

Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden.

Von

Bengt Lidforss.

I. Einleitung.

Nachdem das Gebiet der chemotaktischen Reizerscheinungen durch die bahnbrechenden Arbeiten Pfeffers¹⁾ der Forschung eröffnet wurde, haben schon mehrere Autoren ihre Aufmerksamkeit diesem Felde der Reizphysiologie gewidmet und unser Wissen von den chemotaktischen Bewegungen in verschiedenen Punkten bereichert. Ich erinnere nur an die Untersuchungen von Stange²⁾, durch welche die spezifischen Reizmittel der Myxamöben und *Saprolegnia*-Zoosporen näher präzisiert wurden, ferner an die Mitteilung Miyoshis³⁾ über die Chemotaxis der Schwefelbakterien und ganz besonders an die hochinteressanten und in theoretischer Hinsicht vielfach aufklärenden Untersuchungen Rotherts⁴⁾, in denen u. a. die Sonderstellung der schon von Massart⁵⁾ entdeckten Osmotaxis gegenüber der Chemotaxis näher begründet und präzisiert wird. Auch auf dem zoologischen Gebiete sind im letzten Jahrzehnt über Chemotaxis wichtige Beobachtungen gemacht worden,

1) Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize (Unters. aus dem botan. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884), und Ders., Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen (ebenda, Bd. II, 1888).

2) Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen (Botan. Ztg. 1890).

3) Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko (Journal of the College of Science, Tokyo, Vol. X, p. II, 1897).

4) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, Bd. 88, 1901), und Ders., Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX, Heft 1).

5) Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines (Archives de Biologie, IX, 1889), und Ders., La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins (Bull. Acad. Belg., XXII, 1891).

von denen aber die meisten sich auf Infusorien und ähnliche Organismen beziehen. Bestimmte Angaben über Chemotaxis bei tierischen Spermatozoen finden sich meines Wissens nur bei O. Löw¹⁾, der vor kurzem eine chemotropische Empfindlichkeit verschiedener Säugetierspermatozoen gegenüber schwach alkalischen Flüssigkeiten konstatiert haben will.

Was aber die freibeweglichen Sexualzellen der Pflanzen betrifft, so wissen wir von ihren spezifischen Reizmitteln gegenwärtig eigentlich nicht mehr, als was schon vor 20 Jahren die Pfefferschen Untersuchungen ans Licht gebracht haben. Für die Pollenschläuche, deren chemotropische Reizbarkeit zuerst von Molisch²⁾ sichergestellt wurde, haben allerdings Miyoshi³⁾ und ich⁴⁾ nachgewiesen, daß sie entweder von Kohlehydraten oder von Eiweißstoffen chemotropisch beeinflußt werden; für die Samenfäden von *Marsilia*, Lebermoosen und *Chara*, deren chemotaktische Empfindlichkeit schon von Pfeffer konstatiert wurde, ist aber das wirksame Agens noch nicht erkannt worden, obwohl von Pfeffer eine beträchtliche Anzahl Verbindungen in dieser Hinsicht geprüft wurde.

Die Tatsache, daß gewisse Pollenschläuche von Proteinstoffen chemotropisch gereizt werden, erweckte in mir den Verdacht, daß vielleicht auch die Samenfäden einiger der soeben erwähnten Pflanzen durch Eiweißstoffe zu chemotaktischen Bewegungen veranlaßt werden könnten. Diese Vermutung hat sich bis jetzt wenigstens in einem Falle, und zwar für *Marchantia polymorpha*, bestätigt: die Spermatozoiden dieser Pflanze werden von verschiedenen Proteinstoffen sehr energisch angelockt. Die Samenfäden von *Marsilia* und *Chara* konnte ich bis jetzt nicht untersuchen, doch halte ich es aus gewissen Gründen nicht für unwahrscheinlich, daß auch in diesen Fällen Eiweißstoffe als spezifische Reizmittel wirksam sind.

1) O. Löw, Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt (Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. CXI, Abt. III).

2) Molisch, Zur Physiologie des Pollens (Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. CII, Abt. I).

3) Miyoshi, Über Chemotropismus der Pilze (Botan. Ztg. 1894, p. 24—26); Ders., Über Reizbewegungen der Pollenschläuche (Flora, Bd. 78, 1894).

