

## Versuche über Stereoverhalten der Oscillarien.

Von Günther Schmid, Halle a. S.

(Mit 5 Abbildungen.)

Die Oscillarien sind auf die Oberfläche von Körpern angewiesen. Ohne feste oder entsprechende Unterlagen können sie sich nicht vorwärts bewegen. Mich hat die Frage beschäftigt, ob diese Lebewesen zu den stereotaktischen bezw. stereotropen zu zählen sind, oder wie etwa sonst die Mannigfaltigkeit der Bewegungsformen auf den Körperoberflächen zustande kommt.

Schier unablässig sich teilend und durch Abtrennen neuer Fadestücke mit großer Geschwindigkeit für Ausbreitung der ohnehin beweglichen Fäden bemüht, überziehen die Oscillarien an den Orten ihres Vorkommens oft große Flächen des Wassers, des Gewässergrundes, der Pflanzen und Steine. Auf feuchtem Erdboden oder in Kulturen auf Gips und Gallertunterlage bekleiden sie wie ein Gespinst die Oberflächen, jede Unebenheit des Grundes im Wachsen oder Bewegen berücksichtigend. Mit Vorliebe liegen sie zu parallelfädigen Strängen nebeneinander oder umschlingen sich gegenseitig zu tauartig gedrehten dicken Fäden. An künstlichen Glasfäden klettern sie geradezu wie Windpflanzen empor. Mancher Beobachter mag da zu dem Urteil gekommen sein, daß die Oscillarien stereotropische Eigenschaften haben. Es ist das auch in der Literatur schon ausgedrückt worden. Ich erinnere mich z. B. dieser Vermutung von Seiten E. G. Pringsheim's, der sie allerdings sehr vorsichtig ausspricht. Von den literarischen Belegen soll aber hier abgesehen werden. Sie fußen alle lediglich auf weiter nicht geprüften groben Beobachtungen.

Stereotropismus oder Stereotaxis sind ein besonderer Fall der Kontaktreizbarkeit. Botanischerseits hat man bisher den Begriff kaum angewendet, einfach in erster Linie deswegen nicht, weil bemerkenswerte Beispiele für die Erscheinungen nicht vorliegen. Für die Tiere gibt es deren mehrere. J. Dewitz entdeckte 1885, daß Spermatozoen von *Periplaneta orientalis* trotz fortwährender Bewegung innerhalb ihrer Lebensflüssigkeit nicht imstande sind, irgendeine Körperoberfläche zu verlassen um in die freie Flüssigkeit zu wandern. Unmöglich können sie sich z. B. von der Oberfläche einer kleinen Glaskugel, den Wänden eines Gefäßes oder von dem Oberflächenhäutchen eines Tropfens befreien. J. Loeb vermehrte solche Beobachtungen für gewisse Schmetterlinge, marine Anneliden und den Regenwurm, für *Tubularia* und andere Polypen und nannte das Reizverhalten 1889 Stereotropismus.

Loeb unterscheidet positiven und negativen Stereotropismus. Die Begriffe bedürfen keiner Erläuterung.

Lassen sich die oben für Oscillarien erwähnten Erscheinungen auf der Grundlage von Lebensvorgängen für einen Stereotropismus oder eine Stereotaxis auswerten?

Zum allgemeinen Verständnis ist zu wiederholen, daß die Oscillarien ohne Unterlage zur Vorwärtsbewegung unfähig sind. Ferner ist vorauszuschicken, daß sie beim Kriechen um die Längsachse sich gleichmäßig drehen, wobei ein mehr oder weniger langes Stück des jeweils vorderen Fadenendes gleichsinnige freie Schwingungen vollführt, die in Verbindung mit der gleichzeitigen Vorwärtsbewegung Schraubenlinien beschreiben. Die Schwingungen müssen nicht notwendig sein. In Wasser sind sie meist vorhanden und haben daher diesen Lebewesen den Namen gegeben (Oscillarien, Schwingfäden), auf Gallertunterlage (Agar, Gelatine, Kieselgallerte) unterbleiben sie. Das hängt immer davon ab, ob das Vorderende mit dem allseits den Faden umkleidenden Schleim der Unterlage gut anhaftet oder nicht. Der Schleim ist Bewegungsmittel. Wie die Mehrzahl der bewegungsfähigen niederen Organismen (Bakterien, Flagellaten, Schwärmsporen, Protozoen u.s.f.) zeichnen sich auch die Oscillarien durch Umkehrbewegungen aus: nachdem sie eine Zeitlang vorgewandert sind, schalten sie um und kriechen in derselben Weise zurück. Vor- und Rückbewegung stehen aber, zum mindesten, soweit es die nachher zu Versuchen verwendete *Oscillatoria curviceps* betrifft, nicht in einem einfachen Wegverhältnis zueinander. In der Regel übertrifft die eine Richtung die andere um das Vielfache der Wegstrecke. Weiteres über den Bewegungsmechanismus zu sagen ist hier nicht nötig. Einige Arbeiten aus letzter Zeit (Fechner, Harder, Schmid I) beschäftigen sich ausführlich damit.

Von vornherein müssen für die Entscheidung über ein etwa vorhandenes Stereo-Reizverhalten am geeignetsten die größten Arten dünken, solche, die mit bloßem Auge gut gesehen werden können. Ich arbeitete mit *Oscillatoria curviceps* Ag. Diese Form ist etwa 20  $\mu$  dick, und, was hier beachtenswert in Frage kommt, hat die beträchtliche Länge von gewöhnlich 4—7 mm. Die Fäden sind braun, heben sich so von einer weißen oder lichten Unterlage (Gallerte) sehr gut ab. Makroskopisch ist jeder Faden gut zu sehen. Sie sind ganz gerade, mit einer leichten hakenförmigen Krümmung an jedem Ende. Sie sind elastisch; jede künstlich erzeugte Biegung wird sofort durch Zurückschnellen in die gestreckte Lage ausgeglichen. *Oscillatoria curviceps* Ag. kommt auf Erde in Blumentöpfen vor.

