

3. It is often possible to prove the appearance of independant H-ionen calorimetrically, but often there is no possibility: the activ H does not seem to be specific, perhaps is the degree of acid altogether of minor importance for the separation as the quantity of the diffundent acid-molecules.

4. The mazeration mechanism (in hypothesis) has been analytically led back, partly on the flaking of the, then as suspensions colloide reacting protein-molecules, partly on their diminishing of swelling, as far as they appear as emulsions-colloides. It is hardly possible to give an uniform scheme, as the occurrences are too irregular.

5. Finally a recently constructed scheme is given for the classification of the separation-mechanism on plant-tissues, in adaption on MUEHLDOERF (1925).

## Ueber den Einfluss strömender Flüssigkeiten auf das Wachstum einiger Pilze.

Von GERHARD STAAR (Berlin).

### EINLEITUNG.

Die ursprüngliche Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit gaben Versuche zur Klärung der Polaritätsfrage bei Pilzen. Mit Hilfe der Plasmolyse wurde an *Hormodendrum olivaceum* und *Rhizopus nigricans* erfolglos eine Zerlegung der Hyphen versucht. Im ersten Falle konnte eine vollständige Isolierung der Zellen ohne Schädigung nicht mit Sicherheit erzielt werden; *Rhizopus* überstand einen solchen Eingriff in keinem Falle. Versuche zur mechanischen Trennung der *Hormodendrum*-Hyphen mit Messer und Nadel lieferten genügend viel 3 - 5 zellige Fragmente, die, in frisches Substrat (in hängenden Tropfen) übertragen, entwicklungsfähig blieben. An diesen Objekten wurde festgestellt, dass ungebräunte, aus den Mycelrändern stammende Bruchstücke allseits gleichmässig austreiben; die aus den zentralen Partien der Kultur gewonnenen, mehr oder minder stark gebräunten Fragmente entwickelten sich entweder garnicht oder nur an dem apikalen Ende weiter. Bruchstücke der Konidienträger wuchsen im allgemeinen an beiden Trennungsflächen fort. Da die Neubildungen gebräunter Fragmente anfänglich regelmässig farblos erschienen, nach 48 - 60 Stunden dagegen gleichfalls eine Verfärbung von grün über oliv zu braun erfuhren, wobei in allen Fällen gleichmässig ein Nachlassen der Wachstumstätigkeit - zurückzuführen auf den im hängenden Tropfen auftretenden Nährstoffmangel - beobachtet wurde, so sollte versucht werden, mit Hilfe strömender Nährlösung dem Versuchsobjekt fortlaufend neue Nährstoffe zuzuführen, um so vielleicht Einiges über die Ursachen der Verfärbung und ihre Natur zu erfahren. Zwangsläufig mit der steten Substraterneuerung wäre nämlich auch eine fortwährende Entfernung der Stoffwechselprodukte verbunden, die nach K. O. MÜLLER (S. 299) ein Hauptmoment für das Zustandekommen der radiären Struktur der Mycelien darstellen und damit, wie übrigens auch aus dem zuvor beschriebenen Verhalten der aus dem Rande und den zentralen Mycelteilen gewonnenen Fragmente hervorgeht, auch für die Klärung der Polaritätsfrage von Bedeutung zu sein scheinen<sup>1)</sup>.

In einer dieser Kulturen von *Hormodendrum olivaceum* fand sich eine Verunreinigung durch ein kleines *Rhizopus*-Mycel, das sofort durch seine abnorme, der Strömung entgegengerichtet exzentrische Form auffiel. Das Ungewöhnliche dieser Erscheinung gab Veranlassung, nach ihrer Ursache zu suchen. Neben *Rhizopus nigricans* wurden auch *Chondrioderma difforme*, *Hormodendrum olivaceum*, *Oedocephalum glomerulosum*, *Phycomyces nitens* genauer und einige andere Pilze, sowie einige Algen und verschiedene Einzellige flüchtig auf ähnliches Verhalten untersucht. Die Resultate sollen in den folgenden Kapiteln vorgelegt werden.

1.) Weitere Angaben über Polarität bei Pilzen finden sich bei KÖHLER, 1907.

## I. METHODIK.

Die angewandte Methodik der S-Kultur <sup>1)</sup> verfolgt das Prinzip der J. af KLERCKER-schen Versuchsanordnung (S.145) und handhabt sich mit verschiedenen, für die vorliegenden Untersuchungen zweckentsprechenden Modifikationen in der im folgenden beschriebenen Weise.

Die Kultur der Versuchsobjekte erfolgt in einem mit Hilfe eines erwärmten Glasstabes auf einen Objektträger aufgetragenen Rahmen aus Paraffin (Fig. 1a). Die inneren Ränder dieses Rahmens richtet man in einem Abstand von 3 - 5 mm auf eine Länge von ca 35 mm parallel und schneidet dann auf dem Mikrotom das Ganze auf etwa 0.5 mm Tiefe zurück. Ein aufgelegtes, passend geschnittenes Deckglas ermöglicht eine direkte Beobachtung mit einem Mikroskop, dessen Tisch als Unterlage für den Objektträger dient (Fig. 1b). Zur Schonung des Instrumentes empfiehlt es sich, den Tisch mit einer Glasplatte zu bedecken, die auf beiden Seiten mit einem Paraffinwulst versehen wird, an die etwa übergelaufene Flüssigkeit abtropft.

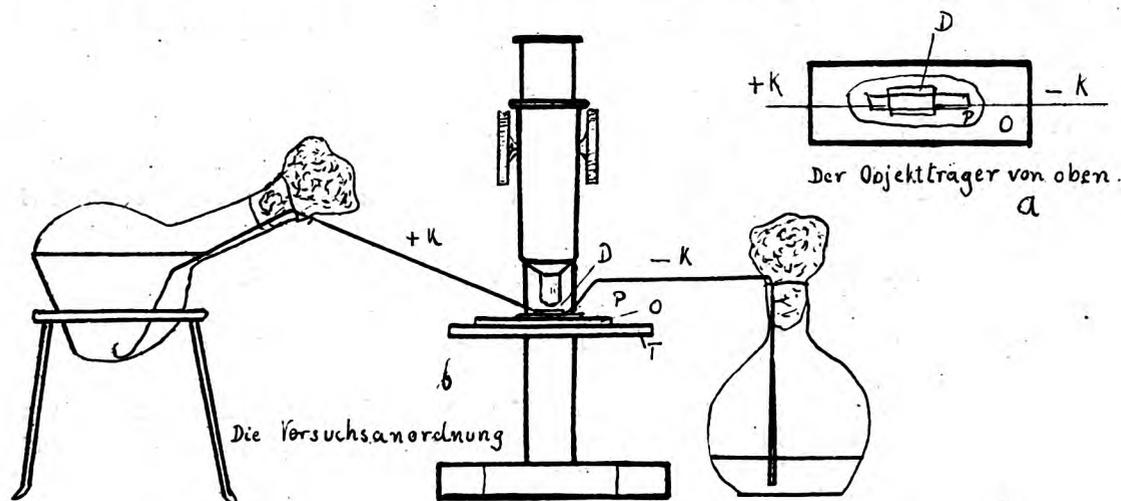


Fig. 1. Die Methodik der S-Kultur.

D Deckglas. O Objektträger. P Paraffinrahmen. T Tisch des Mikroskops. - und + siehe Text.

Den fortwährenden Substratwechsel vermitteln zwei Kapillaren, deren eines Ende lang ausgezogen und dann später zur Regulierung des Zu- und Abflusses vorsichtig bis zur richtigen Öffnungsweite abgebrochen wird. Beide liegen mit federndem Druck dem Objektträger auf. Das Gefäß zur Aufnahme der Nährlösung wird durch Stativklammern (in der Zeichnung fortgelassen) in seiner Lage fixiert. Weite der Kapillaröffnungen und Niveauunterschied zwischen Zu- und Abflussreservoir bestimmen bei gleichbleibenden Rahmendimensionen die Stromgeschwindigkeit. Zweckmässig macht man die als K bezeichnete Abflusskapillare in der lichten Weite etwas grösser, bei sorgfältiger Einstellung lässt es sich dann erreichen, dass in kürzeren Abständen Luftblasen hineingerissen werden, deren Durchgang einerseits die Ablagerung von Sedimenten vor der Kapillaröffnung erschwert und andererseits eine Kontrolle des gleichmässigen Verlaufes der Strömung ermöglicht. Eine genaue Messung der Stromgeschwindigkeit wurde nur gelegentlich vorgenommen, da sich die blosse Bestimmung „schnell“, „mittel“ oder „langsam“ in den meisten Fällen als ausreichend erwies.

Als strömendes Medium und zugleich Nährboden diene zumeist eine wässrige, ca 1.5 %ige Malzlösung, die zum sicheren Gelingen der Versuche wasserklar sein muss. Zu diesem Zwecke wurde der Malzextrakt in dem zugehörigen Quantum Leitungswasser gelöst und die trübe Flüssigkeit einige Zeit lebhaft kochend gehalten. Nach mehrmaligem Filtrieren bringt man die Lösung etwa 1/2 Std. unter ca 5 Atm. in den Autoklav. Diese Abkürzung schlage ich für die umständliche Bezeichnung „Kultur im strömenden Substrat“ vor.

klaven. Die entstandenen Ausfällungen sind nach 24 Stunden zu Boden gesunken und werden abfiltriert oder nach vollständiger Abkühlung des Gefäßes durch Zentrifugieren entfernt. Nach der Klärung kommt die Malzlösung längere Zeit unter niederen Druck (2 Stunden bei 1.5 Atm.) und wird nach abermaligem Filtrieren in den für die Versuche bestimmten Gefäßen sterilisiert. Den Verschluss bildet ein Wattebausch. Dem etwas langwierigen Verfahren habe ich immer wieder den Vorzug auch vor der Benutzung eines Kolloidfilters gegeben.

Das Ausnutzen der Kulturen geschieht in der Weise, dass das Sporenmateriale in einem Tropfen der Nährlösung im mittels Sublimat oder Formalin desinfizierten Paraffinrahmen aufgeschwemmt wird. Dann fügt man mit einer feinen Pipette soviel Nährlösung zu, als nötig ist, um den vom Deckglas bedeckten Raum auszufüllen. Letzteres wird aufgelegt und zur Sicherung gegen Verschieben mit kleinen Paraffintropfen befestigt. Die Enden der Kapillaren werden nach dem Ansaugen kurz in Alkohol desinfiziert und den Rahmenöffnungen angelegt. In Anbetracht der dauernden Strömung ist die Infektionsgefahr während der relativ kurzen Versuchsdauer nur sehr gering, so dass sich besondere diesbezügliche Massnahmen erübrigen. Wie oben beschrieben, erfolgt nun die Regulierung der Flüssigkeitsbewegung nach Geschwindigkeit und Gleichmässigkeit.

Zur Herstellung der Abbildungen wurde die photographische Kamera oder der Zeichenapparat benutzt, soweit es sich nicht um schematische Bilder handelt.

Nach Massgabe der Fragestellung erfuhr die Versuchsanordnung einige Änderungen, deren Besprechung für die einzelnen Spezialfälle vorbehalten bleiben soll.

## II. UNTERSUCHUNGEN AN *RHIZOPUS NIGRICANS*.

### A. URSPRÜNGLICHE BEOBSACHTUNGEN AN DER ROHKULTUR.

Den Anlass zu vorliegenden Untersuchungen gaben Unregelmässigkeiten in der Entwicklung eines Mycels von *Rhizopus nigricans*, das spontan in einer S-Kultur der eingangs gekennzeichneten Versuchsreihe aufgetreten war und dessen Habitus Fig. 2 wiedergibt. Man sieht, dass das Wachstum nicht, wie gewöhnlich, allseits gleichmässig zentrifugal fortgeschritten ist, sondern sich vorzugsweise auf die +Seite<sup>1)</sup> beschränkt hat, - die Stromrichtung ist (auch in den anderen Abbildungen) durch einen Pfeil angedeutet -, während die Hyphen der -Seite entweder im Wachstum zurückgeblieben oder aber mit einer mehr oder minder scharfen Krümmung der Strömung entgegengewachsen sind. Die genauere Betrachtung zeigt ferner, dass eine Verzweigung der in einem Winkel zur Stromrichtung

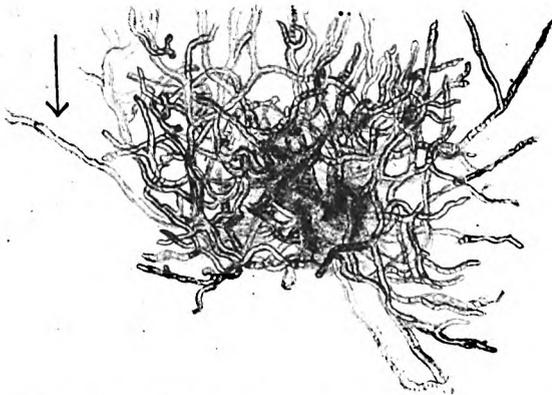


Fig. 2. *Rhizopus nigricans*.