4) Lidforss, Über Chemotropismus der Pollenschläuche. Vorläufige Mitteilung (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XVII, Heft 7). — Eine in schwedischer Sprache abgefaßte Darstellung der bis 1901 gewonnenen Resultate gab ich in Lunds Univ. Årsskrift, Bd. 37, Afdeln. 2, Nr. 4, p. 1—29; die ausführliche Arbeit wird binnen Jahresfrist in deutscher Sprache publiziert werden.

Nach dieser vorläufigen Orientierung sollen nun meine Erfahrungen über die taktischen Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden in Kürze mitgeteilt werden.

II. Methodik und Fehlerquellen.

Für den Nachweis der Chemotaxis wurde die von Pfeffer eingeführte Methode angewendet, indem einseitig zugeschmolzene Kapillaren mit einem lichten Durchmesser von 0,05—0,15 mm auf eine Strecke von 2—8 mm mit der zu prüfenden Flüssigkeit injiziert wurden. In Anbetracht der leichten Koagulierbarkeit der Eiweißlösungen wurde dies immer durch Evakuieren (nicht durch Erwärmung in der Lösung) bewerkstelligt. Die Versuche wurden größtenteils mit hiesigem Leitungswasser ausgeführt, das sich für die Spermatozoiden ebenso unschädlich als Regenwasser erwies. Die Beobachtung geschah bei mäßiger Vergrößerung, aber meistens bei Auerlicht; da die Samenfäden gegen das Leuchtgas resp. seine Verbrennungsprodukte ziemlich empfindlich sind, so wurde durch Offenhalten einiger Fenster im Laboratorium für nötige Ventilation gesorgt.

Die Entscheidung, ob ein bestimmter Stoff auf die Samenfäden von *Marchantia* eine anziehende Einwirkung ausübt, ist nicht immer leicht. Es hängt dies, wie Pfeffer hervorgehoben¹⁾, damit zusammen, daß diese Samenfäden in dem Streben nach gleichartiger Verteilung auch in eine mit Wasser gefüllte Kapillare eindringen, und demgemäß findet man im vorderen Teile einer solchen Kapillare oft ebenso zahlreiche Samenfäden als in dem umgebenden Wasser. Enthält nun die Kapillarflüssigkeit einen Stoff, der das Bewegungsvermögen der Spermatozoiden, sei es mechanisch oder durch Giftwirkung, herabsetzt resp. lähmt, so kommt notwendigerweise eine Ansammlung der Samenfäden in der Kapillare zustande, die aber mit chemotaktischen Einwirkungen garnichts zu tun hat.

Übrigens ist bei chemotaktischen Versuchen mit Samenfäden von *Marchantia* immer eine recht große Sorgfalt geboten. Teils können die Samenfäden durch Wasserströmungen im Versuchstropfen ungleich verteilt werden, teils kann es vorkommen, daß auch bei anscheinend gleichmäßiger Verteilung der Samenfäden Ballen noch unentleerter Mutterzellen zusammenliegen, die weiterhin

1) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 435.

allmählich Samenfäden entlassen und in dieser Weise einer benachbarten Kapillarmündung eine größere Zahl von Samenfäden zuzenden können. Auf diese und ähnliche Fehlerquellen hat schon Pfeffer aufmerksam gemacht¹⁾.

Indessen gibt es noch einen anderen Umstand, der zuweilen den Anschein einer chemotaktischen Ansammlung hervorrufen kann. Es ist dies die bis jetzt übersehene Tatsache, daß die Samenfäden von *Marchantia* eine allerdings nicht allzu starke, aber doch unter gewissen Umständen sehr deutlich hervortretende aërotaktische Reizbarkeit besitzen. Nähere Angaben über diesen Punkt sollen im folgenden mitgeteilt werden, in diesem Zusammenhange will ich nur hervorheben, daß man in mit Deckglas bedeckten Tropfen bei Anwendung sehr kurzer Flüssigkeitssäulen (0,3—1 mm Länge) regelmäßig überaus reichliche Ansammlungen von Samenfäden innerhalb der Kapillare erhält, und zwar auch in dem Falle, daß Kapillarflüssigkeit und Außenmedium aus identischen Stoffgemischen bestehen. Unter solchen Umständen kann das Einschwärmen der Samenfäden in die Kapillare nur durch Differenzen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Mediums und dem der Kapillarflüssigkeit hervorgerufen werden; es ist aber klar, daß eine solche aërotaktische Anlockung leicht genug eine Chemotaxis im engeren Sinne vortäuschen kann, und zwar um so eher, als die Empfindlichkeit der Samenfäden gegen Sauerstoff meistens nicht genügend stark ist, um eine Ansammlung um Luftblasen usw. zu erzeugen.