Soll die Möglichkeit des Stereotropismus bei *Oscillatoria* erörtert werden, ist es nicht gleichgültig, welche Unterlage zur Bewegung in Frage steht. Ein vorzüglicher Boden ist Agargallerte, in verschiedenen Dichten (etwa 1, 2, 3 bis 5 %). Es soll hier nur über das Verhalten zum Agar gehandelt werden. *Oscillatoria curviceps* Ag. kriecht darauf so schnell hin, daß bei Zimmerwärme bereits nach einer halben Stunde Ortsveränderungen gesehen und makroskopisch gemessen werden können. Bei der Fortbewegung gräbt der Faden mit Hilfe eines agarlösenden Fermentes einen Graben in die Unterlage. (Correns, Richter, Harder, Schmid.) Er verläuft selten geradlinig, in größerer Strecke betrachtet, zieht er in einem rechtsgewandten Bogen hinter dem Faden

her (vergl. Schmid I, S. 350 ff. und II). Das alles ist für die Lösung der hier gestellten Fragen günstig. Indem nachfolgende Versuche das Vorhandensein stereotropischer und stereotaktischer Reizerscheinungen für Oscillarien eindeutig verneinen, bereichern sie andererseits unsere Erfahrungen und Kenntnisse über das Bewegungsverhalten in anderer Richtung.

Wie könnten Stereotropismus oder Stereotaxis ausgeprägt sein? Offenbar in der Weise — und dies wäre der Fall des Tropismus —, daß der einzelne Faden über der Unterlage hinkriechend auf alle Winkelverschiedenheiten und Rundungen mit entsprechenden Reizkrümmungen antwortet. Er verließ niemals die Oberfläche, indem er etwa dort, wo die gerade Fläche unterbrochen ist, in die Luft oder das umgebende Wasser mit einem Teile seines Körpers hervorragte. Doch könnten die Erscheinungen auch phobischer Natur sein und derart ihren Ausdruck finden, daß der Oscillarienfaden infolge haptischer Reize außerstande wäre, aus einer Spalte oder Röhre, die seinen Körper allseitig berühren, ganz hervorzukriechen<sup>1</sup>). (Es ist selbstverständlich, alle anderen Reize, die in besonderen Fällen denselben Erfolg zeitigen würden, bei den Untersuchungen auszuschalten.) Andere Möglichkeiten kommen für Stereotropismus und -taxis nicht in Frage. Sie fallen sonst unter den allgemeinen Haptotropismus (= Thigmotropismus), der übrigens für die Oscillarien ganz unerforscht ist.

### Stereotaxis.

Es ist der bei weitem leichtere Teil der Untersuchung über die zweite eben genannte Möglichkeit, die phobische Stereotaxis, zu urteilen. Darüber diese ersten Versuche.

1. In einer Glasschale wurde auf die spiegelglatte Fläche einer 2%igen Agargallerte ein Klümpchen Oscillarienfäden (wie es entsteht, wenn man aus der Kultur mit einer Nadel mehrere zusammenhängende Fäden aushebt) gelegt. Das Klümpchen bedeckte ich mit einer viereckigen, kantig beschnittenen Scheibe (10 × 10 mm) von gleicher Gallerte. Die Scheibe war so bemessen, daß sie durch ihr Gewicht sich nicht in die nachgiebige Unterlage eindrückte und sich nicht damit an den aufliegenden Rändern für die auskriechenden Oscillarien verwickeltere Verhältnisse ergäben. Die Höhe der Scheibe von 2 mm ist geeignet; sie preßt sich mit einem gewissen Druck der Unterlage an. Die Oscillarienfäden werden oben und unten von Agarmasse berührt. Auf das Fehlen von Luftblasen wurde sorgfältig geachtet.

Bei einer Zimmerwärme von 16° C. strahlten schon nach einigen Stunden die Fäden unter der Scheibe hervor, in der gewohnten Weise; sie verließen strahlenförmig in bogigem Verlauf das Quadrat und bewegten sich unbelastet auf der freien Fläche weiter. Nach 24 Stunden

1) Kommt dies etwa bei bescheideten Formen (*Lyngbya*, *Symploca* etc.) in betracht?

habe ich unter der durchsichtigen Agarscheibe keine einzige Oscillarie mehr gesehen. Die freie Agarfläche war mit Kriechspuren überzogen, die Fäden lagen in allen Richtungen zerstreut auf der Platte, die entferntesten am Rande der Schale, d. h., in geradliniger Luftlinie gemessen, etwa 45 mm vom Rande des Agarscheibchens entfernt (drei Versuche).

2. Dasselbe Bild wird hervorgerufen, wenn man unter sonst gleichen Bedingungen die aufgelegten Oscillarien mit quadratischen Stücken aus Schreibpapier bedeckt. Unter dem Papier, das vorher durchfeuchtet wird, bleiben nur Schmutzteilchen, die vor dem Auflegen nicht entfernt worden waren. Die Oscillarien sind auf die freie Fläche ausgewandert (drei Versuche).

3. Um den Berührungsdruck zu erhöhen, preßte ich in einem dritten Fall ein Agarscheibchen von gleichen Ausdehnungen wie vorher dem Oscillarienklümpchen bzw. den auskriechenden Oscillarien besonders auf, indem ich diesmal als Unterlage einen flachen Geröllstein aus Quarz mit glatter Oberfläche wählte und die Glasschale so verschloß, daß der Deckel auf die überragende Agarscheibe drückte. Der Kieselstein war natürlich vorher benäßt worden, lag mit seinem unteren Teil in Wasser und blieb während des Versuchs in diesem feuchten Raum auf der Oberfläche feucht. Man konnte ganz so wie früher von Stunde zu Stunde das uneingeschränkte Auswandern beobachten. Schließlich umgab ein 25—30 mm breiter Kranz von Oscillarienfäden in gebogenen Strahlen die Agarscheibe; unter dem Agar blieb kein einziger Faden (zwei Versuche).

Die im Hellen ausgeführten Versuche wurden im dunkeln Raum wiederholt, mit demselben Ergebnis. Nirgends war auch ein einziger Faden auf die betreffende Agarscheibe hinaufgeklettert, was eine tropistische Krümmung im Sinne des Stereotropismus zur Voraussetzung gehabt hätte. Allerdings beschäftigen sich diese Versuche insofern mit einem Sonderfall, als der Berührungsreiz, falls er wirksam ist, nur einseitig aufgehoben wurde; auf der Unterlage blieb er bestehen. Allseits wurde nun der etwa vorhandene Reiz im folgenden ausgeschaltet.