Das Wachstum des Pilzes in strömender Nährlösung.

kulturen von *Rhizopus nigricans* ergaben dieselben Bilder.

gewachsenen Hyphen vornehmlich auf deren + Seite erfolgt ist, und dass die Tochterhyphen der -Flanke kurz geblieben sind oder sich ebenfalls in meist kurzen Bogen + gewandt haben. Nachdem durch eine Horizontaldrehung des Objektträgers um 180° die Stromrichtung umgekehrt worden war, vollzog sich die Weiterentwicklung wie zuvor beschrieben in der neuen +Richtung, so dass nach 24 Stunden ein unentwirrbares Hyphengeflecht zustande gekommen war; nach weiteren 10 Stunden liess sich eine der ursprünglichen entgegengesetzte Wachstumsrichtung deutlich erkennen. Störungen und Hemmungen des Wachstums von *Rhizopus nigricans* durch das eigentliche Kulturobjekt (*Hormodendrum olivaceum*) konnten nirgends festgestellt werden. Wiederholungen des Versuches mit Rein-

1.) Der Kürze halber soll das +Zeichen an die Stelle des umständlichen Ausdruckes „der Strömung zugewandt“ treten. Das -Zeichen hat dementsprechend die entgegengesetzte Bedeutung.

## B. WEITERE UNTERSUCHUNGEN AN SPEZIALKULTUREN.

Da es sich offenbar neben der Verzweigung auch um eine Beeinflussung des Hyphenwachstums handelte, musste es das nächste Ziel der Versuche sein, Verzweigung und Spitzenwachstum während der Einwirkung der Strömung zu beobachten. In der schon beschriebenen Weise wurden die Rahmen mit nur wenig Sporen versehen. Von diesen schwemmte die Strömung stets noch einen grossen Teil fort, so dass schliesslich immer einige isoliert liegende Individuen beobachtet werden konnten. Die Keimung ging, unbeeinflusst von den ungewöhnlichen Kulturverhältnissen, ca 5 - 6 Stunden nach der Aussaat von statten.

Hatten dann die Keimhyphen eine Länge erreicht, die etwa dem dreifachen Längsdurchmesser der Spore entspricht, so trat die Wirkung der Strömung in Erscheinung: + gerichtete Hyphen gewannen ein kräftigeres Aussehen als - wachsende und entwickelten sich geradliniger als die letzteren, bei denen sich verschiedentlich scharfe Krümmungen unmittelbar hinter der Spitze zeigten. Auch Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit traten bald auf. Fig. 3a zeigt einen Versuch, bei dem sich zwei einander entgegen wachsende Hyphenenden im Gesichtsfeld des Mikroskopes befanden. Die Verwendung eines Netzokulars (nur dessen senkrecht verlaufende Linien sind in der Zeichnung wiedergegeben) ermöglichte es, den gleichzeitigen Zuwachs beider Spitzen während eines bestimmten Zeitraumes zu vergleichen. Zu Beginn des Versuches erschienen die Spitzen der Hyphen A und B in gleicher Entfernung vom Teilstrich N des Netzokulars;

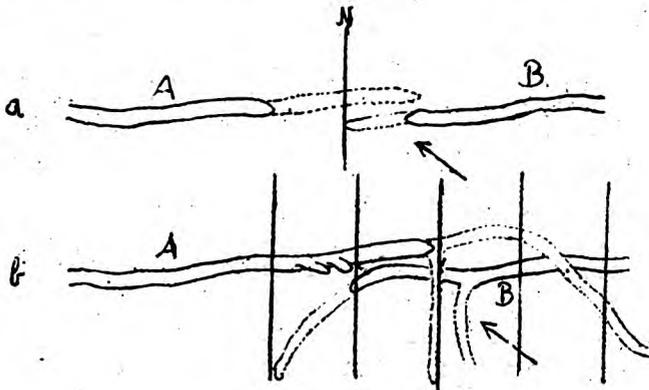


Fig. 3. *Rhizopus nigricans*.

Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit + und - gerichteter Hyphenspitzen in zwei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien (a und b) ein und desselben Hyphenpaares. Der Zuwachs während der Dauer der Beobachtung ist punktiert gezeichnet.

den Zuwachs während der Beobachtungsdauer geben die punktiert gezeichneten Konturen wider. Es zeigt sich, dass die - wachsende Spitze B erheblich zurückgeblieben ist. Exakte Messungen wachsender Spitzen mit Netzokular und Sekundenuhr bestätigten den Befund. Fig. 3b zeigt dasselbe Hyphenpaar in einem späteren Stadium. Abgesehen davon, dass die + wachsende Spitze einen weiteren Vorsprung gewonnen hat, zeigt sich, dass alle während der Beobachtung entstandenen Seitenzweige auf der der Strömung zugewandten Seite der Haupthyphe angelegt wurden. Während sich ferner die Haupthyphe B in einem flachen Bogen fast senkrecht zur Stromrichtung gestellt hat, bildet ihr Seiten-

zweig in seiner Spitzenregion nur mehr einen Winkel von ca  $25^\circ$  zu ihr. Fig. 4 zeigt - wachsende Spitzen, die sich (mit allerdings ausnahmsweise scharfen Krümmungen) der Strömung zuwenden.

Die nun folgenden Zahlenangaben bringen Resultate von Versuchen zur genaueren Bestimmung der Wachstumsgeschwindigkeit + und - wachsender Hyphen bzw. ihrer Seitenzweige. Die Messungen wurden mit Netzokular und Uhr an möglichst freiliegenden und der Stromrichtung parallel wachsenden Hyphen ausgeführt. Die Zeitangaben sind auf  $1/4$  Min. abgerundet. Eine unangenehme Fehlerquelle bildeten die Nutationsbewegungen der Spitze, doch wurde nach Möglichkeit dafür Sorge getragen, dass die Linien des Netzes den zu messenden Hyphen parallel bzw. senkrecht gestellt blieben. Durch eine Korrektur nach der Messung (es wurde der Zeitraum bestimmt, den die Spitze benötigte, um den Abstand zweier senkrechten Linien zu durchwachsen) wurden evtl. Abweichungen ausgeglichen, so dass die nächste Bestimmung wenige Sekunden nach Beendigung der vorangegangenen begonnen werden konnte. In einigen Mitteln erfolgte die Ausgleichung auf rechnerischem Wege.

Vorausgeschickt seien einige Messungen, die an Hyphen im hängenden Tropfen ausgeführt wurden. Zwar bieten diese Resultate kein direktes Vergleichsmoment zu den in den S-Kulturen gewonnenen, doch enthalten sie Einzelheiten, deren einiges Interesse zukommt. Das Substrat war bei diesen Versuchen eine 13 %ige Malzlösung, wie sie auch für die späteren Messungen verwendet wurde. Um eine allzu geschwinde Erschöpfung der Nährlösung zu verhindern, wurde der Mittelpunkt des Deckglases mit einem geringen Sporenquantum versehen, und dieses mit einer möglichst grossen Menge Nährlösung beschickt. Nach 24 Stunden erfolgte die Messung, die für die Spitzen unverzweigter, freiliegender Hyphen aus den Randpartien des kleinen Mycels eine Wachstumsgeschwindigkeit von 2.6 bis 3.5 Min. je Teilstrich ergab. Im Zentrum war bereits ein Wachstumsstillstand eingetreten, ohne dass jedoch Absterbeerscheinungen zu erkennen gewesen wären. In der zwischen beiden befindlichen Region wiesen die Hyphenspitzen umso geringere Geschwindigkeiten auf, je mehr weitere Hyphen sich in ihrer Umgebung befanden. Festgestellt wurden die verschiedensten Werte zwischen 7 Min. und 31 Min. je Teilstrich. Die Spitzen der Seitenzweige wuchsen allgemein etwas langsamer, was ja auch mit dem eben Gesagten übereinstimmt. In strömender Nährlösung gleicher Beschaffenheit und Temperatur (die Versuche wurden durchweg bei 18° C angestellt) benötigten die Spitzen der Haupthyphen durchschnittlich 4.75 Min. je Teilstrich, wenn sie unverzweigt waren oder doch die letzte Verzweigung längere Zeit zurück lag und wenn sie der Strömung entgegen wuchsen. - gerichtete Spitzen brauchten für dieselbe Strecke im Durchschnitt 5.3 Min. Die jüngeren <sup>1)</sup> Seitenzweige wiesen stets eine höhere Geschwindigkeit auf: 3.7 Min. bei + Wachstum und 4.7 Min. bei - Wachstum.

Geht schon aus diesen kurzen Angaben hervor, dass eine den Scheitel der Hyphenkuppe treffende Strömung das Wachstum hemmt und dass dies in noch stärkerem Masse von der entgegengesetzt verlaufenden gilt, so zeigten weitere Versuche, dass Geschwindigkeitsdifferenzen bereits bei relativ geringen Unterschieden in der Winkelstellung der Hyphen zur Stromrichtung auftreten können. Eine wachsende Hyphe mit parallel gerichtetem, älterem <sup>1)</sup> Seitenzweig hatte eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 4.83 Min. (Haupthyphe) bzw. 3.66 Min. (Seitenhyphe). Nach Umkehr der Stromrichtung waren die entsprechenden Werte 5.2 Min. und 4.7 Min. Während dieses Versuches blieb die Seitenhyphe genau - gerichtet, während sich die Haupthyphe allmählich etwa 20° gegen die Strömung gekrümmt hatte. Ein zahlenmässiger Vergleich lehrt, dass die - wachsende Seitenhyphe in stärkerem Masse benachteiligt war, denn, verhielten sich die Geschwindigkeiten zu Beginn der Versuchsreihe wie 1.3 zu 1, so war das Verhältnis nach der Umkehr der Strömung und der gleichzeitig erfolgenden Krümmung der Haupthyphe 1.1 zu 1. Mit anderen Worten: Zwar ist das Gesamtwachstum gehemmt worden, doch küssert sich diese Hemmung bei der Haupthyphe in geringem Masse, was auf die Winkelstellung zur Strömung zurückzuführen ist, da alle anderen Versuchsbedingungen die gleichen blieben. Eine Bestätigung hierfür bot der weitere Verlauf des Versuches. Durch eine kurze + Wendung der Seitenhyphe stellte sich auch deren Spitze in einen Winkel zur Strömung. Die erneute Messung ergab mit 1.29 zu 1 wieder das ursprüngliche, in mehreren Versuchen als normal erkannte Geschwindigkeitsverhältnis von Haupt- und Seitenhyphe. Als Regel lässt sich aufstellen: Der Grund der Hemmung - wachsender Spitzen steht in umgekehrt proportionalem Verhältnis zu dem von Hyphe und Stromrichtung eingeschlossenen Winkel. Für + wachsende Spitzen gilt entsprechendes: Ihre Wachstumsgeschwindigkeit verringert sich mit steigendem Winkel. - Handelte es sich in der eben beschriebenen Versuchsreihe um einen älteren Seitenzweig, so verfolgte ein weiterer Versuch die Beeinflussung des Wachstums einer + gerichteten Haupthyphenspitze durch die Anlage und Entstehung eines Seitenzweiges. Die Messung wurde ohne Unterbrechung und Korrektur (siehe unten) durchgeführt. An der mit § bezeichneten Stelle wurde die Anlage in einiger Entfernung von der Spitze erkennbar.

1.) Wenngleich die Bezeichnung „jung“ und „alt“ auf eine Hyphenspitze streng genommen nicht anwendbar ist, so glaube ich, sie doch in dem Sinne einführen zu dürfen, dass ich eine Spitze älter nenne, wenn der Zeitpunkt ihrer Anlage weiter zurückliegt als bei einer anderen, die dementsprechend die jüngere ist.

