

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.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

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 einsenden zu wollen.

Bd. XXXII.

20. Juni 1912.

№ 6.

Inhalt: Pringsheim, Das Zustandekommen der taktischen Reaktionen. — Moeser, Bemerkungen zur autokatalytischen Theorie des Wachstums. — Franz, Beitrag zur Kenntnis des Ependyms im Fischgehirn. — Leduc, Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang. — Prowazek, Handbuch der pathogenen Protozoen. — Scheffer, Wirkungsweise und Gebrauch des Mikroskops.

Das Zustandekommen der taktischen Reaktionen.

Von Ernst G. Pringsheim (Halle a. S.)

Inhalt.

- I. Die bisherige Auffassung.
- II. Gründe, die der herrschenden Ansicht entgegenstehen.
- III. Zusammenhang zwischen Bewegungs- und Reaktionsweise.
- IV. Literatur.

I. Die bisherige Auffassung.

Als Pfeffer im Jahre 1884 die Chemotaxis der Farnsamensäden entdeckt hatte, suchte er unter den damals bekannten Erscheinungen nach Analogien. Am nächsten lag der Vergleich mit den nicht lange vorher von Engelmann genau beschriebenen und in ihrer Eigenart erkannten Lichtbewegungen des „Bacterium photometricum“, eines Chromatiums.

Für dieses hatte Engelmann (1882) festgestellt, dass es sich in einem hellen Flecke im Gesichtsfelde des Mikroskopes ansammelt, aber nicht in der damals für phototaktische Algenschwärmer allgemein angenommenen Art, sondern durch eine neu und fremdartig erscheinende Reaktionsweise. Bei Schwärmersporen von Algen und anderen lichtempfindlichen Schwimmern fasste man — der einfachen Beobachtung vertrauend —, die Phototaxis im einseitigen Lichte als Einstellung in eine bestimmte Schwimmrichtung auf. Sie

sollten dabei entweder die verschieden starke Belichtung der Flanken oder die Richtung der Strahlen als Reizanlass wahrnehmen. Weiter kam man in der Analyse dieser Dinge bis in die neueste Zeit hinein nicht.

Die von Engelmann beobachteten Bakterien verhielten sich nun ganz anders. Man sah an ihnen keine gleichmäßig gerichteten Bewegungen, die sie nach Orten bestimmter Helligkeit hätten hinführen können, sondern die einzelnen Individuen schwammen regellos durcheinander. Auch am Rande eines von Engelmann in die Ebene des Präparates projizierten hellen Fleckes sah man die aus dem Dunkeln kommenden Bakterien keine Änderung der Bewegungsrichtung ausführen. Kam aber ein schon im hellen Fleck befindlicher Schwärmer über die Grenze des dunklen Gebietes, so fuhr er wie erschreckt oft um das Mehrfache seiner Länge zurück und nahm dann, nur in einem kleinen Winkel abweichend, die Bewegung in der alten Richtung wieder auf.

Durch diese Reaktionsweise wurden schließlich eine große Anzahl von Bakterien auf dem hellen Flecke, der als „Lichtfalle“ wirkte, vereinigt, indem sie wie zufällig in ihn hinein, durch die „Schreckbewegung“ aber nicht wieder heraus kamen. Denn diese führte sie beim Überschreiten der Grenze stets wieder ins Helle zurück. Eine bestimmte Richtung der Schwimmbewegung konnte auch bei einseitig einfallendem Lichte nicht beobachtet werden.

Die von ihm beschriebene Chemotaxis der Farnspermatozoïden stellte nun Pfeffer (1884, S. 378) mit gutem Grunde der Reizreaktion des *Bacterium photometricum* entgegen und reihte sie den echten Richtungsbewegungen an, als deren Typus unter den frei schwimmenden Organismen die Phototaxis der grünen Flagellaten und Schwärmsporen galt.

Pfeffer sah nämlich seine Samenfäden, die vorher mit unregelmäßig schwankenden Bewegungen durcheinander geschossen waren, sofort nach dem Hinzuschieben des Röhrchens mit dem Reizstoffe, abschwenken und fast geradlinig auf das Anlockungszentrum, die Kapillarenöffnung, zu schwimmen. Die Änderung der Bewegungsrichtung war immer gut zu beobachten und stand in scharfem Gegensatz zu ihrem Fehlen bei der Lichtreaktion der von Engelmann studierten Bakterien. Nach Pfeffer „bewirkt die Reizung eine bestimmte Richtung der Körperachse und erzielt hiermit, dass diese ohnehin mit fortschreitender Bewegung begabten Organismen nach bestimmter Richtung hin fortschreiten“. Bei den übrigen zu Versuchen über Chemotaxis herangezogenen Objekten hat Pfeffer keine so eingehenden Beobachtungen über die Reaktionsweise angestellt wie bei den Farnsamenfäden, sondern auf Grund der Analogie ein entsprechendes Verhalten angenommen. Nur bei den Bakterien betonte er noch besonders, dass auch ihre chemotaktische Reaktionsweise eine

echte Richtungsbeziehung sei, sich also von der phototaktischen der Engelmann'schen Chromatien unterscheidet. Zwar bewegten sich diese Organismen niemals geradlinig auf die Kapillarenöffnung zu, doch wurde die Bevorzugung einer bestimmten Bewegungsrichtung beobachtet und der ungleichen Beeinflussung der Flanken als Reizursache zugeschrieben (a. a. O., S. 462/63).

Gerade an Bakterien machte nun Rothert (1901), als er eine besonders große Form beobachtete, die Entdeckung, dass sie sich bei der Anlockung durch eine mit Reizflüssigkeit gefüllte Kapillare eher so verhielt wie Engelmann das für seine Objekte beschrieben hatte, als nach dem Schema der echten taktischen Richtungsbeziehung. Freilich konnte die Schreckreaktion nicht so deutlich beobachtet werden wie dort; aber ein Reizstoff lässt sich auch im Wasser nicht so scharf lokalisieren wie ein Lichtfleck. Durch Strömungen, durch Diffusion und durch die Bewegungen der Bakterien selbst breitet er sich aus und wird mit dem Wasser vermischt.

Abgesehen aber von der weniger großen Präzision des Zurückfahrens findet tatsächlich, wie das durch mannigfaltige neuere Beobachtungen sichergestellt ist, die Chemotaxis der Bakterien ganz allgemein in der Weise statt, dass die einzelnen Individuen durch ihr unregelmäßiges Hin- und Herschwimmen in die mit dem Reizstoffe versehene Zone vor der Kapillarenöffnung geraten und beim Weiterschwimmen an der Grenze des reinen Wassers zurückschrecken. Es spielt also hier die Stelle im Wasser, an der die anlockende Substanz sich ausgebreitet hat, dieselbe Rolle wie bei Engelmann das hell beleuchtete Gebiet im Präparate.

Damit ist für die Bakterien die Zwiespältigkeit in der Reaktionsweise je nach dem Reizanlasse beseitigt. Wie wir heute wissen, reagieren sie auf alle wirksamen Einflüsse stets durch Rückwärtsschwimmen und darauf folgende Winkelabweichung. Diese Schreckbewegung hindert sie davor, günstige Umstände zu verlassen oder in schädliche zu geraten.

Während hier eine Vereinheitlichung in der Reaktion der Bakterien auf verschiedene Reize gewonnen wurde, tat sich zwischen den Samenfäden einerseits und den Bakterien andererseits, in der Art, wie sie auf gewisse Reize reagierten, eine weite Kluft auf. Diese war um so größer, als es sich ja um ein- und dieselbe Reizursache, nämlich Konzentrationsdifferenzen einer in Lösung befindlichen Substanz, handelte, während für Pfeffer's Gegensatz zu Engelmann nach der damaligen Auffassung der Grund in der Verschiedenheit des Reizmittels gesucht werden konnte. So war es durchaus berechtigt, dass Rothert die Differenz in der Reaktionsweise durch die Art der Benennung auseinander gehalten wissen wollte. Kam ja doch nach seiner Meinung die Ansammlung vor der Kapillare das eine Mal — bei den Samenfäden etc. —, durch

eine bestimmte Einstellung der Individuen in der Diffusionssphäre, das andere Mal — bei den Bakterien — durch die Schreckbewegung zustande. In dem ersten Falle sollte die örtliche Konzentrationsdifferenz auf den beiden Flanken des Körpers, im zweiten die zeitliche Veränderung der Konzentration beim Überschreiten der Grenze zwischen der Lösung und dem Wasser den Reizanlass abgeben. Nur die Reaktionsweise, wie sie bei den Samenfäden und einigen Flagellaten gefunden worden war, wurde als echte „tropistische“ Chemotaxis anerkannt und Strophotaxis genannt, während die durch Schreckbewegung, also ohne direkte Beziehung zur Einwirkungsrichtung des Reizes, d. h. im Grunde nastisch zustande kommende Orientierung der Bakterien die Bezeichnung apobatische Chemotaxis bekam. Pfeffer nannte dann die erstere Topo-, die letztere Phobotaxis.

Dieser Gegensatz wurde allgemein anerkannt und ging in sämtliche mir bekannten Lehrbücher über, die den Gegenstand überhaupt ausführlicher behandeln.

Sehen wir zu, welche Organismen zu der einen und anderen Gruppe zu zählen sind, so finden wir das Material hauptsächlich in der angeführten Arbeit von Rothert (1901) zusammengestellt, der die damals bekannten Tatsachen eingehend würdigt. Danach reagieren die Samenfäden der Gefäßkryptogamen (Pteridophyten) und der Moose, die von Pfeffer untersuchten Flagellaten und Volvocineen sowie die Schwärmsporen der Saprolegniaceen topisch, durch Wendung des Körpers. Ihnen allen standen die Bakterien allein als typisch phobisch gegenüber.

Allerdings fand Rothert in Pfeffer's Arbeiten einige Angaben, die auf das Vorkommen einer phobischen Reizbarkeit auch bei Farnspermatozoiden hindeuteten. Pfeffer spricht nämlich an verschiedenen Stellen von einem Zurückfahren oder Zurückschrecken seiner Objekte. Doch wurde das nicht beim Zustandekommen der „positiven“, sondern bei den „negativen“ Reaktionen beobachtet. So beruhigte man sich damit, dass ja bei ein und demselben Organismus beide Reaktionsarten vorkommen könnten, z. B. die eine bei der Anlockung, die andere beim Zurückschrecken. Man bedachte dabei aber nicht, dass im Grunde manche taktische Reaktion je nach der Versuchsanstellung oder der Auffassung des Experimentators als positiv oder negativ betrachtet werden kann.

Am leichtesten lässt sich das für die Osmotaxis zeigen. Süßwasserorganismen sind meist negativ, Meeresorganismen positiv osmotaktisch. Die einen fliehen eine Salzlösung, die anderen suchen sie auf. Man kann aber ebensogut auch sagen, auf die einen wirkt reines Wasser attraktiv, auf die anderen repulsiv. Der „Sinn“ der Reaktion, ob positiv oder negativ, soll nach der Angriffsrichtung des Reizmittels bezeichnet werden. Welches aber

ist, das Reizmittel bei osmotischen Reizen? Doch offenbar der Wechsel im Turgordruck oder jedenfalls im Wassergehalte der Zellen. Es lässt sich somit nicht allgemein sagen, ob es die Entziehung oder die Aufnahme von Wasser ist, die den Reizanlass darstellt. Unwillkürlich ändert man auch die Auffassung des Sinnes der Bewegung je nach der Versuchsanstellung. Das Einschwärmen in die Kapillare erscheint als positive Reaktion. Wird also etwa zu den in einer Salzlösung befindlichen Organismen eine Kapillare mit reinem Wasser geschoben und sammeln sie sich in diesem, so muss man erst überlegen, dass der wissenschaftliche Sprachgebrauch das als negativ osmotaktische Reaktion bezeichnet.