4. Ein Agarklotz ward auf der oberen wagerechten Fläche, welche  $15 \times 15$  mm groß war, mit Oscillarienfäden belegt, darauf gleichsam als Deckel eine glattgeschnittene Agarplatte von  $1\frac{1}{2}$  mm Höhe getan und das Ganze mit einem Messer derartig beschnitten, daß Block und Deckel am Rande ringsum rechtwinklig abgegrenzt sind und auf diese Weise die Seitenwände beider Stücke genau senkrecht aufeinander stehen und jedesmal als eine Wand verlaufen. Ich wählte die ziemlich feste Gallerte von 3 %, weil eine geringer prozentige bei längerem Stehen mehr oder weniger zusammensinkt, wobei sich die Wände verkrümmen und die Kanten unscharf werden. Der Versuch geschah im trockenen Raum (Petrischale). Nach 4 Stunden waren eine Anzahl Oscillarien an den Rand gekrochen. Sie bewegten sich dann entweder längs der Kante umbiegend zwischen Block und Deckel weiter oder

hatten die Kante überschritten, waren auf die senkrechte Seitenwand gelangt und krochen dort nach oben oder unten in Bögen weiter. Nach 24 Stunden ist der ganze Klotz, Block und Deckel, mit Fäden überzogen. Zwischen Block und Deckel befanden sich nur noch einzelne Oscillarien.

5. Versuch unterscheidet sich vom vorigen dadurch, daß er im Wasser angestellt wird. Block und Deckel passen wieder genau senkrecht aufeinander. Als Agardichte wählte ich diesmal zweckmäßig 5 %. Zwei so behandelte Klötze wurden in gewissem Abstand nebeneinander auf den Boden einer Glasschale gestellt und über beide zum Beschweren ein Glasstreifen (Objekträger) gelegt. Darauf übergieß ich das Ganze vorsichtig mit Wasser. Der Glasstreifen schützte die späterhin ausstrahlenden Oscillarienfäden vor Erschütterungen, die von Luftbewegungen (Atem des Beobachters!) auf der Wasseroberfläche herrühren. Meinem Versuchsbericht entnehme ich: nach  $3\frac{3}{4}$  Stunden hat der erste Faden die Blockkante erreicht, er bewegt sich weiter und schiebt das Vorderende wagerecht starr ins Wasser, etwa  $\frac{1}{4}$  mm, dann  $\frac{1}{2}$  mm,  $\frac{3}{4}$  mm, 1 mm; nach 1 Stunde ragt er, leicht nach unten geradlinig gesenkt, über 2 mm vor. Bei der nächsten Beobachtung ist er ins Wasser abgesunken und liegt am Boden des Gefäßes. Andere Fäden, welche unterdessen vorgetreten sind, wiederholen den Vorgang. Sie können bis  $3\frac{1}{2}$  mm, ja bis 4 mm frei ins Wasser ausstrahlen. Das hängt nur von dem Längenverhältnis zwischen freiem und heftendem Stück der Oscillarie ab. Im Laufe der Zeit (28 Stunden) verlassen sie ausnahmslos den unter leichtem Druck stehenden Raum zwischen Deckel und Block. Immer wenn das freie Stück das Übergewicht bekommen hat — die Oscillarie ist spezifisch schwerer als Wasser —, sinkt der ganze Faden ab, wobei er oft lose an der Seitenwand des Klotzes senkrecht nach unten hängen bleibt.

Für stereotaktische Reizerscheinungen sprechen die Versuche nirgends. Der Einwand, daß unter dem Agardeckel bzw. -scheibchen andere Feuchtigkeitsverhältnisse möglicherweise bestehen wie auf der freien Fläche des Agars oder des Kiesels (Versuche 1, 3, 4), erledigt sich durch die Erfahrung, daß unbekümmert um die Dichte des Agars Oscillarienfäden meiner Art ohne Änderung des eingeschlagenen Weges von dünner Agargallerte auf dichtere überkriechen und umgekehrt. Der sich bewegende Faden ist in obigen Versuchen stets von einem breiten Wassermantel umgeben. Im 5. Versuch befinden sich zudem die Fäden unter dem Deckel hinsichtlich der Feuchtigkeit unter denselben Umständen wie im freien Wasser. Ein anderer Einwand kann sich auf die Sauerstoff- oder Kohlensäureverhältnisse beziehen. Er ist hinfällig, wenn man weiß, daß *Oscillaria curviceps* in dünnem Agar ( $\frac{1}{2}$ —1 %) innerhalb der Gallertmasse kriechend niemals die Neigung zeigt, etwa an die Oberfläche des Agars zu gelangen oder sich in bestimmten Zonen einzustellen. Schließlich wäre noch zu erwägen, ob im Kolonieverbande die Oscillarienfäden nicht andere Eigenschaften äußern wie im völlig freien Zustande. Das ist sicher der Fall. Die alten Beobachtungen von Hans-

girt über „Symbiotropismus“ und neuerdings die interessanten Mitteilungen G. Funk's dürfen bei unserer Betrachtung nicht außer acht gelassen werden. Zwar treten in der freien Natur die Oscillarien gesellig auf. Im weiteren Verfolg wird aber auch über Versuche mit Einzeläden berichtet werden, die unser Urteil über die vermeintliche Stereotaxis nicht abändern.