Die Spitze der Tochterhyphe konnte dann noch kurze Zeit in die Messung einbezogen werden.

Geschwindigkeit je Teilstrich.

Haupthyphe : 4.75/4.75/4.75/5/5.25/6/5/5.5/5/5.5/5.25/5.75/5.5/  
Seitenhyphe: 4.5/4.5/

Die Entwicklung der Haupthyphe wurde offenbar durch das Auftreten eines Seitenzweiges gestört, der bald nach seiner Entstehung die ursprüngliche Geschwindigkeit der Stammhyphe annahm. Man kann also von einer konstanten maximalen Wachstumsgeschwindigkeit sprechen, die von der jeweils jüngsten Spitze auf dieser Höhe gehalten wird.

Zugleich mit der Verlangsamung des Wachstums tritt auch eine Verflachung der Krümmungsreaktion ein. Derart ausgeprägte + Wendungen älterer Spitzen, wie sie Fig. 4 wiedergibt, gehören zu den Seltenheiten. In der Mehrzahl der Fälle schwindet die Reaktionsfähigkeit nach Entstehung der Seitenzweige; man findet dann gelegentlich auffallend gerade Hyphen, die ohne jede Krümmung in schräger Richtung mit der Strömung wachsen, während ihre Seitenzweige sich kurz der Strömung zugewandt haben.

Bei der Betrachtung eines in strömender Nährlösung herangewachsenen *Rhizopus*-Mycels fällt sofort ein eigentümlicher Verzweigungsmodus auf: Die Mehrzahl aller Seitenhyphen ist bereits auf der der Strömung zugewandten Flanke angelegt und umso geradliniger gewachsen, je mehr sich Keimungs- und Stromrichtung deckten. Alle übrigen Seitenzweige scheinen ihnen gegenüber in umso stärkerem Masse benachteiligt, je weiter ihre Anlagen auf die - Flanke hinübrücken. Nicht selten haben in diesem Sinne ungünstig gelegene Seitenhyphen das Wachstum sehr bald eingestellt, ebenso oft finden sich aber auch solche, die in sehr jungem Stadium eine + Wendung ausführten und dann den bereits + seitig angelegten hinsichtlich der Wachstumsbedingungen gleichgestellt sind. Wie infolge der Bevorzugung der + seitigen Tochterhyphen in Verbindung mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen Verschiebungen der Wach-

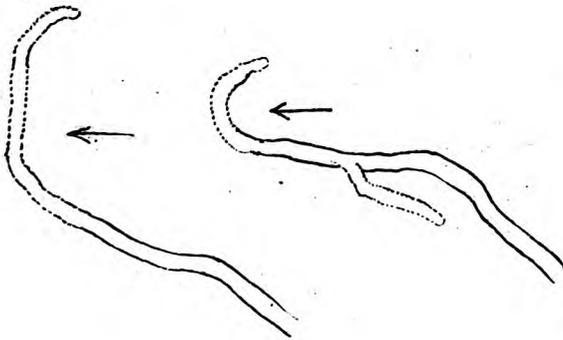


Fig. 4. *Rhizopus nigricans*.

+ Wendungen der Spitzen von Haupt- und Seitenhyphen. Der Zuwachs nach Einsetzen der Strömung ist punktiert gezeichnet.

ke angelegt und umso geradliniger gewachsen, je mehr sich Keimungs- und Stromrichtung deckten. Alle übrigen Seitenzweige scheinen ihnen gegenüber in umso stärkerem Masse benachteiligt, je weiter ihre Anlagen auf die - Flanke hinübrücken. Nicht selten haben in diesem Sinne ungünstig gelegene Seitenhyphen das Wachstum sehr bald eingestellt, ebenso oft finden sich aber auch solche, die in sehr jungem Stadium eine + Wendung ausführten und dann den bereits + seitig angelegten hinsichtlich der Wachstumsbedingungen gleichgestellt sind. Wie infolge der Bevorzugung der + seitigen Tochterhyphen in Verbindung mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen Verschiebungen der Wach-

tumsgeschwindigkeit ein exzentrisch gebautes Mycel zustande kommt, demonstriert Fig. 5. Die Spore keimte zufällig auf der + Seite und entwickelte eine Hyphe in dem durch Strichelung angedeuteten Ausmasse parallel zur Stromrichtung; diese wurde durch Drehung des Objekträgers umgekehrt. Die Spitze blieb bei dem Versuch einer + Wendung stecken, da sich inzwischen zwei starke Seitenzweige entwickelt hatten, die bald eine scharfe Krümmung der Strömung entgegen ausführten. Beachtenswert ist der Umstand, dass die Seitenäste beiderseitig an der Haupthyphe angelegt und gleich stark entwickelt sind; es ist dies eine indirekte Bestätigung für das zuvor über die Benachteiligung von Seitenzweigen der - Flanke Gesagte. Die obere Tochterhyphe  $T_1$  bildete zwei Seitenzweige II. Ordnung, von denen der spätere auf der Oberseite von  $T_1$  angelegt wurde und sich ebenso wie der zuvor entstandene vollständig + gerichtet hat. Die Spitze von  $T_1$  selbst beharrte in einem Winkel von  $50^\circ$  gegen die Strömung. Die untere Tochterhyphe  $T_2$  verzweigte sich etwas später. Es ist jedoch nicht mehr klar erkennbar, dass es der Seitenzweig II. Ordnung ist, dessen Spitze am weitesten vorgeschoben erscheint. Bereits in diesem jungen Stadium ist die Exzentrizität des Mycels deutlich sichtbar. Die Beobachtung, dass an parallel der Strömung - wachsenden Hyphen Seitenzweige auf alle Flanken verteilt und gleichmässig entwickelt gefunden werden, liess sich in zahlreichen Versuchen

auch für ebensolche + wachsende Hyphen bestätigen.

Die folgenden Untersuchungen wenden sich den unter dem Einfluss der Strömung auftretenden Formveränderungen der Hyphenspitze selbst zu. Bei Verwendung flacher Kulturrahmen wird die Anwendung eines starken Trockensystems bzw. einer Immersion möglich, so dass auch Einzelheiten zu erkennen sind. Abgesehen von den normalen rotierenden Nutationen wurde regelmässig und in besonders starkem Masse bei jungen Spitzen unmittelbar nach einer Stromumkehr eine durch Vorwölbung der von der Strömung getroffenen Flanke hervorgerufene Asymmetrie der wachsenden Kuppe beobachtet. In einigen günstigen Fällen konnte das Zustandekommen einer Krümmung auf diesem Wege verfolgt werden. Eine genauere Beschreibung sowie eine bildliche Darstellung dieses Vorganges findet sich in den Schlussbetrachtungen. Fig. 6 zeigt eine ältere unverzweigte Hyphe, deren Spitze einer nach

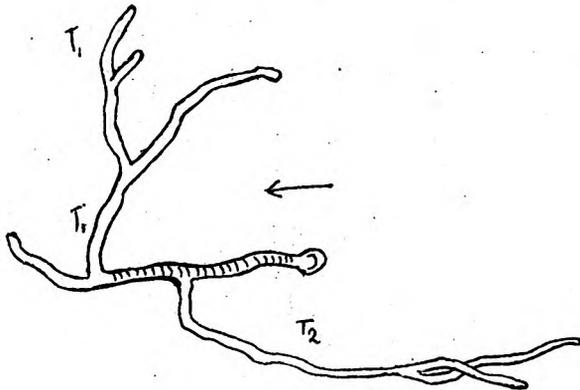


Fig. 5. *Rhizopus nigricans*.

Weiterentwicklung nach Umkehr der Stromrichtung.

Nähere Erklärung im Text.

Kapillare gebracht, die von dem erhöht angebrachten Vorratsgefäss über den Tisch des Mikroskopes in das Abflussreservoir führt. Durch vorsichtiges Ansaugen am - Ende wird die Strömung in der Kapillare in Gang gesetzt und dann eine festliegende Spore durch Verschiebung des Mikroskopes der Beobachtung zugänglich gemacht. Der seitliche Raumangel zwingt die Hyphen zu kurzen Krümmungen und verhindert die Entwicklung schräg zur Strömung gestellter Seitenzweige, ein Um-

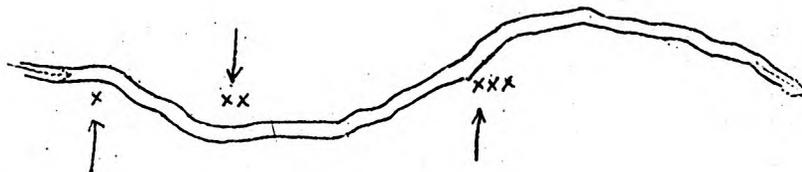


Fig. 6. *Rhizopus nigricans*

Undulierte Hyphenform, nach mehrmaligem Wechsel der Stromrichtung. Die Wachstumsrichtung der Hyphe wird durch die punktierten Pfeile angedeutet.

stand, der wesentlich zur Übersichtlichkeit und Eindeutigkeit der Bilder beiträgt. Die photographischen Aufnahmen zeigen solche (ca 24 Stunden alten) un-  
1.) Die Abdrängung der Spitze betrug 1 Teilstrich (Netzokular) nach auf je 7 Teilstriche Längenwachstum.

22 und 34 Min. die Richtung wechselnden Strömung ausgesetzt wurde. Das erstmalige Einsetzen der Strömung erfolgte an der durch x bezeichneten Stelle von unten her, die erste Umkehr bei xx, die zweite bei xxx. Die Folge dieses Richtungswechsels ist eine undulierte Form der Hyphe, die noch besser zum Ausdruck gekommen wäre, wenn nicht die mechanische Abdrängung durch die Strömung<sup>1)</sup> eine Abflachung der einzelnen Krümmungen verursacht und dadurch das Bild verzerrt hätte.

#### Die Kapillarkultur.

Durch Abänderung der Methodik lässt sich eine Präzisierung der bisherigen Beobachtungen erreichen. Zu diesem Zwecke wurden die Sporen durch Einsaugen einer Aufschwemmung in eine längere Ka-

ter dem Einfluss der Strömung innerhalb der Kapillaren herangewachsenen Mycelien (Fig. 7a-c). Die Stromrichtung ist wie bisher durch einen Pfeil, und zwar auf der infolge der Lichtbrechung dunkel erscheinenden Kapillarwandung, angedeutet. Die starke Hemmung - wachsender Organe, sowie scharf ausgeprägte + Wendungen, die u.U.  $\frac{2}{3}$  eines Kreisbogens ausmachen, sind deutlich erkennbar (Fig. 7b an der mit x bezeichneten Stelle).

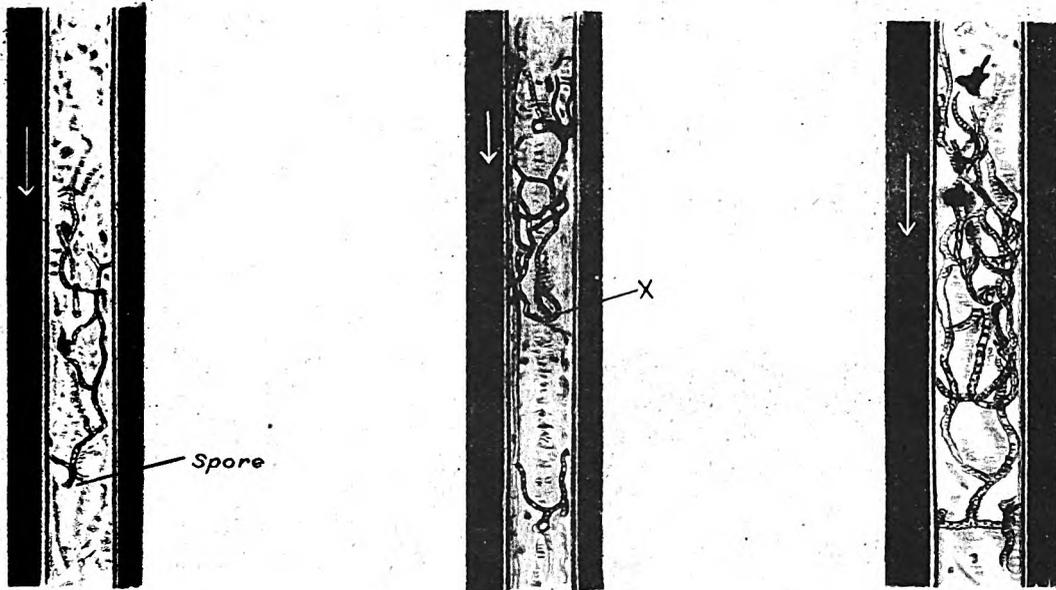


Fig. 7 a.

