessanten *Oedogonium*-Schwärmer wegen des Leuchtens nicht näher untersucht werden. Was ich von ihnen sah, erinnerte völlig an *Chlamydomonas*.
(Schluss folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Ulehra Vladimir

Artikel/Article: [Ultramikroskopische Studien u^lber Geißelbewegung. 689-705](#)