Unter Umständen ist es aber auch vorgekommen, daß ich eine geringe, aber immerhin deutliche Ansammlung²⁾ in der Kapillare erhielt, wenn die Flüssigkeitssäule mehrere Millimeter lang war und wie die Außenflüssigkeit nur aus Leitungs- resp. Regenwasser bestand. Dies geschah aber meistens nur dann, wenn die Kapillaren ziemlich eng waren (unter 0,05 mm). In diesem Falle beruhte die Ansammlung wahrscheinlich darauf, daß die in die enge Kapillare zufälligerweise eingedrungenen Samenfäden durch Sauerstoffmangel in ihren Bewegungen etwas gehemmt wurden, womit die Bedingungen einer Ansammlung sofort gegeben waren.

In Anbetracht all dieser Verhältnisse wurden nun in den auf Chemotaxis im engeren Sinne gerichteten Versuchen folgende Vorsichtsmaßregeln eingehalten:

1) Lokomotor. Richtungsbewegungen usw., p. 435—437.

2) Von jedem geprüften Stoffe gelangten meistens verschiedene Konzentrationen zur Verwendung.

1. Die Samenfäden befanden sich in der Außenflüssigkeit in annähernd gleichmäßiger Verteilung und in nicht allzu großer Zahl.

2. Die Flüssigkeitssäule in der Kapillare erreichte immer eine Länge von mindestens 2 mm.

3. Eine auf Chemotaxis beruhende Ansammlung wurde nur dann für erwiesen gehalten, wenn die in die Kapillare eingedrungenen Samenfäden sich in lebhaft schwärmender Bewegung befanden.

4. Als Kriterium dafür, ob ein Stoff überhaupt in Frage sei, eine chemotropische Reizwirkung auszuüben, wurde immer das Eintreten resp. das Ausbleiben einer Ansammlung vor der Kapillarmündung verwertet¹⁾.

III. Spezielle Beobachtungen.

Die benutzten Präparate.

Zur Verwendung gelangten folgende Proteinstoffe, die ich teils der Liebenswürdigkeit des Prof. Hammarsten (Upsala) verdanke, teils von den deutschen Firmen Merck und Grübler bezogen habe.

1. Eigentliche Eiweißkörper.

Albumine . . .	{ Albumin aus Eiweiß (Grübler), „ „ Blut (Merck), Hühnereiweiß (roh).	
Globuline . . .		{ Globulin aus Pferdeblut (Hammarsten), Kristallin (Merck).
Nukleoalbumine		

2. Proteide.

Hämoglobin (Merck),
 Submaxillarismucin (Hammarsten),
 Mucinalkali (Hammarsten),
 Helicoproteid (Hammarsten),
 Nuklein (Merck).

1) Siehe Anmerkung 2 auf p. 68.

3. Fermente.

Diastase aus Malz (Merck, Grübler),
Ptyalin (Merck),
Takadiastase (Grübler).

Die Einwirkung der verschiedenen Reizstoffe.

Diastase. Von dem trockenen Präparate wurde eine abgewogene Menge in ein bestimmtes Quantum Leitungswasser, seltener Regenwasser gebracht, in der Wärme digeriert und das ganze schließlich auf einige Minuten zum Sieden gebracht¹⁾; die ungelösten Reste wurden dann abfiltriert, und die klare Flüssigkeit unter der Luftpumpe den Kapillaren injiziert. Die Prozentangaben beziehen sich auf die in 100 ccm Wasser gebrachte Quantität der Trockensubstanz (in g), sind also eigentlich etwas zu hoch, was jedoch in diesem Zusammenhange ohne Belang ist.

0,1% Diastase: Fast augenblicklich eine sehr starke Ansammlung von Spermatozoiden vor der Kapillare; nach 1 Minute lebhaftes Eindringen; nach weiteren 3 Minuten die ganze Flüssigkeitssäule (3 mm) von äußerst lebhaft schwärmenden Spermatozoen erfüllt, während das Gesichtsfeld außerhalb der Kapillare fast spermatozoidfrei geworden ist.

0,5% Diastase: Sehr starke, momentan eintretende Ansammlung vor der Kapillare; nach einigen Minuten allmähliches Eindringen.

