Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung.

Von **Günther Schmid.**

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

I. Einleitung.

Von den ersten Betrachtungen Schrank's über die „willkürlichen Bewegungen und die tierische Natur der Oscillarien" in den Verhandlungen der Kaiserl. Leopoldin.-Carolinischen Akademie der Naturforscher vom Jahre 1823 und den Bemerkungen Borys de St. Vincent 4 Jahre später im Dictionnaire classique d'histoire naturelle mit den Worten „nous avons renoncé à trouver leur mode de reproduction, et surtout à expliquer le mécanisme et les raisons de leurs mouvements" bis zu den letzten Analysen der Bewegungserscheinungen dieser niederen Lebewesen durch Kolkwitz, Correns, Phillips, Pieper, Fechner und Nienburg im letzten Jahrzehnt ist ein langer Weg. Die Bewegungsursache ist immer noch nicht erkannt, so, daß niemand etwas einzuwenden hätte.

Die Arbeiten Kolkwitz's und Correns' brachten, wenn man von dem Studium des Membranbaues absieht, keine wesentlich neuen Tatsachen zu einer Klärung. Die umfangreiche Literatur, welche vor ihnen bestanden hatte, gab ihre Befunde im allgemeinen auch schon. Die Ergebnisse früherer Verfasser werden durch sie gefestigter. Philipp's Abhandlung nimmt eine Sonderstellung ein. Pieper und Nienburg hatten Fragen des Bewegungsverhaltens zum Ziele. Bemerkenswerte Fortschritte aber erfuhren unsere Kenntnisse durch die vor 3 Jahren erschienene Arbeit von R. Fechner. Fechner hat hier eingehend das chemotaktische Verhalten und die Bewegung des Schleimes studiert und auf diesem Grunde eine Theorie der Oscillarienbewegung zu errichten versucht.

Ich selber begann im Frühjahr 1912 mich mit den Oscillarien zu beschäftigen. Meine Studien reichten bis in den Sommer 1913 und wurden da unterbrochen, ohne daß sie seitdem durch experimentelle Arbeit wieder aufgenommen werden konnten. So sind meine Untersuchungen ein Bruchstück geblieben, und das Folgende ist nur ein Ver-

such, den ich unter besonderen Verhältnissen nicht weiter zurückbehalten möchte.

II. Die Arten.

Ich bemühte mich, das Bewegungsverhalten besonders einer ansehnlichen Oscillarienart möglichst genau kennen zu lernen. Dies war eine nahe Verwandte oder Varietät von Oscillatoria curviceps Ag., die von der eigentlichen O. curviceps durch einen beständigen Färbungsunterschied abweicht und der ich den Namen var. violescens geben möchte. Sie soll der Einfachheit halber hier immer nur mit dem Artnamen curviceps bezeichnet werden. Sie ist verhältnismäßig groß, und der einzelne Faden mit dem bloßen Auge gut sichtbar, ja zuweilen 1 cm und darüber lang, 20,4 bis 24,8 μ breit und wegen der hakenförmig gekrümmten Enden zu allerlei Bewegungsbeobachtungen ausgezeichnet geeignet. Ich fand sie auf der feuchten Erde eines Blumentopfes im Warmhause des Jenaer botanischen Gartens und konnte sie das ganze Jahr hindurch auf diesem Blumentopfe halten, indem ich nur ab und zu überwuchernde, andere Cyanophyceenformen beseitigen mußte. Es gelang mir nicht, die Art sonstwie auf Agargallerte oder im Wasser zu züchten, soviel verschiedene Nährsalzzusätze ich auch versuchte.

O. curviceps war an diesem Standort durchweg in starker Bewegung. Nur nach mehreren Tagen trüben Wetters beobachtete ich stets eine auffällige Trägheit oder gar Stillstand.

Neben O. curviceps prüfte ich eine Reihe anderer Formen, in dem Maße, als sich dazu gerade die Gelegenheit bot. Auf diese Weise kamen wir vor allem O. limosa Ag., uncinata (Ag.) Gom., tenuis Ag. numidica Gom., Phormidium autumnale (Ag.) Gom., Retzii (Ag.) Gom., Symploca muscorum (Ag.) Gom. aus dem botanischen Garten oder der Umgebung Jenas zu Gesicht, die ich dann auch hin und wieder zu Versuchen benutzte. Ich habe über die Fundstellen dieser Formen an anderer Stelle (Hedwigia 1917, pag. 342—357) berichtet, sodaß ich hier darauf verweisen darf.

III. Über die Geschwindigkeit der Bewegung.

1. Die regelrechte Geschwindigkeit.

Die Oscillarien haben eine Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung, die sich in eine Übersicht der Geschwindigkeiten bei Bewegungen niederer Pflanzen durchaus eingliedern läßt. Beispielsweise legte Oscillatoria curviceps in 1 Minute bei Zimmertemperatur (20° C) folgende Strecken zurück:

70,08 μ
87,60 μ
89,06 μ,

ein anderer Faden bei 22° C

57,00 μ
68,40 μ
83,60 μ.

Für Phormidium autumnale, einer bedeutend schmäleren und kürzeren Form, berechnete ich bei 20° C in 1 Minute:

3,24 μ
3,27 μ.

O. numidica, eine sehr schnelle Art, hatte eine Geschwindigkeit von 80 bis 100 μ in der Minute bei 20°.

Diese Werte wurden an Fäden gemessen, die im Wasser unter dem Deckglas des Objektträgers wanderten. Im freien Wassertropfen wurden keine größeren Werte erzielt: so rückte im hohlgeschliffenen Objektträger ein Faden von O. curviceps im Laufe von 21 Minuten mit einer Durchschnittsgeschwindigkeit von 54 μ vorwärts, andere Fäden ergaben für die Minute folgende Zahlen:

62,1 μ	oder	55,5 μ
72,2 μ		72,2 μ
42,2 μ		38,8 μ
59,2 μ		59,2 μ.

Auch auf Agargallerte bewegte O. curviceps sich mit Geschwindigkeiten desselben Bereiches, z. B. auf 0,8% Agargallerte mit

62,1 μ
51,7 μ
62,8 μ
42,2 μ.

Auffällig größer sind die Zahlen, die Correns (pag. 148) angegeben hat, für O. princeps bei etwa 20° in 1 Minute 240 μ, für O Froelichii var. fusca 150 μ. Besonders große Werte aber bringt Naegeli (pag. 90—91) für O. limosa, nämlich 660 μ bis 1,0 mm (dagegen für Phormidium vulgare durchaus regelrecht 3,1 bis 60 μ). Diese Forscher haben es unterlassen zu bemerken, auf welche Weise sie solche Geschwindigkeiten ermittelt haben. Anzunehmen ist wohl, daß sie, statt wie ich, die unmittelbare geradlinige Vorwärtsbewegung, den gesamten Weg der schwingenden Fadenspitze maßen. In dem Falle vergrößern sich die Zahlen beträchtlich. So erhielt ich für den Weg der Fadenspitze in der Minute für

O. curviceps	147,1 μ	für Ph. autumnale	60,8 μ
	134,0 μ		68,4 μ
	182,7 μ,		125,4 μ.

Die höchste Zahl, die auf diese Art bei Zimmertemperatur für O. curviceps erhalten werden konnte, war 255 μ in der Minute! (nach Erschütterung, hierüber vgl. im nächsten Abschnitt), und der höchste Wert überhaupt ergab sich für O. curviceps in basischer Knopscher Nährlösung. Hier fand ich z. B. eine mittlere Geschwindigkeit von 445,3 μ in 1 Minute bei 20—20,5°.

Hierzu die Geschwindigkeiten anderer niederer Pflanzen. In folgender Liste sind, ohne irgendwie mit dem Anspruch auf Vollzähligkeit, Geschwindigkeiten mit denjenigen der Oscillarien verglichen und in eine Reihe gestellt worden (vergleichsweise auch die Protoplasmaströmung und einige Amöben, diese eingeklammert). Die Zahlen sind abgerundet, Werte in μ.

Thiothrix, Gonidien (nach Winogradsky, pag. 35)	0,8	Bacillen (nach Lehmann u. Fried, pag. 311) . .	450
Myxobakterien (nach Benecke, pag. 151) . . .	2—3	Stauroneis Phoenicenteron, Diatomee (nach Müller, wie oben)	480
Phormidium autumnale . .	3	Bacillus subtilis (nach Lehmann u. Fried, wie oben)	600
Myxobakterien (nach Benecke, wie oben) . . .	5—10	Spirogyra, bei heliotropischer Reizung (nach Winkler)	800—1600
(Amoeba verrucosa) (nach Rhumbler, pag. 123) .	30	Choleravibrionen (nach Lehmann u. Fried, wie oben)	1800
(Amoeba striata) (desgl.) .	60	Nitzschia sigmoidea, Diatomee (nach Müller, wie oben	1020
Oscillatoria curviceps . .	70—90	(Protoplasmastörung von Nitella hyalina) (nach Naegeli, pag. 81) . .	600—2400
„ numidica . .	80—110	(desgl. von Nitella syncarpa, nach Naegeli)	1000—2500
(Amoeba geminata) (nach Rhumbler, wie oben) .	90—180		
Diatomee, unbestimmte Art (nach Müller, pag. 120)	116—320		
Closterium acerosum (nach Klebs, pag. 356) . . .	220		
Oscillatoria curviceps, erschüttert	250		
Pinnularia viridis, Diatomee (nach Müller, wie oben)	420		
Oscillatoria curviceps in bas. Knopscher Lösung . .	440		

Wie eingangs gesagt: die Bewegungsgeschwindigkeit ordnet sich völlig ein. Sie wetteifert bald mit derjenigen der Amöben, bald mit jener der Diatomeen und schließlich auch der Bakterien.

Unsere Zahlenangaben für Oscilaria zeigten oben für ein und denselben Faden eine große Verschiedenheit der Geschwindigkeit. Es fragt sich, ob dies durch den Einfluß äußerer Umstände oder durch den Bewegungsmechanismus selber hervorgerufen wird. Hier zunächst eine Beobachtung, die für den äußeren Einfluß als Ursache spricht:

Die sehr lichtempfindliche und phototaktische Symploca muscorum wanderte auf 1%iger Agargallerte geradlinig dem Licht entgegen. Es wurden zwei benachbart liegende Fäden zugleich auf ihre Geschwindigkeit beobachtet und diese gemessen. So ergab sich:

1. Faden:

0—10	Minuten	2,5	Maßeinheiten	= 0,25	in	der	Minute
10—15	„	2	„	= 0,40	„	„	„
15—22	„	1	„	= 0,14	„	„	„
22—30	„	2,5	„	= 0,31	„	„	„

2. Faden:

0—10	Minuten	2,5	Maßeinheiten	= 0,25	in	der	Minute
10—15	„	1,75	„	= 0,35	„	„	„
15—22	„	1,25	„	= 0,17	„	„	„
22—30	„	2	„	= 0,25	„	„	„

Die Schwankungen in den Geschwindigkeiten liefen durchaus gleich, wie auch bei diesen Messungen:

3. Faden:

0—12	Minuten	4	Maßeinheiten	= 0,44	in	der	Minute
12—30	„	3	„	= 0,16	„	„	„
30—64	„	5,75	„	= 0,16	„	„	„

4. Faden:

0—12	Minuten	3,2	Maßeinheiten	= 0,26	in	der	Minute
12—30	„	3,2	„	= 0,17	„	„	„
30—64	„	3,6	„	= 0,10	„	„	„

Allein, Symploca ist besonders trägbeweglich, unvergleichlich viel langsamer als Oscillatoria curviceps und sogar als Phormidium autumnale. Andererseits ist sie ungemein phototaktisch und vielleicht auch sonst Einflüssen gegenüber sehr empfänglich. So läßt sich das parallele Schwanken in den Bewegungen bei dieser Alge zwanglos verstehen. Anders z. B. die schnelle O. curviceps. Sie ist auf Agargallerte völlig unempfindlich für Licht. Niemals habe ich phototaktische Erscheinungen wahrgenommen. Und auch Phormidium autumnale hat nicht eine Phototaxis, die man bezeichnend nennen könnte. Natürlich werden bei alledem äußere Umstände sich fortwährend geltend machen und Schwankungen in der Bewegung hervorrufen. Sie machen indes nicht jene Schwankungen verständlich, welche schon innerhalb kleinster Zeiträume sich abspielen. Nachfolgendes Beispiel gibt das allgemeine Bild hierfür:

Ein einzelner Faden von O. curviceps lag in einem Tropfen Wassers unter dem Deckglas auf einem heizbaren Objektträger, welcher durch vorbeifließendes Wasser, dessen Temperatur ständig beobachtet werden konnte, in gleichmäßiger Zimmerwärme gehalten wurde. Die Temperatur maß 22° C. Ich erhielt, nachdem so der Faden etwa 15 Minuten unter dem Deckglas gewandert war, die Werte (1 Einheit = 7,3 μ):

während	0—2	Minuten	Vorwärtsbewegung	in	der	Minute	8
„	2—4	„	„	„	„	„	9
„	6—8	„	„	„	„	„	16,5
„	8—10	„	„	„	„	„	11
„	10—12	„	„	„	„	„	9,5
„	12—14	„	„	„	„	„	16

Auffällig werden diese Schwankungen, wenn sehr kleine Zeitabschnitte zur Bestimmung der Geschwindigkeiten herangezogen werden, etwa 1 Minute, $^1/_2$ Minute. Bei Phormidium autumnale beobachtete ich in Abständen von je $^1/_4$ Minute. Das Abmessen der Wegstrecken geschah wie früher an der Bewegungsspur, die mittels Zeiss'schen Zeichenapparates auf dem Papier nachgezogen wurde. Die Zeitabschnitte bestimmte ich mit einem genau arbeitenden Einstellchronometer. (Temperatur 20° C; 1 Einheit = 1,8 μ).

I. Weg der Fadenspitze	Vorwärtsbewegung	II. Weg der Fadenspitze	Vorwärtsbewegung	III. Weg der Fadenspitze	Vorwärtsbewegung	IV. Weg der Fadenspitze	Vorwärtsbewegung
23	5	32	11	8	8	6	6
15	$4^1/_2$	21	10	$8^1/_2$	$8^1/_2$	8	8
21	$3^1/_2$	15	10	8	8	9	$8^1/_2$
$5^1/_2$	2*	11	9	7	7	9	9
7	3	14	8	7	7	9	9
18	1	$18^1/_2$	$12^1/_2$	9	8	6	6
9	3	13	$7^1/_2$	$8^1/_2$	$8^1/_2$	10	9
$10^1/_2$	4	18	12	9	8	10	9
35	8	10	$7^1/_2$	7	7	$8^1/_2$	8
24	4	11	10	6	6*		
25	9	10	8	2	2		
26	8	12	12	7	7		

Dies sind die fortlaufenden Schwankungen desselben Fadens, welche hier der schriftlichen Anordnung wegen in vier Reihen wiedergegeben werden. Während der Beobachtung mußte ich den Objektträger einigemal verschieben, was peinlichst, bei Vermeidung jeglicher Erschütterung, geschah. Dazu wurde jedesmal etwa $^1/_4$ Minute beansprucht. Die entsprechenden Stellen sind oben durch einen wagerechten Strich gekennzeichnet. Bei * fanden Umkehrungen der Bewegung statt. Es wird deutlich, daß vor einer Umkehr Verlangsamung eintritt und nach erfolgter Umkehr ein Anwachsen der Geschwindigkeit; das haben ja auch schon frühere Beobachter bemerkt.

Die Geschwindigkeiten nehmen in der Versuchsreihe für Phormidium autumnale von vorn nach hinten ab, was sich aus einem allmählichen Nachlassen der Betriebskraft erklären ließe, einem äußeren Einfluß zufolge, etwa dem längeren Verweilen des Fadens in einem von der Luft ziemlich abgeschlossenen Wassertropfen oder anderen Um-

ständen, die nicht übersehen werden können. Es bleiben überdies die eigentlichen Viertelminutenschwankungen; man vergleiche von 1 auf 3 oder von 4 auf 9 usw., oder bei den Schwankungen der Fadenspitze gar von 23 auf 15, von $10^1/_2$ auf 35. Wir können nicht annehmen, daß dies durch entsprechende äußere Bedingungen verursucht wird, sondern müssen den Grund dafür in einem Hin- und Widerspiel innerer Kraftverläufe sehen. Wir haben solche Bilder auch sonst bei lebendigen Vorgängen: ich verweise z. B. auf das fortwährende Schwanken der Atmungsgröße bei Pflanzen.

2. Erschütterung und Geschwindigkeit.

Über den Einfluß äußerer Umstände auf die Geschwindigkeit der Oscillarienbewegung ist bis jetzt wenig bekannt geworden. Man hat nur einige Bemerkungen über die Wirkung der Wärme und des Lichtes gemacht.

Im Verlauf meiner Bestimmungen der Geschwindigkeiten empfand ich häufig als lästige Störung Erschütterungen, die zufällig durch Klopfen auf den Tisch oder heftiges Verschieben des Präparates hervorgerufen werden; solche Störungen veranlaßten meist Veränderungen in der Geschwindigkeit der Oscillarienfäden. Anfangs glaubte ich die Ursache dafür lediglich in einer leichten Verschiebung des Fadens suchen zu müssen, einer Verschiebung im Wassertropfen des Objektträgers, wodurch jeweils etwa eine günstigere oder ungünstige Lage für die Fortbewegung der Oscillarie geschaffen würde. Im weiteren Verfolg dieser Erscheinung stellte sich jedoch ein gesetzmäßiges Verhalten heraus: nach einer einmaligen Erschütterung verlangsamte sich die Bewegung niemals; wenn sie nicht unbeeinflußt auf derselben Geschwindigkeitshöhe verblieb, verstärkte sie sich auffällig, und das war meist der Fall. Man kann einem träge wandernden Faden von O. curviceps fast stets wieder zu einigen Minuten ansehnlicher Bewegungstätigkeit verhelfen, wenn man das Präparat erschüttert, ein-, zweimal durch heftigen Schlag auf den Tisch, auf dem das Mikroskop steht.

Genauere Versuche zeigten das Verhalten klarer und eindeutig, wovon hier einige Beispiele:

1. Ein regelrecht beweglicher Faden von O. curviceps, der frisch dem Blumentopf des Gewächshauses entstammte, wurde beobachtet, nachdem er 10 Minuten unter dem Deckglase verweilt hatte. Die Temperatur schwankte um ein Geringes weniger 22° auf 22° C, 1 Geschwindigkeitseinheit = 7,3 μ.