### Stereotropismus.

Es ist schon eingangs gesagt worden, daß die Oscillarien ihre Bewegungsunterlage in allen Unebenheiten überkleiden und daß diese leicht zu beobachtende Tatsache der Vorstellung Raum gibt, die Oscillarienfäden möchten stereotrope Eigenschaften besitzen. Der Agargallerte, welche hinreichend mit Feuchtigkeit ausgestattet ist, kann man durch Beschneiden beliebige Gestalt geben. Ob man gebogene oder winklige Flächen erzeugt, recht- oder stumpfwinklige Kanten, immer sind die Fäden plastisch der Unterlage angelegt. Stahl hat schon früher bemerkt, daß die Oscillarien ähnlich wie Myxomyceten und Euglena ein geotaktisches Verhalten nicht aufzeigen. Aderhold konnte das bestätigen. Ich selbst habe mit *Oscillatoria curviceps* eigens zur Prüfung des Verhaltens zur Schwerkraft eine große Reihe Versuche mit Einzeläden angestellt, indem ich auf senkrechten Agarplatten die im Dunkeln gezogene Kriechspur nach einem Zeitraum von 24 Stunden genau verfolgte, ohne etwas anderes gefunden zu haben. Geotaxis fehlt *Oscillatoria curviceps*. Andererseits ist auch die Phototaxis ganz geringfügig ausgeprägt bei unserer Art. Die Lichtverhältnisse eines Nordzimmers z. B. (in welchem alle Versuche gemacht wurden) lassen auf Agar gar keine Beeinflussungen des Bewegungsverlaufes erkennen. Daher ist es zu verstehen, daß auf einem frei aufgehängten Würfel aus 2 oder 3 % Agargallerte auf irgendeiner Fläche angebrachte Oscillarien nach gewisser Zeit von hier auf der ganzen Oberfläche des Würfels gleichmäßig verteilt sind. Die Kanten werden in gekrümmtem Zustand überkrochen. In diesem Falle ist der Würfel mit einer feuchten Hülle überzogen, die auf den biegsamen Oscillarienfäden adhätierende Kraft ausübt. Um den Stereotropismus, der möglicherweise hier außerdem mitwirkt, herauszuschälen, stellte ich zunächst einige Versuche im Wasser an. Die Adhäsion an der Agaroberfläche fällt in diesem Sinne als mechanische Anziehung fort.

Es handelt sich also um ähnliche Versuche, wie sie schon im Abschnitt über die Stereotaxis unter Nr. 5 gegeben worden sind. Der Unterschied ist aber der, daß jedesmal ein einzelner Faden auf den Agarblock gelangt, der unbeeinflußt vom Gesellschaftsverband anderer Fäden seinen Weg gehen konnte und der genau in den einzelnen Strecken beobachtet wurde. Andere unwesentliche Unterschiede kommen hinzu; sie können aus der nachfolgenden Beschreibung ersehen werden. Es soll diesmal die Frage beantwortet werden, ob ein Faden von *Oscillatoria*

*curviceps* eine rechtwinklige Kante zu überkriechen vermag, indem er den Wechsel der Unterlage als Reiz aufnimmt und ihn mit einer gleichsinnigen Krümmung beantwortet.

6. Versuch. Einzelfäden gelangten auf rechteckig geschnittene Agarklötze und wurden je mit einem Deckglassplitter bedeckt. Agarklötze liegen mit Faden und Deckglassplitter unter Wasser.

Im einzelnen bietet die Anordnung Schwierigkeiten, weil beim Einlegen des Agarklotzes in Wasser oder Übersichten des Klotzes mit Wasser leicht der Oscillarienfaden wegschwimmt. Darum wurde das Agarklötzchen aus 1% Agar, von  $10 \times 10$  mm Fläche und 3 mm Höhe zuerst in die trockene Petryschale gelegt, dann mit einer Nadel der Oscillarienfaden auf die obere Agarfläche gelegt und hierauf das Deckgläschen so angebracht, daß nur ein Teil des Fadens bedeckt wird. Das Deckgläschen war 0,16 mm dick und wurde vorher, damit es mit Wasser leicht benetzt und nachher nicht schwimmend an die Wasseroberfläche gehoben würde, mit Äther abgerieben. Ist dies geschehen, kann erst das Wasser zugegeben werden und zwar nur so, daß langsam Tropfen auf Tropfen vom Deckglassplitter über den Agarklotz in die Schale rinnt. Erst nach einiger Zeit darf in die Schale selber Wasser eingeführt werden. Der Wasserstand betrug 5—6 mm. Ich habe hiernach die Oscillarienfäden auf den Blöcken auf einem zitterfreien Tisch sich selbst überlassen, indem ich möglichst oft — anfangs alle halbe Stunde — die jeweilige Lage des Oscillarienfadens feststellte und aufzeichnete. Solche Versuche zähle ich 15 im Lichte eines Nordfensters und 9 im Dunkelzimmer. Zur Beobachtung der Dunkelversuche wurden die Fäden jedesmal mit einer Glühlampe etwa 5 Minuten beleuchtet. Temperatur im Licht  $15\text{--}18^{\circ}$ , im Dunkeln  $15\text{--}16^{\circ}$ . Zwischen Licht- und Dunkelversuchen ergeben sich keine Unterschiede. Aus den Aufzeichnungen führe ich folgende Beobachtungen als eine Auslese an:

a) Faden 6 mm lang; morgens 10 Uhr völlig ausgestreckt auf dem Agar ziemlich in der Mitte der Fläche liegend. Nachm. 3 Uhr überragt er 3 mm weit im rechten Winkel die Kante A des Agarklotzes, wagemrecht starr ins freie Wasser hinausgeschoben. Abends  $8\frac{1}{2}$  Uhr überragt er die gegenüberliegende Kante B um  $4\frac{1}{2}$  mm, indem er durch seine Schwere in einen Winkel von etwa  $30^{\circ}$  ins Wasser gesenkt ist. Anderntags morgens 9 Uhr überschneidet die Oscillarie schräg die Kante C, und zwar ist jetzt das Ende wieder 4 mm ins Wasser vorgerückt, mit einer leichten Neigung nach unten.

b) Faden  $5\frac{1}{2}$  mm lang; 9 Uhr morgens in der Mitte der Fläche liegend. Nachm. 3 Uhr ist er  $1\frac{1}{2}$  mm schräg über die Kante A hinweg wagerecht ins Wasser gerichtet, abends  $\frac{1}{2}9$  Uhr befindet sich das entgegengesetzte Fadenende etwa  $\frac{3}{4}$  mm jenseits der Kante B frei im Wasser. Anderntags morgens 9 Uhr überschneidet er eine Ecke in diagonalen Richtung 2 mm weit, ebenfalls wagerecht.

c) Block hat eine Grundfläche von  $5 \times 5$  mm, Faden 7 mm lang. Faden liegt anfangs — 9 Uhr vorm. — so, daß ein freies Ende in einer