Fig. 7 b.

Fig. 7 c.

*Rhizopus nigricans* in der Kapillarkultur. Nähere Erklärungen im Text

Aus den bisherigen Befunden geht hervor, dass 3 Momente an der Entstehung der exzentrisch gebauten Mycelien beteiligt sind: Der Verzweigungsmodus, das Umbiegen (+ Wenden) der Hyphenspitzen in Richtung gegen die Strömung und die Hemmung des - gerichteten Wachstums. Die weiteren Versuche sollen nun die mit der Strömung gegebenen Faktoren analysieren.

#### VERSUCHE ZUR ANALYSE DER MIT DER STRÖMUNG GEGEBENEN FAKTOREN.

Wie bereits in der Einleitung gesagt wurde, bezweckte die Versuchsanstellung ursprünglich eine Ausschaltung der von den Hyphen ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte. Infolge der ständigen Umspülung der Hyphe mit steriler und nicht verunreinigter Nährlösung werden, so muss man annehmen, die Exkrete im Augenblick des Hervortretens erfasst und in sehr fein verteilter Form weggeführt; von einem negativen Chemotropismus gegen diese Schlackenstoffe (K. O. MÜLLER S.299) wird man daher kaum sprechen können, solange es sich um eine einzelne Hyphe handelt. Dagegen ist eine eventuelle Summierung der Stoffwechselprodukte in Betracht zu ziehen, die sich bei den auf der - Seite eines dichteren Mycels befindlichen Hyphen geltend machen könnte. Wie weit diesem Umstand überhaupt eine Bedeutung zukommt, wird im Schlussteil dieser Arbeit zu erörtern sein. An dieser Stelle sollen nur einige diesbezügliche Versuchsergebnisse mitgeteilt werden. Fig. 8 zeigt einen Versuch, in dem mehrere Mycelien nacheinander von der Strömung getroffen wurden. Die Gesamtmenge der Schlackenstoffe der vorderen Mycelien durchströmte also mit der Nährlösung zusammen die dahinter liegenden. Eine Wirkung ist nicht zu erkennen. Alle Mycelien sind in gleicher Masse exzentrisch gebaut. Ähnliche Bilder ergaben auch Versuche, die Nährlösung besonders stark mit Stoffwechselprodukten durch Kultur eines *Rhizopus*-Mycels im Zuflussbehälter anzureichern.

Dieselben negativen Resultate lieferten Versuche zur Klärung der Rolle der

N ä h r s t o f f e selbst. Eine Verminderung der Nährstoffkonzentration von 2 % auf 1 %, 0.5% und 0.25% blieb ohne Einfluss auf die exzentrische Entwicklung des Pilzes. Bei darüber und darunter liegenden Konzentrationsgraden traten Wachstumsstörungen ein, die aber lediglich das Längenwachstum und die Verzweigungstätigkeit selbst betrafen. Pflanzliche Dekokte (Leguminosenblätter und -stengel) waren als Nährlösung für *Rhizopus*-Kulturen ungeeignet.

Die Homogenität der die Hyphen umspülenden Nährlösung bedingt naturgemäss auch eine ausreichende Versorgung mit S a u e r s t o f f , so dass dieser Faktor keiner näheren Untersuchung bedurfte. Gelegentlich konnte übrigens folgendes beobachtet werden: Beim Auflegen des Deckglases liess es sich nicht immer vermeiden, dass einige Sporen in die Nähe der Rahmenöffnung (Deckglasrand) gelangten, die dort auskeimten und der Strömung entgegen in Form eines bis zu 20 mm langen Zopfes in die Kapillare hineinwuchsen. Läge Aerotropismus als Hauptursache vor, so wären die Hyphen unter dem Deckglasrande hervor ins Freie gewachsen.

Um die richtende Wirkung des L i c h t e s auszuschalten, wurden die Versuche unter einer Blechhaube oder in der Dunkelkammer aufgestellt. In allen Fällen blieb

die Verdunkelung ohne Einfluss auf die S-Kulturen. - Der Faktor W ä r m e beeinflusste nur die Vegetation als solche, indem sowohl zu hohe als auch zu niedrige (durch Vorwärmen bzw. Kühlen der Kapillaren erzielte) Temperaturen das Wachstum zum Stillstand brachten. Die Tatsache, dass eine mässige Temperaturerhöhung eine Intensivierung der Reaktionen zur Folge hatte, steht mit der Ursache der Phänomene in keinem Zusammenhang.

Arbeiten von JÖNSSON (1883) und STAHL (1884) legen nun noch den R h e o t r o p i s m u s als eine Erklärungsmöglichkeit für das abweichende Verhalten der *Rhizopus*-Hyphen in S-Kulturen nahe. Der unmittelbaren Lösung dieser Frage, die durch Anwendung reinen Wassers an Stelle der sonst gebrauchten Malzlösung entschieden werden könnte, stellen sich aber ganz erhebliche Schwierigkeiten entgegen, da der Pilz in diesem Medium sein Wachstum sehr bald einstellt. Im Schlussteil soll jedoch versucht werden, auf deduktivem Wege eine Anschauung von der Bedeutung der mechanischen, von der Strömung ausgehenden Reizwirkung für das Zustande-

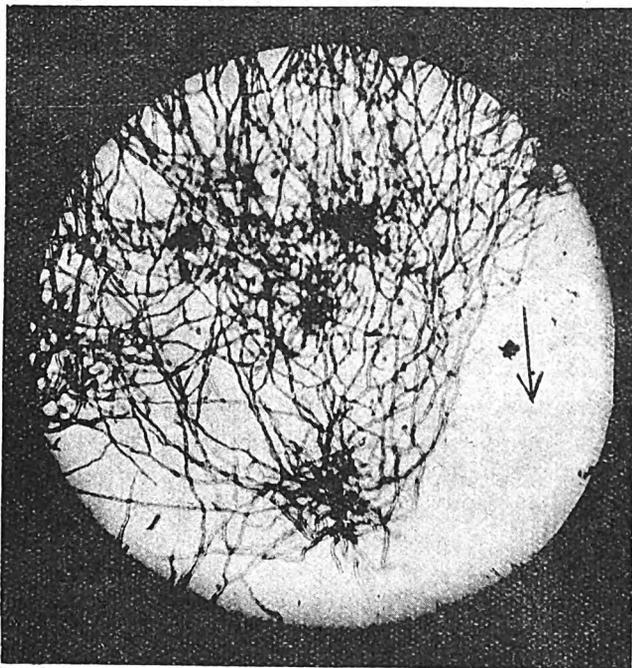


Fig. 8. *Rhizopus nigricans*.

Mehrere Mycelien werden nacheinander von der Strömung getroffen.

kommen der beschriebenen eigentümlichen Wuchsformen des Pilzes zu gewinnen.

Die experimentellen Untersuchungen an *Rhizopus* abschliessend, möchte ich einen Versuch nicht unerwähnt lassen, der in recht anschaulicher Weise die Entwicklung ein und desselben Mycels in der Strömung und im festen Substrat zu vergleichen gestattet. Auf einer Glasplatte wurden im Abstand von 7 mm starke und ca 10 mm lange Glasstreifen aufgeklebt. Nach Entkeimung durch Sublimat wurden die von den Glasstreifen gebildete Rinne zu  $\frac{3}{4}$  ihrer Tiefe mit sterilem 1 %igem Malzagar ausgefüllt und sofort nach dessen Erstarrung in einem auf 21° C gehaltenen Thermostaten etwa 10° gegen die Senkrechte rückwärts geneigt über einer Glaswanne mittels Stativklammern befestigt. In der Mitte des Agarstreifens wurde ein Sporangium von *Rhizopus nigricans* eingepflanzt. Durch eine am oberen Ende leicht aufgelegte Kapillare wurde die ebenfalls 1 %ige wässrige Malzlösung zugeführt, die die Impfstelle und das entstehende Mycel berieselte. Ein am unteren Ende der Rinne angelegter Glasstab vermittelte ein gleichmässiges Abfliessen der verbrauchten Nährlösung in das darunter stehende Gefäss. - 48 Stunden nach Beginn des Versuches hatte sich innerhalb des Agars ein normales, darüber hingegen, d.h. in der Strömung, ein

deutlich exzentrisch gebautes Mycel entwickelt, dessen + Seite eine gleichmässig runde und kräftig entwickelte Front aufweist, während die - Seite nur ungleichmässig entwickelt und besonders in den um die Längsaxe gelegenen Teilen stark zurückgeblieben ist (Fig. 9).

Die aufgekitteten Glasstreifen (Milchglas) sind zum Teil von dem Mycel überwachsen. Man hat sich das so zu erklären, dass die durch die dichte + Front der Hyphen allmählich aus der Agar-Rinne herausgedrängte Flüssigkeit den mit ihr in Berührung kommenden Randhyphen Gelegenheit zu seitlicher Ausbreitung bot. Bei genauerer Betrachtung erkennt man, dass die im Agar verlaufenden Hyphen nach - hin eine bedeutend grössere Länge erreicht haben. Die zu weitest nach + vorgeschobenen Spitzen im Agar sind an allen Punkten von dem in der Strömung entstandenen Mycel (siehe Fig. 9 bei x!) überholt worden und wurden erst nach Entfernung desselben sichtbar. Es erscheint also der in der Strömung gewachsene Teil des Mycels gegenüber dem im Agar entstandenen in Richtung gegen den Strom verschoben. - Eine mikroskopische Kontrolle des Versuches war aus technischen Gründen nicht möglich. Die Betrachtung und das Photographieren erfolgte nach Beendigung des Versuches unter tunlicher Vermeidung aller Momente, die, wie z.B. heftige Erschütterungen und unnötiges Neigen der Kultur, eine Veränderung der Hyphenanordnung herbeiführen konnten.



Fig. 9. *Rhizopus nigricans*.

Der Pfeil gibt die Stromrichtung an. Nähere Beschreibung im Text.

### III. UNTERSUCHUNGEN AN *CHONDRIODERMA DIFFORME*.

#### A. ZUR METHODE.

Die eingangs beschriebene Methodik gab auch die Möglichkeit, die schon erwähnten, grundlegenden Versuche von JÖNSSON (1883) und STAHL (1884) in verschiedenen Einzelheiten zu ergänzen<sup>1)</sup>.

Als Kulturobjekt diente *Chondrioderma difforme* ein Myxomycet, der an faulenden Stengeln und Blättern von *Vicia Faba* gefunden wurde. Um das zu den Versuchen benötigte Material stets zur Hand zu haben, wurden in Abständen von 2 - 3 Tagen Übertragungen von Sporen und Plasmodien in mit abgekochten Sprosstteilen der *Vicia* beschickte Petrischalen vorgenommen. Das Dekokt wurde zur Feuchthaltung dieser Rohkulturen und in gut filtriertem und sterilisiertem Zustand für die S-Kulturen verwendet.

Zwar wird angenommen, dass sich die vegetierenden Plasmodien mit Hilfe von Bakterien ernähren, doch brachten anscheinend die in den Paraffinrahmen übertragenen Fragmente ausreichende Mengen davon mit; jedenfalls machte sich ein diesbezüglicher Übelstand während der ein- bis (maximal) dreitägigen Versuchsdauer nicht bemerkbar. Man könnte sogar vermuten, dass sich die Plasmodien auf diese Weise bis zu einem gewissen Grade auch mit gelösten Substanzen ernähren lassen.