Von 0—2	Min.	Geschwindigkeit	= 8	Von 16—18	Min.	Geschwindigkeit	= 14,5
„ 2—4	„	„	= 9	„ 18—20	„	„	= 15
„ 4—6	„	„	= 11,5			**	
„ 6—8	„	„	= 16,5	„ 20—22	„	„	= 34
„ 8—10	„	„	= 11	„ 22—24	„	„	= 15
„ 10—12	„	„	= 9,5*	„ 24—26	„	„	= 14,5
„ 12—14	„	„	= 16	„ 26—28	„	„	= 10
„ 14—16	„	„	= 14,5	„ 28—30	„	„	= 6,5

Bei * fand eine Umkehr der Bewegung statt, bei ** wurde erschüttert. Durch die Erschütterung veränderte sich die Bewegungsgeschwindigkeit von 15 auf 34! Und zwar nahm hier nur die unmittelbare, geradlinige Vorwärtsbewegung zu, die Schwingungen der Fadenspitze ließen kein Stärkerwerden erkennen. Auf die Richtung des wandernden Fadens hatte das Erschüttern ebensowenig Einfluß, so daß also auch keine Umkehr stattfand. Letzteres gilt auch für die folgenden Versuche.

2. Ein schlecht ernährter Faden von O. curviceps, der nur schwache Bewegungen zeigte — er hatte vorher 3 Tage in einem halbdämmerigen Zimmer in basischer Knop'scher Lösung gelegen — wurde, nachdem er dann vorher 15 Minuten bei 20,5° C unter dem Deckglas gelegen hatte, zur Untersuchung verwendet. Während der Beobachtung sank die Temperatur auf 19,5° C herab. Hier der Verlauf des Versuches:

Zeitangabe: Minuten	Temperatur: (° C)	Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute:	Bemerkungen:
0—5	20,5	4	
5—10	20,5	2,6	
10—15	20,5	1,6	
15—20	20,5	beinahe 0	
20—25	20,5	0 *	
25—30	20	20	
30—35	20	11,2	
35—40	20	4,4	
40—45	20	4,5*	Umkehr der Bewegung
45—50	20	11,6	
50—55	20	3,4*	
55—60	20	12,6	
60—65	19,5	9,2**	Umkehr der Bewegung
65—70	20,5—28	12,4	
70—75	29 —31	0,6	
75—80	31 —32	0	Umkehr der Bewegung

Bemerkung: Bei * wurde erschüttert, bei ** absichtlich erwärmt. 1 Geschwindigkeiteinheit = 7,3 μ.

Der Erfolg des Erschütterns ist hier sehr deutlich. Von der Geschwindigkeit 0 stieg sie auf 20, von 4,5 auf 11,6, von 3,4 auf 12,6. Es hatte mehr fördernden Einfluß als die nachfolgende Erwärmung, welche die Geschwindigkeit von 9,2 auf 12,4 steigerte (woraus aus vor-

liegendem Versuche natürlich kein weiterer Vergleich zwischen diesen beiden Einwirkungen auf die Bewegung gezogen werden darf.)

3. Den dritten Versuch schließen wir der Reihe Bewegungsschwankungen an, welche bereits auf pag. 332 für Phormidium autumnale wiedergegeben worden sind. Es handelte sich, wie schon dort gesagt, um einen einzelnen, freiliegenden Faden, der sich bei einer stetigen Temperatur von 20° C bewegte. Die Geschwindigkeiten hatten nach Verlauf des ersten Viertels der Beobachtungszeit fortwährend unter Schwankungen abgenommen und waren schließlich auf die Größe 8½ bzw. 8 gekommen. Jetzt wurde das Präparat verschoben, was etwa eine Viertelminute in Anspruch nahm und dann der Erschütterungsschlag ausgeführt, wodurch die Beobachtungspause abermals um ¼ Minute verlängert wurde. Darauf konnte — wie früher in Abständen von ¼ Minuten — folgende Zahlenreihe der Geschwindigkeiten aufgezeichnet werden:

Fadenspitze	Vorwärtsbewegung	Fadenspitze	Vorwärtsbewegung
7	6,5	17	11
30½	13	23½	7
19	9	26	11
20	7,5	27	6
24	9	19	12,5
35	9	28½	4,5
31	9	34	13
35	6		

Der Versuch zeigt ein Anwachsen von 6,5 bzw. 7 auf 13 bzw. 30½. Die Bewegung, die vor dem Schlag einigermaßen gleichförmig gewesen war, wird wieder schwankend wie im Anfang der Beobachtungsreihe und hat jetzt, im ganzen genommen, die ursprüngliche Geschwindigkeit wieder. In dem nachfolgenden graphischen Bild der Geschwindigkeiten, bei dem man sich eine Abzisse mit ¼ Minutenabschnitten und die zugehörige Ordinate mit Geschwindigkeitseinheiten versehen zu denken hat [1]), wird dies noch deutlicher (die obere Kurve gilt für die Schwingungen der Fadenspitze, die untere für die

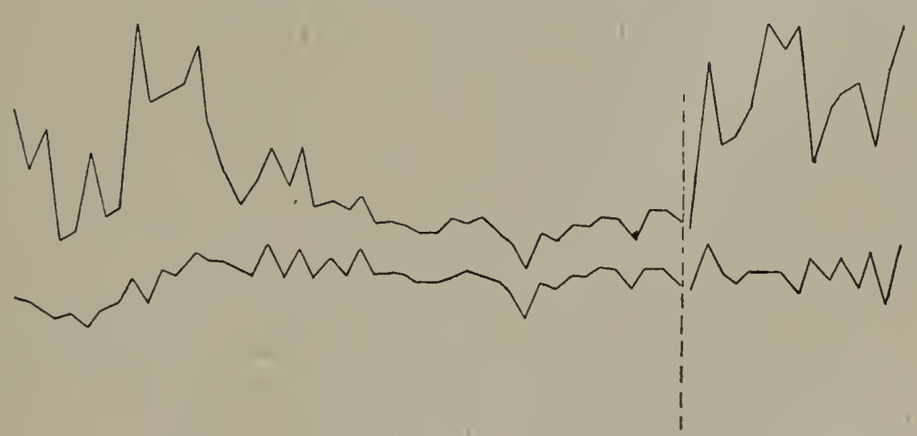


Fig. 1.

1) Die Kurven haben, damit sie nicht stellenweise zusammenliegen, verschiedene Ordinaten.

unmittelbare Vorwärtsbewegung; die senkrechte Strichelung gibt den Ort des Erschütterungsschlages an).

Ich habe nur wenige Beobachtungen darüber zur Verfügung, wie der Oscillarienfaden sich bei wiederkehrenden Erschütterungen verhält. Die Ergebnisse waren sehr wechselnd. U. a. machte ich den Versuch, eine Stunde hindurch eine Anzahl in einem offenen Wassertropfen liegender Fäden von O. curviceps alle 5 Minuten heftig zu erschüttern. Darauf war die Bewegung stellenweise sehr schwach, im ganzen bedeutend geringer als im Anfang, jedoch waren auch einige regelrecht bewegliche Fäden zu sehen. Die gleichzeitig in einem ruhig gehaltenen Wassertropfen verweilten Fäden waren dagegen alle in regelrechter Bewegung.

Man fragt sich, ob in der Beeinflussung durch Erschütterung ein Reizvorgang vorliegt oder aber etwa eine mehr mechanische Entspannung. Das nach der Erschütterung oft heftige Pendeln der Fadenspitze könnte für eine bewirkte Auslösung einer im Faden vorherrschend gewesenen mechanischen Spannung sprechen. Indes wurde die Schwingungsweite der Fadenspitze nicht jedesmal vergrößert, oft wurde lediglich die Geschwindigkeit der Vorwärtsbeweguug stärker. Und andererseits ist zu beachten, daß nach dem Erschüttern immer $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Minute, zuweilen sogar $^3/_4$ Minuten, verstrichen, bis die Wirkung sich zeigte. Zweifellos haben wir es hier mit einer Reizantwort zu tun.

Meine Befunde stehen im Wiederspruch zu denjenigen, die Th. W. Engelmann im Archiv für die gesamte Psysiologie 1879 gegeben hat und die von dort auch in Verworn's Allgemeine Physiologie (5. Aufl., 1909, pag. 456) übergangen sind. Elektrische wie mechanische Reizung (Druck und Stoß) sollen hiernach für die an der Oberfläche der Oscillarien (und Diatomeen) haftenden Teilchen genau so wirksam wie auf Protoplasmaströmung sein, d. h. Verzögerung bzw. Stillstand der Bewegung hervorrufen. Verworn läßt dabei die Frage offen, ob dies als Lähmungsvorgang oder als Ausdruck tetanischer Erregung zu deuten sei.

Beide Forscher suchten hierdurch Eigenschaften des Protoplasmas zu erweisen. Engelmann wollte damals durch seine Reizungsversuche die Protoplasmanatur der schleimigen Hülle des Oscillarienfadens aufzeigen, Verworn die Gleichartigkeit der protoplasmatischen Lebensäußerungen bei Oscillarien, Diatomeen, Amöben usw. und der Protoplasmaströmung dartun. Ich will einen Vergleich über den Einfluß des Erschütterns auf Protoplasmaströmung und niedere Organismen nicht ziehen. Entschieden fehlen dazu die nötigen Untersuchungen. Indessen

sind doch gewisse Ähnlichkeiten auffällig. Verworn (I.) erschütterte Amoeba, Actinosphaerium und andere Formen durch eine besondere Vorrichtung. Dadurch war es möglich, einen „mechanischen Tetanus" zu erzeugen, wie Verworn diesen Zustand nennt, z. B. bei etwa 15—20 Stößen in der Sekunde nach 1—2 Minuten alle Pseudopodien zum Einziehen zu bringen, so daß eine vollkommene Kugelgestalt entsteht. Das war eine schnelle Aufeinanderfolge der Schütterungsstöße, wie sie bei den Oscillarienfäden meiner Versuche nicht vorliegen. Und bei schwacher Reizung erfolgte denn bei Verworn auch bedeutend langsameres Zurückgehen der Pseudopodien. Die Ähnlichkeit liegt darin, daß ja bei Amoeba usw. ebenso wie Oscillaria eine geschwindere Bewegung nach der Erschütterung auftrat, bei Amoeba in dem schnellen Einziehen der sonst ausgestreckten Pseudopodien. Erst die nach längerer Erschütterung verharrende Amoeba kann dann mit Engelmann's gereizten Oscillarien verglichen werden. Und gehemmte Bewegungen durch häufige Erschütterungen sind wohl auch für Oscillarien ganz allgemein anzunehmen. Dafür spricht außer meinen Beobachtungen eine Bemerkung Hansgirgs (I, pag. 28) „Die durch Stoß und Kontaktreize, z. B. öfters wiederholtes[1]) Rütteln, Klopfen usw. am Deckgläschen unter dem Mikroskope starr gewordenen Oscillarienfäden können nach einer kürzeren oder längeren Ruheperiode ihre frühere Reizbarkeit und Bewegungsfähigkeit wiedererhalten". Ferner an einer anderen Stelle Hansgirgs (II, pag. 86): „Durch wiederholte[1]) mechanische Erschütterungen gehen die lokomotorisch beweglichen Oscillarien in einen Starrezustand über" usw.

Es lag nahe festzustellen, ob denn auch die Diatomeen, welche nach Engelmann und Verworn bei häufiger Erschütterungsreizung Stillstand der Bewegung zeigen sollen, bei einmaliger Erschütterung einen Geschwindigkeitszuwachs der Bewegung erfahren. Dies ist in der Tat der Fall:

1. Eine große, nicht näher bestimmte Diatomee lag im Tropfen Wasser unter dem Deckglas. Nachdem sie einige Minuten verweilt hatte, beobachtete ich in den Zeitabschnitten von

0 —$2^1/_2$ Minuten für die Minute 9,6 Einheiten der Geschwindigkeit
$2^1/_2$—$7^1/_2$ „ „ „ „ 14,8 „ „ „

dann völliger Stillstand, nämlich von

$7^1/_2$—$10^1/_2$ Minuten für die Minute 0 Einheiten der Geschwindigkeit,

worauf der Erschütterungschlag ausgeführt wurde:

$10^1/_2$—$12^1/_2$ Minuten für die Minute 18 Einheiten der Geschwindigkeit
$12^1/_2$—$16^1/_2$ „ „ „ „ 25 „ „ „

1) Von mir gesperrt gedruckt.

Die Reizantwort war unverkennbar; von 0 stieg die Geschwindigkeit auf 18 und erhöhte sich in der Folge noch bis 25. Oder

2. eine gleiche Diatomee wie vorher. Nach 8 Minuten Beobachtung der wandernden Alge von

0 — 3 Minuten für die Minute 10,3 Einheiten der Geschwindigkeit;

hierauf Erschütterung durch Stoß:

3 — 4	Minuten	für	die	Minute	26	Einheiten	der	Geschwindigkeit
4 — 5	„	„	„	„	27,5	„	„	„
5 — 8	„	„	„	„	19,6	„	„	„
$8^1/_2$—13	„	„	„	„	23,1	„	„	„ ;

hierauf abermals Erschütterung:

13 —18 Minuten für die Minute 29 Einheiten der Geschwindigkeit.

Wieder eine Geschwindigkeitszunahme durch Erschütterung von 10,3 auf 26, von 23,1 auf 29.

Die Kenntnis über den Erschütterungsreiz ist geeignet, die Verbreitung beweglicher und unbeweglicher Oscillarienarten in der Natur dem Verständnis näher zu bringen.

Ich prüfte Phormidium Retzii, das bei Jena in fließenden Bächen verbreitet ist und entnahm eine Probe einem kleinen Wasserfalle im Mühltal. Die meisten Fäden waren völlig ohne Bewegungen und die übrigen von geringer Beweglichkeit. Als ich sie dann im Zimmer auf feuchtem Papier hielt, war erst nach 3 Tagen eine geringe strahlige Anordnung bemerkbar, so daß der Rand des ursprünglichen Algenlagers nur etwa $^1/_2$ mm überstrahlt wurde; im Thermostaten ging bei 26° C die Auswanderung 1—$1^1/_2$ mm weit. Dagegen hatte zu gleicher Zeit Phormidium autumnale sich bei Zimmerwärme 18 mm vom Lager entfernt. Phormidium Retzii hat in dem fortwährend erschütterten Wasser der Bäche und Wasserfälle das Bewegungsvermögen nahezu eingebüßt, und es ist ökologisch leicht einzusehen, daß hier eine Ortsveränderung nicht notwendig ist. Einbußen der Bewegungsmöglichkeit im fließenden Wasser sind ja auch sonst nicht selten. Ich verweise u. a. auf Vaucheria fluitans, welche im Gegensatz zu den Verwandten auf feuchtem Boden keine Schwärmsporen bildet, oder auf die Beggiatoacee Thiothrix, die Winogradsky eingehend beschrieben hat. Thiothrix sitzt in rasch fließendem Wasser auf steinigem Boden fest und bildet nur sehr träg bewegliche Hormogonien, während die lebhaft bewegliche Beggiatoa schlammigen Boden bewohnt, das von Wasser mit kaum merklicher Bewegung überflossen wird.

Kützing unterscheidet an einer Stelle (Phycologia Generalis, pag. 190 ff.) bei Phormidium einjährige und ausdauernde Arten und nennt einjährig diejenigen Arten, deren Lager aus einfacher Schicht

bestehen, während die mehrjährigen lamellöse Lager bilden, d. h. aus übereinanderliegenden Schichten gebildet werden, wovon nur die obersten Lagen lebendige Fäden beherbergen. Er fügt hinzu, daß die einjährigen Arten sämtlich eine größere Lebhaftigkeit der Bewegungen aufweisen. Sein System gründet sich bei Phormidium geradezu auf diese Unterschiede, und er teilt die Gattung ein in:

1. annua: stratum tenue, non lamellosum, radians;
2. perennia: stratum compactum, lamellosum, vix radians.

Vergleicht man die Arten nach den Standorten, so findet man die perennierenden Arten vorzugsweise in schnellfließenden Bächen, in Mühlengerinnen, in Wasserfällen usw.

3. Wärme und Geschwindigkeit.

Es ist von vornherein selbstverständlich, daß verschiedene Wärmegrade verschiedene Grade der Geschwindigkeit bei der Oscillarienbewegung hervorrufen. Das ist wohl auch früher schon beobachtet worden. Mir kam es darauf an, die genauen Beziehungen zwischen Wärme und Geschwindigkeit festzulegen.

O. curviceps erwies sich bei —12° C völlig unbeweglich, ebenso nach einem zwölfstündigen Verweilen bei + 7°. Sie starb bei diesen Temperaturen nicht, denn ins 15° warme Zimmer gebracht, trat wieder Bewegung auf, ja einzelne Fäden waren dann besonders stark beweglich. Bei 10—12° war die Bewegung anfangs regelrecht, wurde aber im Laufe der Zeit schwächer, nach dreimal 24 Stunden zeigte sie sich immer noch beachtlich, nach viermal 24 Stunden war sie ganz gering oder meistens = 0 geworden. 31° C rief zwar eine beschleunigte Bewegung hervor, war aber bereits auf die Dauer schädlich, verlangsamte dann nicht nur die Geschwindigkeit, sondern brachte schließlich die Fäden zum Absterben. Dies zeigt z. B. folgender Fall: Klümpchen von O. curviceps wurden in senkrecht stehende Glasröhrchen gebracht. Beide wurden verdunkelt, Rohr *a* bei Zimmertemperatur (10—11,2°), Rohr *b* im Thermostaten bei gleichmäßiger Temperatur von 31° aufgestellt. Der Vergleich ergab, daß die Fäden aufgestiegen waren

nach	20	Stunden	bei	*a*	1,3	cm,	einzelne	bis	2,7	cm;	bei	*b*	5,8	cm hoch,	
„	41	„	„	*a*	5	„	„	„	6	„	„	*b*	5,8	„	„ einzelne bis 8 cm,
„	61	„	„	*a*	7	„	„	„	7,5	„	„	*b*	5,8	„	„ „ „ 8 „

Also bei 10—11° C gleichmäßiges Zunehmen der Weglänge, bei 31° C schon nach 20 Stunden durchweg Stillstand.

Ähnliches Verhalten zeigte Phormidium autumnale. Trockene Erdstückchen mit dieser Alge brachte ich in Glasschalen auf nasses Papier

und verteilte die Schalen auf dunkle Räume von etwa 7°, 15—17,5°, 25—28° und 39—41,5° C. Die Fäden strahlten aus:

nach 12	Stunden	bei 7°:	0 mm;	bei 15—17,5°:	bis 1 mm;		
„ 22	„	„ 7°:	bis ½ „	„ 15—17,5°:	„ 2 „		
„ 48	„	„ 7°:	1—2 „	„ 15—17,5°:	2—3,5 „		

nach 12	Stunden	bei 25—28°:	1 mm;	bei 39—41°:	0 mm
„ 22	„	„ 25—28°:	2 „	„ 39—41°:	0 „
„ 48	„	„ 25—28°:	2 „	„ 39—41°:	0 „

Bei diesem Versuch mit Phormidium ist also schon die Temperatur von 25—28° auf die Dauer von schädigendem Einflusse hinsichtlich der Bewegungskraft. Fortwährend beschleunigend wirkte nur eine Wärme von 15—17,5°.

Obige Zahlen sind geeignet, ein Bild vom Maximum der Geschwindigkeit zu geben, das zugleich Optimum ist und somit ökologische Bedeutung hat. Das physiologische Maximum der Geschwindigkeit läßt sich nicht daraus ableiten. Dies ist nur bei dauernder Beobachtung eines einzelnen Fadens, der hintereinander unter verschiedenen Wärmebedingungen gehalten wird, zu ermitteln.