Zudem wird durch die Art der Versuchsanstellung auch wirklich das Bild des Reaktionsmodus beeinflusst. Ist in der Kapillare Salzlösung, so reagieren im Wasser befindliche Süßwasserorganismen, etwa Flagellaten, deutlich durch Schreckbewegung. Enthält dagegen die Außenlösung das Salz und die Kapillare Wasser, so schwenken die Schwärmer nach der Kapillarenöffnung hin ab, sie reagieren topisch (Pfeffer, 1904, S. 759). Wie das kommt, wird uns klar, wenn wir bedenken, dass die aus der Kapillare angeflossene Lösung einen annähernd kreisförmigen Fleck bilden wird. Ein von außen kommender Schwärmer trifft auf die konvexe Grenze, hält still und schwenkt ab, falls er negativ reagiert. Bei positiver Reaktion aber wird er in seiner Bahn nur gestört, falls er nicht auf die Kapillarenöffnung zu schwimmt, und auch für diesen Fall wird die Ablenkung nicht groß sein können, weil er bald wieder die Reizlösung erreicht. Daher macht der Widerwille, in die Kapillarenflüssigkeit einzudringen, mehr den Eindruck einer phobischen Reaktion als das Einschwärmen.

So kann man also nicht für alle Fälle ohne weiteres die angenommene Verschiedenheit in der Reaktionsweise eines Organismus gegen verschiedene Reizmittel durch die Ausbildung spezifischer Sensibilitäten erklären. Denn auch ein und dasselbe Reizmittel kann bei demselben Organismus sowohl phobische wie auch topische Reaktion veranlassen. Deshalb dachte Pfeffer (1904, S. 757) und auch ich früher (1908, S. 561, Anm.), die beiden Reaktionsweisen möchten sich gegenseitig ergänzen. Unser Streben nach Einheitlichkeit wird dadurch freilich nicht befriedigt. Aber man muss zugeben, dass die Möglichkeit gleichzeitiger tropistischer und nastischer Reaktionsweise hier ebensowohl vorliegt wie bei den festgewachsenen Pflanzen. Es fragt sich nur, ob diese „dualistische“ Ansicht mit der direkten Beobachtung und den sonstigen Erscheinungen bei den Taxieen in Übereinstimmung zu bringen ist.

Sieht man die heute schon sehr zahlreichen Arbeiten über Chemotaxis durch, so fällt auf, dass hier nicht wie bei den tropistischen Reaktionen die genaue Feststellung der mechanischen Bewegungsweise mit dem Studium der Außenumstände und des

Endresultates Hand in Hand oder gar jenem vorausgeht. Viel eher ist dergleichen noch in den weniger häufigen Untersuchungen über Phototaxis zu finden. Doch auch dort ist man bis vor kurzem noch nicht bis zur Kenntnis der Tätigkeit durchgedrungen, die die Bewegungsorgane selbst bei den Änderungen der Bewegungsrichtung entfalten. Die Ursache dieses Mangels lag in technischen Hindernissen bei der Untersuchung.

Bei der Kleinheit der Objekte und der Schwierigkeit, die Geißeln zu sehen, musste man sich wohl oder übel mit dem Endresultat als gesicherter Tatsache begnügen und füllte die Lücke durch theoretische Vorstellungen.

Diesen Zustand als unhaltbar empfunden zu haben ist das Verdienst des schon von Rothert und Pfeffer gewürdigten amerikanischen Forschers Jennings. Seine Untersuchungen zeigten deutlich, dass die einseitige Tropismentheorie Loeb's, der alle Organismen nach Art der heliotropischen Pflanzen reagieren ließ, den Tatsachen nicht entspricht. Mit Hilfe seiner Arbeiten und unter Benutzung mannigfacher Tatsachen aus den Untersuchungen anderer Autoren lässt sich, wie ich zu zeigen hoffe, ein klareres und einheitlicheres Bild der taktischen Reaktionsweise gewinnen als auf Grund der bisher herrschenden Anschauung. Es ist aber auch aus anderen Gründen notwendig sie zu verlassen. Sie enthält an sich einen größeren Zwiespalt als man bisher glaubte. Diesen aufzuzeigen ist der Zweck des nun folgenden kritischen Teils, während dann später an einigen Beispielen gezeigt werden soll, was an die Stelle der heutigen Phototaxis-Topotaxistheorie zu setzen ist.

II. Gründe, die der herrschenden Ansicht entgegenstehen¹⁾.

Wenn im Obigen eine bestimmte Auffassung der Orientierungsbewegungen freischwimmender Organismen als die herrschende bezeichnet wurde, so gilt das zunächst nur für die in Deutschland und unter deutschem Einflusse ausgeführten Arbeiten, wohin bis zu dem Erscheinen der hier zitierten deutschen Ausgabe (1910) die Wirkung der Jennings'schen Untersuchungen noch zu wenig gedrungen zu sein scheint. Aber auch hier sind schon gewisse Schwierigkeiten empfunden worden. Mit diesen will ich beginnen.

1. Bei der topotaktischen Reaktionsweise soll die ungleiche Verteilung des Reizmittels an verschiedenen Seiten des Körpers den Reizanlass darstellen. Wie jedoch besonders Jost (1908, S. 649) betont hat, „kann aber in einer ungleichen Beeinflussung der Flanken bei den Samenfäden der Farne unmöglich der Reizanlass liegen, denn durch die Rotation um die Längsachse ist jede einseitige Einwirkung des Reizmittels in derselben Weise ausgeschlossen, wie wenn eine höhere Pflanze sich auf dem Klinostaten

1) Vgl. auch Pringsheim, 1912, S. 190 ff. u. S. 303 ff.

befindet“. Derselbe Einwand wäre bei der Mehrzahl der freischwimmenden Organismen zu machen, denn die Vorwärtsbewegung geschieht fast immer unter gleichzeitiger Drehung. Auch hätte er in derselben Weise wie für chemische auch für photische und Gravitationsreize Bedeutung.

Jost sucht sich unter Aufrechterhaltung der örtlichen Intensitätsdifferenz als Reizanlass dadurch zu helfen, dass er den Organismus die Intensität des Reizmittels am Vorderende mit der am Hinterende vergleichen lässt. Es müsste dann nach seiner Auffassung die Gleichgewichtslage wie bei einem dorsiventralen Gebilde dann erreicht sein, wenn die Intensitätsdifferenz zwischen den beiden Polen der physiologischen Veranlagung entspricht, d. h. bei positiver Bewegung müsste der Reizanlass vorn stärker wirken, bei negativer dagegen hinten.

Die von Jost zunächst ins Auge gefasste, durch die Rotation gegebene Schwierigkeit wird durch diese Theorie freilich behoben. Wenn wir aber zusehen, ob sie auch den sonstigen Anforderungen entspricht, so werden wir in noch größere Zweifel gerissen. Zunächst scheint mir bei dem Vergleich mit dorsiventralen Organen höherer Pflanzen die Frage erlaubt, ob wir unter ihnen überhaupt welche kennen, bei denen die Gleichgewichtslage durch den ungleichen Angriff des Reizmittels gekennzeichnet ist. An geotropische Reaktionen ist keinesfalls zu denken. Aber auch bei den phototropischen, z. B. denen der Blätter, ist bisher wohl kaum daran gedacht worden, dass etwa die Differenz in der Beleuchtung der Ober- und Unterseite den Reizanlass darstelle.² Eine solche Vorstellung würde auch sogleich daran scheitern, dass bei der typischen Senkrechtstellung zur Richtung der Strahlen das Maximum des Helligkeitsunterschiedes der Ruhelage entsprechen würde (wenn man die Blattspreite zunächst einmal als undurchsichtig betrachtet)²). Wie aber merkt die Pflanze, wann dieses Maximum erreicht ist?

Dieselbe Schwierigkeit ergibt sich bei einem phototaktischen und mutatis mutandis auch bei einem chemotaktischen Organismus. Eine Differenz in der Intensität des Reizanlasses am Vorder- und Hinterende tritt sofort auf, wenn die Körperachse nicht genau senkrecht zur Richtung der einwirkenden Kraft oder der Diffusionsradialen steht. Die Gleichgewichtslage soll erst mit der Einstellung in diese Richtung erreicht sein. Die entsprechende Lage unterscheidet sich aber nur quantitativ von den früheren. Warum soll also die Drehbewegung nun ein Ende haben? Daher müsste man

2) Bedenkt man, dass die Spreite durchscheinend ist, dass sie aber um so mehr Licht absorbiert je schräger dieses auffällt, so wird die Sache noch verwickelter. Denn dadurch kann die Helligkeitsdifferenz bei der schrägen Spreite sogar größer werden als bei der transversal-senkrechten. Wie sich Blätter verhalten, deren klare und untere Fläche gleich hell, aber entgegengesetzt beleuchtet wird, ist noch nicht untersucht worden.

annehmen, dass die Körperwendung eines nicht völlig orientierten Organismus so lange weiter geht, bis mit der Überschreitung des Differenzmaximums zwischen den Körperpolen wieder eine Verminderung dieser Differenz einträte. Diese müsste dann den Reizanlass abgeben, der bei jeder Abweichung von der „richtigen“ Bahn wirksam würde. Wenn der Organismus aber nicht zufällig vorher das Differenzmaximum „kennen gelernt“ hätte, so könnte er die Abweichung davon nicht als Reiz empfinden. Der Organismus müsste daher durch eine Überproduktion von Bewegungen die richtige Lage erproben. Damit nähern wir uns schon der Jennings'schen noch zu schildernden Theorie des Versuchs und Irrtums (trial and error), bei der die Abweichung von der Krafrichtung als Reizanlass betrachtet wird und die im Grunde nichts anderes fordert als eine phobische Reaktionsweise.

Dieser Schlussfolgerung könnte man zu entgehen suchen, indem man, immer noch auf dem Boden der Jost'schen Theorie, annähme, dass nicht sofort das Maximum in der Differenz der Reizintensität an Vorder- und Hinterende als Gleichgewichtslage angestrebt würde, sondern nur die Vermeidung der umgekehrten und der gleichmäßigen Beeinflussung der Körperpole. Dann würde z. B. ein chemotaktischer Organismus an der Grenze zwischen Wasser und Reizlösung nach dem Diffusionszentrum hin abgelenkt werden ohne aber sogleich die genaue Richtung auf den Kapillarenmund einzuschlagen. Diese Möglichkeit hat Rothert (1901, S. 398) auch erwogen und sie der apobatischen (d. h. phobischen) Reaktionsweise untergeordnet. Das ist insofern berechtigt, als die äußere Erscheinung einer durch solche Reizbarkeit zustande kommenden Ansammlung ganz der gleichen würde, wie sie etwa bei den Bakterien durch Schreckbewegungen entsteht. Nur würde hier eine lokale Intensitätsdifferenz des Reizes zugrunde liegen, bei den Bakterien aber eine zeitliche.