1% Diastase: Sehr starke Ansammlung vor der Kapillare, aber nur sporadisches Eindringen. Nicht selten machte sich bei dieser Konzentration eine gewisse Repulsion geltend, sodaß das Gebiet unmittelbar vor der Kapillarmündung sich anfangs relativ arm an Spermatozoiden erwies; allmählich stellte sich doch eine deutliche positive Anlockung ein.

5% Diastase: Starke Repulsion; vor der Kapillarmündung kommt gar keine Ansammlung zustande; einzelne Spermatozoiden dringen allerdings in die Röhre hinein, doch bleibt die Kapillare noch geraume Zeit — 5—10 Minuten — relativ arm an Spermatozoen gegenüber der Außenflüssigkeit. Oft läßt sich sehr deutlich sehen, wie die Samenfäden vor der Mündung zurückprallen, ein-

1) Das chemotaktische Reizvermögen der Diastasepräparate wird durch Kochen nicht zerstört, anscheinend gar nicht vermindert.

zelle gelangen immerhin hinein, und da die Eindringlinge in kurzer Zeit absterben, kommt in dieser Weise allmählich eine Ansammlung von toten Samenfäden zustande, die aber mit Chemotaxis nichts zu tun hat.

0,05% Diastase: Sehr rasche und energische Ansammlung vor der Kapillarmündung und schnelles Eindringen; überaus schöne, positive Chemotaxis.

0,01% Diastase: Ganz wie 0,05%.

0,001% Diastase: Sehr schöne und rasche Ansammlung in der Kapillare; Chemotaxis über allem Zweifel erhaben.

0,0005% Diastase: Deutliches Eindringen und ziemlich rasche Ansammlung in der Kapillare.

Mit Lösungen, die weniger als 0,0005% Diastase enthielten, wurden keine sicheren Resultate erhalten.

Albumin aus Eiweiß. Das Präparat wurde in Leitungswasser gelöst, und die unlöslichen (recht spärlichen) Flocken abfiltriert.

5% Albumin: Momentane überaus starke Ansammlung vor der Kapillare, aber kein Eindringen. Nach einiger Zeit, etwa 10—15 Minuten bildet sich in der Mündung ein Pfropfen von toten Spermatozoiden, während unmittelbar vor der Mündung noch eine Wolke von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden vorhanden ist.

1% Albumin: Deutliche Ansammlung vor der Kapillare, aber gerade in der Kapillarmündung eine überaus starke Anhäufung von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden; ein tieferes Eindringen kommt aber nicht zustande, weil die eingedrungenen Samenfäden bald absterben, sodaß ein Stück hinter der Mündung ein Pfropfen toter Spermatozoen entsteht.

0,5% Albumin: Sehr starke Ansammlung innerhalb der Kapillare; das Präparat scheint aber auch bei dieser Konzentration etwas schädlich zu wirken, denn obwohl die Samenfäden sehr reichlich in die Kapillare hineinschwärmen, so sterben doch sehr viele nach kurzer Zeit.

0,05% Albumin: Rasche und reichliche Ansammlung vor der Mündung und lebhaftes Eindringen, sodaß eine 6 mm lange Flüssigkeitssäule schon nach 3—4 Minuten mit zahlreichen Spermatozoen besetzt ist.

0,005%, 0,001% und 0,0005% bewirkten noch sehr deutliche positive Chemotaxis.

Albumin aus Blut: In Leitungswasser ungefähr dieselbe chemotaktische Einwirkung wie Albumin aus Eiweiß, jedoch etwas schwächer.

Hühnereiweiß (roh): Sehr reichliche Ansammlung vor der Kapillare; kein Eindringen.

Kristallin. Da die Globuline in reinem Wasser unlöslich sind, so wurde in diesem Falle als Lösungsmittel eine 0,8 % Chlornatriumlösung verwendet¹⁾. Die Lösung wurde in der Kälte gesättigt und vom ungelösten Rückstande abfiltriert. — Sehr schöne Ansammlung vor der Kapillarmündung und rasches Eindringen. — Wurden kleine Körnchen des trockenen Pulvers in einen spermatozohaltigen Tropfen gebracht, so trat bald eine lokale Ansammlung ein, sodaß die Spermatozoen wie ein dunkler wolkiger Saum das Korn umgaben. Durch das heftige Anprallen der Spermatozoen an die feste Kristallinsubstanz wurden oft kleine Stücke losgerissen, die dann von den Spermatozoen in schaukelnde oder sogar rotierende Bewegung gesetzt wurden.