Ich legte jedesmal einen einzelnen Faden in einen Tropfen Wassers auf der Glaskammer eines heizbaren Objekttisches und bedeckte mit dem Deckglas. Beliebig ließ sich dann die Temperatur abändern. Die Glaskammer durchströmte fortwährend langsamfließendes Wasser, welches vorher auf die gewünschte Temperatur gebracht worden war. Das Maß der Temperatur konnte ich in jedem Augenblick durch ein kleines, genau geaichtes Thermometer ablesen, das in der Glaskammer in unmittelbarer Nähe des aufgelegten Deckglases steckte. Bei den Versuchen war als Vorsichtsmaßregel zu beachten, daß der Wassertropfen mit dem Oscillarienfaden nicht etwa Luftblasen enthielt, die später bei Erwärmung größer werden und dabei den Faden hätten verschieben können. Ferner mußte der Wassertropfen reichlich bemessen sein, damit nicht bei nachfolgender Verdunstung das Deckglas sich zu sehr anpreßte und durch den Druck schädigte.

Vorversuch.

Der Vorversuch ergab das allgemeine Bild des nachher stets wiederkehrenden Verlaufes der Wärmeeinwirkung auf die Geschwindigkeit.

Aus einer Fadenanhäufung von O. curviceps, die einen Tag in basischer Knop'scher Nährlösung gelegen hatte, nahm ich mit einer Nadel einen einzelnen Faden heraus und legte ihn in den Wassertropfen unter das Deckglas. Seine Bewegung war sehr lebhaft. Ich ließ Heiz-

wasser durch die Glaskammer des Objekttisches laufen, sodaß die Temperatur von 20 zu 20,5° C wechselte und verfolgte mit dem Bleistift auf dem Papier unter dem Zeichenapparat das nachwandernde Ende eines Fadens. Jetzt legte es, unregelmäßig hin- und herschwingend, im Verlauf von 5 Minuten insgesamt einen Weg von 2,2268 mm zurück; das entspricht einer Geschwindigkeit von 0,4453 mm für die Minute.

Darauf erwärmte ich den Objekttisch, anfangs auf 38,5°, dann mit 39° C. Es entwickelte sich eine sehr heftige Bewegung, die sowohl im wirklichen Vorwärtsrücken des ganzen Fadens, als auch besonders in weitausladenden Pendelschwingungen, vor allem des Vorderendes, sich zeigte. Die Zeit der Handreichung zur Erwärmung (3—4 Minuten) genügte aber schon, um ein bedeutendes Nachlassen der Geschwindigkeit vorzufinden, ja sie wurde etwa viermal schwächer als vor der Temperatursteigerung. Im weiteren Verlauf wurde der Faden nahezu regungslos. Er weist nur schwache Zuckungen auf und kurze Bewegungen, bald in umgekehrter Richtung, bald in der ursprünglichen.

2 Minuten später kühlte ich ab. In 10 Minuten fiel die Temperatur auf 21,5°. Auch jetzt lag der Faden zunächst beinahe unbeweglich, dann schließlich ohne jedes Anzeichen irgendeiner Bewegung Zur besseren Übersicht von Zeit und Temperaturfolge eine kurze zahlenmäßige Wiederholung:

0— 5 Min.	Temperatur 20—30,5°	Geschwindigkeit 0,4453 in der Minute
5—10 „	Erwärmung bis auf 39°	heftige, nicht gemessene Bewegung
10—17 „	Temperatur 39°	schwache Bewegung, Geschwindigkeit 0,0212 in der Minute.
17—28 „	Temperaturverminderung um 18 Min. 27° „ 23 „ 23° „ 28 „ 21,5°	Geschwindigkeit 0,021—0 i. d. Minute

Demnach war dieser Oscillarienfaden keineswegs tot, etwa durch den Einfluß der Temperatur von 39°. Es war Wärmestarre eingetreten. Um 33 Minuten beobachtete ich wieder und sah beachtliche Schwingungsbewegungen, verbunden mit allgemeinem Vorwärtsrücken. Ich behielt den Faden noch weitere 15 Minuten im Auge; die Geschwindigkeit war schließlich auf 0,0577 für die Minute angewachsen.

Wir besitzen wenige Untersuchungen und Angaben über den gradmäßigen Einfluß der Wärme auf pflanzliche Bewegungsgeschwindigkeiten. Es liegen solche vor über die Bewegungen der Plasmodien bei Myxomyzeten, die Vouk (nach Kanitz, pag. 88) ausgeführt hat. Ältere Beobachtungen über Temperatur und Protoplasmaströmungen geschahen noch nicht unter dem Gesichtswinkel der van t'Hoff'schen Regel, die heutzutage unsere Arbeitsrichtung bestimmen muß. Es fragt

sich, ob auch die Bewegung der Oscillarien dieser Regel genügen. Dazu war es erforderlich, die Geschwindigkeit ein und desselben Fadens in Temperaturabschnitten von etwa 10° C zu prüfen. Es liegen mir Versuche vor aus dem Bereiche von 10—20° und von 20—30°, wobei zur Übersicht des Gesamtbildes hier und da diese Grenzen überschritten sind. Teils sind sie mit O. curviceps, teils mit Phormidium autumnale angestellt worden.

Temperaturbereich von 10—20°.

1. Versuch.

Der Blumentopf mit O. curviceps war abends vorher aus dem Gewächshaus in das ungeheizte Arbeitszimmer herübergeholt worden und hatte hier des Nachts bei 10—10,5° C verweilt. In diesem Zimmer wurde am anderen Morgen der Versuch angestellt. Ein einzelner, gut beweglicher Faden wurde so in das Gesichtsfeld gebracht, daß sein nachwanderndes Ende gut beobachtet und die Bewegung unter dem Zeichenapparat genau verfolgt werden konnte. Die Geschwindigkeiten werden in diesem, wie den folgenden Versuchen, in Verhältniszahlen ausgedrückt, wobei $1 = 0{,}7\ \mu$ entspricht.

Zeitabschnitt (Minuten)	Temperatur (° C)		Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute	Geschwindigkeit der Pendelbewegung
0— 5	12,3—12,1	12—12,5°	3,6	
5—10	12,1—12,0		3,2	
10—15	12,0—12,5 (t_1)		5,4 (k_1)	
15—20	12,5—19,0		6	nicht gemessen
und zwar:				
um 18 Min.	14,0			
„ 19 „	17,0			
„ 20 „	19,0			
20—25	19,0—20,2	19—22°	8	
und zwar:				
um 23 Min.	20			
„ 25 „	20,2			
25—30	20,2—21,0		4,6*	
30—35	21,0—20,5		7	
35—40½	20,5—20,0		7,1	
40½—45	20		7,3	
45—50	20,0—21,5 (t_2)		11 (k_2)	
50—55	21,5		11	
55—60	21,2		9,6	
60—65	20,5		5,6	
65—70	20,0		3,2*	
70—75	19,5		7,4	
75—80	21,0		7,8	
80—85	21,0		8,2	
85—90	21,0—22,0		6,2	
90—95	22,0—21,5		4,2	
95—100	21,0		3,6	

Bemerkung: Bei * fand Umkehr der Bewegung statt. Der Wärmewechsel hatte hier wie in allen Fällen keinen Einfluß auf die Bewegungsrichtung.

Es fragt sich, wie man die Geschwindigkeiten vor der Erwärmung, im Bereiche von 12,0—12,5°, mit denen im Bereiche von 19—22° vergleichen soll. Sieht man von den beiden Durchschnittsgeschwindigkeiten zur Zeit der Umkehrbewegung — 4,6 und 3,2 — ab, so erhält man als durchschnittliche Geschwindigkeit für 19—22° = 7,42; dem steht als durchschnittliche Geschwindigkeit für 12—12,5° = 4,66 gegenüber. Das Verhältnis ergäbe 1:1,6. Indes kann man mit ebensoviel Berechtigung die Höchstgeschwindigkeiten in den beiden Temperaturbereichen vergleichen und hätte dann den Vergleich zwischen genauen Geschwindigkeitszahlen mit entsprechenden, genauen Temperaturgrößen. Die höchste Geschwindigkeit ($= k_1$) ergibt sich bei 12—12,5° = 12,2° Wärme (t_1) und ist 5,4; die andere Höchstgeschwindigkeit (k_2) = 11 liegt bei 20—21,5° = 20,7° (t_2). Dies Verhältnis ergäbe für die Wärmestufe 12,2—20,7° = 5,4:11 = 1:2,0. Man sieht, daß beide errechnete Zahlen durchaus in den Grenzen des van t'Hoff'schen Temperaturquotienten liegen.

2. Versuch.

O. curviceps. Wiederholung des ersten Versuches unter den gleichen Bedingungen. Das Arbeitszimmer hatte nachts vorher 10° Temperatur gehabt. * = Wechsel der Bewegungsrichtung; 1 = 0,7 μ.

Zeitabschnitt (Minuten)	Temperatur (° C)		Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute	Geschwindigkeit der Pendelbewegung in der Minute
0— 6	12,0	12—12,5°	2,8	4,1
6—13	12,0		2,4	3
13—15	12,0 (t_1)		4,5 (k_1)	5 (k'_1)
15—20	12,0		2,3*	2,4*
20—25	12,0		2,5*	2,7*
25—30	12,0—12,5		3,6	3,8
30—35	12,5—12,7		3,2*	3,6*
35—40	12,7—13,0		4,1	4,2
43—45	14,0		4,3*	4,5 *
45—50			11,4	15
und zwar:				
um 45 Min.	14,0			
„ 47 „	19,0			
„ 48 „	21,0			
„ 49 „	21,5			
50—55	21,5—22,3	21—22,3°	16,2	22,4
55—60	22,3—22,2 (t_2)		17,4 (k_2)	19,6
60—65	22,2—22,0		15,2	16,5
65—71	22,0—21,5		10,5	19,8
71—75	21,5—21,0		14,7	19,2
75—80½	21,0 (t'_2)		10,9	30 (k'_2)

Ergebnis:

Der Faden hat gleich anfangs viermal die Richtung gewechselt, was ja immer mit Verlangsamung der Geschwindigkeit verbunden ist, und insofern war er zur Untersuchung recht ungeeignet. Dies läßt auch schließen, daß der Faden eine regelrechte Beweglichkeit überhaupt nicht hatte. Die Umkehrgrößen ausgelassen, berechnet sich, nach dem Vorgang beim ersten Versuch, unter Berücksichtigung der Durchschnittsgeschwindigkeiten für die Temperaturstufe (12—12,5°) bis (21—22,3°) der Verhältniswert 1:4,2. Beim Vergleich der Höchstgeschwindigkeiten ($k_1:k_2$) zu den zugehörigen Temperaturen t_1 und t_2 errechnet sich für die Temperaturstufe 12—22° das Verhältnis:

$$k_1:k_2 = 4{,}5:17{,}4 = 1:3{,}8.$$

Anders bei der Pendelbewegung. Die Berechnung unter den gleichen Vorraussetzungen ergibt hier diese Zahlen: für die Stufe 12 (t_1)—21 (t'_2) = 1:8,0 oder $k'_2:k'_1 = 1:6$.

Temperaturbereich von 20 bis 30°.

3. Versuch.

O. curviceps. Der Faden wurde dem Blumentopf entnommen, der vorher mehrere Stunden im geheizten Zimmer (17—17,5°) gestanden hatte. * = Umkehrbewegung; 1 = 0,7 μ.

Zeitabschnitt (Minuten)	Temperatur (° C)	Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute	Geschwindigkeit der Pendelbewegung in der Minute
0— 5	20,0 (t_1)	11,8 (k_1)	20
5—10	20,0	8,2*	18,4*
10—15	20,0	11,4	16
16—20	20,0 (t'_1)	12	25 (k'_1)
20—22	20,0—27,0	20	58
und zwar:			
um 21½ Min.	23,0		
„ 22 „	27,0		
23—25 bei 23½ Min.	31,0	35 (k_2)	84,5 (k'_2)
mittl. Temp. wohl 32 (t_2)			
28—30	34,5—34,0	34	40,5
30—32½	34,0—36,0	26	39,6
und zwar:			
um 31 Min.	35,5		
„ 32 „	36,0		
35—40	36,0—35,5	1,2*	3,4*
40—43	35,0	6,3	20
43—46	35,0—34,5	1,3*	1,3*
46—50	34,5—33,5	1	2
50—53	33,5—32,0	0 *	0 *
57—59	31,5—29,0	1,7	1,7
59—65	29,0—23,0	0,3	0,6
65—70	23,0—22,5	0,3	0,4
70—75	22,0	0,2	0,2
75—80	22,0	0,3	0,4

Die Temperaturen und Geschwindigkeiten nach $32^1/_2$ Minuten dürfen hier zur Berechnung nicht verwendet werden, da hier bereits die Schwächung der Bewegungskraft eingetreten ist. Folglich können nur je die Höchstwerte in den beiden Temperaturbereichen verglichen werden.

Geschwindigkeiten der Vorwärtsbewegung:

$t_1 = 20^0$, $k_1 = 11{,}8$; $t_2 = 32^0$, $k_2 = 35$. Demnach bei Temperaturstufe $20—32^0$:

$$k_1 : k_2 = 1 : 2{,}9.$$

Geschwindigkeiten der Pendelbewegung:

$t'_1 = 20^0$, $k'_2 = 25$; $t_2 = 32_0$, $k'_2 = 84{,}5$. Demnach bei Temperaturstufe $20—32^0$:

$$k'_1 : k'_2 = 1 : 3{,}4.$$

4. Versuch.

O. curviceps und Vorbedingung wie beim 3. Versuch. * = Umkehrbewegung; 1 = 0,7 μ.

Zeitabschnitt (Minuten)	Temperatur (° C)	Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute	Geschwindigkeit der Pendelbewegung in der Minute
0— 5	17,0	1,6	2,4
5—10	17,0—20,0	2,2	4
und zwar:			
um 7 Min.	17	keine Messung, weil plötzlich starke Pendelung, wodurch Faden aus dem Gesichtsfeld gerückt wurde	
„ 9 „	19,0		
„ 10 „	20,0		
10—11	20,0—21,0		
15—20	22,0	12,4	14
20—25	22,0	7,8*	9,4*
26—31	22,0 (t_1)	12,6 (k_1)	13,6 (k'_1)
32—35	22,0—33,0	35	41,6
und zwar:			
um 33 Min.	25,0	*	*
„ 34 „	33,0		
36—38	33,0—33,5 (t_2)	38,5 (k_2)	52,5 (k'_2)
39—42	33,5—33,3	31,6	33
43—44	31,0—30,0	25	25
44—45	30,0—26,0	22	23
45—46	26,0—23,0	8,6	10
46—50	23,0—19,0	4,8	5
50—55	19,0—17,5	4,9	5

Bei der Berechnung gilt die Erwägung zu Versuch Nr. 3 auch hier.

Geschwindigkeiten der Vorwärtsbewegung:

$t_1 = 22^0$, $k_1 = 12{,}6$; $t_2 = 33{,}2^0$, $k_2 = 38{,}5$. Demnach bei Temperaturstufe $22—33{,}2^0$:

$$k_1 : k_2 = 1 : 3{,}0.$$

Geschwindigkeiten der Pendelbewegung:

$t_1 = 22^0$, $k'_1 = 13,6$; $t_2 = 33,2^0$, $k'_2 = 52,5$. Demnach bei der Temperaturstufe 22—33,2°:

$$k'_1 : k'_2 = 1 : 3,8.$$

5. Versuch.

Phormidium autumnale. Der Faden war aus einem vorher trockenen Erdfladen mit dieser Alge gewonnen, der 24 Stunden in Wasser bei 15—17° gelegen hatte. $1 = 0,2\ \mu$.

Zeitabschnitt (Minuten)	Temperatur (° C)	Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung in der Minute	Geschwindigkeit der Pendelbewegung in der Minute
0— 5	20 (t_1)	31 (k_1)	
5—10	19,5—19	27,4	
11—15	19 —25	31,5	
15—20	26 —29	60,2 (k_2)	
und zwar:			
um 15 Min.	26		
„ 17 „	27		wurde nicht ermittelt
„ 17½ „	28		
„ 20 „	29		
also im Mittel	etwa 27,5 (t_2)		
21—25	29 —30,5	39	
und zwar:			
um 23 Min.	30		
„ 25 „	30,5		
25—26	31	etwa = 0	

Geschwindigkeiten der Vorwärtsbewegung:

$t_1 = 20^0$, $k_1 = 31$; $t_2 = 27,5^0$, $k_2 = 60,2$. Demnach bei der Temperaturstufe 20—27,5:

$$k_1 : k_2 = 1 : 1,9.$$

Kanitz hat aus der ursprünglichen Berthelot'schen Formel für die Abhängigkeit chemischer Reaktionsgeschwindigkeiten von der Temperatur eine andere Formel abgeleitet, welche es erlaubt, aus zwei Geschwindigkeiten bei zwei beliebigen Temperaturen den Quotienten für die Wärmestufe 10 zu 10°, der Q_{10} genannt wird, zu berechnen. Damit kann dann leichter und genauer auf die Gültigkeit der van t'Hoff'schen Regel geprüft werden. Seine Formel lautet:

$$Q_{10} = 10^{\frac{10\,(\log k_2 - \log k_1)}{t_2 - t_1}}$$

(Kanitz, pag. 10). Die Zeichen k_2 und k_1 sind die Geschwindigkeiten, t_2 und t_1 die zugehörigen Temperaturen, wie sie also schon bei obiger Berechnung meiner Versuche gebraucht wurden. Setzen wir die Werte der Versuche in die Kanitz'sche Formel, so berechnen sich folgende Zahlen für Q_{10}:

	Q_{10} = für Vorwärtsbewegung	Q_{10} = für Pendelung	Wärmestufe
1. Versuch . .	2,3	—	10—20°
2. Versuch . .	4,2	7,3	
3. Versuch . .	2,4	2,7	20—30°
4. Versuch . .	2,7	3,3	
5. Versuch . .	2,4	—	

Q_{10} bewegt sich für die Vorwärtsbewegung zwischen 2,3 und 2,7, was durchaus die Gültigkeit der van t'Hoff'schen Regel beweißt. Nur der Wert 4,2 liegt abseits, übersteigt aber den Bereich der Zahlen 2 bis 3 der van t'Hoff'schen Regel nur um ein Geringes. Anders die Gültigkeit für die Pendelbewegung. Die Verschiedenheit der vorliegenden drei Werte liegt auf der Hand. Es scheint aber, daß auch hier die Regel gilt, indem andere Umstände die Abhängigkeit beeinflussen. Für die Pendelbewegung sprechen entschieden noch Entspannungserscheinungen mechanischer Natur mit und das Verhältnis des Oscillarienfadens zur Unterlage. Für die Schwingungsweite ist es so z. B. von Bedeutung, wie weit der schwingende Teil der Unterlage durch Schleim angeklebt ist. Hierüber im nächsten Abschnitt.