Rothert scheint diesen Gedankengang nicht weiter verfolgt zu haben, denn für ihn handelte es sich nur darum, zu entscheiden, in welcher Weise der Reiz bei der Phobotaxis perzipiert wird. Diese Frage ist für ihn bei einer Reihe von Organismen durch Beobachtung von Schreckbewegungen auf diffusen Intensitätswechsel des Reizmittels entschieden. Für die übrigen Organismen, die er zu den apobatischen (phobischen) rechnet, nimmt er gleichfalls eine diffuse zeitliche Schwankung der Reizstärke als wahrscheinlichen Reizanlass an. Das ist bei Rothert nur ein Analogieschluss. Doch dürfte er das richtige getroffen haben, denn auch ohne die direkte Beobachtung der Schreckbewegung in irgendeiner Form bei diffuser Reizschwankung kann man Gründe anführen, die gegen die Jost'sche Hypothese der Intensitätsvergleichung an Vorder- und Hinterende auch in der zweiten Form sprechen. Diese Argumente gehören aber schon in einen späteren Abschnitt.

2. Aus einer ganzen Reihe von Beobachtungen ist zu ersehen, dass die Geschwindigkeit der Bewegung unter sonst gleichen Verhältnissen für die „Empfindlichkeit“ von Bedeutung ist, d. h. dass langsam schwimmende Individuen auf taktische Reize weniger sicher reagieren als schnelle. Die Verschlechterung des Reaktionsvermögens durch Verminderung der Geschwindigkeit findet sich bei den verschiedensten Anlässen, die eine Hemmung der Vorwärtsbewegung bedingen.

So fand Pfeffer (1884, S. 381), dass abnorm gestaltete oder nicht mehr recht lebenskräftige Schwärmer sich langsamer bewegten und schlechter ansammelten als die normalen und eben erst ausgeschlüpften. Aber auch unter diesen gab es noch Unterschiede. Und wieder waren die am schnellsten schwimmenden die „empfindlichsten“. Langsamere schwammen häufig an der Kapillarenöffnung vorbei, wenn diese selbst den Schwellenwert von 0,001 % Apfelsäure um das Fünffache übertraf (ebenda S. 381). Dadurch war dann scheinbar die Schwelle erhöht. Dieselbe Erfahrung machte Voegler (1891, S. 7). Bei höherem Alter der Farnsamenfäden war die Beweglichkeit vermindert, die Schwelle erhöht. Deshalb betont er: „Die Schwellenwerte geben immer die Reizschwelle für eben entchwärmte Samenfäden an“ (a. a. O., S. 8). Auch durch eine Temperatur wurde die Reizschwelle erhöht, wenn sie vom Optimum nach oben oder unten merklich abwich, zweifellos wieder durch Verminderung der Beweglichkeit (a. a. O., S. 11). Auch bei Myxomycetenschwärmern ist die Reaktion nach Kusano (1909, S. 36) um so schlechter, je langsamer die Bewegung erfolgt. Endlich darf man wohl die Verminderung der „Empfindlichkeit“ in Rothert's Versuchen mit Äther und Chloroform (1904), die immer mit einer Verminderung der Beweglichkeit Hand in Hand ging, mindestens teilweise auf den langsamen Ortswechsel schieben, der einen allmählichen Übergang der als Reizanlass wirkenden Konzentrations- oder Helligkeitsdifferenzen zur Folge haben muss. Bei rascher Bewegung dagegen findet der Wechsel der Konzentration eines Stoffes oder der Helligkeit schneller statt und bewirkt daher einen stärkeren Übergangsreiz, ähnlich wie etwa ein starker Intensitätssprung eine kräftigere photonastische Bewegung erzeugt als dieselbe Veränderung, über einen größeren Zeitraum verteilt. Die genannten Erfahrungen von Pfeffer, Voegler, Kusano und Rothert würden freilich, einzeln betrachtet, kaum als Beweismittel in unserem Sinne zu verwenden sein, da man in jedem Einzelfalle einwenden kann, dass die Herabsetzung der Empfindlichkeit andere Ursachen habe; alle zusammen aber erhöhen doch die Wahrscheinlichkeit, dass es sich wirklich um Übergangsreize handelt, dass also der zeitliche Wechsel den Reizanlass darstellt.

3. Die wichtigsten theoretischen Gründe für die zu verteidigende Ansicht entnehme ich den Beobachtungen und Gesetzmäßigkeiten,

die bei der Bestimmung von Schwellenwerten zustande kamen. Schon die Tatsache, dass bei Konzentrationen von chemischen Reizstoffen, die gerade noch deutliche Anlockung bewirken, eine sofortige Beobachtung nötig ist, spricht gegen die Notwendigkeit eines Diffusionsgefälles. Denn einigermaßen träge diffundierende Stoffe, wie die Kolloïde Pepton, Dextrin, Albumine, können sich zu der Zeit noch kaum in gesetzmäßiger Weise ausgebreitet haben. Vielmehr ist anzunehmen, dass dann Reizlösung und Außenflüssigkeit fast unvermittelt nebeneinander liegen und höchstens in einer äußerst dünnen Grenzzone sich vermischt haben. Dass überhaupt etwas von der die Kapillare erfüllenden Lösung sogleich nach dem Hineinschieben des Glasröhrchens aus diesem herausfließt, hat seine Ursache offenbar in Differenzen des spezifischen Gewichtes der Flüssigkeiten.

Wenn aber keine allmähliche Konzentrationsverminderung des Reizstoffes von der Kapillarenöffnung nach den verschiedenen Seiten hin besteht, so kann auch keine Richtungseinstellung der Körperachse zustande kommen. Und doch findet man eine Ansammlung; allerdings bei den Schwellenkonzentrationen nur für eine kurze Zeit. Hier wirkt dann die ausgeflossene Lösung vor der Kapillare als Falle, aus der zufällig hineingelangte Schwärmer nicht mehr heraus können, bis der Reizstoff sich durch Strömungen und die von den Organismen selbst hervorgerufenen Wirbel so weit verdünnt hat, dass er nicht mehr die Schwelle erreicht. Je nach der Diffusionsgeschwindigkeit der betreffenden Substanz wird hierbei auch die Wanderung der Moleküle oder Ionen eine Rolle spielen.

Auch die direkte Beobachtung zeigt, dass bei solchen Konzentrationen eines Reizstoffes, die die Schwelle eben überschreiten, eine Wirkung nur bei den der Kapillare nahe kommenden Individuen zu sehen ist. Doch könnte man hier immerhin noch mit der alten Vorstellung auskommen, indem man annähme, dass eben die Diffusion nicht weiter fortgeschritten ist. Es müsste dann in einem kontinuierlichen Diffusionsgefälle eine bestimmte Zone angenommen werden, von der ab die Richtungsbeeinflussung einsetzte.

Wie ist es nun aber bei den Bestimmungen der Unterschiedschwelle? Bekanntlich hat Pfeffer für Farnsamenfäden die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes nachgewiesen. Dieses besagt, dass durch die Anwesenheit des Reizstoffes in der Außenflüssigkeit die Empfindlichkeit der Schwärmer „abgestumpft“ wird, und zwar in der Weise, dass die Kapillarenflüssigkeit ein bestimmtes und konstantes Vielfaches der Außenlösung an dem Reizstoffe enthalten muss, damit eine Anlockung zustande kommt. Das Maß, um das die Innenlösung die schwärmerhaltige Flüssigkeit übertreffen muss, heisst die Unterschieds- oder besser Verhältnisschwelle. Werden z. B. Farnsamenfäden durch eine Lösung von 0,001 % Apfelsäure gerade noch

angelockt und fügt man der Außenflüssigkeit dieselbe Menge davon zu, so muss man nun eine 0,03%ige Lösung in die Kapillare füllen, um die Schwelle wieder zu erreichen, d. h. die Unterschiedsschwelle beträgt 30.

Nehmen wir einmal an, es sei außen nur Wasser, innen aber eine Lösung von 0,025% Apfelsäure, so ist die Anlockung schon sehr stark, denn die Reizlösung übertrifft ja den Schwellenwert um das 25fache. Und doch wird durch 0,001% in der Außenflüssigkeit die Wirkung äußerlich völlig vernichtet. Denkt man sich nun bei 0,025% ein Diffusionsgefälle, in das die Samenfäden hineingeraten müssen, um eine bestimmte Schwimmrichtung aufgezwungen zu bekommen, so muss die dazu nötige Konzentration schon nahe an der Grenze des vom Reizstoffe eingenommenen Bezirkes erreicht sein. Findet nun dieselbe Diffusion in einer Flüssigkeit statt, die ohnehin schon 0,001% Apfelsäure enthält, so werden die absoluten Konzentrationsdifferenzen in den aufeinanderfolgenden Zonen nicht geringer, nur ist jede Stufe um ein Kleines nach außen verschoben. Der Samenfaden würde also sogar früher in die wirksame Konzentration geraten! Sollte dadurch wirklich die Reizwirkung aufgehoben werden? Wie kann denn der einzelne Schwärmer, der sich in der Diffusionszone befindet, Kenntnis davon erhalten, dass außen anstatt Wasser eine schwache Lösung des Reizstoffes sich befindet? Noch geringer werden die Veränderungen in der Lage der Diffusionsstufen dort, wo wie bei *Isoëtes* in bezug auf OH-Ionen und Apfelsäure die Unterschiedsschwelle 400 beträgt.

Ein Verständnis für diese Verhältnisse kann auf Grund der alten Vorstellung nur mit Hilfe recht komplizierter Hilfhypothesen gewonnen werden. Man müsste etwa annehmen, dass der vorherige Aufenthalt in der schwachen Lösung des Reizstoffes bei dem im Diffusionsgefälle sich befindenden Samenfaden in der Weise nachwirkte, dass dadurch eine Richtungseinstellung erst bei der 30- oder 400fachen Konzentration zustande käme. Das klingt nicht eben wahrscheinlich.

Einfacher scheint es mir, anzunehmen, dass der Sprung von einer Konzentration zur anderen den Reizanlass abgibt und dass der von 0,001 zu 0 ebenso starke Erregung hervorruft wie der von 0,03 zu 0,001 oder von 3 zu 0,1. Allerdings sind auch hierbei die Verhältnisse noch insofern verwickelt als ja bei der Ansammlung durch Schreckbewegung die eigentliche Reaktion erst beim Verlassen der Reizlösung zustande kommt und man deshalb nicht ohne weiteres übersehen kann, ob die Niedrigkeit der absoluten Konzentrationsschwelle gegenüber der Unterschiedsschwelle durch den Übergang in reines Wasser bedingt ist oder ob nicht doch die Nachwirkung des vorhergehenden Aufenthaltes in der Außenflüssigkeit bei der Schwellenerhöhung mitwirkt. Mit anderen Worten, es ist fraglich, ob

nur die Größe des Sprunges allein für die Stärke der Erregung maßgebend ist oder ob nicht die Sensibilität durch die vorausgehenden Umstände modifiziert ist. Damit würde auch diese Vorstellung recht verwickelt. Das Vorkommen einer solchen Beeinflussung, also einer Erhöhung der „Stimmung“, muss aber doch wohl angenommen werden, weil in vielen Fällen die zuerst auf einem größeren Areal angesammelten Schwärmer sich schließlich in der Zone höchster Konzentration zusammendrängen. Trotzdem sind die Schwierigkeiten weniger groß als bei der Topotaxistheorie.