Globulin aus Pferdeblut wirkte als Chemotropicum ebenso wie Kristallin, vielleicht etwas schwächer.

Kasein. Die Nukleoalbumine sind bekanntlich als solche in Wasser wenig löslich und wurden deshalb als Salze in 0,02 % Sodalösung²⁾ geprüft. — Momentane Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen. Chemotaxis etwas stärker als mit Globulin.

Glutenkasein in 0,02 % Sodalösung. Deutliche Ansammlung in der Kapillare.

Vitellin in 0,02 % Sodalösung. Sehr kräftiges Chemotropicum: vor der Kapillarmündung momentane sehr reichliche Ansammlung, rasches Eindringen. In einigen Fällen befanden sich in der Kapillare kleine Stücke von ungelöstem Vitellin und um diese herum entstand dann ein sehr lebhafter Ringeltanz der Spermato-

1) In diesem Falle enthielt die Außenflüssigkeit auch die gleiche Menge NaCl. In bezug auf die Einwirkung von Chlornatrium auf die Spermatozoiden stellte sich folgendes heraus. 0,5% NaCl: Die Spermatozoidmutterzellen quellen aus den Antheridien hervor und isolieren sich, platzen aber nicht, sodaß ein Ausschwärmen nicht zustande kommt; nachträglicher Zusatz von reinem Wasser bewirkt nur sporadisches Ausschwärmen. 0,4% NaCl: Die Spermatozoiden schlüpfen teilweise aus den Mutterzellen aus, sterben aber bald. 0,25% NaCl: Die Spermatozoiden schlüpfen aus und schwärmen recht lebhaft. 0,08% NaCl: Die Spermatozoiden verhalten sich in diesem Medium ganz normal, d. h. wie in reinem Wasser.

2) In diesem Falle bestand die Außenflüssigkeit aus reinem Leitungswasser.

zoiden. Eine Flüssigkeitssäule von 3 mm Länge wurde in 5 Minuten vollständig mit Spermatozoiden gefüllt.

Legumin 0,02 % in Sodalösung. Deutliche Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen und in kurzer Zeit reichliche Anhäufung von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden innerhalb der Kapillare. Nach 10—15 Minuten sterben indessen, wohl infolge der Alkaliwirkung, die meisten Eindringlinge ab.

Alkalialbuminat (Grübler) in 5 % und 1 % Lösungen (Leitungswasser) wirkt, soviel ich habe finden können, nicht als positives Chemotropicum, sondern eher repulsiv, weil das Gebiet unmittelbar vor der Kapillarmündung sich in diesen Versuchen relativ arm an Spermatozoiden zeigt; sporadisches Eindringen. — Ein anderes von Hammarsten erhaltenes Präparat zeigte analoge Wirkungen.

Proteïnsubstanz aus Pflanzen (Merck)¹⁾: Sehr starkes Chemotropicum. 0,5 % (in Leitungswasser): momentane starke Ansammlung vor der Kapillarmündung, dann reichliches Eindringen; in der Mündung bleibt noch eine geraume Zeit eine dicke Wolke tanzender Spermatozoen.

2 % Proteïnsubstanz von Pflanzen: massenhafte Ansammlung vor der Kapillare; nach einigen Minuten sehr reichliches Eindringen und zwar so lebhaft, daß z. B. in einem konkreten Falle, wo die Kapillare bei einem lichten Durchmesser von 0,1 mm eine Flüssigkeitssäule von 1,5 cm Länge enthielt, die Spermatozoen in 5 Minuten das Rohr auf 2,5 mm vollständig erfüllten; im hinteren Teile dann allmähliches Absterben infolge Sauerstoffmangels.

Hämoglobin. Das Präparat wurde in Leitungswasser digeriert und vom ungelösten Rückstande abfiltriert.

5 % Hämoglobin: Starke Ansammlung vor der Kapillarmündung, und zwar über eine sehr große Zone; manche Spermatozoen gehen auch unbehindert in die Röhre hinein, wo allmählich eine Ansammlung zustande kommt.