IV. Über die Pendelbewegung.

Nach Correns ist die Pendelbewegung das Ergebnis aus dem Zusammenwirken der Vorwärtsbewegung mit dem Widerstand des Wassers. Kolkwitz hielt dem mit Recht die Beobachtung über gelegentliche Pendelbewegungen des nachwandernden Fadenendes entgegen.

Obschon die Pendelbewegung die auffälligste Lebensäußerung der Oscillarien vorstellt — die Oscillarien oder Schwingfäden haben ja den Namen daher — sind der Erscheinung genauere Beobachtungen wenig gewidmet worden.

Die Pendelbewegung ist bei gleichmäßiger Vorwärtsbewegung und ungestörtem Verlauf ein Kreisen des Fadenendes, welches, da der Faden vorwärts rückt, eine Schraubenlinie beschreibt. Ohne Zweifel liegt in der Achsendrehung des gesamten Fadens eine der Ursachen, wobei vorausgesetzt werden muß, daß der Faden elastisch ist; und dies ist er ja im hohen Maße. So könnte denn das Pendeln erzeugt werden gleichwie bei einem geraden Gummischlauch, den man drehend über eine Tischplatte bewegt: da schlägt das Ende des Schlauches kreisend hin und her. Die Schwingungsweite wäre hierbei abhängig von der

Geschwindigkeit der Bewegung, also von der Stärke der Achsendrehung. Nun stehen aber Schwingungsgröße und Schnelligkeit des Wanderns bei den Oscillarien durchaus nicht immer in Beziehung zueinander. Als weiterer Umstand ist maßgebend, wie weit die Pendelbewegung durch Haften des schleimigen Fadens an der Unterlage gehemmt wird. Ein lebhaft drehend vorwärts wandernder Faden kann ganz ohne Pendeln sein, wenn er der ganzen Länge nach mit dem Bewegungsschleime an der Unterlage gehalten wird. Das habe ich bei mehreren Arten oft beobachtet. So wäre denn die Schwingungsweite auch abhängig von der Länge des freien, nicht haftenden Endes. Ich sah Fäden, die nur mit einem Drittel ihrer Länge die Unterlage berührten, zwei Drittel war freies Ende und pendelte in weiten Bögen. Das nachwandernde Ende, dem der nach hinten abgeschobene Schleim zugeführt wird, wird fast immer die Gelegenheit haben festzukleben, es pendelt meist nicht. Aber es kommt vor, daß auch dieser Fadenteil pendelt, mit geringer Sehwingungsweite. Genügt das alles zur Erklärung des Pendels, oder ist es die Erklärung für das Pendeln überhaupt? Bestimmt nicht. Das Pendeln ist zunächst meist gar nicht so gleichartig, daß eine ebenmäßige Schraubenlinie sich nachzeichnen ließe. Es finden viele kleine Schwankungen statt, die vielfach ruckweise vor sich gehen und sehr charakteristisch sind. Das Pendeln hängt auch und sogar ganz besonders von lebenstätigen Spannungskräften des Fadens ab.

Kolkwitz fand z. B., daß die Trichterkrümmung des Vorderendes beibehalten wurde, als er künstlich den Faden in entgegengesetzter Richtung durch das Wasser zog. Ein andermal blieb die Krümmung des Endes bei, als die Allgemeinbewegung innehielt. Das sind Krümmungen, wie sie auch Ahlborn von der sonst unbeweglichen Wasserblüte Aphanizomenon mitteilt und wie sie de Bary bei den Hormogonien von Rivularia gesehen hat. Auch Migula (Bd. I, pag. 115) bemerkt (bei einer Spirulina), daß bei freiem Schweben im Wasser, wobei die Drehung um die Längsachse vollständig fehle, die Fäden gewisse Schlängelbewegungen ausführten. Ähnliches findet sich noch von anderen Forschern angegeben.

Ich selber habe immer wieder gesehen, wie der Faden von O. curviceps vorher pendelt, bevor er zu wandern beginnt, immer dann, wenn man soeben einen Faden in den Wassertropfen unters Deckglas gebracht hat. So ist es auch, wenn der Faden auf der Wasseroberfläche schwebt. Man kann diesen Zustand leicht hervorrufen und den Faden lange an der Oberfläche schwimmend erhalten. Ich legte einen Faden von O. curviceps vorsichtig auf die Oberflächenhaut des Wassers in

einer kleinen Glasschale, die unter dem Mikroskope stand. Eine Vorwärtsbewegung findet in dieser gespannten Oberfläche des Wassers nicht statt. Unter Vermeidung jeglicher kleinen Erschütterung lassen sich aber Pendelungen erkennen, die dem gewöhnlichen Pendeln bei kriechender Bewegung durchaus gleichen. Das kreisende Pendeln ist hier sehr bezeichnend. Es pendelt nämlich nur das eine Ende beachtenswert und zwar ruckweise; aber der Fußpunkt liegt nicht, wie beim bewegenden Faden auf der vorderen Hälfte des Fadens, sondern in nur geringer Entfernung vom Ende, das nicht pendelt oder genauer gesagt, dessen Pendeln von der schwingenden Hauptlänge des Fadens bestimmt wird. So sind die Schwingungswinkel der Fadenenden gleich groß, aber die Schwingungsweiten verhalten sich mindestens wie 1:6. Dabei rücken die Enden nur insoweit von der Stelle, seitlich oder vorwärts bzw. rückwärts, als dies eben das Pendeln unmittelbar verursacht, ja das Pendeln selber darstellt (vgl. hierzu Fig. 2, worin nur einzelne Stellungen herausgegriffen wurden.) Ich konnte nicht feststellen, ob Drehung um die Längsachse stattfindet. Der Widerstand des Wassers, der bei Vorwärtsbewegung mitspräche, kann mithin als Ursache für das Pendeln nicht gelten. Es müssen Spannungskräfte im Faden arbeiten, welche die Pendelungen hervorrufen und deren Schwingungsweite vorwiegend bestimmen. Und solche lebendigen Spannungskräfte sind in hohem Maße vorhanden. Sie können beträchtliche Krümmungen des Fadens hervorrufen. Ich verweise hierzu auf die phototropischen Krümmungen, welche Symploca erzeugt, und die ich im letzten Abschnitt beschreiben werde. Oder zu erwähnen ist das Verhalten winziger, doch verhältnismäßig langer Beggiatoen von teils 0,7 μ, teils 1,3 μ Breite, die den Formenkreisen Beggiatoa minima und B. media Winogradskys angehören. Diese Formen dürfen wohl im Zusammenhang mit den Oscillarien genannt werden. Ich beobachtete sie hin und wieder. Ungeheuer lebhaft bewegen sie sich im allgemeinen geradlinig vorwärts. Haben sie dagegen einen Widerstand gefunden, kehren sie um, worauf dann, nach einiger Zeit, eine heftige Krümmung in der Mitte oder dem letzten Drittel des Fadens stattfindet und gewöhnlich abermals Umkehr erfolgt. Von den dünneren Oscillarien sagt Hansgirg dasselbe, wenn er bemerkt, daß solche Fäden fähig seien, selbsttätig an verschiedenen Stellen sich zu beugen und wieder gerade zu strecken.

Fig. 2.

Das Fadenende veranlaßte bei der Berührung der Beggiatoa Krümmung an einer entfernten Stelle der Mitte. Umgekehrt beeinflußt die Mitte (unter Umständen wohl auch ein anderer Teil) des Fadens das Pendeln des Fadenendes. Das geht u. a. aus folgendem Versuch hervor:

O. curviceps bewegte sich im Wasser unter dem Deckglas vorwärts und mußte auf ihrem Wege unter einem dünnen Glasfaden durchkriechen, der vorher unter das Deckglas gelegt worden war. Bis zur Berührung mit dem Hemmnis erzeugte die Oscillarie sehr weite und ausnehmend regelmäßige Pendelschwingungen mit dem vorrückenden Fadenende. Dann aber entstanden nur geringe Pendelungen: der Faden wanderte unter dem Glasfaden durch. Er war hier also gehemmt und zwar eine ganze Zeitlang. Dann setzten wieder weitere Schwingungen ein. Aber obschon jetzt das schwingende Ende unbehindert frei war, stellten die starken regelmäßigen Schwingungen erst sehr viel später sich ein. Man kann letzteres Verhalten nur herleiten aus einer Beeinflussung des Pendelns durch die Stellen des Fadens, die noch unter dem Glasfaden sich befanden.

Beispiele selbsttätiger Krümmungen finden sich in den nächsten Abschnitten noch mehrere. Ihre Deutung dürfte aber hier anders liegen.

V. Der bogenförmige Verlauf der Bewegungen.

Schon beim Betrachten der wandernden Oscillarie unter dem Deckglas oder im hohlgeschliffenen Objektträger wird dem Beobachter erkennbar, daß es nicht richtig sein kann anzunehmen, der Oscillarienfaden bewege sich in einer geraden Linie vorwärts, wenn keinerlei Umstände ihm störend in den Weg treten. Im Gegenteil, der Faden steht nach längerer Zeit des Beobachtens im Winkel zu der ursprünglichen Lage, und durch Nachzeichnen der einzelnen Bewegungsstellungen mit dem Zeichenapparat läßt sich mühelos veranschaulichen, daß der Gang der Bewegungen bogenförmig verläuft.

Entschieden mußte auch jene Alterserscheinung, die sich sowohl in der freien Natur als in den Kulturen immer wieder zeigt, daß Fäden in schleifen-, bogen-, zopfförmigen Lagen zusammen liegen, „Lockenkopfkolonien“ bilden, für einen krümmungsförmigen Bewegungsverlauf sprechen. Doch könnten diese Krümmungen ohne Bedeutung für die gewöhnliche Art der Beweglichkeit, ohne Bedeutung für eine Theorie der Oscillarienbewegung sein. Fechner hat in seiner Abhandlung über die Chemotaxis der Oscillarien dargetan, wie solche Zopfbildungen zustande kommen können.

Der bogenförmige Verlauf ist aber eine für die Bewegung durchaus regelrechte Erscheinung. Jeder Oscillarienfaden bewegt sich, auch im frischbeweglichen Zustande und, wie ich übersehe, ungereizt durch chemische oder physikalische Umstände, bogenförmig. Zwar durch die neueren Untersuchungen Piepers und Fechners über Photo- und Chemotaxis, wie auch durch eine frühere Behauptung von seiten Correns', wird diese Behauptung zu einer Streitfrage. Es geht aus ihren Befunden nicht klar hervor, daß frische, lebenskräftige Fäden mit Notwendigkeit sich geradlinig bewegen, wenn chemische Einflüsse oder mechanische Widerstände fehlen. Beide Forscher haben vorwiegend mit Kieselgallerte gearbeitet und beobachteten im ganzen die Gesamtheit von Fadenanhäufungen, wie sie etwa von einem Impffleck ausstrahlen, und auch wohl im allgemeinen mehr die jeweilige Gestalt des Fadens, als die Bewegungsspur eines einzelnen Fadens. Es fehlt bei ihnen nicht an Angaben, daß hier und da Bogenkrümmungen auftreten, was dann auf äußere Reizwirkungen zurückzuführen sei. In Fechners und Piepers Versuchen liegen die Oscillarienfäden durchaus nicht unbeeinflußt. Woher rührt die bekannte Strahlungsfigur, in der die Fäden gleichmäßig vom ursprünglichen Lager ausstrahlen? Hier liegen doch schon ganz bestimmt Beeinflussungen des Bewegungsverlaufes vor, sei es, daß die gegenseitige Berührung durch Berührungsreize richtunggebend wirkt, oder daß die Fäden sich chemisch nicht gleichgültig sind.

Ich selber habe mit Kieselgallerte, diesem chemisch einwandfreien Stoffe, nicht gearbeitet. Und das ist entschieden ein Fehler. Meine Unterlage war stets Agargallerte und unter anderen Bedingungen Glas und Papier. Allein nur zu leicht hätte man auch hier, namentlich bei geringerer Gallertdichte, den geradlinigen Verlauf annehmen können, wenn es nicht möglich gewesen wäre, die gesamte Spur und zwar eines einzelnen, vom Verbande losgelösten, wandernden Fadens, etwa in einem Zeitraume von 24 Stunden zu verfolgen und aufzuzeichnen.

Jeder Oscillarienfaden hinterläßt auf Agar eine Spur, verursacht, wie es scheint, durch eine chemische Auflösung des Agars, welche meist verborgen bleibt, doch sofort sichtbar wird, wenn man die Agarplatte in bestimmter, auszuprobierender Haltung schräg gegen das Licht hält. Ist sie in dieser Stellung zum Lichte nicht zu sehen oder nicht an allen Teilen zu verfolgen, tritt sie sicher immer hervor, wenn man die Gallerte von einer Seite, etwa vom Rande der Schale her, leicht mit dem Finger oder Glasstabe zusammenschiebt. Längs der Spur

treten dann feine Wassertröpfchen auf, und dadurch wird der gesamte Weg deutlich (vgl. Fig. 3—7).

Fig. 3.

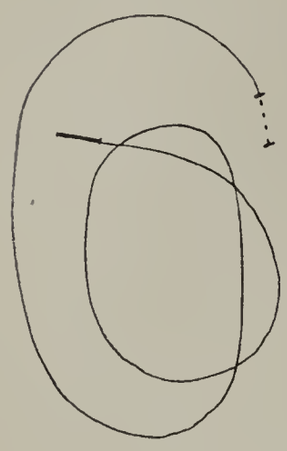
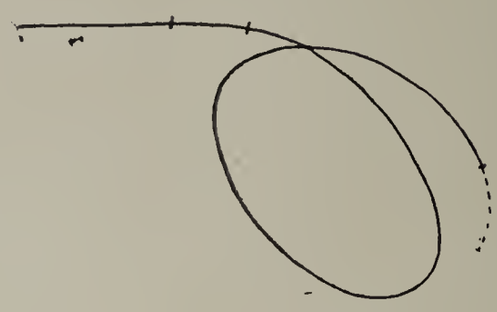


Fig. 4.



Diese Spur ist von besonderer Natur: sie ist anfangs durchweg sofort gekrümmt, wird dann manchmal wieder geradlinig, um wieder zum Bogen zu

Fig. 5.

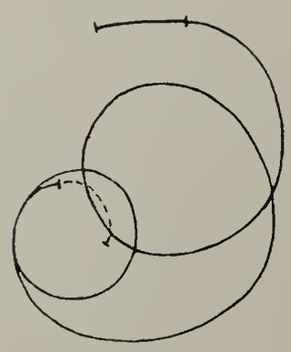


Fig. 6.

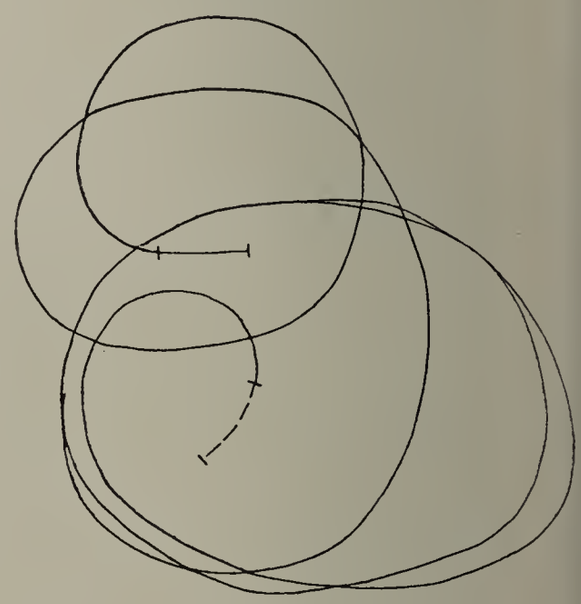


Fig. 7.

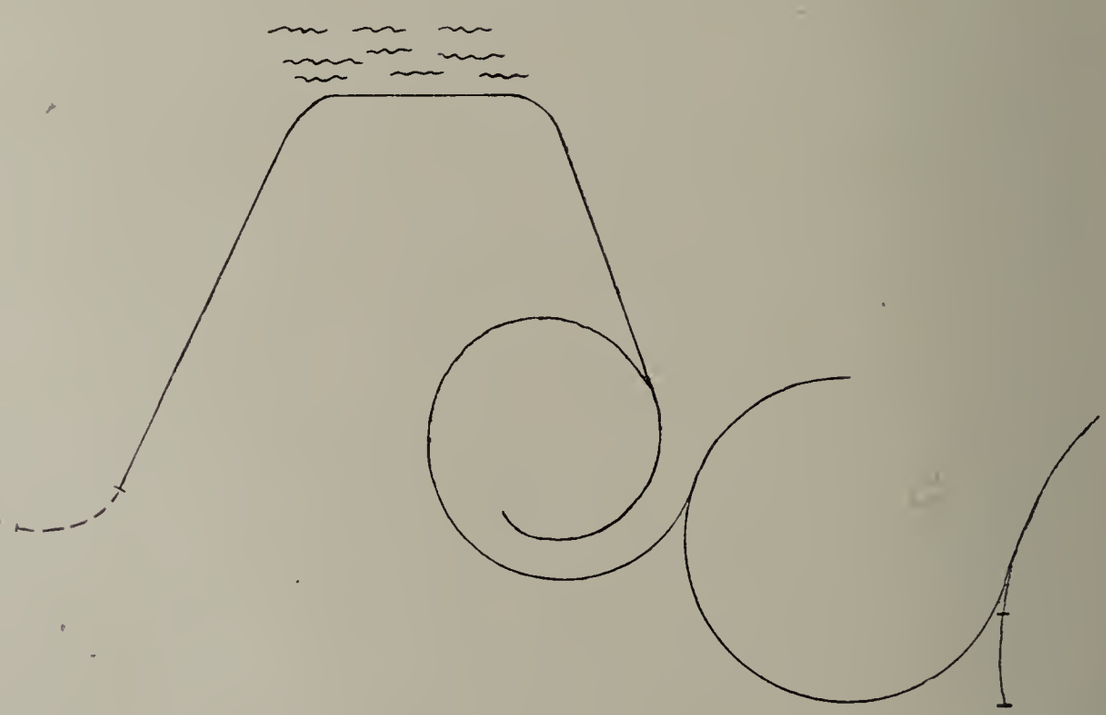


Fig. 3—7. Die begrenzte, meist obere Stelle auf der Wegspur deutet die Anfangslage, die gestrichelte die Endlage des Oscillarienfadens an. Vergrößert.

werden und verläuft so weiter in elliptischen Bögen. Die Bögen haben also nicht überall die gleiche Krümmung. Ja, sie können stellenweise eine auffallend lange Strecke wieder ganz geradlinig sein. Das Gesamtbild läßt sich am besten als eine unregelmäßig spiralige Linie mit meist elliptischen Bögen bezeichnen, die bei O. curviceps ein Feld von etwa 9—30 qcm einnimmt, je nach der Zeitdauer und der Eigentümlichkeit des Fadens. Bei O. curviceps ist die Bogenbildung unabhängig vom Lichte. Sie tritt bei ganzen und abgebrochenen Fäden auf, auch bei sehr kleinen Bruchstücken.