Somit erscheint uns auch das Weber'sche Gesetz als der Ausdruck der zeitlichen Unterschiedsempfindlichkeit, was es ja auch auf sonstigen Reizgebieten ist. Wollte man diese Zahlenregel dagegen mit der Theorie der Richtungseinstellung in Einklang bringen, so müsste man annehmen, dass die absoluten Reizintensitäten im Diffusionsgefälle die örtliche Unterschiedsempfindlichkeit bestimmen, und dass ein aus reinem Wasser in die äußersten Zonen mit der niederen Konzentration eindringendes Individuum die Einstellung der Körperachse bewirkt, nicht aber ein aus einer (noch verdünnteren) Lösung kommendes. Diese Vorstellung ist schwer durchzuführen, eine Nachwirkung in der Art müsste erst aufgezeigt werden.

Dagegen sind diese Tatsachen mit der Jost'schen Theorie in der oben angeführten Modifikation vereinbar. Wenn man nämlich annimmt, dass etwa eine positive Differenz zwischen der Reizintensität des Vorder- und Hinterendes angestrebt und jede Abweichung davon mit einer Körperdrehung beantwortet wird, so könnte eine bestimmte Reizlösung neben Wasser sehr wohl eine wesentlich stärkere Erregung bewirken als dieselbe verglichen mit einer verdünnteren Lösung desselben Stoffes. Diese Vorstellung kann besonders in allen jenen Fällen weiter helfen, in denen eine Schreckbewegung auf diffusen Intensitätswechsel des Reizmittels nicht zu beobachten ist, denn ein solcher bewirkt ja nur eine zeitliche, aber keine örtliche Veränderung der Reizstärke.

4. Schließlich gibt es einige durch direkte Beobachtung aufgefundene Erscheinungen, die gegen die Auffassung der taktischen Sensibilität als Einstellung in die Reizrichtung sprechen. Einige davon, wie die gewundene Schwimmbahn bei schwachen Reizen und die von Strasburger (1878) beobachteten „Erschütterungen“ der phototaktischen Schwärmer auf einen Helligkeitswechsel, werden schon von Rothert (1901) in diesem Sinne angeführt. Ebenso das so oft beobachtete „Zurückprallen“, „Erschrecken“ u. s. f. der chemotaktischen Samenfäden. Überhaupt wird die Erwartung, man würde ein geradliniges Hineilen nach der Reizquelle beobachten, meist getäuscht. Hinzu käme dann das gleichfalls von Rothert hervorgehobene „Wimmeln“ an der Kapillarenöffnung, das in der

Tat nicht nur bei den zweifellos phobotaktischen Bakterien, sondern auch bei den Farnspermatozoen und Flagellaten sehr auffällig ist.

Endlich hat Hoyt (1910, S. 355 ff.), ein Schüler von Jennings, durch direkte Beobachtung der Reaktionsweise von Samenfäden der Farne wenigstens für diese Objekte die phobische Natur der Chemotaxis sicher gestellt. Er sah die Spermatozoen niemals durch einfache Schwenkung die Richtung nach der Kapillarenöffnung nehmen, sondern durch eine Reihe von Schwingungen des Vorderendes unter Rotation um die Längsachse in eine neue Bahn lenken. Dabei schwammen sie oft an dem Diffusionszentrum vorbei, drehten dann aber meist um und entfernten sich nicht weit von der Reizquelle. Die Schwimmbahnen waren äußerst unregelmäßig, können aber alle so gedeutet werden, dass der Übergang in reines Wasser oder sehr verdünnte Lösung eine Schreckbewegung auslöste, ganz wie das Jennings für Protozoen beschrieben hat. Hoyt zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss, dass die Reaktionen durch die Wirkung des Reizes auf den Organismus als Ganzes bedingt seien, nicht durch den Einfluss verschiedener Konzentrationen des Reizstoffes an verschiedenen Stellen des Körpers.

Die Beschreibung der Versuche von Hoyt ist sehr lehrreich. Einzelheiten müssen an Ort und Stelle eingesehen werden. Hier kann nicht auf alle einzelnen Beweisumstände eingegangen werden. Es sei nur noch betont, dass nach Hoyt das vereinzelte Vorkommen von direkter Schwenkung bis zur Erreichung der definitiven Schwimmrichtung nichts für eine topotaktische Reaktionsweise beweist, da hier eben die Drehung aufgegeben wird, wenn der reizlose Zustand gewonnen ist, während in den meisten Fällen ein längeres „Suchen“ nötig wird. Diese letzteren Fälle lassen sich aber nach dem Topotaxisschema nicht erklären.

5. Speziell für phototaktische Organismen gilt ein, wieder von Jost (1908, S. 656) ausgesprochenes Bedenken gegen die einfache Topotaxistheorie. Eine ganze Reihe von älteren Beobachtern berichten, dass lichtempfindliche Schwärmer, nicht bloß von *Euglena*, sondern auch von *Haematococcus*, *Chlamydomonas*, *Stephanosphaera* u. s. w. bei intensiver Beleuchtung von oben sich im Halbschatten eines Brettchen u. dgl. sammelten. Es geschah das nicht nur, wenn das Brettchen parallel, sondern auch wenn es senkrecht zu dem Fenster lag. „Nun können aber die in allseitig gleicher Helligkeit befindlichen Schwärmersporen keine Kenntnis davon haben, dass in einer gewissen Entfernung von ihrem augenblicklichen Aufenthaltsort eine ihnen mehr zusagende Helligkeit herrscht; sie können in diese also nur zufällig gelangen und dann durch Phobophototaxis dort festgehalten werden“ (Jost, 1908, S. 656). Ausführlich ist das Problem von Jennings behandelt worden (1910, S. 215 ff.), dessen sehr klaren Erörterungen ich nichts hinzuzusetzen habe.

III. Zusammenhang zwischen Bewegungs- und Reaktionsweise.

Ein Verständnis für das Zustandekommen taktischer Reaktionen ist nicht möglich ohne die Kenntnis der Art und Weise, wie die Bewegungen normalerweise, also ohne richtende Einflüsse, verlaufen. Die Bewegungsart wiederum ist abhängig vom Bau des Körpers einschließlich der (hier allein in Betracht kommenden) geißelartigen Ruderorgane. Über den Körperbau sind wir meist gut unterrichtet, weniger über seinen Einfluss beim Schwimmen durch den Widerstand am Wasser, etwa wie er für Schiffstypen an Modellen studiert wird. Und noch weniger wussten wir bis vor kurzem über die Wirkungsweise der Geißeln. Neuerdings ist durch die Dunkelfeldbeobachtungen von Reichert (1909), Fuhrmann (1910) und Uchida (1911) diesem letzteren Mangel abgeholfen worden.

Ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Bau und der Art des Schwimmens muss jedenfalls bestehen. So wissen wir, dass die während der Vorwärtsbewegung meist stattfindende Rotation um die Längsachse bei gewissen, stark von der Ringsgleichheit abweichenden Organismen unterbleibt, so bei manchen Flagellaten, wie etwa *Bodo saltans* (Pfeffer, 1885, S. 595), und bei ausgeprägt unsymmetrischen Peridineen. In diesen Fällen ist es entweder der Bau des Körpers oder der Ansatz der Geißeln, der den Bewegungsschwerpunkt so stark seitlich legt, dass höchstens noch ein Schaukeln von der sonst üblichen Drehung übrig bleibt.

Die Symmetrieverhältnisse sind überhaupt vor allem anderen für unsere Betrachtungen von Wichtigkeit. Freilich wäre an sich eine physiologische Asymmetrie bei morphologisch ringsgleichen Organismen möglich und umgekehrt. Meist aber fällt beides zusammen, ähnlich wie auch bei den Organen der Phanerogamen.

Im folgenden soll nun eine Gruppierung nach diesem Prinzip versucht werden:

1. Die der Bewegungsrichtung entsprechende Körperachse zeichnet sich irgendwie von den anderen aus. Das kann allein durch den Bau oder auch durch die Begeißelung geschehen. Die Querachsen sind unter sich gleich: *Volvox*; *Pandorina*; *Eudorina*; *Gonium* u. s. f. *Vaucheria*- und *Oedogonium*-Schwärmer; Bakterien u. a.

2. Unter den Querdurchmessern ist einer durch geringe innere Abweichung herausgehoben, z. B. durch die Lage des „Augenflecks“: *Chlamydomonas*; *Haematococcus*; viele Algenschwärmer. Der Körper wird dadurch innerlich monosymmetrisch.

3. Der Körper ist noch annähernd radiär, weicht aber in seiner äußeren Form ein wenig von dieser Gleichförmigkeit ab und zwar so, dass zwei fast symmetrische Hälften entstehen: Euglenen u. a. Flagellaten; manche Infusorien; gewisse Peridineen, wie z. B. *Gymnodinium*.

4. Der Körper ist dorsiventral oder unsymmetrisch: Die meisten Infusorien; viele Flagellaten, wie z. B. *Phacus* (Übergänge zu *Euglena*);

Cryptomonas; Spermatozoen der Bryophyten, Pteridophyten, Characeen; Peridineen u. s. f.

1. Bei der ersten Gruppe ist die Rotationsrichtung teilweise nicht festgelegt, so schwimmen z. B. *Volvox aureus* und *Gonium pectorale* bald rechts-, bald linksdrehend (Oltmanns, 1904, S. 152; Pfeffer, 1884, S. 443). Die Bakterien sollen sich nach Reichert (1909) stets links herumdrehen.

Wir betrachten zunächst die radiären Volvocaceenkolonien u. ä., indem wir mit *Volvox* den Anfang machen:

Beim Verfolgen phototaktischer Richtungsbewegungen sieht man auf eine Änderung der Lichtrichtung hin den Geißelschlag der beiden Flanken in gesetzmäßiger Weise sich ändern, wodurch die Verschiebung der Schwimmrichtung bewirkt wird. Ein Aufschluss darüber, ob zeitliche oder örtliche Differenzen den Reizanlass abgeben, ist so nicht zu erlangen. Dazu müssen lokale Verschiedenheiten der Beleuchtung entweder ganz aufgehoben werden, indem man für diffuse Helligkeitsschwankung sorgt, oder sie müssen — bei Einführung des Lichtes senkrecht zur Bewegungsebene — durch das Vorwärtsschwimmen selbst in zeitliche verwandelt werden.

Erzeugt man auf optischem Wege im Gesichtsfeld des Mikroskopes einen dunklen Fleck und beobachtet dann das Verhalten phototaktischer *Volvox*-Kugeln, so sieht man sie in dem hellen Felde regellos umherirren. Sobald sie aber ein wenig über den Rand der lichtlosen Stelle kommen, ändern sie ihre Bewegungsrichtung und schwenken ein wenig seitlich ab. An einem hellen Fleck im dunklen Gesichtsfelde sammeln sie sich an, ohne auch hier eine deutliche Schreckbewegung zu zeigen. Desgleichen reagieren sie auf plötzliche Verdunkelung nicht durch Rückwärts- oder Seitwärtschwimmen, sondern, falls überhaupt, durch Einstellung des Zilienschlages, wodurch sie abwärts sinken. Eine solche Reaktionsweise genügt offenbar zur Erzielung von Ansammlungen in geeigneter Helligkeit.