Länge von 4 mm die Kante A überragt. Es hängt im Wasser starr gestreckt etwas abwärts. Nachm. 3 Uhr überschneidet er dieselbe Stelle nur etwa  $\frac{3}{4}$  mm mit Neigung nach unten. Abends  $\frac{1}{2}$  9 Uhr ebenso nur noch  $1\frac{1}{2}$  mm, diesmal völlig wagerecht gerichtet, sodaß gleichzeitig jetzt das andere Fadenende die gegenüberliegende Kante um  $\frac{1}{2}$  mm überkrochen hat. Am andern Morgen liegt der Faden auf dem Boden des Gefäßes, beinahe senkrecht zu dieser Kante gerichtet. Er ist abgesunken.

d) Faden 6 mm lang, um 9 Uhr vorm. in der Mitte der Fläche liegend. Um 12 Uhr mittags überragt er Kante A um etwa  $\frac{1}{2}$  mm ohne Krümmung oder Senkung, abends 9 Uhr um 3 mm wagerecht, am andern Tag morgens 9 Uhr die anstoßende Kante B in schräger Richtung um  $3\frac{3}{4}$  mm, diesmal etwa  $30^{\circ}$  geneigt im Wasser abwärts hängend.

Das wird genügen, um zu zeigen, daß hier stereotrope Krümmungen fehlen. Wo immer schräg ins Wasser geneigte Fadenenden erscheinen, sind diese länger als die zugehörigen Fadenstücke auf der Kriechunterlage. Sie sinken nach unten lediglich durch die Schwere. Durch eigenes Vermögen können die Oscillarien die obere Fläche des Agarblockes nicht verlassen. Wenn sie nicht gelegentlich den Rand soweit überragen, daß ein freies Fadenende überwiegt, sind sie auf der überschwemmten Insel geradezu gefangen.

Es fällt auf, daß in obigen und anderen Versuchen meiner Aufzeichnungen entgegen der Gewohnheit gerade von *Oscillatoria curviceps* die Umkehrbewegungen häufig sind. Auf gewöhnlichem feuchten Luftagar vermag nämlich diese Art bis zu 2 Stunden unentwegt in einer Richtung zu kriechen. Man könnte versucht sein, das Umkehrverhalten auf dem Block wiederum für eine Stereotaxis auszuwerten. Ich habe nicht untersucht, ob das häufige Umkehren durch die Isolation der Fäden bedingt ist (auf Luftagar hat dies übrigens keinen Einfluß) oder was sonst mitspielt. Eine Stereotaxiserscheinung liegt jedenfalls nicht vor, denn vergleichsweise zeigt sich, daß, wenn freie Fäden auf unbehinderten Agarboden unter Wasser gesetzt werden, auch ungemein langsam von der Stelle kommen, wohl nicht mehr als in obigen Block-Versuchen. *Oscillatoria curviceps* ist eben keine Wasserform; sie bewohnt nur feuchten Boden.

Ich schließe Versuche auf Agarklötzen in feuchtem und trockenem Raume an.

Einige Erwägungen sind vorauszuschicken. Agargallerte kann auf ihrer Oberfläche ganz verschieden feucht sein. Das hängt von der Dichte der Gallerte und der Luftfeuchtigkeit ab. 1%iger Agar hat einen verhältnismäßig starken Wassermantel, 5%iger erscheint dem Auge völlig trocken. Die physikalischen Bedingungen, welche mit der verschiedenen Oberflächenfeuchtigkeit zusammenhängen, zwingen der kriechenden Oscillarie ganz verschiedene Bewegungsumstände auf. Ein zweiter Punkt betrifft die Gestalt der Oberfläche. Es ist etwas anderes, ob sie irgend-



wo in einem rechten Winkel abbricht und der Oscillarienfaden dieses Hindernis zu nehmen hat, ob sie stumpfwinklig oder gerundet geneigt ist oder in einen spitzen Winkel ausläuft, sodaß eine schmale Schneide entsteht.

Nehmen wir den theoretischen Fall, die Unterlage sei so trocken, daß sie keine nennenswerte adhärierende Kraft auf den Faden ausübe, dieser aber fähig bleibt durch Schleimabscheidung sich vorwärts zu bewegen. Trifft der Faden auf eine rechtwinklige Unterbrechung seiner ebenen Unterlage und löst die Unterbrechung der körperlichen Berührung eine Umkehr nicht aus, würde, falls in der Luft Eintrocknungskrümmungen und Torsionen nicht erfolgten, der Oscillarienfaden geradlinig starr, mit seinem freien Ende über die Kante in die Luft und zwar in Fortsetzung der Bewegungsebene hervorragen, vorausgesetzt, daß er sich nicht stereotropisch verhielte. Sein Stereotropismus würde ihn krümmen und zwar der Seite zu, welche durch die Berührung des auf der Agarfläche kriechenden Fadenstückes bestimmt würde. Die Krümmung, anfangs von geringem Ausmaß, würde in dem Maße zunehmen, als der Faden über die freie Kante vorgeschoben wird und soweit gelingen, daß dieser schließlich die senkrecht zur Bewegungsebene stehende Agarfläche berührt. Damit wäre eine zweite Unterlage gegeben, die Oscillarie kröche gekrümmt auf beiden. Abb. 1 veranschaulicht diesen Fall. Indes wäre



Abb. 1.

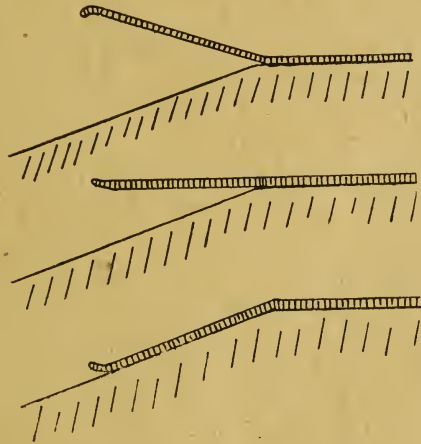


Abb. 2.

gleichwohl zu denken, daß die Krümmung zwar ausgelöst, die Krümmungsfähigkeit aus irgendeinem Grunde für einen rechten Winkel nicht ausreicht, eine rechtwinklige Kante also nicht überkrochen werden kann. Die Krümmung könnte dann bestehen bleiben oder autotropisch zur Geraden sich zurückbilden. In solchem Falle wäre sie genügend, um stumpfwinklige Neigungen des Bodens stereotropisch zu nehmen. Sollte das in Wirklichkeit vorkommen, wird bei Beobachtung stumpfwinkliger Kanten und namentlich bei geringstem Flächenabfall eine sichere Ent-

scheidung über den stereotropischen Anteil schwer zu treffen sein, weil das freie Oscillarienende kreisende Pendelbewegungen sowieso ausführt, und unter Umständen schon diese das Ende auf die geneigte Fläche führen könnten. Abb. 2 erläutere diese Möglichkeit.