Ich habe nach obigem Verfahren viele Bewegungsspuren aufgezeichnet und möchte hier einige bemerkenswerte Beispiele herausgreifen, die sich auf O. curviceps beziehen.

1. Ein einseits abgebrochener Faden wanderte 24 Stunden auf 1%iger Agargallerte, die mit basischer Knop'scher Nährlösung angerichtet worden war. Da ich damals gleichzeitig die Einwirkung des Lichtes beachten wollte, wurde die Agarplatte einseitig durch Zimmerlicht beleuchtet. Sie lag in einem besonders dazu hergerichteten Kasten, der dauernd während des Versuches feuchte Luft führte. Mit dem Mikroskop war die Anfangslage des Fadens als völlig geradlinig festgestellt worden. Die Oscillarie rückte in einem Kreisbogen vor (vgl. Fig. 3), dessen Krümmung sich später bedeutend verstärkte, dann aber nachließ, sodaß der Weg nahezu ein gerader wurde, wieder eine starke Krümmung erfuhr und abermals geradlinig sich gestaltete. Dann geschah zum dritten Male die Krümmung mit nachfolgender ganz schwacher Bogenbewegung und schließlich zum vierten Male eine Krümmuug, in welcher der Faden sich zur Zeit noch befand. Offenbar liegt hier ein periodischer Wechsel in der Neigung zu bogenförmigen und geradlinigen Wegstrecken vor. Der Faden war, wenn man die Agarplatte von oben betrachtet und von der Bewegungsrichtung ausgeht, stets nach rechts gewandert und scheinbar die ganze Strecke ohne Umkehrbewegung.

2. Ein unversehrter Faden in gleichem Zeitraum mit denselben Bedingungen wie unter 1. Hier bewegte sich nun die Oscillarie anfangs durchaus geradlinig (in der Fig. 4 nach links), kehrte um, wanderte auf der gradlinigen Spur zurück, nahm dann eine leichte Bogenbewegung an, die aber bald wieder flacher sich krümmte, dann eine starke Krümmung erfuhr, flach wurde, sich zum zweiten Male auffällig krümmte, zum zweiten Male einen schwachen Bogen zog und gerade in erneuter starker Krümmung stand, als der Versuch unterbrochen wurde. Die periodischen Krümmungen und der rechtswendige Verlauf der Bewegungsspur sind auch hier zu sehen.

3. Hierzu Fig. 5, die sich nach den vorangehenden Beispielen ohne weiteres verstehen läßt. Der periodische Wechsel der Krümmungen ist weniger ausgeprägt. Der Fall kommt mindestens so oft wie im 1. und 2. Beispiel vor.

4. Beispiel, dargestellt in Fig. 6, veranschaulicht die Bewegungsspur nach einem längeren Zeitraum als in den vorigen Fällen. Der Versuch dauerte 48 Stunden und geschah in völliger Dunkelheit. Die Neigung zu verschieden starker Bogenbildung ist sehr deutlich zu sehen, ebenso der periodische Wechsel, wie auch das stete, rechtswendige Wandern des Fadens.

5. Fig. 7 zeigt unter den Bedingungen von Nr. 4 ein anderes Beispiel, nämlich den verhältnismäßig seltenen Fall, daß O. curviceps auf Agar auffallende Umkehrbewegungen macht. Auf den ersten Blick hat es den Anschein, als schlügen damit die rechtsgewandten Bögen in Linkswendigkeit um. Dem ist aber nicht so. Denn der umgekehrte Faden verfolgt zunächst, in den im Agar eingegrabenen Kanal mechanisch eingezwängt, die Spur der Vorwanderung, bis es ihm schließlich vermöge stärkerer Krümmung gelingt zu entweichen und nun selbsttätig regelrecht rechtswendig zu wandern. Dieser Vorgang wiederholt sich und ergibt das merkwürdige Bild. Aber die in der Abbildung wiedergegebene Spur ist auch sonst noch lehrreich. Nachdem der Weg überall ziemlich gleichmäßig gekrümmt gewesen ist, wird er nach der dritten Umkehr auffällig geradlinig. Und diese gerade Linie verbleibt eine lange Strecke bis nahe an den Schluß. Die neue, mehr eckige Krümmung, welche übrigens nach links verläuft, ist nämlich durch eine örtliche, kräuselige Unebenheit des Agarbogens aufgezwungen; der Faden ist an dem Hindernis entlanggeglitten (Versuchsdauer 48 Stunden).

Kann man nach der Betrachtung der Wegspuren an der Auffassung noch festhalten, der bogenförmige Verlauf der Oscillarienbewegung sei durch die besondere chemische Umgebung der Unterlage hervorgerufen oder durch chemisch reizende, vom Oscillarienfaden selber ausgeschiedene Stoffe? Zum mindesten nicht in vollem Umfange. Es ist nicht einzusehen, warum die chemisch gleichmäßige Agarmasse nicht überall dieselbe Reizung auf den Faden ausüben und dieselbe Krümmung hervorrufen solle. Die Perioden der Krümmung lassen sich auch nicht verstehen. Und wenn man Stoffwechselerzeugnisse des Fadens als den chemischen Reiz anführen will, ist die Verschiedenheit in den Krümmungen noch weniger verständlich; man vergleiche hierzu besonders noch einmal das 5. Beispiel.

Freilich können chemische Reize verstärkend mitwirken, das ist nicht von der Hand zu weisen. Die Krümmungsunterschiede aber werden auf der chemisch gleichmäßigen Agarplatte nicht durch sie hervorgerufen. Diese müssen im Bewegungsmechanismus selber begründet liegen.

Die Richtung der Bögen, bei O. curviceps rechtswendiger Richtung, ist abhängig von der Achsendrehung. O. curviceps dreht sich von links nach rechts um die Achse (nicht im botanischen Sinne). Phormidium uncinatum, das eine umgekehrte Achsendrehung hat, ist Linkswender, Phormidium autumnale dagegen scheint Rechts-, O. limosa hingegen wieder Linkswender zu sein. Die Beobachtung der Bogenbewegung auf Agar ist sehr leicht anzustellen und ermöglicht in bequemer Weise die Bestimmung der Drehungsrichtung, welche ja oft, namentlich bei Formen mit ungekrümmten Enden, unter dem Mikroskop schwer zu ermitteln ist. Andererseits dürfte in ihr ein neues Merkmal zur Unterscheidung der systematisch schwierigen Oscillarienformen geboten sein, worauf ich schon bei anderer Gelegenheit aufmerksam gemacht habe (vgl. Hormogone Cyanophyceen usw.).

Zur Erklärung der Ursache ist entschieden die Reibung des drehenden Fadens auf der Unterlage von ausschlaggebender Bedeutung. Der drehende Faden rückt infolge seiner Drehung von der Geraden ab, gleichsam wie ein Geschoß, um die Längsachse drehend, auf seiner Bahn, und zwar von der Richtung der Drehung abhängig, die Ziellinie nach rechts oder links verläßt. Bei dem schnellbewegten Geschoß und der gleichzeitig geringen Reibung der Luft ist diese Abweigung gering. Bei dem verhältnismäßig langsam wandernden Oscillarienfaden ist sie, zumal bei dem größeren Widerstand des Agars und der erheblicheren Zeitdauer, nennenswert groß. Die Abstände von der Geraden liegen sowohl beim Geschoß als auch beim Oscillarienfaden auf einer Bogenlinie, welche den Ursprungs- und Endort des Geschosses bzw. Oscillarienfadens miteinander verbindet. Je schneller die Vorwärtsbewegung, desto schwächer die Bogenbildung; andererseits, je stärker die Reibung, desto mehr der Weg gekrümmt ist. Daher denn auf geringprozentiger Agargallerte die Bogen im allgemeinen flacher ausfallen, mit der Dichte der Gallerte aber zunehmen.

Die gerade Bewegungslinie ist indes bei dem Oscillarienfaden auch zu finden. Es gibt ja tatsächlich gerade Wegspuren, wie die Beispiele zeigen, und wie Fechner und Pieper sie als regelrecht annehmen. In diesem Falle wäre dann die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung groß genug, daß die Reibung der Unterlage als zu klein

dagegen verschwindet. In Kolonien mit lockigen Fadenanhäufungen ist die Geschwindigkeit geringer als bei frisch vom Impffleck geradlinig ausstrahlenden Fäden; das war auch Fechner und Pieper bekannt.

Genügt indes diese Erklärung, um den Wechsel von schwach und stark gekrümmten Wegspuren hinreichend zu verständigen? Die Wegspur wäre ein graphischer Ausdruck für den Wechsel der Geschwindigkeit. Die Erklärung setzt aber voraus, daß der Faden ein einheitlich bewegtes Wesen ist, welches entweder seiner ganzen Länge nach dieselbe Betriebskraft entwickelt oder aber, wie Fechner will, von der vorwandernden Endzelle bewegt wird. Beides ist, wie wir im nächsten Abschnitt sehen, nicht der Fall. Die Betriebskraft ist auf die einzelnen Abschnitte des Fadens mit verschiedener Stärke verteilt. Und so hängt denn die Bogenbildung nicht bloß von der Allgemeingeschwindigkeit der Oscillarie ab, sondern auch von dem Gleichgewicht der Geschwindigkeiten der Fadenabschnitte zueinander. Der Antrieb der einzelnen Abschnitte wechselt. Daher denn Bogenbildung erscheinen muß, wenn etwa der hintere Teil des Fadens die Oscillarie bewegt oder mit größerer Kraft arbeitet als der vordere, geradlinige Vorwärtsbewegung aber ermöglicht wird, wenn die Betriebskraft des vorderen Teils überwiegt oder der gesamte Faden gleichmäßig vorwärtsstrebt.

Diese Erklärung kommt ohne die Fechner'sche Annahme einer chemotaktischen Beeinflussung aus. Es soll dabei gar nicht geleugnet werden, daß nicht jene äußersten Fälle der Bogenbewegung, alle eigentlichen Zopf- und Schleifenbildungen, wie sie namentlich in älteren Kolonien oder bei Gegenwart ausgesprochen reizender Stoffe auftreten, in chemotaktischen Einflüssen ihre Ursache hätten. Im Gegenteil, diese Bildungen lassen sich nur als Folge physikalischer und besonders chemischer Reizung verstehen, und Fechner hat das ja auch in klaren Versuchen dargetan.

Die bogenförmige Bewegungsart der Oscillarien ist so allgemein zu finden, daß sie zum Bild der Oscillarienbewegung unbedingt gehört, ebenso wie die bekannte geradlinige Strahlungsfigur unter den besonderen Verhältnissen.

Ich möchte einige weitere Fälle bogenförmiger Bewegungen, die wahrscheinlich mit den vorigen in eine Reihe gehören, an dieser Stelle anfügen. Es gehört hierher das schraubenförmige Aufsteigen der Oscillarien in Röhren. Ich nahm zum Versuch Oscillatoria curviceps oder O. limosa. Z. B.: Eine vom Ursprungsboden abgenommene Fadenanhäufung von O. limosa, die sich am Spatelchen zu einem kleinen Klumpen gestaltete, tat ich auf den Boden eines Reagenzrohres und

überdeckte dies mit einer niedrigen Schicht Sand, über den 15 cm hoch Brunnenwasser geschichtet wurde. Das Rohr war 11 mm weit. Nach einigen Tagen hatte sich die Oscillarie derart bewegt, daß sie an der Glaswand hochgeklettert ist, nach 3 Tagen z. B. 8 cm hoch. Die Fäden sind waren nicht einfach senkrecht emporgestiegen, sondern in schwachen Schraubenlinien angeordnet. Die Weite der Schrauben wechselte in verschiedener Höhe. Die Regelmäßigkeit des Emporwindens ist sehr davon abhängig, ob das Reagenzrohr im kalten oder warmen Zimmer steht. Im Thermostaten ergeben sich meist gleichmäßig aufgestiegene Oscillarien.

Hiernach konnte man die Frage aufwerfen, ob Oscillarien den Windepflanzen ähnlich befähigt sein würden, an dünnen Stützen empor zu klettern. Dies ist der Fall. Um mir das Winden vorzuführen, stellte ich diesen Versuch an:

Ein Erdstück vom Blumentopf des Gewächshauses mit einer Schar von O. curviceps legte ich in eine Glasschale auf 1%ige Agargallerte. In das Erdstück und in den Agar ringsumher steckte ich einen kleinen Wald senkrecht stehender, feiner Glasfäden, deren Durchmesser etwa 0,05—0,10 mm maß. Außerdem wurden in den Agar zum Vergleich an zwei Stellen zwei senkrechte Deckgläschen gestellt. So war der wandernden Oscillarie die Möglichkeit gegeben, gelegentlich einem dieser Glasfäden zu begegnen. Das Ganze wurde mit einer Glasglocke bedeckt. Nach 12 Stunden — die Glasfäden waren jetzt mit feinen Wassertröpfchen betaut — bemerkte ich an zwei Glasfäden Oscillarien, und nach 3 Tagen wiesen acht der Glasfäden Oscillarien auf. Ich betrachtete sie mit der Lupe und sah, daß sie windepflanzenähnlich emporgeklettert waren. Die Windungen waren verschieden weit. Sie wechselten, auch an ein und demselben Glasfaden. Fig. 8 gibt eine Vorstellung davon. Ob die Windungen nach rechts oder links verliefen, habe ich nicht festgestellt. An den Deckgläschen zeigten sich die bekannten bogenförmigen Anordnungen.

Fig. 8.

VI. Die Bewegung der Fadenteile.

Ist der Oscillarienfaden ein einheitlich bewegtes Wesen? Sind alle Teile des Fadens in gleicher Weise an der Bewegung beteiligt, gibt es etwa ein bewegendes Ende und eins, das untätig ist, oder

finden sich bestimmte, als Bewegungsorgane ausgebildete Zonen und andere, die nur mitgezogen bzw. geschoben werden? Kommt der Richtungswechsel durch eine Betriebsablösung solcher Zonen oder der Fadenenden zustande? Diese Fragen tauchen auf.

1. Versuche mit der Bogenlage des Fadens.

Durch zufällige Beobachtungen geleitet, erkannte ich in der durch äußere Umstände aufgezwungenen teilweisen Bogenlage des Fadens eine gute Methode, Fadenstücke bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander zu machen und zwar so, daß der Faden seine Ganzheit in keiner Weise verliert. Wirkliche Versuche wurden dann in der Art ausgeführt, daß ich die großen Fäden von O. curviceps mit einer feinen Nadel aus den im Wasser zerteilten Lagerverbänden heraushob und einzeln in Wassertropfen auf Objektträger legte. In einer größeren Anzahl solcher Präparate, namentlich wenn ein Ende des Fadens über den Wassertropfen hinaus auf die trockene Glasunterlage zu liegen kam, fanden sich dann immer einzelne Fälle, die das Aussehen von Fig. 9 hatten: während das eine Ende des Fadens, sozusagen der Hauptteil, durchaus gerade liegt, ist der andere Teil künstlich in einer bogenförmigen Lage gehalten. Schwierigkeiten bereitet es nur, wenn der so angebrachte Faden durch Auflegen des Deckglases zur Beobachtung geführt werden soll. Er wird vermöge seiner großen Elastizität bei unvorsichtiger Handhabung sehr leicht überall gerade gestreckt. Auf der Unterlage von Agargallerte wird aber diese Schwierigkeit umgangen.

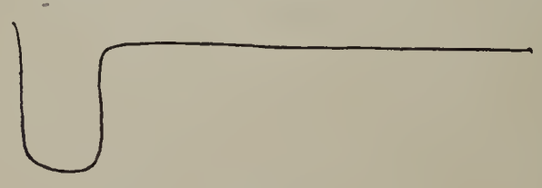


Fig. 9.

Hier einige Versuche: 1. Ein kurzer, an einem Ende abgebrochener Faden liegt genau wie in Fig. 9 auf 0,8 %iger Agargallerte. Bei schwacher Vergrößerung werden beide Fadenenden beobachtet, ihre Geschwindigkeiten gemessen. Ende A bewegt sich während 4 Minuten 15, Ende B während ebenderselben Zeit 9 Längeneinheiten weiter. In den nächsten 3 Minuten ist A 20, B 14 Einheiten vorgerückt. Die Bewegungen geschehen alle in der gleichen Richtung.

2. In einem hohlgeschliffenen Objektträger liegt ein unversehrter Faden in einem einfachen Bogen vollständig in Wasser. Beide Enden bewegen sich in derselben Richtung. Die Bewegungsgrößen sind für dieselben Zeitabschnitte (diese untereinander verschieden groß):

Für A	10	8	7	14,5	8	2,5
Für B	9	7	7	14,5	12	4

3. Anordnung wie unter 2. Das vorwandernde Ende (A) macht große Hin- und Herpendelungen von unregelmäßiger Natur und rückt dabei schnell vor, das nachwandernde Ende (B) macht in derselben Zeit geringe Bewegungen und verändert sehr langsam seinen Ort. Lage des Fadens in der Art von Fig. 9. Die Richtung der Ortsveränderung von A und B ist einander entgegengesetzt (→ ←).

4. Ein ziemlich unregelmäßig mit mehreren Bögen liegender, ganzer Faden auf 1%igem Agarboden. Die Fadenenden bewegen sich in verschiedener Richtung (← →) und mit verschiedener Geschwindigkeit, z. B. A mit 1, B mit 4 Einheiten.

5. Das Mittelstück eines einseits verletzten Fadens hat einen Bogen, wie die Fig. 10 es darstellt. Der Faden liegt auf 1%iger Agargallerte. Da er sehr lang ist, können die beiden Enden nicht gleichzeitig beobachtet werden:

Ende von	A	B	A	B	A	B	A
	5^{33}—5^{35}	5^{36}—5^{38}	5^{39}—5^{41}	5^{42}—5^{44}	5^{45}—5^{47}	5^{48}—5^{50}	5^{51}—5^{53}
Geschwindigkeit in der Minute	20	24	20	29	6	15	10

Es ist ersichtlich, daß Ende A in 8 Minuten 56 Einheiten, B dagegen in 6 Minuten 68 gewandert ist, d. h. A hat in 1 Minute = 7, B = 11,3 Einheiten Weg zurückgelegt. Die Richtung der Bewegung ist in beiden Fällen die nämliche.

Die Beispiele könnte ich um einige vermehren. Hier noch ein Versuch, der besonders lehrreich ist.

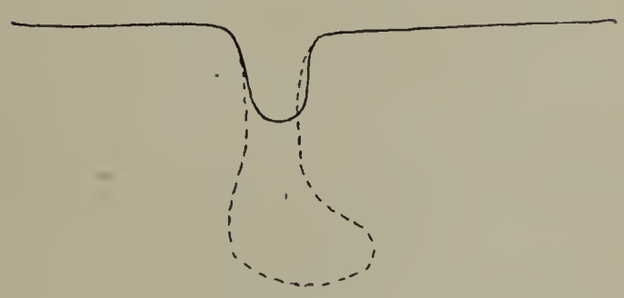


Fig. 10.