#### B. ORIENTIERENDE BEOBACHTUNGEN.

Massige Struktur und schmutzig hellgelbe Färbung sind die Kennzeichen des für die vorliegenden Untersuchungen geeignetsten Entwicklungszustandes der Plasmodien in den Rohkulturen. Ein Stück des Netzwerkes wurde herausgelöst und in Form eines kleinen Knäuels in den Rahmen gebracht. Nach kurzer Zeit konnte die Nährlösung zugefügt werden, ohne dass sich der Plasmatropfen veränderte. Das Ein-

1.) STAHLs Versuche sind von JOST (1913 S.740) nur in einer Fussnote erwähnt und zu dem Kapitel „Rheotaxis“ gestellt worden. Bei etwas freierer Auffassung des Begriffes „Rheotropismus“ darf man wohl auch die beschriebenen Reaktionen als rheotropische ansprechen.

setzen der Strömung, die im Durchschnitt der Versuche auf grösserer Geschwindigkeit gehalten wurde, hatte zunächst Zusammenballungen der Plasmodienfragmente an einer oder mehreren Stellen zur Folge, von denen aus die Neubildungen radiär-zentrifugal fortschritten. Die jüngeren Plasmodien reagierten sehr bald auf die Strömung und bildeten ihre Pseudopodien vornehmlich nach der + Seite, so dass normalerweise Bilder entstanden, wie sie etwa Fig. 10 zeigt. Dabei ist der Pilz nicht unbedingt in seiner ganzen Ausdehnung an eine feste Unterlage gebunden, sondern er vermag sich, wie mehrfach beobachtet werden konnte, auch frei in der Strömung fortzubewegen, wenn nur das Basalende einen Widerhalt besitzt (siehe auch STAHL S.148: Ausbreitung unter der Flüssigkeitsoberfläche). Allmählich wandert das gesamte Plasma dem Strome entgegen, eine Spur von Kalkkristallen zurücklassend. Die folgenden Fig. 11 und 12 zeigen den Myxomyceten kurz nach beendeter Auswanderung; in Fig. 12 sind noch die Reste des ursprünglichen Plasmaballens sichtbar. Darin befindet sich das Basalstück mit einigen kurzen und schwachen Ausläufern nach -, während sich die

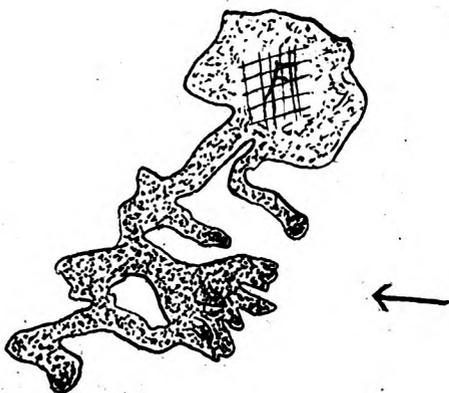


Fig. 10. *Chondrioderma diff.*

Die Neubildungen des übertragenen Fragmentes (F) bewegen sich der Strömung entgegen.

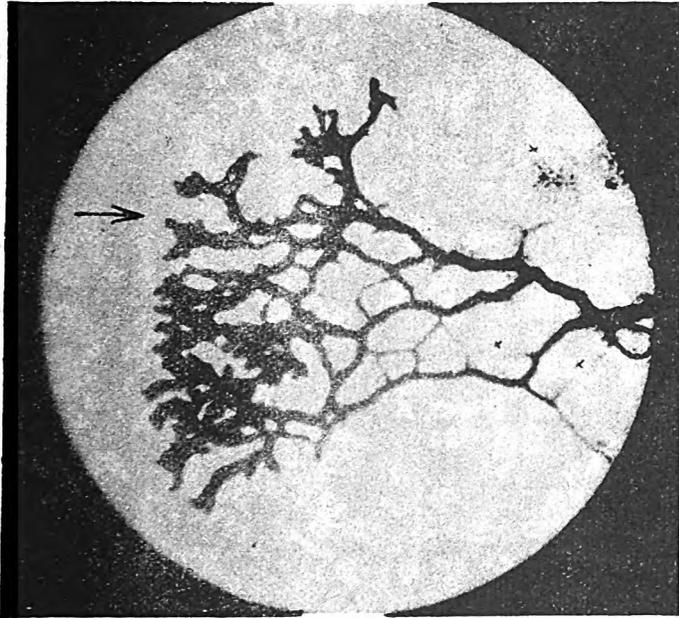
Nach weiteren 4 Stunden hat sich wiederum ein prächtiges Geflecht mit korallenförmiger Front der neuen Strömung entgegen entwickelt. In einem anderen Versuche wurden einzelne Phasen dieser Umkehrbewegung in flüchtiger Skizze festgehalten (Fig. 14 I-VII). Wie immer ist eine Zusammenballung des Spitzenplasmas die erste Reaktion auf die veränderten Strömungsverhältnisse (II). Von diesen Stellen aus setzt dann die neue + Bewegung ein (III). Im Gegensatz zum vorigen Versuch ist die Reduzierung des Geflechtes diesmal nicht sehr weit getrieben. Es beginnt vielmehr recht bald eine Entwicklung des früheren Basalplasmodiums, während sich auf der jetzigen -Seite schon die ersten Andeutungen eines neuen Fusstückes zeigen (IV). Diese verschwinden wieder (V), und für kurze Zeit scheint die Polarität überhaupt verloren gegangen zu sein (VI), bis schliesslich das Plasmodium sich der neuen Stromrichtung angepasst hat und wieder Basis und Spitze unterscheiden lässt (VII). Nicht in allen Fällen verläuft die Entwicklung so klar, wie hier beschrieben wurde. Schwächliche oder kurz vor der Sporangienbildung stehende, orangefarbene Fragmente reagierten nicht selten entgegengesetzt<sup>1)</sup>. Dieser Übelstand machte sich küsserst störend bei den weiteren Versuchen bemerkbar, die näheren Aufschluss über die Ursachen der stromauf gerichteten Bewegung bringen und im Grunde genommen die Angaben von JÖNSSON und STAHL bestätigen bzw. ergänzen sollten.

1.) Ähnliche Erfahrungen machten H. WALTER (S. 683) an *Phycomyces nitens* und JENNINGS (S. 512) an *Paramecium*.

Ausläufern nach -, während sich die Hauptmasse des Plasmas als ein differenziertes Maschengeflecht dem Strom entgegen bewegt (Fig. 11). Wenngleich derartige Formen auch in den Rohkulturen beobachtet werden können, so ist doch von grösster Bedeutung, dass in den S-Kulturen in jedem Falle die korallenförmige Front der Strömung entgegen gestellt wird. Die sicherste Bestätigung dafür, dass dieses Verhalten des Pilzes auf die Einwirkung der Strömung zurückgeführt werden muss, lieferten wieder die Umkehrversuche. Unmittelbar nach der photographischen Aufnahme (Fig. 11 und 12) wurde die Stromrichtung gewechselt. Das Aussehen des eben noch so prachtvollen Gebildes ungefähr 2 Std. nach diesem Eingriff gibt Fig. 13 wieder. Das Maschengeflecht ist bis auf einen kümmerlichen Rest verschwunden, da sich das an seinem Aufbau beteiligte Plasma zu einem grossen Teile in dem ehemaligen Fusstück angesammelt hat und dort bereits wieder Ansätze zu neuer + Entwicklung erkennen lässt.

## C. ERGÄNZUNGEN ZU DEN UNTERSUCHUNGEN VON JÖNSSON UND STAHL 1).

Die Tatsache, dass sich polar differenzierte Individuen auch in Rohkulturen finden, deutet in Verbindung mit dem Umstand, dass der Vegetationskörper des Pilzes einer dauernden Umgestaltung unterliegt und dass weiter die Nahrungsaufnahme an der ganzen, sich stetig verändernden Oberfläche erfolgt, schon darauf hin, dass

Fig. 11. *Chondrioderma difforme*.

Die korallenförmige Front des der Strömung entgegen gewachsenen Plasmodiumflechtes. Bei x sind die im Text erwähnten Kalkkristallspuren sichtbar.

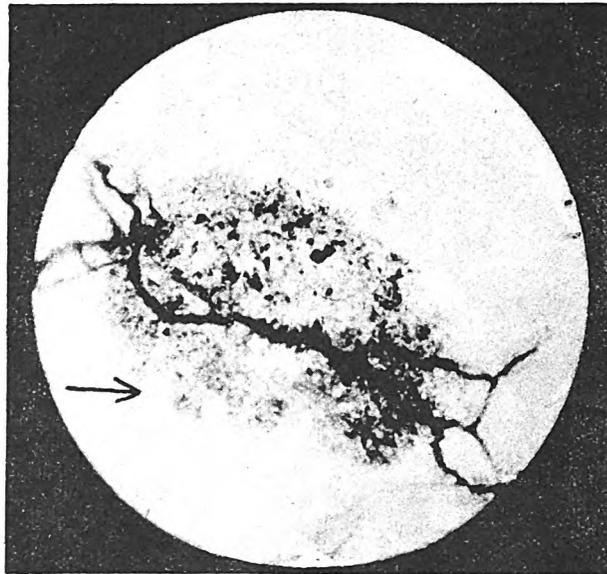
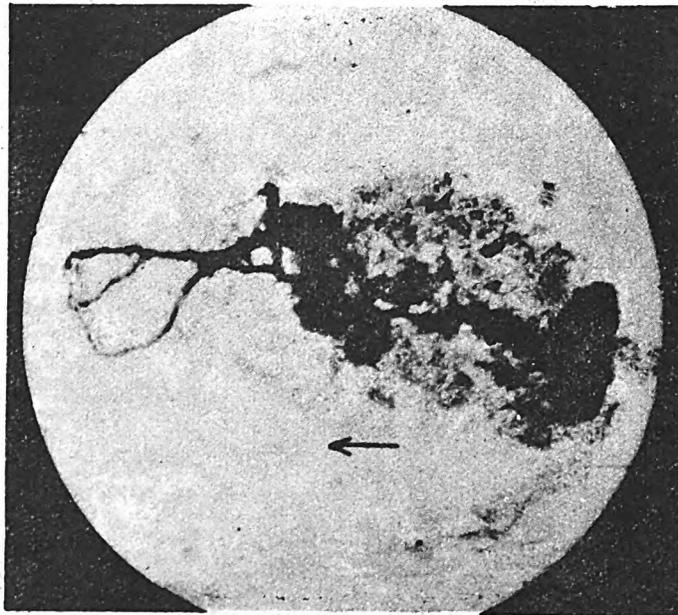


Fig. 12.

Das Basalende desselben Plasmodiums mit den Resten des verlassenen Fragmentballens.

Die photographischen Aufnahmen sind kurz nacheinander von ein und demselben Objekt angefertigt und ergänzen sich bis auf eine schmale Lücke zu einer Gesamtansicht des ausgewanderten Myxomyceten.

Fig. 13. *Chondrioderma difforme*.

Kontraktion des Plasmodiums nach der Stromumkehr und beginnende Neuorientierung.

1.) Siehe auch Seite 334!