1) Über die Darstellung dieses Präparates, das offenbar ein Gemisch aus verschiedenen Stoffen darstellt, hat mir die Firma Merck gütigst folgendes mitgeteilt: „Proteïnsubstanz aus Pflanzen ist Glutenfibrin, nach Ritthausen durch Ausziehen von frisch dargestelltem Kleber mit 60—80 % Alkohol in der Kälte, Lösen des Rückstandes mit 0,1 % Kalilauge, Filtrieren, Füllen mit verdünnter Essigsäure und Ausziehen des Rückstandes bei 30—40° mit 70 % Alkohol. Nach teilweisem Abdestillieren des Alkohols scheidet sich beim Erkalten Glutenfibrin aus, Abfiltrieren und Auswaschen mit Alkohol und Äther.“

2 % Hämoglobin: In einer Minute massenhafte Ansammlung unmittelbar vor der Kapillare und in der Mündung; dann Eindringen. Chemotaxis sehr ausgeprägt, besonders schön unmittelbar vor der Röhrenmündung.

0,5 % Hämoglobin: Kolossale Ansammlung vor der Kapillare und allmähliches Eindringen; die Hauptmasse der angelockten Spermatozoen befindet sich noch nach 3 Minuten außerhalb der Kapillare. In einem Versuche, wo die vor der Mündung wolkenartig aufgehäuften Spermatozoiden durch Wasserströmung zur Seite geführt wurden, war schon nach einer Minute die Ansammlung vor der Kapillare wieder hergestellt.

0,2 % Hämoglobin: Lebhaftes Ansammlung vor der Kapillare, rasches Eindringen.

0,002 % Hämoglobin: Deutliche Chemotaxis.

0,001 % Hämoglobin: Ausgeprägte Ansammlung, und zwar sowohl in der Mündung, wie in der Röhre; in einem konkreten Falle waren nach $\frac{3}{4}$ Stunde fast sämtliche Spermatozoiden des Versuchstropfens in die Kapillare eingefangen, wo sie zu dieser Zeit noch lebhaft schwärmten.

0,0005 % Hämoglobin scheint ohne sicher konstaterbare chemotaktische Reizwirkung zu sein.

Submaxillarismucin. Das Präparat wurde kräftig mit kaltem Leitungswasser geschüttelt, wobei viele ungelöste Schleimflocken zurückblieben. — In kurzer Zeit massenhafte Ansammlung in der Kapillare; sehr schöne Chemotaxis. Wurden die ungelöst gebliebenen Schleimflocken in den Versuchstropfen gebracht, so entstand eine starke Ansammlung um die betreffenden Fragmente.

Mucinalkali: 0,3 % in Leitungswasser, wobei ein guter Teil der Substanz ungelöst blieb. Starke Ansammlung in der Kapillare und massenhaftes Eindringen. Nach 5 Minuten kolossale Ansammlung in der Kapillare, während das Gesichtsfeld im übrigen keine Spermatozoen zeigt.

Helicoproteid. Von dieser schwerlöslichen Substanz wurden kleine Fragmente in den Versuchstropfen gebracht, welche bald, besonders in den Rissen usw., eine deutliche Ansammlung veranlaßten.

Nuklein wurde in derselben Weise geprüft und erwies sich auch als ein mäßiges Chemotropicum gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden.

Ptyalin. 0,5 % in Leitungswasser: Ansammlung vor der Kapillare und Eindringen, Chemotaxis aber im ganzen ziemlich schwach.

Takadiastase. 0,5 % in Leitungswasser: In der Röhre keine Ansammlung, die unmittelbar vor der Mündung befindlichen Spermatozoiden verlangsamten ihre Bewegungen und starben bald ab. 0,1 %: Ungefähr dieselbe Einwirkung. Eine kleine Bakterie, die in einem Versuche zufällig im Versuchstropfen reichlich vorhanden war, wurde dagegen von diesem Präparate energisch (und unbeschädigt) angezogen.

IV. Allgemeines über die chemische Qualität der Reizstoffe. Die Reizschwelle.

Überblickt man die im vorigen mitgeteilten Beobachtungen, so stellt sich heraus, daß von den untersuchten Proteinstoffen die allermeisten imstande sind, eine mehr oder weniger energische Anlockung der *Marchantia*-Spermatozoiden herbeizuführen. Mit negativem Erfolge wurden bis jetzt nur Alkalialbuminat und Takadiastase geprüft; es ist aber nicht ausgeschlossen, daß der negative Erfolg in diesem Falle auf schädlich wirkenden Beimischungen beruht.