Ich bin gewiß, daß weitgehend trockene Unterlagen durch Agar-gallerte geschaffen werden können, Grenzfälle hinsichtlich der für eine Fortbewegung des Oscillarienfadens noch eben ausreichenden Beschaffenheit. Darüber bei Gelegenheit der Versuche.

Vergleichen wir damit feuchte Unterlagen. Sie sind mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt. Die Oscillarie kriecht eingehüllt in einem Wassermantel. Hier läßt sich nun das Vorkommen stereotropischer Krümmungen praktisch nicht entscheiden. Betrachtet man die Abb. 3, so hat man zum vorigen den entsprechenden Fall. Das mit Wasser ringsum beschwerte, über die Agarplatte kriechende Fadenende hat ein Gewicht, das hinreichen könnte, um den biegsamen Faden niederzuziehen. Andererseits ist die Verteilung der Oberflächenspannung zu berücksichtigen. An den Körperkanten ist die Spannung der Wasserhülle wegen der Ober-

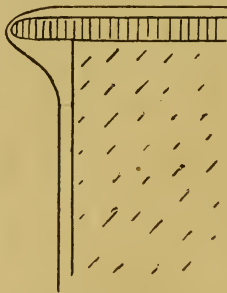


Abb. 3.

flächenkonvexität bedeutend größer als auf der ebenen Fläche. Während nun der auf der Bewegungsunterlage weiterarbeitende Teil des Oscillarienfadens vorwärts schiebt, wird der überragende, passiv vorbegezte Teil durch die Spannung der konvexen Wasseroberfläche gehemmt, wobei Konvexität und somit Spannung und Druck auf den Vorderteil des Fadens in Richtung der Längsachse in dem Maße zunehmen als der Faden weitergeschoben wird. Der Erfolg ist eine seitliche Krümmung des Fadens, deren Ausbiegung von der Richtung der Achsendrehung abhängt. Das überragende Fadenende wird aber nicht nur einen Winkel mit dem auf dem Agar schiebenden Stück, d. h. in derselben Ebene, bilden; es wird, ständig in Achsendrehung begriffen, wegen des räumlichen Druckes der sphärischen Wasseroberfläche auch im Raum abgelenkt werden, was hier nur nach der benachbarten Fläche des Agarblockes geschehen kann. Also, ohne jede selbsttätige Mithilfe der lebendigen Oscillarie, die als Reizantwort angesehen werden könnte, gelangt der Faden in gekrümmte Lage auf die winklig zur ursprünglichen Bewegungsfläche gestellten Nachbarfläche.

Soweit die Verhältnisse bei einem verhältnismäßig dicken Wassermantel. Wird der Mantel dünner, kann der Oberflächenwiderstand an der Kante so gesteigert sein, daß die passive Krümmung schon kurz vor der Kante geschieht, der Faden also, und zwar hier selbstverständlich nur auf der Fläche, seitlich ausbiegt oder umkehrt; er überwindet das Hindernis nicht und bleibt, wo immer er einer solchen Kante sich nähert, auf der ursprünglichen Bewegungsebene gebannt.

Wird die Oscillarie niemals über eine Kante in gerader Linie ausstrahlen können? Diese Frage ist wesentlich, wenn man andererseits über das Reizverhalten etwas wissen will. Offenbar ist das dann möglich, wenn die Oberflächenkräfte des Fadens vereint mit seiner Starrheit und Bewegungskraft über die Oberflächenkräfte des Agarblockes vorherrschen. Wir erreichen den oben theoretisch angedeuteten Grenzfall. Die Oscillarie kriecht, wie man beobachten kann, solange wie sie nicht austrocknet, d. h., das umgebende Substrat oder die Luft gerade noch ausreichende Feuchtigkeit besitzen. Experimentell muß es möglich sein mit einer höherprozentigen Agargallerte eine Bewegungsgrundlage zu schaffen, deren Wassermantel so geringfügig ist, daß bei vorsichtigem Verdunsten die Kanten getrocknet sind, ohne zugleich an diesen Stellen die Oscillarienbewegung zu unterbinden. Das Druckgefälle von den Kanten her ist in solchem Falle nur von untergeordneter Größe, der kriechende Faden überwindet es.

In meinen Versuchen werden die erörterten Möglichkeiten sich verwirklichen, so oder so, je nach den Umständen. Es galt die Bedingungen des Agarbodens, des Kantenwinkels und der Luftfeuchtigkeit möglichst vielseitig abzuändern.

Die Agarböden waren in meinen Versuchen 1, 2, 3 und 5 %ige Gallerten, der Kantenwinkel wechselte zwischen etwa 40, 90 und 150° ab (vergl. die Querschnitte der Blockformen in Abb. 4a—c; die obere wagerechte Linie gibt die ursprüngliche Bewegungsunterlage an). Die nicht gemessene Luftfeuchtigkeit wurde dadurch in verschiedenem Betrage hervorgerufen, daß der Agarblock entweder über einer Wasserfläche angebracht war, die den Raum mit Dampf sättigte oder daß er durch gleichzeitig anwesende andere Gallertstücke mäßig feucht gehalten wurde

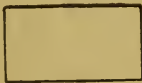


Abb. 4a.



Abb. 4b.