6. Bei Gelegenheit bekam ich einen Fall, wo der Faden in der Mitte in einer kleinen Schleife gelegt war; der übrige Teil war völlig gerade. Die Unterlage bestand aus 2,5%iger Agargallerte, die für Bewegungserscheinungen durchaus geeignet ist. Fig. 10 veranschaulicht die Lage und Bewegungsveränderung des Fadens. Ich beobachtete 20 Minuten hindurch. Ende A blieb, solange ich darauf besonders acht hatte (= 13 Minuten), völlig bewegungslos. Während derselben Zeit hatte sich Ende B in der Richtung nach der Mitte des Fadens bewegt und wanderte auch fernerhin so weiter, so daß eine Lageveränderung der Spitze von 0,12 mm stattfand. Notgedrungen mußte, bei der Ruhe des einen, der Beweglichkeit des anderen, der Faden in der Mitte die schon vorhandene kleine Schleife größer heraustreiben (vgl. in der Fig. 10 die gestrichelte Linie).

Allen Versuchen gemeinsam ist eine verschiedene Geschwindigkeit der beiden Fadenhälften, die durch eine verschieden schnelle Lageveränderung der Fadenenden festgestellt wurde. Zwar nicht durchaus besteht die Verschiedenheit; der 2. Versuch gibt unter den sechs Beobachtungszeiten von Fadenende A und B zweimal eine völlige Übereinstimmung der Geschwindigkeiten an. Er sagt aber noch eine weitere Tatsache aus, die übrigens auch andere Versuche ergaben, die Merkwürdigkeit nämlich, das ein Fadenende nicht fortwährend über das andere vorzuherrschen braucht. Man vergleiche noch einmal die Zahlen: die jeweils größeren Geschwindigkeiten sind fett gedruckt.

Ein weiteres Ergebnis bezieht sich auf die Bewegungsrichtung. Die Versuche 1, 2 und 5 veranschaulichen gleichsinnig, 3 und 4 verschiedenartig gerichtete Lageveränderung der Fadenenden.

Es ist ganz gleichgültig, ob die Fäden ganz sind, d. h. die charakteristische hakenförmige Krümmung und die geringe Verschmälerung der letzten Zellen am Ende besitzen, oder ob ihnen eines dieser Enden abgebrochen ist.

Schließlich ist noch die Richtung der Achsendrehung des Fadens anzuführen. Drehen sich denn bei verschiedener Bewegungsrichtung der Enden diese in verschiedener Richtung? Das ist der Fall. Es dreht sich, etwa von einem Ende aus betrachtet, das eine von rechts nach links, das andere umgekehrt. Von der jeweiligen Bewegungsrichtung des Fadenendes gesehen ist natürlich auch hier, wie immer, die Drehung die gleiche, d. h. die für O. curviceps var. violescens bekannte von links nach rechts.

Die für den Fortgang unserer Untersuchung zunächst allgemeine Folgerung aus diesen Versuchen mit der Bogenlage des Fadens ist die, daß die beiden Hälften des Oscillarienfadens Selbstständigkeit in der Bewegung besitzen. Zum Mindesten die beiden Hälften, ob kleinere Abschnitte auch noch selbstständig sind, läßt sich hieraus nicht entscheiden.

Einige Bedenken möchte ich zerstreuen. Es wäre möglich, daß die Oscillarienfäden in meinen Versuchen in einer gewaltsam gespannten Lage sich befunden hätten. Die elastischen Fäden suchen eine aufgenötigte Krümmung auszugleichen; dadurch hätte ein ungleiches Verschieben der nicht gekrümmten Fadenteile stattgefunden. Ja, vielleicht waren einzelne Teile des Fadens gegeneinander gedreht worden, als er mit der Nadel auf die Unterlage geschoben wurde. Man kann das nicht feststellen, und insofern bleibt immer ein kleiner Rest Einwand bestehen. Aber im Laufe der Zeit sind mir, ohne daß ich es wollte, so viel derartiger Bogenlagen zu Gesicht gekommen, die stets dann

bei einer Prüfung die früheren Befunde bestätigten, daß schon aus diesem Grunde man nicht daran glaubt, in jedem Falle hätte etwa eine gewaltsame Torsion stattgefunden, welche selber Bewegung hervorriefe und die oben genannten Erscheinungen zeitige. Gegen die wirkende Ursache gekrümmter Fadenteile spricht am besten der 6. Versuch, der in der Fig. 10 dargestellt ist. Hätte das Bogenstück vermöge seiner künstlich gespannten Lage eine größere Kraft als die geraden Teile gehabt, hätte es ein oder beide Teile nach außen gedrückt, der ganze Faden wäre gerade gestreckt worden. Das Gegenteil trat ein. Gegen das Vorhandensein einer Torsion sprechen auch die Versuche, die im Wasser ausgeführt wurden. Hier ist die seitliche Hemmung des Agarbodens ausgeschaltet; der Faden kann ohne weiteres in eine gerade Lage zurückschnellen. Überdies waren auch bei den Versuchen auf Agarboden die Fäden immer so aus dem Wasser mit der Nadel herausgezogen worden, daß sie nicht tordierten. Mit der Lupe sah man deutlich, daß sie der Länge nach an der Nadel hingen, mit dem Ende die Spitze der Nadel etwas überragend. Erst beim Trocknen treten Krümmungen und Drehungen auf. Aber Nadel und Oscillarienfaden blieben ja feucht; die Nadel wurde über den Agar schnell hingestrichen, die Oscillarie blieb liegen, mit bloßem Auge als durchaus gerader Faden gekennzeichnet, bei Vergrößerung zuweilen mit einer stellenweisen Krümmung (Bogenlage), die eben zu unseren Beobachtungen verhalf.

Die einzige Stelle, die ich aus der Literatur als weiteren Beleg für die hier beschriebenen Fälle anführen kann, ist bei Kolkwitz (I., Spirulina Jenneri) zu finden. Wenn man aber noch Beggiatoa heranziehen will, was man wohl ohne Bedenken tun darf, so findet man unter den Beobachtungen Winogradskys, ohne daß dieser Forscher selber daran gedacht hat, auch durch Beggiatoa einen Beweis dafür, daß die Fadenteile unabhängig voneinander tätig sein können. Er sagt (pag. 20) „wird in einem Faden eine Schlinge gebildet, und bewegen sich die Fadenenden nach verschiedenen Richtungen[1]), so wird sie immer enger gezogen, und endlich wird der Faden an der Stelle der schärfsten Biegung eingeknickt und zerrissen". Anderenfalls hätte ja die Schlinge sich wieder zurückbilden müssen, entweder vermöge der Elastizität, oder durch die gleichförmige, gleichgerichtete Bewegung aller Fadenteile.

1) Von mir gesperrt.

2. Die Bewegung der Teilstücke.

Bei den Versuchen mit der Bogenlage waren die Teile des Fadens nur bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander. In dem Verbande des Fadens mußten sie sich gegenseitig beeinflussen. Es war auch nicht festzustellen, ob kleinere Teile als die Fadenhälften für sich beweglich sind. Wie ist es, wenn solche Teile ganz voneinander getrennt werden, so etwa, daß man den ansehnlichen Faden von O. curviceps durch Schnitte zerlegt.

Der Versuch gestaltet sich sehr einfach: Ein ausgestreckter, möglichst langer Faden liegt auf Agargallerte. Er wird eine Zeitlang unter dem Mikroskop beobachtet und, erscheint er geeignet, mit kurzem Scherenschnitt getrennt, zunächst in zwei, später in weitere Stücke. In Wasser oder gar am Faden in freier Luft wäre dies kaum möglich, überdies die Bewegungsrichtung der Teile in Beziehung zur Richtung im Fadenverbande dann nicht festzustellen. Auf Agarboden bleiben die Stücke an Ort und Stelle liegen, die Schnitte mit der Schere reichen zwar bis in die Gallertunterlage, aber die weiche Masse schließt sich ja sofort, und irgendwelche Störungen werden anscheinend nicht hervorgerufen.

Ich führe zwei Versuche an, die hinreichend sind, um uns eine Vorstellung von den Verhältnissen hier zu geben.

1. Versuch. Ein schnellwandernder, etwa 5 mm langer, unversehrter Faden lag auf 3 %igem Agarboden. Nach 10 Minuten andauernder Beobachtung, wobei er fortwährend in gleicher Richtung sich bewegte, wurden durch Scherenschnitt zwei annähernd gleich große Stücke gebildet. Diese lagen in derselben Hauptrichtung wie früher der ganze Faden, nur durch den Schnitt an den Schnittstellen etwas seitlich verschoben, was aber für die Beobachtung gerade günstig ist. (Vgl. Fig. 11. Die obere Linie gibt die ursprüngliche Lage des ganzen, die unteren beiden Linien bezeichnen diejenige des zerstückelten Fadens. Die gestrichelte Linie ist die Richtung des Scherenschnittes.) Beide Stücke bewegten sich, wie es schien, mit etwa gleicher Geschwindigkeit in der ursprünglichen Richtung weiter. Dann wurde jede Hälfte abermals zerteilt: auch die so entstandenen vier Teile wanderten wie früher. Und schließlich konnte noch eins der Viertelstücke zerlegt werden. Die fünf Fadenteile bewegten sich nun, wie im Anfang der ganze Faden, in der gleichen Richtung, mit annähernd gleicher Geschwindigkeit.

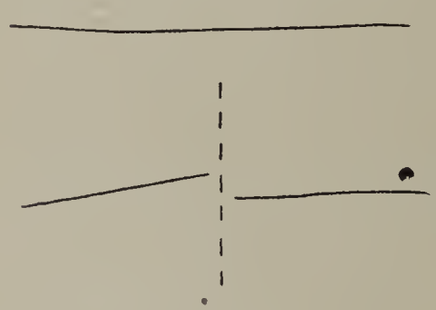


Fig. 11.

2. Versuch. Bei diesem Versuch wurde die Geschwindigkeit genauer berücksichtigt. Ein etwa 6 mm langer Faden mit unversehrten Enden, der auf 2 %igem Agarboden gleichmäßig in ein und derselben Richtung eine Zeitlang gewandert war, wurde nach obigem Verfahren in drei Stücke zerschnitten. Der Erfolg war folgender:

Das etwa 2,5 mm lange Vorderende wanderte in der Richtung des ganzen Fadens. Das etwa 0,25 mm lange Mittelstück rückte in entgegengesetzter Richtung vorwärts und das 3 mm lange Hinterende ebenfalls. Die Geschwindigkeiten der Stücke waren: nach einer Pause völligen Stillstandes für das Vorderende zunächst 41 Einheiten in der Minute, für das Hinterende 55 Einheiten, darauf für das Vorderende 38 Einheiten. Für das Mittelstück maß ich 22 Einheiten. Es ist deutlich, daß die Teilstücke verschiedene Geschwindigkeiten hatten.

Losgetrennte Teilstücke des Oscillarienfadens sind also beweglich. Außerdem haben wir hier ganz die Ergebnisse wie durch die Versuche mit der Bogenlage, in erweiterter Form; sie gelten nicht nur für die Fadenhälften, sondern ganz allgemein für alle Teilstücke. Die Teile sind in Bewegungskraft und -richtung selbständig und haben untereinander eine verschiedene Geschwindigkeit.

Unsere Versuchsanordnung brachte einen gewaltsamen Eingriff in das Leben des Oscillarienfadens. Hat nicht vielleicht die Verwundung Einfluß auf die Bewegung? Das wissen wir nicht. Die durch den Schnitt unvermeidliche Erschütterung ist vielleicht ebenso nicht ohne Wirkung. Die verschiedenen Teilstücke wurden möglicherweise verschieden stark erschüttert. Trotzdem, die Versuche sprechen eher für, als gegen die Behauptung von der selbständigen Bewegungstätigkeit der Fadenteile, wenn sie auch über die Verhältnisse im zusammenhängenden, von außen in nichts gestörten Faden genau genommen ebensowenig wie die mit der Bogenlage einen zwingenden Schluß zulassen.

An diese Versuche ließen sich eine Reihe anderer anschließen, die wichtige Aufschlüsse versprechen. Vorläufig ist dies unterlassen worden. Es wäre wichtig, die Umkehrzeiten der verschiedenen Teilstücke zu erfahren, das Verhältnis der Länge der Teile zur Geschwindigkeit. Ferner müßte durch umfangreicheren Stoff festgestellt werden, ob eine Gesetzmäßigkeit zwischen dem Bewegungsverhalten der verschiedenen Teilstücke besteht.

Wie weit geht die Selbständigkeit der Teile? Auch diese Frage blieb unberührt. Sie scheint nach meinen Erfahrungen bei anderer Gelegenheit auf sehr kleine Abschnitte sich zu erstrecken. Wenn man

einen ganz alten Forscher wie P. von Schrank herbeiführen darf, so führe ich nach ihm an, daß auch die „Trümmer der Oscillarienfäden so lebendig wie die ganzen sind“. Und die von ihm betrachteten Trümmer müssen winzig gewesen sein, da sie die sogenannte Zeigerdrehung aufwiesen, welche sonst nur bei wenigzelligen Hormogonien (Brand) und Bakterien vorkommt.

Die Selbständigkeit der Teilstücke hat eine biologische Bedeutung in der Bildung der Hormogonien.

3. Hormogonienbildung.

Hormogonien sind bekanntlich Fadenabschnitte, die sich im regelmäßigen Lebensverlauf lostrennen, fortwandern und durch Querteilung der Zellen zur gewöhnlichen Fadenlänge heranwachsen. Sie bewerkstelligen die Vermehrung der Oscillarien. Die Abtrennung geschieht so, daß eine einzelne Zelle ihren Inhalt verändert; die Zelle wird farblos, „Nekride“ oder „Konkavzelle“, wie sie Fischer genannt hat. Schließlich verschleimen die Zellwände und die Loslösung ist geschehen. Kohl hat das eingehend beschrieben.

Auch die Hormogonien beweisen die Selbständigkeit der Fadenteile. Sehr hübsch beobachtete ich einmal bei O. limosa den Vorgang ihrer Bildung. Die Nekride hatte bis zum größten Teil ihre Zellwand aufgelöst. Der Faden war sehr beweglich. Er lag aber im Geflecht mit anderen Fäden fest und vollführte so nur die ruckweise oder pendelnde Bewegung. Das Hormogonienende aber nahm daran nicht teil und pendelte für sich, an der Nekride entstand auf diese Weise ein winkeliger Knick. Durch irgendeinen Umstand hatte dann der Faden Bewegungsfreiheit erlangt; er wanderte in der gewohnten Weise und zog die Hormogonie mit. Schließlich zerriß die gelockerte Verbindung. Die Hormogonie wanderte ab in entgegengesetzter Richtung. Nicht immer leicht vergewissert man sich dieser Richtungsselbständigkeit bei Oscillatoria; ganz offenbar und hier ohne Schwierigkeit oft zu beobachten ist sie aber bei den bescheideten Verwandten, z. B. bei Lyngbya. In den steifen, die Fäden weit überragenden Scheiden bleiben die auf dem natürlichen Wege der Hormogonie abgetrennten Fadenstücke meist eine lange Zeit. Sie wandern in der Scheide hin und her, und ihre Richtung hat zu der des Mutterfadens keine Beziehung.

Eine besondere Lebensäußerung liegt allerdings bei der Hormogonie vor. Mit dem Augenblicke der Abtrennung muß das von dem Mutterfaden befreite Stück selbständiges Leben beginnen. Es fällt einem dabei ein, daß z. B. die unbeweglichen Nostocaceen bei diesem Vor-

gange beweglich werden, daß die festsitzenden Rivularien oder die ebenfalls festsitzende Beggiatoacee Thiothrix von dem bewegungslosen Faden abwandernde Hormogonien entsenden. Gleichviel möchten wir doch die Hormogonienbildung in diesen Rahmen hineinstellen.

4. Bei ungleicher Einwirkung äußerer Umstände.

A. Läßt man ins Wasser zu Oscillarien Jodlösung eintreten, beobachtet man, wie die Zellen schnell getötet werden. Ungleich aber verteilen sich tote und lebendige Fadenteile, wenn unter dem Deckglas eines Wasserpräparates nur von einer Seite die Jodflüssigkeit erscheint. Die zunächst liegenden Fadenteile werden zuerst getötet, was sich durch die braune Färbung ihres Inhalts kundtut. Das hängt also von Zufälligkeiten ab, von der jeweiligen Lage des Fadens. Hinsichtlich der Beweglichkeit beobachtet man weiter nichts als ein verschieden schnelles Erlöschen. Richtet man aber den Zutritt der Jodlösung so ein, daß ein gerade gerichteter, gut beweglicher Faden zuerst an seinem vorrückenden Ende von ihr erreicht und gebräunt wird, zo zeigt sich ein besonderes Verhalten. Das bislang vorwandernde Ende bleibt stehen, das Hinterende aber kriecht weiter. Der Erfolg ist eine Schleifenbildung, ganz so, wie sie Fig. 9 bei anderer Gelegenheit zeigte. Die Entstehung dieser Schleife aus einem geraden Faden soll nicht im einzelnen erörtert werden. Vielfach ändert der Faden augenblicklich seine Bewegungsrichtung, er kehrt um. Dieser Fall ist in diesem Zusammenhange weniger von Wichtigkeit. Es ließe sich der Versuch mannigfach abändern. Jedenfalls wird auch hier deutlich: ein in seiner Ganzheit beweglicher Faden wandert in seinen Teilen selbständig.

B. Elektrisches Licht. Ich nahm die starke Lichtquelle einer kleinen Bogenlampe zu Hilfe und ließ für den vorliegenden Zweck ununtersucht, ob ich eigentlich das Licht oder die Wärme als Einwirkung benutzte (wahrscheinlich war es die Wärme). Die durch eine Linse parallel austretenden Lichtstrahlen der Lampe fielen auf den Hohlspiegel des Mikroskopes und wurden so zurückgeworfen, daß sie gesammelt vor dem 1 mm breiten Blendenloch des Objekttisches erschienen. Die Temperatur an dieser Stelle schwankte von 40 auf 42° C, nach 5 Minuten Strahlung war sie ziemlich beständig 42°. Als Versuchspflanzen wählte ich wie gewöhnlich besonders lange Fäden von O. curviceps. Sie lagen für jeden Versuch einzeln in je einem Wassertropfen unter dem Deckglas. Der Wassertropfen war hinreichend groß, so daß das Verdunsten nicht störend wirkte, und so auch nicht das Deckglas fest an den Objektträger gedrückt werden konnte. Lag ein

kräftig beweglicher Faden vor, rückte ich seine Spitze durch Verschieben des bis dahin im gewöhnlichen Tageslichte verbrachten Objektträgers auf die hellbeleuchtete Stelle der Objekttischblende. Die Versuche verteilen sich auf eine Reihe, wo das vorrückende, eine andere, wo das nachwandernde Ende beleuchtet wurde. Die Beleuchtung geschah unter beständigem Verschieben des Präparates, so daß jeweils immer nur das betreffende Ende und nicht auch andere Teile des Fadens betroffen wurden. Nachdem ich mehrfach mehr oder weniger schnelle Umkehr des vorrückenden Endes bei solcher Beleuchtung festgestellt hatte, machte ich genauere Beobachtungen.