Ferner zeigt es sich, daß unter den Reizstoffen die meisten größeren Gruppen der Proteinstoffe vertreten sind. Von den Eiweißkörpern im engeren Sinne sind nicht nur die Albumine und Globuline, sondern auch die Nukleoalbumine kräftige Chemotropica gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden; von den Proteiden sind ebenfalls die Hämoglobine, die Glykoproteide und das Nuklein mehr oder weniger starke Reizmittel. Die Diastase, welche nach den Untersuchungen Wroblewskis¹⁾ ebenfalls den Proteinstoffen beizuzählen wäre, ist für die *Marchantia*-Spermatozoiden ein vorzügliches Chemotropicum.

In bezug auf die Stärke der ausgeübten Reizwirkung erwiesen sich die von mir geprüften Proteinstoffe keineswegs gleichwertig, indessen kann man nicht behaupten, daß irgend eine bestimmte natürliche Gruppe in dieser Hinsicht besonders wirksam wäre, viel-

1) Über die chemische Beschaffenheit der Diastase usw. (Zeitschr. f. physiolog. Chemie, Bd. 24, p. 173—223).

mehr verteilen sich die kräftigsten Chemotropica ziemlich gleichmäßig auf die verschiedenen Gruppen der Proteinstoffe. Zu dieser Kategorie gehören also außer der Diastase das Eialbumin, das Vitellin aus Eigelb, das Hämoglobin, das Submaxillarmucin sowie das oben erwähnte Stoffgemisch „Proteinsubstanz aus Pflanzen“. Weniger energisch, aber immerhin recht kräftig wirken Albumin aus Blut, Kristallin, Globulin, Kasein, Legumin; noch schwächer Helicoproteid und Nuklein. Indessen darf man dieser Skala nicht zu großes Gewicht beimessen, da, abgesehen von der verschiedenen Löslichkeit, Reinheit und Alter der Präparate zweifelsohne einen gewissen Einfluß auf die chemotropische Reizkraft ausüben.

Die Empfindlichkeit der *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber Proteinstoffen ist eine chemisch spezialisierte Reizbarkeit, denn von anderen Stoffen werden sie, soweit unsere Erfahrungen gegenwärtig reichen, nicht im geringsten chemotaktisch beeinflusst. Die Wirkungslosigkeit der verschiedensten organischen Säuren, Kohlehydrate und Glukoside wurde schon konstatiert von Pfeffer¹⁾, welcher Forscher auch die Spaltungsprodukte der Eiweißkörper (Asparagin, Leucin, Tyrosin usw.) sowie Pepton und Fleischextrakt mit negativem Erfolge auf ihre diesbezügliche Wirksamkeit untersuchte. Die Proteinstoffe wurden aber von Pfeffer nicht herangezogen, und so erklärt es sich, daß der spezifische Reizstoff der *Marchantia*-Spermatozoiden bis jetzt unentdeckt blieb.

Eine schwache richtende Reizwirkung glaubte Pfeffer doch zu bemerken, wenn er die Abkochung von *Marchantia* in höherer Konzentration als Chemotropicum verwendete²⁾, doch kam er zu keinem bestimmten Resultate, weil diese Anziehung, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls minimal war und nur bei höherer Konzentration eintrat, bei welcher die in die Kapillare gelangenden Samenfäden bald ihren Tod fanden. Auch der Saft, welcher durch Auspressen der mit etwas Wasser zerstampften Thalluslappen von *Marchantia* gewonnen war, übte keine deutlichere Anziehung als das Dekokt aus. Dieser negative Erfolg wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Eiweißkörper beim Kochen größtenteils koaguliert werden, und die allerdings nicht koagulierende Diastase von den reichlich vorhandenen Gerbstoffen auch zum guten Teil niedergeschlagen

1) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 438.

2) a. a. O., p. 437.

wird, welch letzteres ja auch für den durch Auspressen gewonnenen Saft zutrifft. Außerdem gehen zweifelsohne aus den Thalluslappen schädlich wirkende Stoffe bei der Extraktion in die Flüssigkeit hinüber.

Pfeffer bemerkt indessen, daß man vielleicht entscheidende Resultate bekommen würde, wenn die Abkochung nicht, wie die von ihm benutzte aus Thalluslappen mit nur wenigen weiblichen Hüten, sondern allein aus weiblichen Hüten hergestellt würde. Diese Vermutung Pfeffers hat sich in der Tat vollständig bestätigt. Bei den Extrakten verfuhr ich aber nach derselben Methode, die Brown und Morris¹⁾ für den Diastasenachweis in den Laubblättern mit dem bekannten Erfolg benutzten: die weiblichen Hüte — etwa zwanzig Stück — wurden also bei 55 ° C rasch getrocknet, pulverisiert und dann während einiger Stunden mit 10 ccm Wasser bei 55 ° C digeriert. Die abfiltrierte Flüssigkeit erwies sich als ein vorzügliches Chemotropicum gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden.