Abb. 4c.

oder schließlich in trockener Umgebung vom eignen Wasser verlieren mußte, womit dann die unterste Stufe zwischen äußerst wenig feuchtem und trockenem Raum geschaffen wurde. Die Bewegungsunterlage konnte ferner wagerecht oder senkrecht gestellt werden. Die Wagerechte lag, wie in Abb. 4 auf der Ober- oder, bei umgekehrter Befestigung des Blocks, auf der Unterseite.

1- und 2 %ige Agarklötze lassen die Oscillarien überall hin gelangen, ob sie trocken oder feucht gehalten werden. Sie lassen sich nicht gut verwerten. Die Kanten runden sich sichtlich schon nach einigen Stunden (z. B. bei 2 % Agar in trockener Luft schon nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden); die Blöcke verlieren ihre geradflächig geschnittene Anfangsgestalt. Als

7. Versuch führe ich die Beobachtungen an einem rechtwinklig kantig geschnittenen 2 % Agarblock an. Wie gesagt überkriechen die Fäden ohne Schwierigkeit die Kanten und gelangen auf die Seitenflächen. Ob das im trockenen ob im feuchten Raume geschieht, es ist wesentlich, daß sie dabei fast immer eine winklige Abweichung von der ursprünglichen Bewegungsrichtung erfahren. Der Scheitel des Winkels befindet sich just an der Kante. Die Ablenkung geschieht schon an der eben die Kante überschreitenden Fadenspitze und zwar nach rechts. Die neue Richtung wird auf der Seitenfläche geradlinig beibehalten<sup>1)</sup>. Das entspricht unserer theoretischen Erörterung, denn die Achsendrehung der vorliegenden Oscillarienart erfolgt auch nach rechts. In den Winkelabweichungen, die leider nur ungefähr zu messen sind, erkennt man eine gewisse Gesetzmäßigkeit. Gleichviel, ob der Faden sich mit einem rechten oder stumpfen Winkel der Kante nähert, bewegt sich die Größe der Ablenkung zwischen etwa 10 und 30 Bogengraden. Ich habe nach dem Augenschein eine kleine Anzahl solcher Ablenkungen abgezeichnet und auf dem Papier mit einem Transporteur bestimmt. Geordnet ergeben sich daraus folgende Werte:

bei $86^\circ$	eine Ablenkung von	$21^\circ$
$83^\circ$		$20^\circ$
$78^\circ$		$37^\circ$
$77^\circ$		$28^\circ$
$62^\circ$		$16^\circ$
$50^\circ$		$26^\circ$
$42^\circ$		$9^\circ$
$33^\circ$		$19^\circ$

8. Versuch. 3 % Agarklötze in trockenem Raum, rechtwinklig geschnitten. Die Fäden kriechen anfangs über die Kanten (gemessene Winkelabweichungen betragen 5— $28^\circ$ ). Später gelingt ihnen dies nicht mehr; sie biegen aus und bewegen sich längs der Kanten weiter, sodaß schließlich das Kantenviereck von Oscillarienfäden in Längserstreckung eingerahmt ist.

9. Versuch wie vor. Spitzwinklige Kanten (Fig. 4 c). Nach 5 Stunden ist kein einziger Faden über die Kante gekrochen; alle sind passiv der Kante entlang gekrümmt worden, wie im 8. Versuch. In zwei Fällen beobachtete ich, daß ein Faden überragt und in Richtung der Bewegungsfläche starr in die Luft sich erstreckt.

10. Versuch. 5 % Agar in trockener Luft. Blöcke an den Rändern unter

2) In kurzen Strecken, wie hier, ist der Weg scheinbar gerade, auf größeren Wegen ist er gekrümmt (vergl. Schmid I, S. 352 Fig. 3—7).

einem stumpfen Winkel von  $150-160^{\circ}$  abgeschnitten (vergl. Abb. 4 b). Die spiegelglatten Flächen zeigen dem Auge keine Feuchtigkeit. Die Fäden überkriechen die Kanten ohne Schwierigkeit und ragen keinen Augenblick darüber in die Luft hervor. Eine Winkelabweichung ist durchweg nicht vorhanden. Meine Zahlen zeigen folgende Größen:

90° Winkelgröße	Ablenkung	0°
88°		0°
87°		0°
87°		9°
85°		22°
76°		8°
72°		0°
70°		0°
55°		0°

Weil aus den Beobachtungen des nächsten Versuches weder stereo- noch hydrotropische Krümmungen abgeleitet werden können, schließe ich wohl mit Recht hieraus, daß das Überkriechen leichter Bodenreibungen, wie dies der unter Winkeln von  $20-30^{\circ}$  beschnittene Agar-klotz vor Augen führt, nur durch die schwingende Bewegung des Fadenendes vereint mit der fortwährend herumgeführten stabilen hakenförmigen Endkrümmung des Fadens ermöglicht wird. Sobald nur das Fadenende die Seitenfläche berührt hat, klebt er mit seinem Schleim fest, womit auch die Bewegungsunterlage gewährleistet ist.

11. Versuch. 5 % Agargallerte. Es werden recht- und spitzwinklig kantige Blöcke herausgeschnitten (Abb. 4 a und c). In planparallelen Glascüvetten werden sie auf Untersätzen so aufgestellt, daß die Bewegungsfläche senkrecht steht, sodaß bei etwaigem Ausstrahlen über die Kante die Fäden rechts und links und oben erscheinen können. Siehe Abb. 5 a und b. Zur leichten Feuchthaltung des Raumes werden auf den Boden der Cüvette einige Streifen 3 %iger Agargallerte getan. Die Cüvette kann nach allen Seiten leicht gedreht werden. Das Ganze findet seinen Platz in Höhe der Augen des Beobachters. Nach einigen Stunden beschlägt die dem Fenster zugewandte Seite der Cüvette mit einem geringen Feuchtigkeitsbelag, Vorder- und Seitenwände bleiben ohne Niederschlag, die sichere Beobachtung ist so gewährleistet. Die Beobachtungen geschehen mit einer starken Lupe. Da bei dieser Versuchsanstellung Oscillarienfäden in großer Zahl sich über die Kanten bewegen und dabei frei in die Luft ragen, ist dem Studium der Erscheinungen unter Berücksichtigung aller Umstände ganz besondere Aufmerksamkeit geschenkt worden.