I. Das vorrückende Fadenende wird beleuchtet.

1. Vollständig ausgebildeter Faden, 7 mm lang, ausgezeichnet beweglich, ohne Pendelung, was besonders günstig ist. Das beleuchtete Vorderende wird nur etwa 0,5 mm lang gewählt. Bei fortwährender Beobachtung ergibt sich, daß nach 1 Minute 14 Sekunden das Vorderende eine Umkehrbewegung macht, wobei es entgegengesetzt der früheren Richtung um die Längsachse dreht. Etwas unterhalb dieses Fadenstückes krümmt sich der Faden, es beginnt die schon bekannte Schleifenbildung, woraus zu schließen, daß nicht der ganze Faden umgekehrt ist. Beim völligen Verschieben lehrt denn auch der Augenschein, daß das hintere Ende wie vorher vorwandert und auch die frühere Achsendrehung hat.

2. Ein 5 mm langer Faden, dem am vorrückenden Ende die Spitze abgebrochen ist. Er ist wie voriger gut beweglich, pendelt nicht. Nach 3 Minuten 15 Sekunden Stillstand der Bewegung mit andauerndem Zucken des Fadens und geringen Sprüngen vorwärts. Dies etwa 40 Sekunden lang, dann wieder Vorrücken. Nach etwa 5 Minuten Rückgang des ganzen Fadens und jetzt mit einer Krümmung am Vorderende wie unter 1.

3. Der Faden ist 6 mm lang, völlig ausgebildet und lebhaft beweglich. Nach 1 Minute 55 Sekunden tritt die Umkehrbewegung und entgegengesetzte Drehung und zwar nur des Vorderendes ein; längs des Fadens, etwa gegen die Mitte, wird ein Bogen gebildet. Das Hinterende zeigt sich unbeweglich (hier auf Drehung nicht geachtet).

4. Ein 11 mm langer Faden, deren beide Enden vollständig sind wird benutzt. Nach 2 Minuten 50 Sekunden tritt die aus vorigen Versuchen bekannte Umkehr ein und das bisher vorrückende Fadenende wandert jetzt lebhaft rückwärts. Das andere Ende bewegt sich in der alten Richtung, aber viel schwächer, als vorher es der Gesamtfaden tat. Bogenbildung tritt auf.

5. Sehr gut beweglicher, 7 mm langer Faden, unversehrt. Nach 1 Minute 15 Sekunden tritt Umkehr des Vorderendes ein, verbunden mit einem entsprechenden Wechsel der Drehung. Auch das Hinterende wandert rückwärts; ein Bogen bildet sich nicht.

6.—9. Drei weitere Versuche wurden noch in gleicher Weise angestellt. Davon hatte einer den Erfolg der vorigen Fälle; die beiden anderen brachten die Bewegung des ganzen Fadens zum Stehen, hier schienen die Fäden unter der Wärme gelitten zu haben.

Geringere Temperaturen wie 21°, 25°, 30° brachten unregelmäßige Ergebnisse; die Temperaturen sind wohl zu niedrig.

II. Das nachwandernde Ende wird beleuchtet.

10. Faden 7 mm lang, mit ausgebildeten Enden und lebhaft beweglich. 7 Minuten beobachtet. Während dieser Zeit keine Bewegungsveränderung; es tritt dann Stillstand ein, darauf sehr langsame Vorwärtsbewegung des nachwandernden Endes.

11. Faden 7 mm lang, auch im übrigen wie unter 10. Nach 3 Minuten Stillstand und sehr langsame, wechselnde Umkehr.

12. Faden 2 mm lang. 7 Minuten beobachtet. Er bleibt so beweglich wie im Anfange, ohne Veränderung.

13. Vollständiger, 6 mm langer, stark beweglicher Faden wird 7 Minuten lang behandelt. Es treten keine Änderungen in der Bewegung auf.

14. Faden etwa 5,5 mm lang. Nach 7 Minuten wie vorher kein Einfluß erkennbar.

15. Ein etwa 6 mm langer, lebhafter, ganzer Faden läßt nach 5 Minuten nirgends eine Beeinflussung erkennen.

16. Ein 11 mm langer, ganzer Faden wird wie vorher behandelt. Schon nach 30 Sekunden kehrt er um: dies ist der einzige derartige Fall unter II.

Die Versuche bringen eine neue Sicherheit in unsere, schon durch die früheren Untersuchungen gewonnene Vorstellung. Alle früheren Einwände über künstlich gespannte Lage der Fäden, über die Möglichkeit einer aufgezwungenen Torsion, daß abgetrennte Teilstücke neue Einzelwesen, gleich den selbsttätig entstandenen Hormogonien, geworden seien, fallen hier weg.

Es braucht nun keines Wortes mehr, daß in ihrer Bewegung Teile des Oscillarienfadens gegeneinander zu arbeiten vermögen. Die Versuche I 1—4 sind die eindeutigen Beweise dafür: das Vorderende zieht sich zurück, das Hinterende wandert vor, d. h. entgegen. Die

Fortleitung des Umkehr bewirkenden Reizes scheint unvollkommen oder sehr langsam vor sich zu gehen. Es kann diese Art der Rückbewegung, die eine Bogenbildung zur Folge hat, vom ökologischen Gesichtspunkt aus betrachtet, einen Sinn haben für das Verhalten schädlichen Einwirkungen gegenüber: Das sich zurückziehende Vorderende bekommt so beim abermaligen Vorgehen, was ja nach einiger Zeit nicht ausbleiben wird, eine andere Winkelrichtung, wodurch es der störenden Ursache unter vielen Umständen wird ausweichen können.

Aber der Faden hat nicht immer die eben angegebene Neigung. Der 5. Versuch unter I. zeigt deutlich genug, daß der ganze Faden nach der Reizung in seiner gesamten Länge als gerades Gebilde in entgegengesetzter Richtung wandert. Wir können nicht annehmen, daß in solchen Fällen der Reiz schneller die Zellen durcheilt hat. Auch sind die Fäden hier nicht etwa kürzer als in den übrigen Versuchen. Zwar der gesamte Faden wandert entgegengesetzt der Richtung des gesamten Fadens vorher, doch sind denn wirklich in diesen Versuchen alle Teile durch den örtlichen Beleuchtungseinfluß in ihrer Bewegungsrichtung verändert worden? Wir erinnern uns früherer Erfahrungen, die mit der Bogenlage oder durch die Beobachtung der Teilstücke von uns gemacht wurden. Es stellte sich damals heraus, beispielsweise im 3. Versuch pag. 359, daß das vordere Ende bei Gelegenheit der Bogenlage dem hinteren entgegenging — hier war keine verschiedene Beeinflussung der beiden Fadenhälften gegeben. Oder man denke an die Teilstücke im 2. Versuch pag. 363. Auch hier ein verschiedenes Wandern, etwa von Vorder- und Hinterende, obgleich doch keinerlei äußere Umstände, die dies bewirken könnten, erkenntlich sind. So befremdlich die Vorstellung zunächst sein mag, kommen wir gerade durch die Versuche mit der örtlichen Beleuchtung der vorwandernden Fadenspitze zu der Anschauung, daß schon im bewegenden, gestreckten Faden zwei, und wahrscheinlich noch mehr Teile mit verschiedener Bewegungsart sich gegenüberstehen. Die verschiedene Bewegungsart bezieht sich sowohl auf die Richtung, wie auf die Geschwindigkeit der Bewegung. Die Teile können zusammenarbeiten oder sich gegenseitig in ihrer Bewegung stören, danach richtet sich das Bild der Gesamtbewegung.

VI. Zur Theorie der Oscillarienbewegung.

Welche Tatsachen stehen als Unterlagen für eine Theorie der Oscillarienbewegung zur Verfügung?

Der Zellfaden der Oscillarie ist ein organisches Ganze, dessen Glieder, die Zellen, durch Plasmafäden zusammenhängen. Solche Plas-

modesmen sind von Borzi[1]), Kohl, Wille, Phillips und anderen gesehen worden. Der fertige Faden schließt beiderseits mit einer besonderen Spitzenzelle ab. Die Gestalt dieser Zelle ist von derjenigen der übrigen Zellen verschieden — wenn auch bei manchen Arten nur ganz geringfügig. Während der Bewegung dreht die Oscillarie um die Längsachse. Sie führt Vor- und Rückbewegungen aus. Zugleich macht das vor-, seltener das nachwandernde Fadenende ruckweise oder gleichmäßige Schwingungsbewegungen von mehr oder weniger großer Pendelweite, welche — bei der fortwährenden Bewegung des Fadens — Schraubenlinien beschreiben. Die Oberfläche des Fadens ist ringsum, von Spitzenzelle zu Spitzenzelle, mit Schleim umkleidet, welcher beim wandernden Faden immer in Bewegung ist; beim ruhenden ist dies nur manchmal und dann bloß streckenweise der Fall. Dieser Schleim bewegt sich am wandernden Faden durchweg von der vorderen Spitze nach hinten, indem er schraubenförmig entgegengesetzt der Achsendrehung vorrückt und hinter dem nachwandernden Ende den Faden verläßt, wobei eine schwache Spur auf der Unterlage zurückbleibt. Die Schleimbewegung ist nicht immer gleichmäßig; sie kann auch beim wandernden Faden regelwidrige Richtungen aufweisen, ist im übrigen vielfach mit verschiedener Geschwindigkeit auf der Länge des Fadens verteilt und führt oft zu dichteren Schleimansammlungen (Ringen), die zuweilen wiederkehrend auftreten. Die Feststellungen über die Schleimbewegung stammen besonders von Fechner.

Die Teile des Fadens stellen hinsichtlich der Bewegungsfähigkeit selbständige Stücke dar. Sie sind beweglich wie der ganze Faden, haben Drehung, Vor- und Rückwanderung. Wie weit diese Selbständigkeit geht, ob auch die einzelne Zelle schon sich bewegen kann, ist noch ungewiß. Der Faden kann sich selbständig krümmen, auch die Pendelungen sind solche Krümmungsbewegungen.

Die Oscillarie kriecht, wenn unbeeinflußt, nicht geradlinig vorwärts, sondern stets in allmählichen Bögen, die in verschiedener Stärke abwechseln. Die Bogenbildung läßt sich zwanglos aus der Selbständigkeit der Fadenteile erklären. Das verschiedene Verhältnis der Fadenzonen zueinander ruft die verschiedene Bogenwanderung hervor. So vermögen auch die Teile gegeneinander sich zu bewegen, was zu augenblicklichen Bogenbildungen Veranlassung geben kann.

Der Faden kann sich selber spannen und entspannen (tordieren). Das läßt auf elastische Fähigkeiten der Zellen, besonders der Mem-

1) Angeführt nach O. Phillips.

branen, schließen. Die Zellhäute weisen denn auch eine spiralige Streifung auf (Kolkwitz, Correns). (Nach Fechner, pag. 349 ist diese Streifung dem Schleime eigen.) Kolkwitz hat gezeigt, daß sie das starke Bestreben haben sich zu rollen und spiralig zusammenzulegen, daß sie stets in spiraliger Spannung sind. Nach Wille, Kolkwitz haben die Membrane Poren, auch Phillips behauptet dies.

Soweit die vorliegenden Tatsachen. Die aufgestellten Hypothesen haben mit der Erweiterung der Kenntnisse Schritt gehalten, rücken andererseits aber meist eine Eigenschaft der bewegenden Oscillarie in den Vordergrund und suchen von da aus auch die anderen Eigenschaften zu erklären. Immer mehr hat sich hierbei die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß dem Schleime Hauptbedeutung beizumessen sei. Der Weg geht von Siebold, Schultze zu Correns und zuletzt zu Schroeder[1]) und Fechner. Die älteste Theorie, wonach die Bewegungen im Wachstum ihre Ursache haben sollen und die Pendelungen weiter nichts als Nutationen sind, ist längst vergessen. U. a. vertrat sie Kützing; aber selbst Straßburger neigte ihr noch zu (vgl. Botanisches Praktikum 1884, pag. 356). Auch die Auffassung von der Wirkung osmotischer Kräfte (Zukal, Hansgirg) hat keine Anhänger mehr. Ebensowenig die Hypothese der äußeren Protoplasmaströmung Engelmann's. Beachtenswert aber bleiben die Ansätze zu einer Kontraktilitätshypothese. Die ältesten Beobachter, u. a. Ingenhouß, Purkinje, Dujardin[2]), welche die Oscillarien ja für Tiere hielten, waren, durch das Beispiel der niederen Tiere angeregt, für die Kontraktilität der Oscillarien. Offenbar hielten sie die Bewegung für wurmförmig, ähnlich der der Anguilliden. Doch selbst Cohn vertrat 1867 ähnliche Anschauungen, ja selbst Pfeffer (Physiologische Untersuchungen, Leipzig 1873, pag. 138 in einer Anmerkung), Hansgirg 1887 und Migula 1897.

1904 veröffentlichte nun Orville Phillips ganz neue Beobachtungen, die in der alten Engelmann'schen Auffassung vom Außenplasma wohl ihre Anregung gefunden haben. Hiernach werden die Bewegungen der Oscillarien, des Cylindrospermum und anderer Formen von zarten, protoplasmatischen Cilien hervorgerufen, die, am Faden der Länge nach verteilt, nach innen mit dem Zentralkörper der Zelle in Verbindung stehen, indem sie von dort ausstrahlend Chromatophor und Zellwand durchdringen. Diese Feststellung wäre mehr als eine Hypo-

1) Angeführt nach R. Fechner.
2) Nach Hansgirg, II, pag. 31.

these, sie wäre die Lösung selber. Sie hat aber bisher weder eine Bestätigung noch Entgegnung gefunden. Jedenfalls nimmt sie ganz eine Sonderstellung ein und erscheint vorläufig unwahrscheinlich. Schon früher waren solche Cilien (zwar am Fadenende) zurückgewiesen und als schmarotzende Anhängsel (Bakterien) erkannt worden. Und man sollte annehmen, daß Gaidukow bei seinen ultramikroskopischen Untersuchungen der Oscillarien sie hätte sehen müssen.

1915 erschien die Arbeit von R. Fechner. Sie bringt zum ersten Male eine bis ans Ende durchgeführte Hypothese. Fechner sieht allein im Schleim die Bewegungsursache. Der Schleim sei anisotrop, er werde an den Fadenenden von den Spitzenzellen ausgeschieden, quelle, und da seine Quellungsachse im Winkel zur Fadenachse sich neige, treibe er, je nach der zur Zeit tätigen Spitzenzelle, den gesamten Faden vor- oder rückwärts. Fechner hat die genaue Kenntnis von den Vorgängen der Schleimwanderung längs des Fadens jedenfalls sichergestellt. Die darauf gebaute Hypothese hat viel für sich, bis in die Einzelheiten ist sie von ihm glänzend durchgeführt worden. Mir selber hat aber auch diese Hypothese nicht genügen können, und eine Reihe von Einwänden, die mir aus eigenen, von Fechner unabhängig und etwa gleichzeitig gemachten, hier zum großen Teile mitgeteilten Erfahrungen und Versuchen erwachsen sind, möchte ich nicht verbergen.

Fechner mißt der Spitzenzelle Hauptbedeutung zu. Sie ist das Bewegungsorgan. Für kleine Arten und kurze Fäden wäre das verständlich. Aber läßt es sich denken, daß die langen Fäden der Gomont'schen Oscillatoria-Gruppe Principes von dieser einen Zelle mit Schleim versorgt und betrieben werden? Oscillatoria curviceps ist durchweg mindestens 5 mm lang, ja sie erreicht 1,1 cm! Es ist auch zu überlegen, daß im Vergleich hierzu schon die einzelligen Diatomeen und Desmidiaceen viel längere Ruhepausen zwischen Vor- und Rückwanderung haben und demnach notwendig brauchen, was offenbar im Mangel einer unterbrochenen Schleimerzeugung seine Ursache hat. Ein und dieselbe Zelle kann jedenfalls nicht unabläßlich Schleim liefern, so, daß die Bewegung niemals stockt. Die Oscillarien sind aber durchgehend immer beweglich. Zwischen Vorwärts- und Rückwanderung liegt keine eigentliche Pause. Ich habe Fäden von O. curviceps unter dem Mikroskop eigens hierauf mehrmals mehrere Stunden verfolgt, zweistündige, ununterbrochene Beweglichkeit als Regel beobachtet, einmal sogar eine Bewegungsdauer von 4 Stunden (d. h. bis zum Schluß der Beobachtung) gefunden. Und wie ergiebig ist schon die Betriebs-

kraft für einen einseitig gerichteten Bewegungsverlauf. Eine gleich mäßige Wanderung von 1 Stunde ist wohl die Regel und solche vo 2 und 3 Stunden ist gar nicht selten festzustellen. Hiernach wäre ein Ablösung oder gleichzeitige Tätigkeit verschiedener Bewegungszelle viel wahrscheinlicher.

Die Spitzenzelle ist zwar bei O. curviceps besonders groß, größe als die übrigen Zellen des Fadens, und könnte hiernach wohl al Schleimerzeuger gedeutet werden. Wie aber liegt der Fall bei Arte mit kleiner Spitzenzelle oder Formen, deren Enden spitz auslaufen, un deren letzte Zelle noch besonders sich lang zuspitzt (vgl. die Go mont'schen Attenuatae)?

Eine einzige Zelle müßte überdies wohl auffällig lebendig sei Nach den Untersuchungen Brand's ist die Spitzenzelle ganz i Gegenteil tot. Sie bildet den Übergang zu den peitschenförmige Enden der Rivularien, deren Zellen ja schon bei flüchtigem Blick al tot zu erkennen sind. Der ganze Inhalt einer Oscillarienspitzenzell ist nach ihm verschleimt und die Zellwandung auch. Die für de Systematiker so wichtige Erscheinung der Calyptra wäre solcher Ve schleimung zuzuschreiben. Die häufig stärkere Ansammlung vo Schleim um die Endzelle herum läßt sich hieraus zwanglos erkläre aber auch daraus, daß ja der Schleim an den Fadenenden während de Bewegung zusammengeschoben wird.

Schließlich noch ein Einwand, der sich aus meinen Versuchen i Abschnitt über die Bewegungen der Fadenteile ergibt. Bei der he tigen Beleuchtung eines vorrückenden Fadenendes sahen wir hier, da bald eine Umkehrbewegung nur des vorderen Endes zustande kam das Hinterende wanderte unterdes unbekümmert weiter. Nach Fech ner's Theorie wäre dies unmöglich gewesen. Wie sollte der in schiefe Achse quellende Schleim seine Kraft plötzlich anders gerichtet auf de Faden ausüben können? Fechner nimmt denn in solchen Fällen ein Reizwanderung nach dem Gegenpole zu Hilfe, wo dann Schleimlieferun und Quellung einsetze und damit die Umkehrbewegung. Aber de Fall liegt hier ja ganz anders.