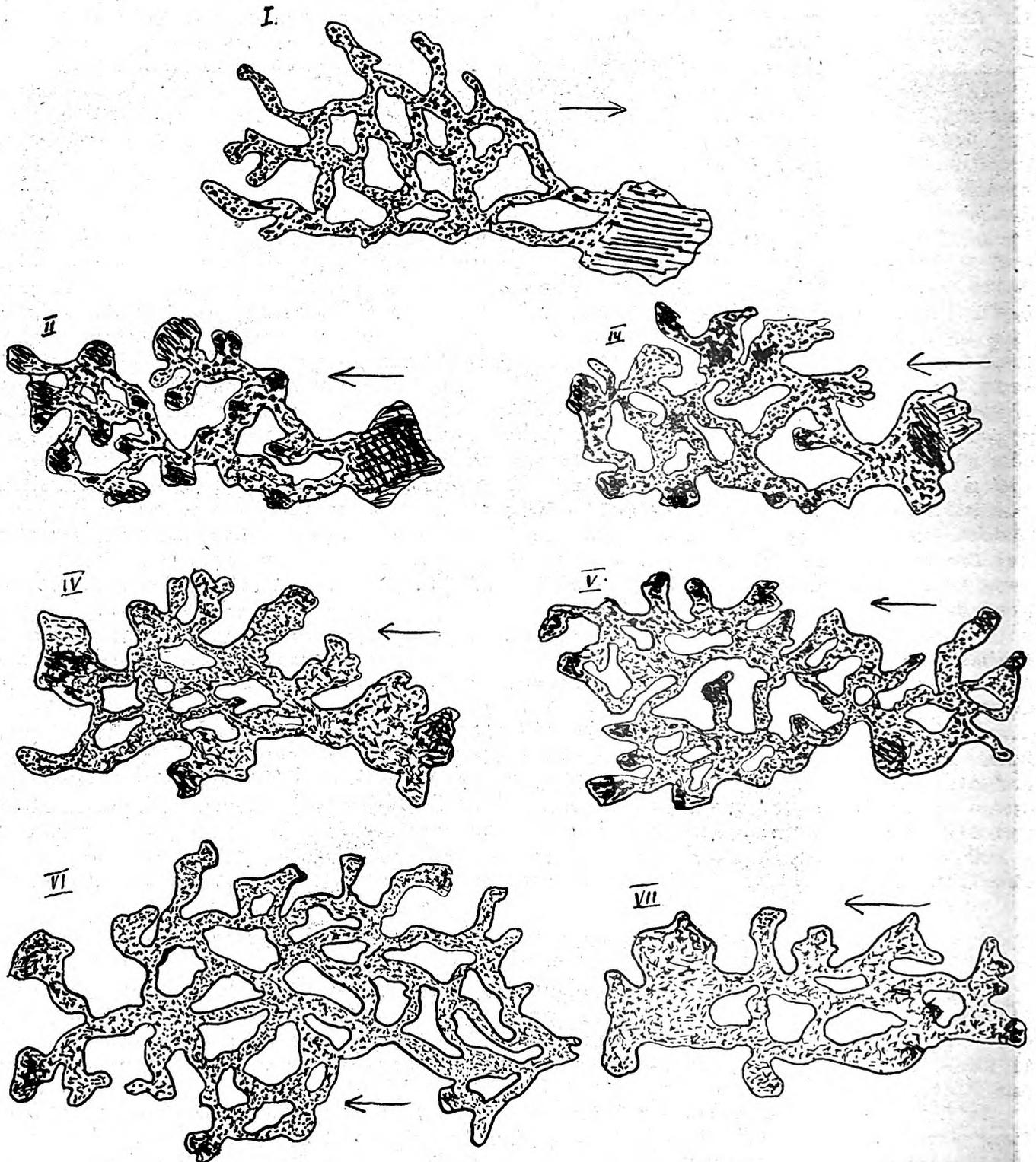


Fig. 14. *Chondrioderma difforme*.

I das Versuchsobjekt vor der Stromumkehr, II - VII allmähliche Anpassung dieses Plasmodiums an die veränderten Strömungsverhältnisse. Nähere Erklärung im Text.

eine ungleichmässige Verteilung der Nährstoffe und Stoffwechselprodukte bei dem in den S-Kulturen auftretenden Richtungseffekt keine besondere Rolle spielt. Die Reaktion wird übrigens auch in strömendem Leitungswasser beobachtet; allerdings ist die + Entwicklung nach 20 Stunden meist nur noch an den + gelegenen Sporangien erkennbar, die so frühzeitig wohl unter dem Einfluss des Nahrungsmangels entstanden sind. Zu einem derartigen Versuch eignet sich nur abgekochtes Wasser, da andernfalls eine rege Gasblasenbildung unter dem Deckglas die Strömungsverhältnisse stört und damit eine freie Entfaltung des Plasmodiums unmöglich macht. In destilliertem Wasser und 1 %iger Malzlösung unterbleibt jede Entwicklung. In STAARs Versuchen hatte die Luft und mit ihr der Sauerstoff ungehinderten Zutritt zu den auf Fliesspapierstreifen kultivierten Plasmodien. Durch das Auflegen des Deckglases auf den Paraffinrahmen könnte u.U. Sauerstoffmangel und damit ein Aerotropismus auftreten, wenn auch angenommen werden muss, dass die Strömung stets genügende Mengen des Gases mitführt. Ein evtl. entstehendes Gefälle lässt sich bis zu einem gewissen Grade durch künstliche Anreicherung des Substrates mit reinem Sauerstoff abflachen. Mit Rücksicht auf die sonst unvermeidliche Blasenbildung wurde zu diesen Versuchen Dekokt (siehe Seite 335!) als strömendes Medium verwendet. Die Durchgasung erfolgte in dem ca 3/4 l. Flüssigkeit enthaltenden Zufluss-Reservoir mittels einer auf den Boden dieses Gefässes mündenden Kapillare, die den in einem provisorischen Gasometer unter Druck gehaltenen Sauerstoff in die Nährlösung hineinleitete. Das aufperlende Gas erfüllte den Raum über der Flüssigkeit, so dass die ohne Erwärmung grösstmögliche Absorption gewährleistet schien. Irgendeine Abweichung in dem Verhalten des Myxomyceten der Strömung gegenüber war nicht erkennbar. Späterhin angestellte Versuche mit willkürlicher Veränderung des strömenden Substrates - anfangs Dekokt, dann Stromumkehr mit gekochtem Wasser oder anfänglich gekochtes Wasser, dann Umkehr mit gewöhnlichem Wasser - verliefen alle in gleicher Weise: Das Plasma reagierte zunächst durch Zusammenballen auf die Substratveränderung und entwickelte sich dann der Strömung entgegen, so lange es sein Ernährungszustand erlaubte<sup>1)</sup>. Voraussetzung blieb jedoch immer, das sei noch einmal betont, ein günstiger Entwicklungsgrad der Rohkultur (siehe S. 336/37!).

Von physikalischen Faktoren wurde nur die mechanische Reizwirkung der Strömung berücksichtigt. Zu Beginn des vorigen Abschnittes ist bereits gesagt worden, dass die durchschnittliche Stromgeschwindigkeit grösser gewählt wurde, als es bei den Versuchen mit *Rhizopus* der Fall war. Bei der grossen Ungleichmässigkeit des Versuchsmaterials und der Unbeständigkeit eines und desselben Fragmentes ist es zwar kaum möglich, durch Parallelversuche ein klares Bild von der Reaktion des Pilzes auf die verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten zu gewinnen, doch lässt sich auf Grund immer wiederkehrender Beobachtungen sagen, dass bei höheren Geschwindigkeiten die Bewegung eher einsetzt und im grossen und ganzen auch intensiver verläuft.

STAARs Versuche (S.174) über die thermotropische Reizbarkeit blieben wegen der gänzlich unkontrollierbaren Verhältnisse der Wärmeverteilung unberücksichtigt.

#### IV. DIE VERBREITUNG DES RHEOTROPISMUS UNTER DEN FADENPILZEN.

Um festzustellen, in welchem Umfange die beschriebenen Erscheinungen unter den Pilzen verbreitet sind und ob an anderen Objekten etwa weitere auf die Einwirkung der Strömung zurückzuführende Reaktionen beobachtet werden können, behandelte ich in ähnlicher Weise noch einige Pilze und dehnte abschliessend die Versuche bis zu den Flagellaten aus.

Auffallende Abweichungen vom normalen Verlauf zeigt in der S-Kultur die Entwicklung von *Hormodendrum olivaceum*, einem *Fungus imperfectus* aus der Unterabteilung *Haplographiae* der *Phaeosporae* (der Pilz fand sich spontan auf einer Agarplatte und war sofort an seiner oliv-schwärzlichen Färbung und an den durch hyaline Zäpfchen untereinander verbundenen Sporen erkennbar). Dass Versuche an diesem Objekt, allerdings mit anderem Ziel, die zufällige Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit ga-

1.) In diesem Falle konnte ungekochtes Wasser verwendet werden, da der Zweck des Versuches bereits mit den ersten Umkehrbewegungen des Plasmodiums erfüllt war.

ben, ist bereits in den einleitenden Worten gesagt worden. Es lag naturgemäss sehr nahe, auch diesen Pilz in die Untersuchungen einzubeziehen. Die Versuche ergaben, dass *Hormodendrum olivaceum* gegen die mechanischen Reizwirkungen der Strömung unempfindlich ist, wohl aber auf die mit ihr gegebenen chemischen Veränderungen reagiert. Da das Verhalten des Pilzes im Zusammenhange mit der zu behandelnden Frage nicht ohne Interesse ist, soll kurz darauf eingegangen werden. In der Einleitung habe ich bereits auf die mit zunehmendem Alter der Kultur auftretende Verfärbung der Hyphen hingewiesen. Mit Hilfe der beschriebenen Methodik gelang es nun, diese Verfärbung vollständig zu verhindern. Die Zentren selbst 3 - 4 Tage alter Mycelien blieben farblos. Voraussetzung hierfür war lediglich eine, wenn auch nur schwache, ununterbrochene Strömung der Nährlösung. Bevor die Verfärbung unter normalen Verhältnissen eintritt, werden innerhalb der Zellen zahlreiche kleine, smaragdgrüne Tröpfchen erkennbar, die später zusammenfliessen und schliesslich den gesamten Zellraum ausfüllen. Derartige Inhaltsstoffe wurden in ungestörten S-Kulturen nie beobachtet, sie traten dagegen regelmässig auf, wenn aus irgend einem Grunde die Strömung aussetzte<sup>1)</sup>. Auffällig ist auch eine gesteigerte Verzweigungstätigkeit der Hyphen, die bis in die zentralen Partien des Mycels hinein beobachtet werden kann, sofern die Stromgeschwindigkeit gross gewählt wurde. In solchen Fällen bleibt zwar die kreisrunde Form des Mycels erhalten, doch ist eine radiäre Struktur nirgends erkennbar. Die Farblosigkeit im Verein mit der Strukturlosigkeit gaben dem Pilz in S-Kulturen ein vom Normalen so stark abweichendes Aussehen, dass man ihn daraufhin allein kaum als *Hormodendrum* ansprechen würde.

Ein anderer *Fungus imperfectus* trat auf den zur Kultur von *Chondriaderma* benutzten Stengelteilen der *Vicia Faba* auf und wurde als *Oedocephalum glomerulosum* bestimmt. In strömender 1 %iger Malzlösung blieben die Hyphen kurz und gedrunge und zeigten Involutionsformen. Als geeignet erwies sich eine Konzentration von 1/10 %. Die Keimung der birnenförmigen bis ovalen Sporen erfolgte wie im Agar an beiden Enden schon 1 1/2 Stunden nach der Aussaat. Im weiteren Verlaufe der Kultur blieben die - wachsenden Hyphen deutlich zurück oder zeigten eine + Krümmung der Spitze (Fig. 15). - wachsende Seitenzweige stellten ihr Wachstum bald ein, und da die grössere Zahl der Tochterhyphen auf der + Flanke der Mutterhyphne erschien, kam schliesslich auf die schon bei *Rhizopus nigricans* beschriebene Weise ein exzentrisch gebautes Mycel zustande. In einigen Fällen gelang der Versuch auch mit abgekochtem Leitungswasser. Ein Vergleichsversuch (Kultur im hängenden Tropfen und S-Kultur, beide mit 1/10 %iger Malzlösung angesetzt) ergab folgendes:

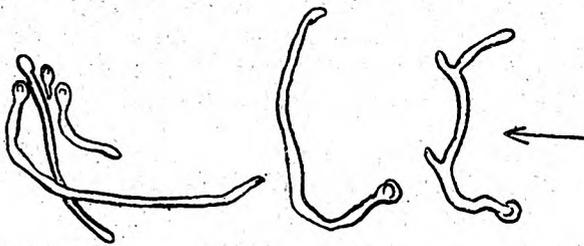


Fig. 15. *Oedocephalum glomerulosum*.

Die Hyphenspitzen wenden sich der Strömung entgegen. - gerichtete Seitenzweige bleiben kurz.

Substrat waren die Hyphen bei grosser Länge sehr dünn und fast ganz unverzweigt geblieben, während die Hyphen der S-Kultur kurz und dick blieben, sich lebhaft verzweigten und zum Teil energisch der Strömung entgegen wandten. Gelegentlich konnte auch beobachtet werden, dass Sporen, die im Stromschatten eines grösseren Mycels keimten, ein regelloses Hyphengeflecht entwickelten, dessen einzelne Hyphen im übrigen dieselben Merkmale aufwiesen, wie die unmittelbar von der Strömung getroffenen.

*Phycomyces nitens* zeigte in einem Falle 2 Tage nach der Aussaat unter den bekannten Versuchskautelen eine

deutliche Differenzierung im Bau des Mycels. Der festen, glatten + Front stand ein loses Geflecht auf der gleichsam ausgefranst erscheinenden - Seite gegenüber. In den Einzelheiten war das Bild unklarer als bei *Rhizopus* und *Oedocephalum*, was viel-

1.) Vergl. hierzu P.KÖHLER: „...“, dass äussere Faktoren, nämlich beschränktere Sauerstoffzufuhr und Ansammlung schädlicher Stoffwechselprodukte den Tod der Zellen früher herbeiführen, als er selbstregulatorisch eintreten würde.“

leicht mit der erheblich geringeren Entwicklungsgeschwindigkeit des *Phycomyces* zusammenhängt.