Doch reichen meine einige Jahre zurückliegenden und neuerdings aus Mangel an Material nicht nachprüfbareren Erfahrungen für ein volles Verständnis und vor allem für die Entscheidung, ob eine tropistische oder eine nastische Reaktionsweise vorliegt, nicht aus. Das Verhalten scheint wegen der Reizverkettung vieler Einzelwesen recht verwickelt zu sein.

Von anderen koloniebildenden Volvocaceen standen mir *Pandorina* und *Gonium* zur Verfügung. *Pandorina* hat auch Úlehla (1911, S. 703) beobachtet. Über eventuelle Schreckreaktionen teilt er nichts mit. Auch ich konnte keine finden. Die Phototaxis geht ganz ähnlich wie bei *Volvox* vor sich, mit dem *Pandorina* auch die morphologische Kennzeichnung der Längsachse gemein hat. Diese

ist der längste von allen Durchmessern und fällt beim Geradeauschwimmen annähernd mit der Bewegungsrichtung zusammen (Pfeffer, 1884, S. 443). Werden die dem Lichte zuschwimmenden Kugeln durch eine rote Glasscheibe verdunkelt, so wird die Bahn geschweift und unsicher, ohne dass eine Übergangsreaktion auffiele.

Von *Gonium* sind besonders die jungen Kolonien gut phototaktisch. Sie können sich auch unter dem Deckglase noch ungestört bewegen. Dabei eilen sie ziemlich rasch durchs Wasser und kehren die Breitseite nach vorn. Die Drehung findet nicht regelmäßig in einer Richtung statt (Pfeffer, 1884, S. 443). Auf plötzliche Verdunkelung halten sie still und kippen um, so dass die Breitseite sichtbar wird. Auf Zulassung des Lichtes schwimmen sie weiter. Manchmal sieht man auch unregelmäßig wackelnde Bewegungen mit Rotation um eine Querachse, doch nie bei den gut schwimmenden phototaktischen Kolonien. Die Vermeidung zu heller oder zu dunkler Stellen scheint hauptsächlich durch die beschriebene Einstellung der Bewegung zustande zu kommen, das Einschwenken in die Lichtrichtung aber wie bei *Volvox* durch ungleiches Schlagen der Geißeln.

Ganz ähnlich wie *Volvox* verhält sich nach meinen Versuchen auch *Synura urella*. Der Organismus ist gleichfalls gut phototaktisch. Die Drehung verläuft meist entsprechend dem Uhrzeiger, doch manchmal auch „linksherum“. Der vorangehende Pol wechselt hier. Negative Reaktionen fand ich erst bei sehr intensivem Lichte, Schreckbewegungen konnten nicht beobachtet werden. Bei einseitig einfallendem Lichte war die Phototaxis gut ausgeprägt. Ich sammelte das Material aus dem zylindrischen Vorratsgefäße durch Abpipettieren der Flüssigkeit an der Fensterseite oben. Um einen sehr hellen Lichtfleck im mikroskopischen Gesichtsfelde sammelten sich die Kolonien unter lebhaftem Durcheinanderschwimmen schnell an. Die Körperdrehung nach Überschreitung der Lichtgrenze von Hell zu Dunkel war wenig ausgeprägt. Hier wie so oft macht die taktische Bewegung durch ihre Unregelmäßigkeit der Deutung große Schwierigkeiten. Dunkelfeldbeobachtung war wegen der Dicke der Objekte nicht gut möglich.

Andere koloniebildende phototaktische Organismen standen mir bisher nicht zur Verfügung. Die Schwärmer von *Oedogonium* und *Vaucheria* sind gegen Licht nahezu indifferent.

Bei den Bakterien findet, wie wir gehört haben, die Richtungsnahme durch eine Folge von Schreckbewegungen statt. Diese Reaktionen stellen sich als Rückzugsbewegungen mit darauffolgendem kurzem Stillstand der Geißeln dar, auf den ein Vorwärtsschwimmen in etwas abweichendem Winkel folgt.

Die Schreckbewegungen wurden von Engelmann (1888) entdeckt, von Rothert (1901) und Molisch (1907) weiter studiert. Reichert (1909) gelang es dann mit Hilfe der Dunkelfeldbeleuch-

tung, auch die Tätigkeit der Geißeln zu beobachten. Nach ihm sind diese in der Bewegung meist nach hinten gerichtet. „Das Umkehren der Bewegung vollzieht sich bei den polar begeißelten Bakterien rasch, indem sich einfach die Geißelrotation umkehrt oder bei bipolar begeißelten Bakterien, die Geißeln sich gegenseitig ablösen. Bei peritrich begeißelten Bakterien dagegen geht das Umkehren sehr langsam von statten. Die Bewegung muss erst einen Augenblick aussetzen und die Geißeln müssen die entgegengesetzte Orientierung zum Körper einnehmen“ (Reichert, 1909, S. 81). Entsprechendes hat Ülehla (1911, S. 691 ff.) gefunden.

Was die Symmetrieverhältnisse der beweglichen Bakterien anbelangt, so können z. B. Spirillen, deren schraubige Drehung nicht genau ein oder mehrere ganze Windungen umfasst, nicht als vollkommen radiär angesehen werden. Wichtiger dürfte die Richtung und die Wirkungsweise der Geißeln sein. Bei den Spirillen sind sie nach einer Seite umgebogen. Bei den beweglichen Coccen und Stäbchen kann eine Asymmetrie vor allem durch die seitliche Bewegungskomponente des schraubig gekrümmten Geißelendes zustande kommen. Welche von diesen Bau- und Bewegungsasymmetrien es sind, die die Drehungsrichtung und die erwähnte Winkelabweichung nach der Schreckbewegung in jedem einzelnen Falle bedingen, ist noch nicht völlig klar. Jedenfalls aber kommt z. B. bei zweiseitig begeißelten Spirillen die Umkehr durch die Tätigkeit des bisher ruhenden vorderen Geißelbüschels zustande. Die seitliche Abweichung muss durch den ersten lebhaften Schlag bewirkt werden. Ist der Körper dann in die mit der Vorwärtsbewegung verbundene Rotation versetzt, so heben sich die seitlichen Bewegungskomponenten auf, das Spirillum schwimmt nun geradeaus.

Bei den von Ülehla genauer verfolgten „Clostridien“ (a. a. O., S. 693 f.) ist die nicht tätige vordere (Einzel-) Geißel zurückgekrümmt. Bei der Bewegungsumkehr tritt sie in Aktion, indem sie sich in die Verlängerung des Körpers einstellt. Hiermit muss eine seitliche Verschiebung verbunden sein. Ähnlich werden sich die übrigen Bakterien verhalten, über die bei Reichert (1909) manche Angabe nzu finden sind.

Es ist noch viel zu tun, bis alle Bewegungserscheinungen in ihrer räumlichen Anordnung auf eine morphologisch-physiologische Grundlage zurückgeführt sind.

Ganz ähnlich wie die Bakterien verhalten sich nach Kusano (1909, S. 32 ff.) die Schwärmer der Myxomyceten. Die chemotaktische Ansammlung kommt durch Schreckbewegung zustande. Beim Verlassen der Reizlösung, in die sie durch Zufall geraten, stehen die Schwärmer einen Augenblick still, drehen sich nach der Seite und schwimmen dann wieder vorwärts. Dabei „gewöhnen“ sie sich an höhere Konzentrationen des Reizstoffes, so dass die Umkehr immer näher an der Kapillarenöffnung stattfindet. Je langsamer die

Bewegungen sind, desto schlechter wird die Reaktion (1909, S. 36). Ob die Seitenabweichung stets in derselben Richtung stattfindet, ist hier wie bei Bakterien noch unentschieden. „Now, since it is difficult to distinguish a structurally defined side in the swarm-spores of Myxomycetes just as in bacteria, we cannot decide whether the reaction is similar to what takes place in the nastic movement or not. The essential difference in the motive cause of the phototaxis and topotaxis is indeed a most difficult question“ (a. a. O., S. 40). Diese Sätze kann ich nur unterschreiben.

Auch die eingeißeligen Algenschwärmer kann man wohl in diese Gruppe rechnen. Für sie habe ich nur eine einschlägige Angabe finden können. Strasburger (1878, S. 25) beschattete *Botrydium*-Schwärmer, die dem Lichte zuschwammen. „Die parallel nebeneinander laufenden Schwärmer schwenken dann plötzlich zur Seite ab, manche drehen sich selbst im Kreise; doch das dauert nur einen Augenblick und sie nehmen ihre verlassenen Bahnen wieder auf; letztere erscheinen nur im Verhältnis um so schiefer, je mehr die Lichtintensität abgenommen. Bei Helligkeitssteigerung werden die Bahnen sofort gerader, ohne dass die Schwärmer irgendwelche Erschütterung erfahren.“ Letzteres ist uns begreiflich. Eine Schreckbewegung auf Helligkeitsvermehrung wird nur bei negativ phototaktischen Schwärmern auftreten.

2. Von den Organismen der zweiten Gruppe habe ich vegetative Zellen (sogen. Zoosporen) von einigen *Chlamydomonas*-Arten und von *Haematococcus pluvialis* zu Versuchen herangezogen. Diese sind, hauptsächlich durch die Stellung der Geißeln, bisymmetrisch, bis darauf, dass der „Augenfleck“ nur in Einzahl vorhanden ist. Er scheint stets in der durch die Geißelansätze gehenden Ebene zu liegen und zwar dicht unter der Zellwand. Dadurch würden die Zellen also innerlich monosymmetrisch werden. Die Bewegung wird durch die am Vorderende eingesenkten und meist etwas nach hinten gebogenen Geißeln bewirkt. Sie ist mit einer Drehung um die Längsachse verbunden. Einseitig einfallendem Lichte schwimmen die Schwärmer entgegen, auch sammeln sie sich bei Beleuchtung von oben an hellen Stellen.

Nach Jennings (1910, S. 223) reagieren *Cryptomonas*, *Chlamydomonas* und die Schwärmsporen von *Cutleria* so wie *Euglena*, d. h. „stufenweise, mit einer Reihe von Probierversuchen“. Strasburger (1878, S. 24) beobachtete Schwärmer von *Haematococcus*, die nach einer Veränderung der Lichtintensität zum anderen Tropfenrande schwammen. Er sah sie „in ihrem Wege einhalten und nach verschiedenen Schwankungen in die durchlaufenen Bahnen zurückkehren“.