Es gibt Fäden, welche vor der Kante umkehren, andere, die in schon bekannter Weise sich passiv krümmen und längs der Kante auf der alten Bewegungsfläche weiterkriechen. In Ausnahmefällen werden auch die Kanten in gekrümmter Lage des Fadens überkrochen (wie im 7. und 8. Versuch früher), nie allerdings auf Blöcken wie Abb. 5 b.

Sie haben mich hier nicht weiter beschäftigt. Die meisten Oscillarien kommen senkrecht oder schräg zur Kante gerichtet an (also räumlich in mehr oder weniger wage- oder senkrechter Richtung), kriechen ungestört weiter und ragen mit dem vorderen Ende über die Kante frei vor. Öffnet man etwa jetzt den Verschluß der Cüvette, sodaß die Luft trockener wird, treten in wenigen Minuten Bewegungen der in die Luft reichenden Fadenstücke ein, meist senken sie sich nach unten, oder sie beschreiben tordierend verhältnismäßig schnelle Kreisschwingungen. Die Fäden verlieren die Straffheit, sie trocknen ein. Solche Bewegungen schalten aus; sie dürfen nicht zu falschen Deutungen Anlaß geben. Es

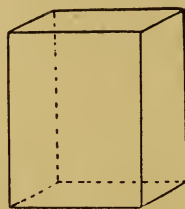


Abb. 5a.



Abb. 5b.

wird dann auch tatsächlich bei verschlossener Cüvette beobachtet. Ich habe während einer Stunde eine Schar von 9 einzelnen Fäden genau verfolgt und über ihr Verhalten Aufzeichnungen gemacht. Ich gebe einen kleinen Auszug:

a) Faden kriecht über eine obere Ecke aus, ragt ca.  $\frac{2}{3}$  mm vor, völlig starr wagerecht, ohne jede Krümmung nach den Nebenseiten des Blockes. Diese Stellung behält er etwa 7 Minuten, nach 19 Minuten ragt er weiter vor und ist etwas nach unten geneigt.

b) Faden kommt senkrecht zur linken Kante an, strahlt in derselben Richtung, d. h. nämlich völlig wagerecht 2 mm weit aus; nach 2 Minuten ist er geringfügig nach oben gerichtet, nach 18 Minuten zieht er sich wieder zurück. Niemals beobachtete ich eine Krümmung nach der Nebenseite zu. Nach 36 Minuten z. B. ragt der Faden  $\frac{1}{2}$  mm wagerecht vor, ohne Neigung nach der Nebenseite.

c) Faden strahlt in schräger Richtung über die obere Kante in die Luft, ca. 2 mm weit, genau aufrecht stehend. Neigung nach hinten ist nicht festzustellen. In derselben Stellung auch 8 Minuten später. 20 Minuten später hat er sich wieder auf die ursprüngliche Fläche ganz zurückgezogen.

d) Faden trifft schräg nach unten gerichtet auf die rechte Kante und behält die Richtung beim Übertritt unverändert bei. Ich schätze das überragende Ende auf ca.  $1\frac{1}{2}$  mm ein. Eine Krümmung nach hinten findet nicht statt.

e) Drei weitere Fäden überragen bis 3 mm die obere Kante, einer davon in beinahe senkrechter, die andern beiden in schräger Richtung.

Sie stehen starr senkrecht—in der Fortsetzung der Bewegungsfläche.

Ich lege Wert darauf, einwandfrei festgestellt zu haben, daß niemals Krümmung oder Neigung des überragenden Oscillarienfadens nach der Nachbarseite stattfindet, wie es unbedingt sein müßte, wenn ein stereotropes Krümmen erfolgte. Schon infolge hydrotropischen Reizes müßte eine Krümmung nach der Feuchtigkeit aussendenden Nachbarseite erscheinen. Ein Beweis, daß auch Hydrotropismus nicht vorliegt.

### Zusammenfassung.

Bei Durchsicht der mitgeteilten Versuche wird man zugeben müssen, daß *Oscillatoria curviceps* Ag. sowohl stereotaktische wie stereotropische Reizerscheinungen fehlen. Beiläufig konnte auch der Mangel eines positiven Hydrotropismus gezeigt werden. Wäre dieser vorhanden, würde die sichere Entscheidung über das Nichtvorhandensein stereotropischer Krümmungen sehr erschwert oder ausgeschlossen sein. Den Befunden eine allgemeine Geltung für alle Oscillarien zuzusprechen wäre falsch, wenn man auch gern vermuten möchte, daß bei andern Arten die Verhältnisse kaum anders liegen. Jedenfalls liegt kein Grund vor, weiterhin für andere Oscillarien Stereotropismus überhaupt anzunehmen. Die Untersuchung hat eine Mannigfaltigkeit an Bewegungserscheinungen auf Körperoberflächen aufgezeigt, die sich zwanglos ganz allein aus den physikalischen Verhältnissen erklärt.

### Literatur.

- Aderhold, R., Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss., 52. Bd., 1888, S. 322.  
 Correns, C., Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 15. Bd., 1897, S. 148.  
 Dewitz, J., Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, 37. Bd., 1885, S. 219.  
 Fechner, R., Zeitschrift für Botanik, 7. Bd., 1915, S. 289 ff.  
 Funk, G., Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., 38. Bd., 1920, S. 267 ff.  
 Hansgirg, A., Physiologische und algologische Studien. Prag 1887, S. 28.  
 Harder, R., Zeitschrift f. Botanik, 10. Bd., 1918, S. 177 ff.  
 Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere. Würzburg 1889. Auch: Studies in general physiology. Chicago 1905, S. 23.  
 Pringsheim, E. G., Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen, 12. Bd., 1913, S. 67.  
 Richter, O., Die Ernährung der Algen. Leipzig 1911, S. 41.  
 Schmid, G. (I), Festschrift z. 70. Geburtstag von Ernst Stahl, Flora N. F. 11. Bd., 1918, S. 327 ff.  
 Schmid, G. (II), Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 37. Bd., 1919, S. 473 ff.  
 Stahl, E., Botan. Zeitung, 42. Bd., 1884, S. 172.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Schmid Günther

Artikel/Article: [Versuche u<sup>ber</sup> Stereoverhalten der Oscillarien. 173-187](#)