Es ist möglich, daß die Spitzenzellen auch Bewegungsschlei erzeugen. Doch sind sie nicht die Bewegungsorgane. Die Spitzen e scheinen mir als Schutzzellen für die dahinter liegenden Fadenteil Gerade hinter der Spitze finden wir stets lebhafte Teilungen oder jung Zellen. Die verschleimende Spitzenzelle mit den schmierenden Men branen ist als ein wirksamer Schutz zu erachten.

Andererseits habe ich gezeigt, daß jeder Fadenteil für sich Bewegungen macht. Ist der Faden in Stücke zerschnitten, könnte man einwenden, daß dann sofort die neuen Enden Schleimzellen regelnderweise bildeten. Damit hätte jede Zelle die Anlage zur Bewegungszelle. Warum sollte sie nicht gleich selber Bewegungsorgan sein? Die Versuche mit der Bogenlage, das Verhalten des Fadens beim heftigen Beleuchten oder beim Eintritt von Jodlösung in die Spitzenzelle (vgl. Abschnitt über die Bewegung der Fadenteile) sprechen ganz deutlich dafür. Auch im unversehrten Faden arbeitet jeder Teil an der wandernden Bewegung mit. Es bliebe hiernach kaum noch die Möglichkeit, daß längs des Fadens verteilt nur einzelne Zellen, mit den Eigenschaften der Fechner'schen Spitzenzelle begabt, die Betriebskraft erzeugen. Dann kann man aber auch dem anisotropen Schleim nicht mehr die Bedeutung zusprechen, den er nach Fechner haben soll.

Ich möchte der Fechner'schen Auffassung eine andere entgegenstellen. Es bliebe noch der Untersuchung anheimzugeben, wie weit die Selbständigkeit der Fadenteile geht, ob etwa auch eine losgetrennte einzelne Zelle schon zur Bewegung befähigt ist; dennoch sehe ich als Grundlage einer Hypothese die Annahme, daß der Oscillarienfaden auch hinsichtlich der Bewegung ein organisches Ganze ist. Die wandernde Oscillarie ist in allen Teilen bewegt. Nicht so, daß etwa alle Teile zugleich arbeiten; mehr oder weniger große Strecken können stilliegen, und der Bewegungsschleim anderer Zellen gleitet über sie hinweg. Die Zonen lösen sich ab. Sie sind auch nicht stets gleichgerichtet. Einzelne Stellen können dem Ganzen entgegentreiben. Das kann dann der Gesamtbewegung zu einer Bogenbildung verhelfen. Bei schwacher Wirkung entstehen jene Bogenwanderungen, die ich im V. Abschnitt beschrieben habe; sehr kurze gegensätzliche Strecken werden von der Allgemeinbewegung überwunden, so daß gar keine Außenwirkung bemerkbar wird. Schon die Teile der einzelnen Zelle einer Amöbe oder Euglena sind zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander. Sie arbeiten vielfach gegensätzlich, zugleich mit einer ausgeprägten Gesamtleistung der Bewegung, oder sie verfolgen das gleiche Ziel. Das Bild dieser Lebewesen hat man sich wohl vor Augen zu halten.

Es genügt nicht, daß der Schleim in einem Winkel zur Längsachse des Fadens quillt, um schon hieraus die Fortbewegung des Fadens zu folgern. Im Falle der Schleimerzeugung an allen Teilen des Fadens bleiben wir uns mit der Fechner'schen Hypothese die Erklärung schuldig, warum mit Notwendigkeit der Faden in einer Richtung sich bewegen muß. Fechner sagt nur, daß „die quellende

Kraft des Schleimes nach innen wirksam ist" (pag. 350); das ist si freilich, wenn er nur von der Spitzenzelle ausgeht. Aber der Schlei quillt überall am Faden, jede Zelle erzeugt ihn. Da ist es nur z verstehen, daß eine Kraft außerhalb des Schleimes und unbeeinflu von der Spitzenzelle die Richtung veranlaßt. Was liegt wohl näher als diese im Protoplasma der Zelle selber zu suchen. Der Schlei muß in unmittelbarer Verbindung mit dem Protoplasma sein.

Ich kann nicht annehmen, daß solch reichliche und andauernd Schleimentwicklung durch Umwandlung der Zellhaut entsteht. Fechne glaubt dies allerdings. Man bedenke, daß nach seiner Auffassung di winzige Membranfläche durch Umbildung eben jener Membran de Endzelle den Schleim für den ganzen Faden liefern sollte. Das ist meine Erachtens undenkbar. Viel eher muß die Schleimerzeugung wohl ir Plasma oder jedenfalls innerhalb der Zelle liegen. Die schnelle Schleim absonderung bei den Desmidiaceen wird so nach Klebs (II.) auch un mittelbar vom Zellplasma bewerkstelligt und ist nicht Verquellung de Membran. So dringt auch der Schleim durch die Zellhäute bei de Zygnemen und Diatomeen. Ja es macht Arthur Meyer (pag. 157 174) den Eindruck, als gelangte selbst bei den Bakterien der Schlei als Erzeugnis des Protoplasmas auf dem Wege durch die Membra nach außen. Hier sind gewiß keine Poren. Will man sie bei de Oscillarien gelten lassen, so ist es um die Verständlichung des Schleim vorganges um so besser gestellt. Unbedingt erforderlich erscheine die Poren mir nicht.

Was gibt dem Schleim den schraubigen Bewegungsverlauf? Wi greifen zurück auf all die Erscheinungen, die früher bei Betrachtun der Oscillarienbewegung viel mehr im Vordergrunde der Anteilnahm gestanden haben, Erscheinungen, die Cohn, Pfeffer, Hansgirg un Migula zur Annahme einer Kontraktilität, einer selbständigen Bewe gungskraft des Protoplasmas geführt hatten. Merkwürdigerweise wurde diese Erscheinungen später ganz vergessen. Correns bestritt sie und nach seinem Angriff auf Kolkwitz leugnete auch Kolkwitz (II. sie ab. Fechner und Pieper sprechen nicht mehr davon. Diese Bewegungskraft besteht unzweifelhaft. Das Pendeln der Fadenende beim Fortwandern oder in der freien Lage ist ein Anzeichen dafü Die plötzlichen Krümmungen der feinen Formen und der Beggiatoe können gar nicht anders erklärt werden. Die Fäden sind derarti selbständig spannungskräftig, daß sie Spannungsdrehungen hervorrufe können. Ältere Forscher haben die Kontraktilität immer wieder besonder hervorgehoben, und es ist richtig, wenn Hansgirg bemerkt, daß di

dünnen und zartwandigen Formen heftigere Krümmungen aufweisen als die breiten, mit dicken Membranen. Ich verweise hierzu im übrigen noch auf meine Beobachtungen im IV. Abschnitt über das Pendeln.

Wie verwickelt solch eine selbständige Krümmung des Fadens sein kann, sehen wir an der Symploca muscorum bei heliotropischer Reizung. Diese Form, deren eigenartiges Verhalten bisher nie beschrieben worden ist, bewegt sich völlig gerade und parallel zum einfallenden Lichte. Unter dem Mikroskop weisen die einzelnen Fäden hier und da nur unbedeutende bogige Krümmungen im Fadenverlauf auf. Diese geordnete Lage ist nun, etwa auf feuchtem Agar, sofort, man möchte sagen augenblicklich, zu verändern durch eine andere Stellung zum Licht. Schon nach einer Viertelstunde zeigen die träge dahinwandernden Symplocafäden an der Spitze eine leichte Krümmung zur neuen Lichtrichtung. Nach einer Stunde ist die Krümmung beträchtlich, mehr noch nach einigen Stunden. Unterdessen ist auch ein Weiterrücken des Fadens vor sich gegangen. Das Merkwürdige des Vorganges liegt darin, daß der drehende Faden fortwährend neue Flanken dem Lichte zukehrt, und doch eine ebenmäßige, bestimmt gerichtete Krümmung die Folge ist.

Die Bewegungsursache im Protoplasma. Das Rätsel ist auf das Protoplasma weiter verschoben worden. Ich sehe in der Kontraktilität des Oscillarienplasmas nur ein Anzeichen für den tätigen Anteil an der Bewegung überhaupt. Ich sehe den Vorgang demnach ähnlich wie früher Hansgirg auf Grund geringerer Kenntnisse, welcher annahm, daß die äußerste Schicht des Protoplasmas sich verschieden zusammenzieht, gereizt wird, und dann die Zellhaut in selbständiger Weise auch sich zusammenzöge. Aus der Wanderung der Schleimteilchen ersah Hansgirg nämlich die tätige Beteiligung der Zellhaut. Diese lebendigen Spannungen verliefen nach Hansgirg schraubenförmig. Man darf auch jetzt wieder entschieden behaupten, daß das Protoplasma den schraubigen Bewegungsverlauf des Schleimes, der von ihm ausgeschieden wird, auch veranlaßt, entweder durch schraubige Bewegungswellen innerhalb der Zellen oder durch eine fortdauernde schraubenförmige Reizfortleitung, die entsprechend Schleimbildung auslöst und Schleim durch die Membran nach außen sendet.

Eine Beziehung zwischen Zellplasma und Außenschleim zu beobachten wäre sehr wünschenswert. N. Gaidukow hat Oscillarienfäden mit dem Siedentopf'schen Ultramikroskop untersucht und dabei gefunden (pag. 56), daß die Teilchen des Zellinhaltes in den unbeweglichen Fäden meistens auch unbeweglich sind. Bewegt sich aber

die Oscillarie, so bewegen sich auch manchmal die Teilchen, und dabei kann man oft eine wellenartige Bewegung des ganzen Zellinhaltes sehen. Ähnliches liegt bei Chlamydomonas, Bodo und anderen Flagellaten vor, wo manchmal eine lebhafte Bewegung der Zellteilchen in der Gegend unter der Geißel zu bemerken ist. So Gaidukow. Ich selber habe kurze Zeit das Ultramikroskop benutzt und beobachtete fast immer die Hin- und Herbewegung der Teilchen innerhalb des Fadens, welche sofort innehielt, wenn der Faden stillstand.

Man hat, durch die Erscheinung der Schleimabsonderung verleitet, die Bewegung der Oscillarien in eine Reihe mit derjenigen der Desmidiaceen und Diatomeen stellen wollen, so etwa, wenn unter anderem Verworn diese Organismen unter der „sekretorischen Bewegungsform" zusammenfaßt. Gewiß, sie haben den Schleim und den Betriebswechsel in Vor- und Rückbewegung gemein. Aber sollte nicht auch jene Fülle der Bewegungserscheinungen in der niederen Welt der Organismen, welche Drehungsbewegungen aufweisen, zu deuten geben, die Flagellaten, Infusorien, Bakterien, Spirochäten, die begeißelten Amöben? Der Rhythmus der Umkehrbewegung wird in der Natur des Protoplasmas begründet liegen. Die spiralige Reizfortleitung und Kontraktilität scheint ein leicht erzeugbarer Zustand zu sein. Gibt es doch kreisende Pseudopodien bei Amöben (Camptonema nutans Schaud.), Amöben mit Geißeln (z. B. Mastigamoeba) und begeißelte Heliozoen. Es ist bekannt, daß die Geißeln schraubige Kontraktionen erzeugen, daher denn die Bewegung des zugehörigen Zellkörpers zuwegekommt. Bei den Infusorien dagegen findet sich eine fortlaufend spiralige Reizauslösung der Wimpern, die nacheinander in spiraliger Folge schlagen. Nicht ein unsymmetrischer Bau bedingt in erster Linie die drehende Bewegung etwa eines Paramaeciums; auch die abgetrennte symmetrische Hinterhälfte dieses Infusors dreht um die Achse, lediglich vermöge der Wimpertätigkeit (vgl. Jennings, pag. 64).

Die Bewegungen der Oscillarien nehmen also keine Sonderstellung ein. Würden die Angaben Phillips', sich bestätigen, so hätten wir die spiralige Bewegungsleistung des Plasmas am klarsten in dem fortlaufenden Schlag der von ihm behaupteten Cilien. Der Schleim würde dann wohl von ihnen bewegt werden und zugleich die Rolle des reibungsvermindernden Schmiermittels auszuüben haben, eine Aufgabe, welche dem Schleim übrigens ohnehin zufällt.

Es muß die nächste Aufgabe sein, die Phillips'schen Angaben zu prüfen. Zugleich muß die Frage der selbständigen Krümmungs- und Drehungsfähigkeit des Oscillarienplasmas eingehender Untersuchung

unterzogen werden. Da wäre es denn am ratsamsten, nicht bei den Oscillarien länger zu verweilen, sondern lebhaftere Formen aus ihrer Nachbarschaft, die Beggiatoen, welche gewissermaßen das Äußerste der Oscillarienbewegung leisten, für diese Frage heranzuziehen.

VIII. Hauptergebnisse.

1. Erschütterungen beinflussen als Reize die Geschwindigkeit der Oscillarienbewegung. Kurze Erschütterungen wirken sowohl bei den Oscillarien als auch den Diatomeen beschleunigend. Wiederholte Erschütterungsreize setzen die Geschwindigkeit wahrscheinlich herab.
2. Die Gültigkeit der van t'Hoff'schen Regel wurde für die Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung der Oscillarien erwiesen. Beim Pendeln des Fadens wirken Nebenumstände störend mit.
3. Das Pendeln ist nur als Wirkung des kontraktilen Zellfadens zu begreifen. Eine Reihe Anzeichen sprechen deutlich dafür.
4. Jeder Oscillarienfaden bewegt sich auf einem mehr oder weniger bogenförmig verlaufenden Wege. Diese Bewegungsart liegt im Mechanismus der Bewegung begründet.
5. Jedes Teilstück des Fadens hat selbständige Bewegung. Auch im unversehrten Faden arbeiten die Teile selbständig, wobei sie unter Umständen gegeneinander wirken und Torsionen hervorrufen können.
6. Entgegen R. Fechner kann die Spitzenzelle nicht als das Bewegungsorgan angesehen werden. Auch Anisotropie und Quellung des Schleimes in schiefer Neigung zur Fadenachse genügen nicht, um die Bewegung der Oscillarien zu verständlichen.
7. Die Bildung des Bewegungsschleimes wird vielmehr als die Arbeit des gesamten Fadens betrachtet. Vermutlich erzeugt jede Zelle Schleim und ist Träger der Bewegung. Die Entstehung des Schleimes ist in die Zelle zu verlegen, von wo aus das bewegliche, kontraktil-reizbare Protoplasma ihn durch die Membran auf die Oberfläche entsendet.

Literatur.

1) Ahlborn, Fr., Über die Wasserblüte Byssus flos aquae und ihr Verhalten gegen Druck. Verhandl. des Naturw. Vereins in Hamburg 1894, 3. Folge, Bd. II.

2) Bary, A. de, Beitrag zur Kenntnis der Nostocaceen, insbesondere der Rivularien. Flora 1863.

3) Benecke, W., Bau und Leben der Bakterien. Leipzig und Berlin 1912.
4) Bory de St. Vincent, „Oscillatoire“ im Dictionnaire classique d'histoi naturelle, Bd. XII. Paris 1827.
5) Brand, Spitzenzellen der Oscillarien und Schnellfärbung. Hedwigia 190 Bd. XLV.
6) Cohn, F., Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. Arc f. mikrosk. Anatomie 1867, Bd. III.
7) Correns, C., Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d Deutsch. bot. Gesellsch. 1897, Bd. XV.
8) Engelmann, Th. W. (I.), Über die Bewegungen der Oscillarien und Diato meen. Archiv f. die gesamte Physiologie 1879, Bd. XIX.
9) Ders. (II.), Zur Biologie der Schizomyzeten. Ebenda 1881, Bd. XXVI.
10) Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserschei nungen überhaupt. Zeitschr. f. Botanik 1915, Bd. VII.
11) Fischer, A., Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterie Jena 1897.
12) Gaidukow, N., Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologi und in der Medizin. Jena 1910.
13) Hansgirg, A. (I.), Bemerkungen über die Bewegungen der Oscillarien. Bota Zeitung 1883.
14) Ders. (II.), Physiologische und algologische Studien. Prag 1887.
15) Ders. (III.), Physiologische und algologische Mitteilungen. Sitzungsber. d Kgl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch., math.-naturw. Klasse 1890, Bd. I Prag 1891.
16) Jennings, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen. Übersetzt vo E. Mangold. Leipzig und Berlin 1910.
17) Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin 1915.
18) Klebs, G., Über Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biolo Zentralbl. 1885/86, Bd. V.
19) Kohl, Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle. Jena 190
20) Kolkwitz, R. (I.), Über die Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. d Deutsch. botan. Gesellsch. 1896, Bd. XIV.
21) Ders. (II.), Über die Krümmungen und den Membranbau bei einigen Spalt algen. Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch. 1897, Bd. XV.
22) Kützing, P. Fr., Phycologia generalis. Leipzig 1843.
23) Lehmann und Fried, Beobachtungen über die Eigenbewegung der Bak terien. Archiv f. Hygiene 1903.
24) Meyer, A., Die Zelle der Bakterien. Jena 1912.
25) Migula, W., System der Bakterien. Jena 1897, 1900.
26) Müller, O., Die Ortsbewegung der Bacillariaceen, IV. Ber. der Deutsc botan. Gesellsch. 1896, Bd. XIV.
27) Naegeli, C., Beiträge zur wissenschaftl. Botanik, Heft 2. Leipzig 1860.
28) Phillips, O., A comparative study of the cytology and movements of th Cyanophyceae. Contributions fr. th. Botanical Laboratory of the Universit of Pennsylvania 1904, Vol. II.
29) Pieper, A. (I.), Die Diaphototaxis der Oscillarien. Ber. der Deutsch. bota Gesellsch. 1913, Bd. XXXI.
30) Ders. (II.), Die Phototaxis der Oscillarien. Inaug.-Diss. Berlin 1915.

31) Rhumbler, L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen 1898, Bd. VII.
32) Schmid, G., Hormogone Cyanophyceen des mittleren Saaletals. Hedwigia 1917, Bd. LVIII.
33) Schrank, F. P. von, Über die Oscillatorien. Verhandl. d. Kaiserl. Leopoldin.-Carolin. Akademie der Naturforscher, Bd. XI, 1. Abt. Bonn 1823.
34) Schultze, M., Die Bewegung der Diatomeen. Archiv f. mikrosk. Anatomie 1865, Bd. I.
35) Siebold, C. Th. von, Über einzellige Pflanzen und Tiere. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie 1849, Bd. I.
36) Verworn, M. (I.), Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.
37) Ders. (II.), Allgemeine Physiologie, 5. Aufl. Jena 1909.
38) Wille, Über die Zellkerne und die Poren der Wände bei den Phycochromaceen. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1883, Bd. I.
39) Winkler, E., Krümmungsbewegungen von Spirogyra. Inaug.-Diss. Leipzig 1902.
40) Winogradsky, S., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien, Heft 1. Leipzig 1888.
41) Zukal, Beiträge zur Kenntnis der Cyanophyceen. Österr. bot. Zeitschr. 1894

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Schmid Günther

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung 327-379