Meine Versuche zur Aufdeckung einer Übergangsreizbarkeit zeigten, dass eine solche vorhanden, aber wenig ausgeprägt ist, viel

weniger als bei *Euglena*-Arten. Wird ein heller Fleck im dunklen Gesichtsfelde erzeugt, so sammeln sich die Schwärmer in ihm. Bei Überschwimmen der Grenze von Dunkel zu Hell findet keine Veränderung der Schwimmrichtung statt, überhaupt keine sichtbare Reaktion. Individuen, die das helle Feld zu verlassen im Begriffe sind, überschreiten gewöhnlich die Grenze, falls sie nicht in ziemlich schrägem Winkel auf sie treffen. Sind sie ins Dunkle zurückgekehrt, so drehen sie früher oder später um und gelangen wieder ins Helle. Die Reaktion beim Übergange von Hell zu Dunkel besteht, falls sie eintritt, in einer Körperwendung nach dem Hellen zu, wobei keine auffällige Erweiterung der Rotation des Körpers stattfindet. Auf plötzliche starke Verdunkelung des vorher sehr hellen Gesichtsfeldes mit Hilfe einer roten Glasscheibe sieht man vielfach nur einen vorübergehenden Stillstand der Geißelbewegung, aber keine Richtungsänderung des Körpers. Werden die Schwärmer, die in gutem Mikroskopierlicht annähernd gerade oder gebogene Bahnen durchlaufen, plötzlich grell beleuchtet, so hören sie durch Festkleben der Geißeln bald mit der Bewegung auf, um bei nicht zu spät erfolgender Herabsetzung der Helligkeit wieder beweglich zu werden.

Diese Versuche werden mit Hilfe des Projektionsapparates gemacht, dessen 40ampèrige Bogenlampe durch den Kondensor ein grelles Bild des Lichtbogens auf dem Spiegel des Mikroskopes erzeugte. Das Auge wurde durch ein Käppchen auf dem Okular geschützt, das eine dunkelgrüne und eine dunkelrot gefärbte Gelatinescheibe enthielt. Der Spiegel war oberflächlich versilbert, um doppelte Bilder der Lichtquelle zu vermeiden. An die Stelle des Beleuchtungsapparates kam ein schwaches achromatisches Objektiv, mit Hilfe dessen z. B. ein rundes Loch in einer rotgelb oder rubinrot gefärbten Gelatineschicht in der Ebene des Präparates entworfen werden konnte (vgl. Pringsheim, 1908). Ein Wasserkühler mit stark laufendem Zu- und Abfluss verhinderte zu starke Erwärmung des Präparates. Die schwärmerhaltige Flüssigkeit wurde auf Objektträger gebracht, auf die eine dünne Glasplatte mit rundem Loch aufge kittet war. Diesen Hohlraum erfüllte sie ganz. Das Deckglas wurde ohne Luftblase mit Vaseline aufge kittet. In manchen Versuchen blieb es auch fort.

Weiter wurden dann Versuche angestellt mit einem fast senkrecht zur optischen Achse des Mikroskopes wenig schräg von oben einfallenden Lichtbündel, wie es am Projektionsapparat mit Hilfe einer stark konvex gewölbten Beleuchtungslinse erzeugt werden konnte. Das Licht vom Spiegel wurde durch schwarzes Papier oder eine Rubinglasscheibe abgeblendet. Die Schwärmer der Chlamydomonadaceen schwammen meist dem Lichte entgegen, einige auch in entgegengesetzter, wenige in anderer Richtung. Wurde plötz-

lich eine Rubinglasscheibe oder eine Methylorangegeelatinefilter (E. Pringsheim, 1908) in den Gang der Strahlen gebracht, so verloren die Schwimmbalnen ihre regelmäßige Richtung, ohne dass meist eine eigentliche Übergangsreaktion beobachtet werden konnte, auch wenn der Helligkeitssprung recht bedeutend war. Wurde das richtende Licht wieder zugelassen, so war fast augenblicklich die alte Ordnung wieder hergestellt. Am vorderen Rande des Präparates angelangt, blieben die meisten Schwärmer mit den Geißeln dem Lichte zugekehrt, um nach einer Drehung des Objektisches mit dem Präparate umzukehren.

Alles das sind Beobachtungen, die über das, was Strasburger gesehen hat, nicht wesentlich hinausgehen. Die von Jennings konstatierten Probierbewegungen, die denen von *Euglena* gleichen sollen, konnte ich zunächst nicht bemerken.

Diese erfolglos gebliebenen Versuche führe ich hauptsächlich deshalb an, um zu zeigen, dass bei den Chlamydomonadaceen die tatsächlich vorhandene Schreckreaktion nicht stets deutlich wird und jedenfalls nicht so leicht aufzufinden ist wie bei Euglenaceen. Um positive Ergebnisse zu erzielen, muss man frisches, gut phototaktisches Material zur Verfügung haben. In älteren Kulturen sammeln sich die Schwärmer, ebenso wie bei Euglenaceen, zwar noch allmählich im Lichte, die phototaktische Reaktion ist aber zu träge, als dass sie bei den einzelnen Individuen mit Sicherheit beobachtet werden könnte. Daher sind dann die Übergangsreaktionen, die nie so kräftig vor sich gehen wie bei *Euglena*- und *Phacus*-Arten, nicht regelmäßig zu finden.

Benutzte ich aber Material aus frischen Kulturen, die in Erdabkochung mit Kaliumnitrat sich sehr üppig vermehrten, so war die Phototaxis äußerst stark, und die Schreckbewegung konnte unter den verschiedensten Umständen mit großer Zuverlässigkeit hervorgerufen werden.

Schon ein Zuziehen der vorher offenen Irisblende genügte bei Beleuchtung mit Hängeglühlicht und Schusterkugel, um die Schreckbewegung hervorzurufen. Besser zu beobachten war das Verhalten bei plötzlichem Einschalten eines Methylorangegeelatinefilters oder einer Rubinglasscheibe. Man sah dann die geradlinig dahineilenden Schwärmer nach der Beschattung eine plötzliche Drehbewegung machen, die bei ein und derselben Art stets nach derselben Seite erfolgte und bis 180° betragen konnte.

Die klarsten Resultate gewann ich, als ich sehr gut phototaktische *Chlamydomonas*-Schwärmer aus einer jungen Kultur in Erdabkochung mit Kalisaltpeter mit Dunkelfeldbeleuchtung beobachtete. Schon bei schwacher Vergrößerung (Leitz Obj. 2, Ok. 1) sah man die Schwärmer nach der allein hell beleuchteten Mitte hinein eilen und sich in Massen dort anhäufen. Wurde eine kleine Bogen-

lampe zur Beleuchtung, und die Immersion Leitz $\frac{1}{12}$ a mit Komp.-Okular 4 oder 8 zur Beobachtung benutzt, so konnte die Bewegung und einigermaßen auch die Tätigkeit der Geißeln im Dunkelfelde verfolgt werden. Nach Einschalten eines Methylorefilters traten die oben beschriebenen Schreckbewegungen wieder ein. Dabei wurden gewöhnlich beide oder hauptsächlich eine von den vorher nur als schimmernder Rotationskegel sichtbaren Geißeln deutlicher erkennbar. Sie wurden nach vorn geschwungen und bewirkten dadurch offenbar das Zurseitenschwenken oder Umkehren.

Bei den sich lebhaft auf der Stelle drehenden Individuen, wie sie in den Präparaten immer gefunden werden, sah ich oft die Geißeln gekreuzt, so dass also die rechte nach links, die linke nach rechts hinüber geschlagen war. Ob das aber auch bei den eigentlichen Schreckbewegungen geschieht, konnte nicht entschieden werden.

Niemals sah ich bei *Chlamydomonas* auf Helligkeitsschwankungen hin die für Euglenaceen bezeichnende Kreiseldrehung, bei der der Körper mehrfach um eine Querachse rotiert. Nach Vollführung einer Wendung, die höchstens 180° , oft aber weniger betrug, wurde die Vorwärtsbewegung wieder aufgenommen. Immerhin konnte ich oft sehen, dass alle im Gesichtsfeld befindlichen Schwärmer sich auf das Einschalten der gefärbten Scheibe hin momentan drehten, ganz ähnlich wie etwa *Euglena viridis*. Sind die Schwärmer weniger gut phototaktisch, so ist die Körperwendung nur gering und kann leicht übersehen werden, besonders wenn man sie noch nicht kennt.

Schließlich beobachtete ich bei *Chlamydomonas* auch unter folgenden Umständen eine unverkennbare Schreckbewegung: Es wurde mit Hilfe einer kleinen Bogenlampe und einer Beleuchtungslinse eine sehr grelle Beleuchtung im Mikroskop erzeugt. Dann wurde auf die fast offene Irisblende des Mikroskopes ein Streifen tiefdunkelroter Gelatinefolie gelegt und zwar so, dass die Grenze zwischen hellerweißer und roter Beleuchtung in die Mitte des Gesichtsfeldes fiel. Die Schwärmer schrakten fast alle beim Übergang von weiß zu rot zurück, indem sie unter Vorwärtsschnellen der Geißeln einen Augenblick schräg rückwärts schwammen, still hielten und in scheinbar beliebiger Richtung weiter eilten. Der Vorgang ähnelte dem bei Bakterien, z. B. bei Purpurbakterien in der „Lichtfalle“ zu beobachtenden.

Um mich gerade bei diesen für die behandelte Frage so wichtigen Objekten nicht auf eine einzelne Reizbeantwortung zu verlassen und zu zeigen, dass die Art der Reaktion gegenüber verschiedenen Anlässen dieselbe ist, zog ich auch chemische Reize in den Kreis meiner Versuche.

Schon durch Pfeffer (1884, S. 444) und Massart (1889, S. 559) war bekannt, dass die osmotaktische Reaktion der Volvocineenschwärmer phobotaktische Gestalt annimmt, die nach Massart

der Schreckbewegung der Bakterien ähnelt. Für die Chemotaxis lagen keine Angaben vor.

Die Schwärmer von *Chlamydomonas* reagieren, wie wir durch Frank (1904) wissen, auch chemotaktisch. Wollte ich feststellen, ob hierbei eine tropistische oder eine Übergangsreizbarkeit vorliegt, so musste für eine schnelle aber diffuse Änderung in der chemischen Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit gesorgt werden, da örtliche Verschiedenheiten schwer mit der nötigen Sicherheit zu erzielen sind. Eine solche konnte nur mit Hilfe von gasförmigen Stoffen bewirkt werden (Rothert, 1901, S. 400). Ich wählte die Dämpfe von Essigsäure, Ammoniak, Chloroform und Äther. Zu den Versuchen diente eine unten auf einen Objektträger aufge kittete Gaskammer, die oben das Deckglas mit einem Hängetropfenpräparat trug. Durch die Kammer konnte mit Hilfe eines Gummigebläses ein Luftstrom getrieben werden, der entweder eine Waschflasche mit der verdünnten Lösung der obigen Substanzen durchstrich oder — nach Umstellung eines Dreiweghahnes — eine Flasche mit destilliertem Wasser. Die Verdünnungen wurden empirisch so hergestellt, dass die Schwärmer in den die Dämpfe aufnehmenden Hängetropfen nach kurzer Einwirkung ihre Bewegung einstellten und sie nach darauffolgender Durchlüftung wieder aufnahmen. Bei Chloroform und Äther konnte das mehrmals wiederholt werden, bevor die Organismen zugrunde gingen.