Von den weiterhin untersuchten Pilzen liess eine nicht näher bestimmte *Mucor*-Spezies Ansätze zu vorzugsweiser + Entwicklung nur an dichten Mycelflocken erkennen. *Absidia* (spez.?), eine nahe Verwandte der Gattung *Rhizopus*, reagierte ebenso wie *Penicillium*, *Valsa*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Aspergillus* u.a. in keiner Weise auf die Strömung.

Von b e w e g l i c h e n Organismen (streng genommen fallen die hier beschriebenen Reaktionen unter den Begriff Rheotaxis; als Ergänzung zu den vorangegangenen Ausführungen will ich aber diese Versuche nicht unerwähnt lassen) blieben reaktionslos einige Diatomeen- und Oszillarienspezies. *Clamydomonas*, *Euglena* und einige Spirillenarten gaben ebenso wie viele Infusorien (*Paramecium*, *Stentor* u.a.) die von JENNINGS (S.207) beschriebene Schreckreaktion, die sich in taumelnden, um die Längsaxe der betroffenen Individuen rotierenden Bewegungen äussert, und versuchten dann, stromauf zu schwimmen. So z.B. wurde bei einer nicht näher bestimmten Amöbenart <sup>1)</sup> folgendes beobachtet: Beim Einsetzen der Strömung kam die Vorwärtsbewegung, ganz gleich ob sie zufällig gegen den Strom oder in seiner Richtung verlief, augenblicklich zum Stillstand; dann erfolgte zumeist eine Kontraktion, und schliesslich setzte eine kreisrunde, gleichsam suchende Bewegung auf einem Kegelmantel ein. Allmählich kam die Amöbe wieder zur Ruhe, und nach kurzer Zeit begann auch wieder die typische amöboide Fortbewegung und zwar entweder gegen den Strom oder mit ihm. Die individuell verschiedene Einstellung wurde auch bei Umkehr der Stromrichtung beibehalten. Das Wenden der Amöben begann mit einem seitlichen Umbiegen des jeweiligen Vorderteiles; bei längerer Expositionsdauer liess die Reaktion nach und hörte, ebenso wie bei allzu häufiger Reizung durch Stromumkehr, schliesslich ganz auf. Es konnte ferner festgestellt werden, dass die Reaktion erst dann einsetzt, wenn die Stromgeschwindigkeit die der Eigenbewegung der Versuchsobjekte überschreitet. - Reaktionslos blieben übrigens auch die Myxamöben.

#### V. ZUSAMMENFASSENDE BERICHT ÜBER DIE RESULTATE.

Auf experimentellem Wege wurde festgestellt, dass ein kontinuierliches Strömen des Substrates die Entwicklung einiger niederer pflanzlicher Organismen in eigentümlicher Weise beeinflusst. Untersucht wurden: *Rhizopus nigricans*, *Chondrioderma difforme*, *Hormodendrum alvaceum*, *Oedocephalum glomerulosum* und einige andere Fadenpilze, ferner Diatomeen, Oscillarien, *Chlamydomonas*, *Euglena*, Spirillen, Amöben und Myxamöben. Die Beeinflussung durch strömende Medien ist auf einen Teil der angeführten Formen beschränkt und äussert sich in verschiedener Weise.

*Rhizopus nigricans* entwickelt unter dem Einfluss der Strömung ein exzentrisch gebautes Mycel, das durch vermehrte Verzweigung auf der der Strömung zugewandten Hyphenflanke (aus einem razemösen Monopodium wird ein Sympodium), durch Krümmungen der wachsenden Spitzen, die beim Auftreten der Strömung eine asymmetrische Form annehmen, in derselben Richtung sowie durch eine Hemmung des Wachstums in Richtung mit der Strömung zustande kommt. Die Reaktion fällt je nach der physiologischen Beschaffenheit der Hyphen (Alter) verschieden aus; sie setzt ein, nachdem die Keimhyphen etwa den dreifachen Durchmesser der Sporen an Länge erreicht haben. Die Gesamtheit der Versuchsergebnisse legt die Annahme mechanischer, von der Strömung ausgehender Reize als eigentliche Ursache der beobachteten Reaktionen nahe. Über die Berechtigung dieser Hypothese wird in den „Schlussbetrachtungen“ zu diskutieren sein.

Untersuchungen an *Chondrioderma difforme* bestätigten die Befunde JÖNSSONs und STAHLs in vollem Umfange. Die Methodik erlaubte eine fortgesetzte mikroskopische Beobachtung der Bewegung des Myxomyceten. Einer Umkehr der Stromrichtung entspricht die Umkehr der Polaritätsverhältnisse: das ehemalige Basalplasma liefert

1.) Es handelt sich um eine aus Infus von Haferstroh mit Zusatz von Gartenerde gewonnene Art.

Material für die neue Spitzenzone. Myxamoeben bewegen sich unbeeinflusst von der Strömung.

*Hormodendrum olivaceum* reagiert in keiner Weise auf die mechanischen Reizwirkungen der Strömung. Zum Unterschied von normalen Agar-Kulturen bleiben die Hyphen in strömender Nährlösung farblos und frei von Inhaltskörpern. Die sonst scharf ausgeprägte radiäre Struktur der Mycelien erscheint verwischt.

*Oedocephalum glomerulosum* verhält sich strömendem Substrat gegenüber ähnlich wie *Rhizopus* und zeigt ausgeprägte Spitzenwendungen.

Schwach und undeutlich reagieren in diesem Sinne *Phycomyces nitens* und eine *Mucor*-Spezies. Hingegen liess sich keinerlei Beeinflussung feststellen bei *Absidia*, *Penicillium*, *Valsa*, *Fusarium*, *Verticillium*, *Aspergillus* und mehreren unbestimmten gebliebenen Pilzen.

Diatomeen und Oscillarten reagierten ebenso wenig. Die schliesslich noch genannten Flagellaten und Spirillen zeigten in der Regel das von JENNINGS beschriebene Verhalten: Sie gaben die Schreckreaktion und versuchten dann, in individuell verschiedener Weise, sich der jeweiligen Stromrichtung anzupassen. Ganz allgemein wurde gefunden, dass bei den beweglichen Organismen der letzten Gruppe eine Reaktion nur auf Strömungen erfolgt, deren Geschwindigkeit die der Eigenbewegung übertrifft.

## VI. LITERATUR.

Frühere Berichte über unsere Untersuchungen betreffend das Verhalten von Pilzen einer strömenden Flüssigkeit gegenüber sind nur in geringer Zahl vorhanden. Als erster hat SCHLEICHER (1878) unzweideutig festgestellt, dass Plasmodien von Schleimpilzen einem Wasserstrom entgegenstreben. Die schon früher von ROSANOFF (1868) angestellten Versuche über geotropische Reizbarkeit von Plasmodien erfuhren durch die SCHLEICHERschen Untersuchungen eine kritische Beurteilung und neue Erklärung, der zufolge ROSANOFF bereits eine Reaktion des Pilzes auf strömende Flüssigkeit vor sich hatte, ohne sie allerdings als solche zu erkennen. Genauere Beobachtungen liegen dann von JÖNSSON (1883) und STAHL (1884) vor. JÖNSSON kultivierte, wie auch gleichzeitig STAHL, die Plasmodien in vertikaler und horizontaler Lage auf Fliesspapierstreifen, in denen eine konstante kapillare Wasserbewegung unterhalten wurde, und fand, dass der „Wasserstrom die Ursache der Bewegung sei“ (S. 516). Er war der Ansicht, dass die Feuchtigkeit ganz gleichmässig um das Plasmodium verteilt gewesen sei und die Bedingungen für einen Hydrotropismus nicht gegeben seien, vielmehr der Aufprall der Wassermoleküle das eigentliche Reizmoment darstellte. Ähnliche Versuche stellte er mit Vertretern der Phycomyceten an und fand, dass diese Individuen - es handelte sich um *Phycomyces* und *Mucor* - ständig ein den Plasmodien entgegengesetztes Verhalten zeigten. Bei *Botrytis cinerea* erzielte er keine klaren Resultate, glaubte aber, im grossen und ganzen eine positive Reaktion zu erkennen. Weitere Versuche an Wurzeln von *Zea Mays* lehrten dann, dass auch höhere Pflanzen auf strömende Flüssigkeiten reagieren und dass diese Bewegungsphänomene, für die er zum ersten Male in der Literatur die Bezeichnung „Rheotropismus“ prägte, streng von den hydrotopischen Effekten zu trennen sind. STAHL hatte unabhängig von JÖNSSON im Rahmen reizphysiologischer Versuche mit *Aethalium septicum* (*Fuligo*) ebenfalls die SCHLEICHERschen Angaben bestätigt und gefunden, dass mit der Stromrichtung sich die Bewegungsrichtung der Plasmodien ändert. Er beobachtete ferner, dass das submerse Plasmodium „zahlreiche reich verzweigte Äste aussendet“ (S. 148). Wollte er ursprünglich, wie dies aus einer Fussnote (S. 147) hervorgeht, hydrotopische Reizmomente für das beschriebene Verhalten der Plasmodien annehmen, so veranlasste ihn die kurz vor der seinen erschienene Arbeit von JÖNSSON, sich auch seinerseits für einen Rheotropismus zu entscheiden. Im übrigen nehmen STAHLs diesbezügliche Versuche einen kleinen Raum unter den anderen ein. In neuerer Zeit stellt JOST (1913) die von STAHL beschriebene Reaktion, soweit sie sich auf die Myxomyceten bezieht, zur Rheotaxis (siehe Anmerk. S. 335!). Von einem Rheotropismus der Fadenpilze spricht dieser Forscher an keiner Stelle. Den in grösserer Zahl vorlie-

genden Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln kommt für die Behandlung der vorliegenden Frage weniger Bedeutung zu. Ihrer wird im Schlusskapitel gedacht werden.

## VII. SCHLUSSBETRACHTUNGEN.

Während die Beobachtungen STAHLs und JÖNSSONs an Myxomyceten sowie meine eigenen Untersuchungen an diesem Objekt den ziemlich wahrscheinlichen Schluss zulassen, dass die mechanische Wirkung des strömenden Mediums den Reiz für die stromauf gerichtete Bewegung des Plasmodiums darstelle, so sind die kausalen Zusammenhänge der analogen Erscheinungen bei unbeweglichen Fadepilzen weniger durchsichtig.

Im Verlauf der Untersuchungen an *Rhizopus nigricans*, um diesen Pilz handelt es sich in erster Linie, ergab sich zunächst einmal, dass die Entstehung unsymmetrisch gebauter Mycelien auf drei voneinander zu trennende Vorgänge zurückzuführen ist: 1. eine Wachstumshemmung des stromab gewandten Teiles grösserer Mycelien, 2. auf Krümmungen der Hyphenspitzen der Strömung entgegen und 3. auf eine lebhaftere Verzweigungstätigkeit der von der Strömung getroffenen Hyphenflanken. Eine Analyse der mit der Strömung gegebenen Faktoren ergab dann weiter, dass chemische und physikalische Reize in Frage kommen, und wir wollen nun zusehen, in welchen Beziehungen sie zu jenen Wachstumsvorgängen stehen können.

Zunächst die Wachstumshemmung auf der stromab gewandten Mycelseite. Solche Hemmungen können von einer Erschöpfung des Substrates herrühren, können aber auch auf Verunreinigung durch Stoffwechselprodukte zurückgeführt werden. Von ausschlaggebender Bedeutung für ein Auftreten dieser beiden Faktoren ist aber der Bewegungszustand des Substrates, und gerade diese Bewegung der Nährflüssigkeit ist auf der stromab gewandten Seite bereits grösserer und dichter Mycelien, d.h. im sogenannten Stromschatten, stark reduziert, so dass man an dieser Stelle sehr wohl von Hemmungen des Wachstums infolge Erschöpfung und Verunreinigung des Substrates sprechen kann (siehe Fig. 2, 8 und 9!). Naturgemäss ist das Gebiet des Stromschattens nicht scharf begrenzt; in seinen Randpartien erfolgt vielmehr eine dauernde Durchsetzung mit unverbrauchter Nährlösung. Damit sind aber Differenzen chemischer Natur gegeben, und es könnte hier u.U. ein negativer Chemotropismus auf Stoffwechselprodukte auftreten. So erweckt es z.B. in Fig. 2 (und 8) den Anschein, als bemühten sich die Hyphen der - Seite, aus dem Bereich des Stromschattens herauszukommen. Bedenkt man, dass die Wachstumshemmung eines Teiles des Mycels auch eine korrelative Förderung des anderen bedingt, so liesse sich auf diesem Wege eine Erklärung für das Zustandekommen exzentrisch gebauter Mycelien finden. - Können wir die Krümmungen von Hyphen aus den Randpartien des Stromschattens aus den dort auftretenden chemischen Differenzen ableiten, so ist diese Möglichkeit genommen, wenn es sich um Wendungen etwa freiliegender oder auch nur der im Mycelverbände unmittelbar von der Strömung getroffenen Hyphen handelt. Für einen positiven Chemotropismus auf Nährstoffe fehlen infolge der Homogenität des Nährmediums die Vorbedingungen. Ein negativer Chemotropismus auf Stoffwechselprodukte ist hier unwahrscheinlich, da man doch wohl annehmen muss, dass die wachsende Zone, die sich nach REINHARDT (S. 494) bis etwa eine Hyphenbreite hinter die Spitze erstreckt, zu minimale Mengen an Schlackenstoffen ausscheidet, als dass diese Veranlassung zur Entstehung von Konzentrationsunterschieden geben könnten. Wie aber sollen mechanische Reizwirkungen der Strömung eine Krümmung verursachen? Ich verweise hier wieder auf REINHARDT und ferner auf WORTMANN (1887 Nr. 49 S. 810) und will versuchen, unter Zuhilfenahme dieser beiden Autoren, soweit als möglich, diese Frage zu beantworten. WORTMANN führt (S. 810) die tropistischen Krümmungen auf Plasmabewegungen infolge einer Reizwirkung als ersten Impuls zurück. Nach seiner Ansicht sammelt sich ein Teil des Plasmas an der Reizstelle und bewirkt dort eine gesteigerte Neubildung von Membransubstanz. REINHARDT erklärt dies Wachstum durch Intussuszeption, Nun haben wir uns die Spitzenmembran als ein äusserst zartes Gebilde vorzustellen. Es wäre also wohl denkbar, dass die auftreffenden Flüssigkeitsteilchen mechanische Verletzungen dieser Membran verursachen. Derartige „kleinste Wunden“ setzen dann die Ko-

häsion der Membranpartikel herab, so dass hier unter der treibenden Kraft des Turgors die Einlagerung neuer Substanz unter Vermittlung des an eben derselben Stelle vermehrten Plasmas begünstigt wird. Die Versuchsergebnisse geben der eben entwickelten Hypothese recht: Die Bevorzugung + gerichteter, das Zurückbleiben - gerichteter Hyphen, das + Wenden der Spitzen und die Verstärkung dieser Reaktion - gerichteter Hyphen mit zunehmender Neigung gegen die Strömung. Betrachten wir nun den Verlauf der Reaktion etwas genauer. Jene minimalen Verletzungen sind es, die die + Wendung einer gewinkelt zur Strömung wachsenden Hyphe auslösen. Als ihre erste sichtbare Folgeerscheinung tritt eine Asymmetrie der ganzen Spitze auf (Axenverschiebung); das Fortwachsen lokalisiert sich an den Stellen verminderter Kohäsion der Spitzenmembran und würde auch stets zu einer vollständigen Krümmung führen, wenn nicht die autonomen Nutationen der Spitze diese Entwicklung störten, indem sie durch zwangsläufige Drehung der ganzen Kuppe eine örtlich begrenzte Reizung verhindern und eine klinostatenähnliche Wirkung hervorbringen<sup>1)</sup>. Dazu kommt bei längerer Versuchsdauer noch eine andere unerwünschte Erscheinung, die Abdrängung längerer Hyphen durch die Strömung (siehe S. 332!). Trotz dieser störenden Momente ist aber ein Rheotropismus besonders bei *Rhizopus* unverkennbar, wenn er sich auch unter ungünstigen Umständen nur in einer leichten stromauf konkaven Krümmung der Hyphen äussert. Zusammenfassend stellt Fig. 16 wachsende Hyphenspitzen unter verschiedenen Strömungsverhältnissen und unter Berücksichtigung der autonomen Nutationen (Fig. 1a, b, d, d) dar: a zeigt die Hyphenkuppe in unbewegtem Substrat bei normaler Entwicklung, b zeigt dieselbe Hyphe einer Strömung entgegengerichtet. Jede Neigung der Längsaxe zur Stromrichtung wird sehr bald durch die unsymmetrischen Neubildungen kompensiert. Die Einstellung der Spitze gegen die Strömung erfolgt also zwangsläufig; a stellt eine seitlich getroffene Spitze dar. Eine Analyse der Wendung ist nach dem oben Gesagten überflüssig. Auch die Mechanik des + Wendens einer rückwärts getroffenen Spitze (d) ist nach alledem ohne weiteres verständlich. In diesem Falle würde die Reaktion ausbleiben, wenn nicht infolge der Nutationsbewegungen eine Neigung der Spitzenaxe gegen die Strömung und damit eine seitig gesteigerte Reizung der Gipfelmembran erfolgte.

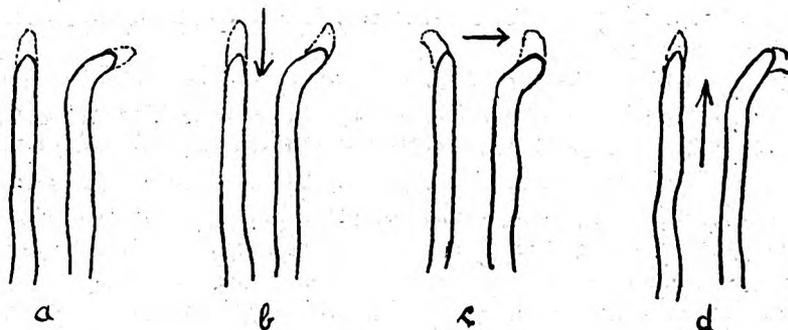


Fig. 16. Schematisch.

Das Spitzenwachstum unter verschiedenen Strömungsverhältnissen. Der Zuwachs ist punktiert gezeichnet. - Nähere Erklärung im Text.

Auf diesem Wege liesse sich auch die bevorzugt + seitige Verzweigung erklären. Mich auf die kurz skizzierten Versuche an *Hormodendrum* stützend, möchte ich annehmen, dass der konstante Substratwechsel die *Rhizopus*-Hyphen auch in den älteren (siehe Anmerkg. S. 330!) Partien bis zu einem gewissen Grade entwicklungsfähig erhält, so dass die Möglichkeit von Neubildungen infolge mechanischer Reizung, wie oben beschrieben, denkbar wäre. Die erhöhte Verzweigungstätigkeit an und für sich ist wohl auf die ausserordentlich günstigen Ernährungsbedingungen und das

1.) Analoge Erscheinungen beobachtete HRYNIEWIECKI an Wurzeln von *Lupinus albus* (S. 129 Abs. 8).

Fehlen der hemmenden Wirkung der Stoffwechselprodukte zurückzuführen.

Das in der Strömung exzentrisch gebaute *Rhizopus*-Mycel stellt sich demnach als Endprodukt dreier getrennt voneinander verlaufender, aber vereint wirkender Wachstumsvorgänge dar, von denen aber nur das + Wenden der Spitzen und die bevorzugt + seitige Verzweigung rheotropischer Natur im Sinne JÖNSSONS sein dürften, und die jeder für sich vielleicht imstande sein würden, den Endeffekt, das asymmetrische Mycel, hervorzubringen.

Die Tatsache, dass rheotropische Reaktionen bei Pilzen nur relativ selten gefunden wurden, steht in Analogie zum Rheotropismus der Wurzelspitzen. Weitere Parallelen lassen sich zwischen beiden Phänomenen kaum ziehen, denn der Reaktionsverlauf ist bei Wurzelspitzen, deren Wachstums- bzw. Streckungszone einen ganzen Gewebekomplex umfasst, ein vollständig anderer (Lit. JUEL, HRYNIEWIECKI u.a.).

#### VERZEICHNIS DER BENUTZTEN LITERATUR.

- JENNINGS 1910 Leipzig, Das Verhalten der niederen Organismen.
- JOST, L., 1913 Jena, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.
- JÖNSSON, B., 1883, Ber. d. deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. I, Der richtende Einfluss strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzenteile (Rheotropismus).
- JUEL, H. O., PRINGSHEIM Jahrbücher XXXIV, Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln.
- af KLERCKER, J., Zeitschrift für wiss. Mikroskopie, Bd. VI.
- KÖHLER, P., 1907 Flora, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens mycelialer Zellen von *Aspergillus niger*.
- MÜLLER, K. O., 1922, Beiträge zur allgemeinen Botanik, Bd. II, Heft 3, Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Pilzmycels.
- REINHARDT, M. O., PRINGSHEIM Jahrbücher XXIII, Das Wachstum der Pilzhyphen.
- ROSANOFF, 1868, Mém. de la Soc. Imper. des sc. nat. de Cherbourg. De l'influence de l'attraction terrestre sur la direction des Plasmodia des Myxomycetes.
- HRYNIEWIECKI, B., 1908, Schriften, herausgegeben von der Naturforschenden Gesellschaft bei der Universität Jurjeff (Dorpat), Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln.
- SCHLEICHER-STRASBURGER, 1878 Jena, Wirkungen des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen.
- STAHL, E., 1884, Bot. Zeitung, Zur Biologie der Myxomyceten.
- WALTER, H., 1921, Zeitschrift für Botanik, Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces*.
- WORTMANN, J., 1887, Botanische Zeitung, Zur Kenntnis der Reizbewegungen.

## ABSTRACT.

It has been experimentally established that a continuous flowing of the substratum in a peculiar way influences the development of some lower organism of plants. Examined have been: *Rhizopus nigricans*, *Chondrioderma difforme*, *Hormodendrum olivaceum*, *Oedocephalum glomerulosum*, and some other filamentous fungi, besides Diatomeae, Oscillarieae, Chlamydomoneae, Euglena, Spirilleae, Amoebae and Myxamoebae. The influence of through flowing media is limited to a part of the recorded forms and expresses itself differently.

*Rhizopus nigricans* under the influence of the current develops an excentrically constructed mycel which is affected by an increased ramification on the hyphen flank, facing the current, (a racemose monopodium becomes a sympodium), by the curving of the growing tips which take an asymmetrical form in the appearing current in the same direction, and by a check in the growth in the direction of the current. The reaction turns out differently according to the physiological conditions of the hyphen-age: it begins after the germ-hyphens have attained a length of about a threefold diameter of the spores. The total results of the investigations make it probable that irritations proceeding from the current are the cause of the observed reactions.

Examinations on *Chondrioderma difforme* fully confirm the results of JÖNSSON and STAHL. The methodic permitted a continuous microscopical observation of the Myxomycetes. To an inversion in the direction of the current corresponds the inversion of the polarity proportions: the former basiplasma supplies the material for the new apical zone. Myxamoebae on the contrary moved without being influenced by the current.

*Hormodendrum olivaceum* in no way reacts on the mechanical stimulation of the current. The hyphens, in distinction from normal agar-cultures, keep colourless and free from inside corpuscles in the flowing nutrient solution. The otherwise distinctly appearing radiare structure seems effaced.

*Oedocephalum glomerulosum* reacts on the flowing substrate similar to *Rhizopus* and shows distinctly apical turnings.

*Phycomyces nitens* and a *Mucor* species reacted in a same way feebly and indistinctly. On *Absidia*, *Penicillium*, *Valsa*, *Verticillium*, *Fusarium*, *Aspergillus*, and several fungi which remained indeterminated on the contrary no influence could be established.

Diatomeae and Oscillarieae reacted just as little. The finally named Flagellates and Spirilleae as a rule showed the behaviour described by JENNINGS: they showed the check reaction and after that tried to adapt themselves, in individually different ways, to the actual current. Generally it has been found that the movable organism of the latter group reacts on currents only whose speed exceeds their own movement.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Staar Gerhard

Artikel/Article: [Ueber den Einfluss strömender Flüssigkeiten auf das Wachstum einiger Pilze 326-346](#)