Auch hier zeigten zunächst weder *Chlamydomonas* noch *Haematococcus* eine sicher als Schreckbewegung anzusprechende Reaktion, wie sie z. B. bei *Euglena gracilis* unter entsprechenden Umständen mit größter Eleganz auftrat. Ich sah nur, und zwar in der Mehrzahl der Fälle, dass eine Geißel vor der anderen ihr Spiel aufgab und der Schwärmer dadurch im Kreise herumgetrieben wurde. Bald darauf erfolgte dann völliger Stillstand, häufig unter Abwerfen der Geißeln. Blieben diese aber erhalten, so begann die Bewegung nach dem Verjagen der schädlichen Dämpfe sehr bald mit einem Züngeln der Geißelenden, worauf der Schwärmer davonschwamm. Dies Wiederauflebenlassen gelang mit den Narkoticis sehr viel besser als mit der Essigsäure und dem Ammoniak, die sich nicht so schnell wieder verjagen ließen. Die Reaktionsweise war bei *Haematococcus pluvialis* dieselbe wie bei einem relativ großen runden *Chlamydomonas*, wohl *Chl. Braunii*. Bei *Haematococcus* konnte ich überhaupt niemals eine ganz zweifellose Schreckbewegung feststellen. Auch unter den *Chlamydomonas*-Arten reagieren, wie es scheint, nicht alle gleich deutlich auf Übergangsreize. Am besten sah ich die Schreckreaktion außer bei der schon erwähnten Form aus Erdabkochung mit Salpeter an einer kleinen elliptischen *Chlamydomonas*-Art, die in einer Kultur mit Stärke spontan auftrat und sehr beweglich war. Bei dieser konnte mit dem erwähnten Apparat

und ebenso unter Benutzung von Kapillaren mit Lösungen, die eine negativ osmotaktische Reaktion hervorriefen, eine Schreckbewegung erzielt werden.

Ähnliche Beobachtungen liegen von Úlehla (1911, S. 698) vor, nach dem *Chlamydomonas* „mit einer prompten Reaktion im Sinne von Jennings antwortet“. Er hat auch die Schreckbewegungen genau verfolgt.

Dass ich die Existenz einer echten Phobotaxis durch direkte Beobachtung nicht überall mit Sicherheit nachweisen konnte, dafür liegt der Grund offenbar in der Schnelligkeit und Sicherheit der Reaktion. Das Wenden und Umkehren erfolgt hier fast momentan, eine Nachwirkung ist nicht zu sehen. Daher hat ein diffuser Wechsel der Reizintensität meist keine Nachwirkung, wie sie bei *Euglena* als Schreckbewegung in die Erscheinung tritt. Nur bei besonders intensiven Übergangsreizen wird eine Schreckreaktion ersichtlich. Die angeführten Beobachtungen aber und die früher aufgezählten allgemeinen Gründe sprechen wohl doch dafür, dass auch hier ein zeitlicher Wechsel den Reizanlass abgibt, als dessen Folge uns nur scheinbar eine topotaktische Reaktion entgegentritt.

In diese Gruppe gehören wohl auch die symmetrischen zweigeißeligen Schwärmer von *Saprolegnia*, für die keine eingehenderen Beobachtungen vorliegen, die aber Rothert (1901) zu den typisch topotaktischen Objekten rechnet. Wie Jennings (1910, S. 187) betont, ist die Untersuchung wegen der Kleinheit und Schnelligkeit der Objekte schwer.

Leider ist es auch Úlehla (1911, S. 649) nicht gelungen, die Geißelbewegungen der *Saprolegnia*-Schwärmer ultramikroskopisch zu studieren, so dass hier eine Lücke bleibt. Dagegen hat derselbe Forscher bei den zweigeißeligen Schwärmern von *Ulva* und *Colcochacte* (a. a. O., S. 704 und 705) eine echte Schreckbewegung aufgedeckt, bei der die Bewegungsorgane nach vorn geschneilt werden, so dass der Körper einen Rückstoß bekommt. Entsprechend dürfen sich wohl alle nach demselben Prinzip gebauten Algenschwärmer verhalten. Für einige scheint Úlehla (a. a. O., S. 703) entsprechende Beobachtungen gemacht zu haben.

Abgesehen von der geringeren Nachwirkung einer Veränderung der Reizintensität, kommt bei den Organismen der zweiten Gruppe die Einstellung in die Lichtrichtung oder die chemotaktische Reaktion genau so zustande, wie sie für *Euglena* durch Jennings genau studiert worden ist und wie sie im folgenden beschrieben werden soll. D. h. die Körperwendungen, die an sich nichts mit der Reizrichtung zu tun haben, werden so oft wiederholt, bis die Schwimmbahn dem Reiz entsprechend verändert ist.

3. Die dritte Gruppe, die der dorsiventralen Schwärmer, enthält jene Organismen, für die die Phobotaxis am leichtesten nachzuweisen ist, nämlich die Flagellaten vom Typus der Euglenen. Über ihren Bewegungsmodus sind wir durch die Untersuchungen von Engelmann, Jennings und Molisch gut unterrichtet. Nur das Wesentlichste soll hier herangezogen werden.

Bei den während der Vorwärtsbewegung rotierenden Organismen wird durch die Drehung eine gleichmäßige Beeinflussung durch ein in der Schwimmrichtung wirkendes Reizagens erzielt. So sind z. B. bei einem phototaktischen Schwärmer, der in der Lichtrichtung schwimmt, keine Differenzen in der Menge der vom ganzen Körper oder von einem Punkt der Oberfläche in der Zeiteinheit aufgefangenen Lichtmenge vorhanden. Er verhält sich, als würde er am Klinostaten gedreht. Wenn man die bei der Drehung um 360° durchlaufenen Phasen als zusammengehörig betrachtet, so ist gewissermaßen durch die Rotation aus den unsymmetrischen ein radiärer Organismus geworden. Bilden dagegen Schwimm- und Reizrichtung einen Winkel miteinander, so ist die Symmetrie aufgehoben, ein bestimmter Körperpunkt durchläuft einen Kreis, dessen Ebene nicht mehr senkrecht zu der Einwirkungsrichtung des Reizagens steht und wird sich deshalb bald von der Reizquelle entfernen, bald ihr nähern, wodurch er in einem der Intensität nach abgestuften Reizfelde einem zeitlichen Wechsel der Reizstärke unterliegt. Man denke wieder an einen phototaktischen Schwärmer, bei dem etwa die lichtempfindlichste Stelle³⁾ vor dem Augenflecke läge. Diese würde dann von dem roten Pigmente bald beschattet, bald freigelassen, wodurch sie einer der Intensität nach rasch wechselnden Beleuchtung unterläge. Aber auch ohne Augenfleckfarbstoff und selbst ohne örtlich beschränkte Lichtempfindlichkeit wird eine zeitliche Veränderung der aufgefangenen Lichtmenge an bestimmten Oberflächenteilen nun unvermeidlich sein, nur dass sie bei derartigen Organismen geringer ausfällt. Ähnliche Überlegungen gelten für einen chemotaktischen Schwärmer bei ungleicher Verteilung eines Reizstoffes. Nehmen wir einen positiv chemotaktischen Organismus in einer Flüssigkeit mit schichtenweise abgestufter Reizstoffkonzentration an. Schwimmt er senkrecht zu den Schichten und der höheren Konzentration zu, so wird ein Punkt der Oberfläche bei der Drehung immer dieselbe oder allmählich steigende Konzentration treffen. Schwimmt er aber in anderer Richtung, so kann der Punkt aus stärkerer in schwächere Lösung geraten. Das gilt für alle Oberflächenteile.

Nimmt man nun an, dass der zeitliche Wechsel der Reizintensität als Übergangsreiz eine Bewegung zur Folge hat, deren Art

3) Wie bei *Euglena* nach Engelmann.

durch den Bau des Organismus festgelegt ist, so kommt man im Sinne der Jennings'schen Auffassung zu einer Theorie der taktischen Richtungsbewegungen auf Grund der „Schreckreaktion“. Solche Schreckbewegungen müssen dann Veränderungen in der Richtung der Körperachse darstellen, die so oft wiederholt werden, bis die Einstellung der Rotationshauptachse in die Richtung des Reizagens erfolgt ist. Die Körpereinstellung beruht auf der Ausführung mehrerer Schreckbewegungen bis zur Erreichung des Zieles.

Beobachtungen habe ich an einer großen Anzahl von Euglenen- und Phacus-Arten angestellt. Bei den stark metabolischen Arten, wie *Euglena viridis*, *gracilis*, *variabilis* etc. ist mit der Schreckbewegung auf plötzliche Verdunkelung, z. B. mit Hilfe einer rubinroten Scheibe, meist eine Einkrümmung des Körpers verbunden, wie ich das schon früher beschrieben habe (1908, S. 562). Die Drehung wird mehrmals ganz schnell hintereinander wiederholt, sie wird zur „Kreiselrotation“. Ziemlich plötzlich, bei Zulassung des Lichtes früher, streckt sich der Körper und die Vorwärtsbewegung wird wieder aufgenommen. Die wenig metabolische *Euglena acus* dreht sich weniger. Bei dieser sah ich nie eine Wendung um 90° , sondern nur ein Stutzen unter Erweiterung des Rotationstrichters auf etwa 30° und auch das nur, wenn sie dem im kleinen Winkel auffallenden Lichte entgegenschwamm, nicht aber bei Beleuchtung von unten. Im übrigen schwamm und reagierte sie sehr elegant auf Lichtreize. Bei *Phacus pyrum* konnte besonders schöne Schreckbewegung mit mehrmaliger Rotation beobachtet werden⁴⁾. Auch bei mehreren anderen Flagellaten, z. B. *Cryptomonas*, sah ich Schreckbewegungen, doch habe ich die Arten nicht bestimmt, auch die Erscheinungen nicht weiter verfolgt, da über das Vorhandensein der Schreckreaktionen nach Uehla's Befunden (1911, S. 668 ff.) kein Zweifel bestehen kann.

Mit Dunkelfeldbeleuchtung ist an den meisten Euglenaceen wenig zu sehen, weil die bogig nach rückwärts geschlagene Geißel sich sehr schnell bewegt und von dem stark leuchtenden Körper überstrahlt wird. Bei *Euglena acus* sah ich oft ein paar in relativer Ruhe befindliche Schleifen der Geißel nahe dem Vorderende, während der Rest unsichtbar blieb. Hieraus lassen sich natürlich keine Schlüsse auf die Mechanik der Bewegungen ziehen. Sonst wurde bei *Euglena viridis* und *variabilis*, sowie bei *Phacus pyrum* im Moment des Beginns der Schreckbewegung die Geißel oft sichtbar, um aber gleich wieder durch die Schnelligkeit des Schwingens dem Auge zu entschwenden. Bei *Euglena deses*, die ich nie mit Geißeln

4) Einmal zählte ich, wie oft sich ein Exemplar nach dem Einschalten einer gelbroten Scheibe drehte. Ich kam auf 75mal, wartete aber das Ende nicht ab, sondern ließ wieder weißes Licht zu und sah den *Phacus* weiterschwimmen als wäre nichts geschehen.

gesehen habe, beobachtete Ülehla (1911, S. 674), dass die Schreckreaktion durch plötzliche Richtungsänderung der Geißel zustande kommt.

4. Von den zur vierten Gruppe gehörenden, den unsymmetrisch gebauten Schwimmern sind die Infusorien von Jennings, die Spermatozoen der Farne von Hoyt als phototaktisch entlarvt worden. Ihre Reaktionsweise weicht in nichts wesentlichem von der von *Euglena* ab. Für die Samenfäden der Charen und der Laubmoose stehen Untersuchungen noch aus, doch spricht die Analogie mit denen der Farne im Bau und in der ohne weiteres sichtbaren Bewegungsart dafür, dass sie auch im Verhalten mit ihnen übereinstimmen, um so mehr, als Ülehla (1911, S. 725) bei den *Marchantia*-Spermatozoiden eine echte Schreckreaktion fand.

Für Peridineen habe ich nur wenig Angaben finden können. Küster (1908, S. 353 und 360) fand bei dem von ihm kultivierten *Gymnodinium fucorum* offenbar sehr deutliche Schreckbewegungen, die auf mechanische und osmotische Reize hin ausgeführt wurden. Phototaxis gibt z. B. Ohno für ein *Gymnodinium* an. Eine ähnliche Art, deren Name nicht festgestellt wurde, stand mir aus einem Schilftümpel des Hallischen Gartens zur Verfügung. Die Versuche wurden im November 1911 und April 1912 angestellt. Auch meine Gymnodinien waren gut phototaktisch. Im Kulturzylinder, in dem sie sich mit Wasser vom Standorte wochenlang hielten und vermehrten, bevorzugten sie die oberen Wasserschichten auf der Fensterseite. Auch sammelten sie sich z. B. in der Engelmann'schen Lichtfalle. Dabei konnte ich regelmäßig bei dem Übergang aus dem Hellen ins Dunkle eine Schreckbewegung beobachten, die ähnlich wie bei Euglenen in einer erweiterten Rotation der Körperachse unter Verlangsamung des Vorwärtsschreitens bestand, aber niemals wie dort bis zur Kreiseldrehung ging. Außerdem konnten die Schwärmer eine Strecke weit zurückfahren. Bei Dunkelfeldbeobachtung mit Hilfe des Leitz'schen Spiegelkondensors und der Immersion $\frac{1}{12}$ a sammelten sich die Gymnodinien in dem von einer kleinen Bogenlampe entworfenen Lichtfleck. Dabei konnten die Längsgeißeln gut verfolgt werden; die Quergeißeln dagegen sah man nur wie eine undulierende Membran flimmern. So viel konnte ich deutlich erkennen, dass die kräftige Längsgeißel beim Geradeauschwimmen fast unbeweglich nachgeschleppt wird und höchstens in einem ganz engen Kegel schwingt. Da die motorischen Geißeln sonst überall so schnell schlagen, dass man sie kaum sieht, so kann man daraus wohl schließen, dass die Längsgeißel bei der Vorwärtsbewegung keine große Rolle spielt, so dass die Quergeißel die Rotation und die Vorwärtsbewegung bewirken muss. Die Schleppegeißel kommt bei den Körperwendungen in Funktion und be-

tätigt sich als sehr wirksames Steuer, das rasche Körperwendungen erlaubte. So erklärt sich auch die nicht übermäßig schnelle, aber sehr elegante Schwimmweise. Es wäre das eine Bestätigung der Ansicht von Bütschli (Oltmanns, 1904, S. 44). Ob andere Arten in der Weise, wie es Schütt annimmt und wie das z. B. auch bei Lemmermann (1910, S. 590) beschrieben ist, hauptsächlich durch Kegelschwingungen der Längsgeißel vorwärts kommen, muss vorläufig unentschieden bleiben.

Unter dem Deckglase und bei Erwärmung werden die Gymnodinien bald unbeweglich. Letzteres wurde durch Einschaltung einer Kuvette mit verdünntem Kupferoxydammoniak vermieden. Ich bekam so ein sehr angenehmes Licht für Dunkelfeldbeobachtung. An den stillliegenden Exemplaren habe ich niemals etwas von den Geißeln entdecken können. Auch verquollen diese Individuen immer sofort, wie das ja auch von anderen Peridineen-Arten bekannt ist.

Alles in allem kann zwischen der dritten und vierten Gruppe kein tiefgreifenderer Unterschied in der Reaktionsweise gefunden werden. Der Grad der Asymmetrie weist aber auch alle Übergänge auf. Stärker unregelmäßige Organismen standen mir bisher nicht zur Verfügung.

Blicken wir zurück, so ist der Nachweis einer für phototaktische Reaktionsweise ausreichenden Übergangsreaktion oder Schreckbewegung unter allen untersuchten Organismen nur für die Kolonien der Volvocaceen und von *Symura* nicht zu erbringen gewesen. Dies sind aber gleichzeitig die einzigen wirklich radiär gebauten Objekte, die außerdem aus vielen Individuen zusammengesetzt sind. Würde bei ihnen eine plötzliche diffuse Beschattung die gleiche Schreckreaktion aller Einzelgeißeln bewirken, so brauchte deshalb doch keine Wendung oder Rückwärtsbewegung zu erfolgen. Antwortet aber jedes einzelne beschattete Individuum mit einem stärkeren Geißelschlag, so muss bei seitlicher Beschattung durch den Körper selbst, eine Wendung erfolgen, die der Lichtrichtung zuführt. Ich will nicht behaupten, dass wirklich die Einzelzellen in dieser Weise selbständig reagieren. Es liegt mir nur daran, zu zeigen, wie trotz mangelnder Schreckbewegung doch zeitliche Intensitätsschwankungen die Richtungsbewegungen veranlassen könnten. Immerhin ist gerade hier die örtliche Intensitätsdifferenz als Reizanlass auch ganz einleuchtend. Bei sehr schneller Folge von Perzeption und Reaktion, also kurzer Reaktionszeit, wäre die Rotation um die Längsachse kein Hinderungsgrund.

Von den übrigen Organismen, die alle eine mehr oder weniger deutliche Schreckreaktion aufweisen, vollführen die annähernd radiären meist eine Rückzugsbewegung, die mehr oder weniger unsymmetrisch gebauten aber eine Dreh- bis Kreiselbewegung. Im einzelnen kommen sehr große Verschiedenheiten vor, die nur durch

genaues Studium des Baues und der Geißeltätigkeit aufgedeckt werden können.

Nach der Art der Reaktion wäre vielleicht an Stelle der obigen vorläufigen Vierteilung eine solche in drei Gruppen zu empfehlen:

1. Radiärer Körperbau, Reaktion durch Körperwendung: Die Coenobien der Volvocaceen und die ähnlich gebauten Flagellatenkolonien, wahrscheinlich auch die Schwärmer von *Vaucheria*.

2. Körper radiär, Bewegungssystem durch die Geißeln asymmetrisch mit Rückzugsbewegung auf Übergangsreize: Die niedrig stehenden Bakterien und Myxomycetenschwärmer, sowie etwa die von *Botrydium*.

3. Mehr oder weniger unsymmetrisch gebaut, mit Schreckreaktion, die aus Wenden, Kreisen, Zurückfahren zusammengesetzt ist, mit verschieden starker Betonung dieser einzelnen Bewegungsfaktoren: Infusorien, Flagellaten, Peridineen, Spermatozoen der Archeogniaten u. s. f.

Hierzu käme dann vielleicht noch als vierte Gruppe die der nichtrotierenden Organismen, über die keine Beobachtungen vorliegen. Über die gleitenden und kriechenden Diatomeen, Desmidiaceen, Oscillariaceen, die meist phototaktisch sind, möchte ich mich hier nicht auslassen, da nichts für unsere Frage verwertbares bekannt ist.

Durch die vorliegenden Erörterungen soll nicht an Stelle des Dogmas von der tropistischen (topischen) Reaktionsweise nun das Dogma von der Schreckbewegung gestellt werden. Nur, dass beides zusammen bei demselben Individuum vorkommt, scheint wenig wahrscheinlich, weil ein bestimmter Organismus bei relativ einfachem Bau nur einen von der Bewegungsart abhängigen Reaktionsmodus besitzt. Im übrigen herrscht die größte Mannigfaltigkeit, eine sehr viel größere wohl als man vorläufig weiß, der nur durch Einzelbeobachtungen beizukommen ist.

Für diese ist in der Dunkelfeldbeleuchtung ein gutes Hilfsmittel gegeben. Doch macht die Schnelligkeit der Bewegung bei der Untersuchung große Schwierigkeiten, die wohl ebenso wie bei der Analyse etwa des Vogelfluges nur durch Momentphotographie, am besten mit Hilfe des Kinematographen überwunden werden können. Ob dazu die technischen Hilfsmittel heute schon ausreichen, entzieht sich meiner Kenntnis. Jedenfalls sind Theorien über Richtungsbewegungen ohne genauere Kenntnis der Schwimmweise niemals endgültig. So konnten für manche Objekte leider auch nur Wahrscheinlichkeitsgründe dafür angeführt werden, dass es vorwiegend der zeitliche Wechsel der Reizintensität ist, der den Reizanlass darstellt. Ob nicht für die radiären Organismen doch vielleicht die Vorstellung von der ausschlaggebenden Bedeu-

tung der örtlichen Intensitätsdifferenzen des Reizmittels Geltung hat, konnte nicht endgültig entschieden werden.

Literaturübersicht.

- Engelmann, Th. W. Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Botan. Zeit., Bd. 46. 1888.
- Frank, Th. Kultur und chemische Reizerscheinungen der *Chlamydomonas tingens*. Botan. Zeit., Bd. 62. 1904.
- Fuhrmann, F. Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 25. 1909.
- Hoyt, W. D. Physiological aspects of fertilization and hybridization in ferns. Botanical Gazette, vol. 49. 1910.
- Jost, L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena 1908.
- Jennings, H. S. Studies on reactions to stimuli in unicellular Organisms I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria. Journal of Physiology, Vol. 21, S. 258. 1897.
- Das Verhalten niederer Organismen. Übersetzt von E. Mangold. Leipzig und Berlin 1910.
- Küster, E. Eine kultivierbare Peridinee. Arch. f. Protistenk., Bd. 11. 1908.
- Kusano, S. Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarmspores of Myxomycetes. Journal of the College of Agriculture. Imp. Univ. of Tokyo, Vol. II. 1909.
- Lemmerman, E. Algen I. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Bd. III. 1910.
- Massart. Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines. Archives de Biologie, Bd. IX. 1889.
- Molisch, H. Die Purpurbakterien. Jena 1907.
- Oltmanns, F. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I. Jena 1904.
- Pfeffer, W. Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen I, Leipzig 1881—85, S. 363. 1884.
- Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuchungen aus dem botan. Inst. zu Tübingen II, Leipzig 1886—88, S. 582. 1888.
- Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II. 1904.
- Pringsheim, E. G. Über die Herstellung von Gelbfiltern u. s. f. Ber. d. deutsch. botan. Ges., Bd. XXVIa. 1908.
- Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- Reichert, K. Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 51. 1909.
- Rothert, W. Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, S. 371. 1901.
- Strasburger, E. Wirkung der Wärme und des Lichtes auf Schwärmosporen. Jena 1878.
- Úlehla, V. Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Centralbl. Bd. 31. 1911.

Bemerkungen zur autokatalytischen Theorie des Wachstums.

Von W. Moeser. Berlin-Steglitz.

In der neuesten Zeit hat sich immer mehr die Anschauung geltend gemacht, dass das Wachstum einen autokatalytischen Charakter habe. Dies ist wohl zu nicht geringem Teile dem Erfolge zuzuschreiben, den Brailsford Robertson¹⁾ mit der Anwendung der

1) Arch. f. Entw.-Mech. 1908, XXV, S. 581.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Pringsheim Ernst Georg

Artikel/Article: [Das Zustandekommen der taktischen Reaktionen. 337-365](#)