Es ist nicht ohne Interesse, die *Marchantia*-Spermatozoiden in bezug auf ihre chemotaktische Reizbarkeit mit solchen Organismen zu vergleichen, die ebenfalls von Proteinstoffen chemotaktisch resp. chemotropisch gereizt werden. Es sind dies die Leukocyten der Warmblüter²⁾ und die Pollenschläuche gewisser Phanerogamen³⁾. In der Tat ist es sehr merkwürdig, wie nahe diese drei Gruppen von Lebewesen, die ja sonst nichts mit einander zu tun haben, in bezug auf ihre chemotropische Reizbarkeit miteinander übereinstimmen.

Was nun zuerst die Pollenschläuche betrifft, so werden diese, wenn sie überhaupt von Proteinstoffen gereizt werden, gerade von denjenigen Eiweißkörpern resp. Proteiden abgelenkt, welche auf die *Marchantia*-Spermatozoen einen chemotaktischen Reiz ausüben⁴⁾. Und zwar findet auch insofern ein Parallelismus statt, als Diastase, Mucin, Mucinalkali und „Proteïnsubstanz aus Pflanzen“, welche Präparate die Lebermoosspermatozoiden am kräftigsten anlocken, sich auch für Pollenschläuche als die wirksamsten Chemotropica erweisen. Die Wirkung des Ptyalinpräparates war in beiden Fällen

1) Brown und Morris, Journ. of the Chemical Soc. 1893, p. 660.

2) Buchner, Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung (Berl. klin. Wochenschr., 24. Nov. 1890).

3) Lidforss, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1899, Bd. XVII, p. 236—242.

4) Näheres hierüber in meiner bald deutsch erscheinenden Arbeit „Über die Reizbewegungen der Pollenschläuche“.

deutlich, aber schwach, Takadiastase wirkte ebenso schädlich auf die Spermatozoiden wie auf Pollenschläuche. Der einzige diesbezügliche Unterschied zwischen den beiden Organismen wurde darin gefunden, daß Alkalialbuminat, welches die Pollenschläuche energisch ablenkt, sich gegenüber den Lebermoospermatozoiden wirkungslos oder sogar giftig erwies. Sonst herrscht auch insofern Übereinstimmung, als sowohl Peptone und Albumosen wie auch die Spaltungsprodukte der Eiweißkörper (Tyrosin, Leucin, Asparagin usw.) in beiden Fällen chemotaktisch wirkungslos sind.

Die chemotaktische Reizbarkeit der Leukocyten, die zuerst von Leber festgestellt wurde, scheint auch im wesentlichen mit derjenigen der Pollenschläuche und Lebermoospermatozoiden übereinzustimmen. Nach den Untersuchungen Buchners werden die Leukocyten der Warmblüter (Kaninchen, Meerschweinchen, Mensch) von den verschiedensten Proteinstoffen resp. proteinartigen Verbindungen angelockt, und zwar erwiesen sich auch in diesem Falle die Pflanzenkaseine als kräftige Chemotropica. Sehr energisch wirkten die sog. Bakterienproteine, und Alkalialbuminate, die aus Muskelfleisch, Leber, Lunge und Niere des Kaninchens dargestellt wurden. Dagegen wurden die Leukocyten von den Zersetzungsprodukten der Eiweißstoffe nur schwach und von Eiweißpepton gar nicht chemotaktisch gereizt. Die Übereinstimmung mit dem Verhalten der Pollenschläuche und der Lebermoospermatozoiden liegt auf der Hand.

Wenn es also schon jetzt feststeht, daß die Proteinstoffe als Chemotropica keine unwichtige Rolle spielen, so werden sich wohl mit der Zeit mehrere derartige Fälle den jetzt bekannten anreihen lassen. Insbesondere wäre man versucht, an die Samenfäden von *Marsilia*, *Chara*, *Sphagnum* usw. zu denken, deren chemotaktische Reizbarkeit von Pfeffer sichergestellt wurde, ohne daß es bis jetzt gelang, den spezifischen Reizstoff ausfindig zu machen. Ich selbst hatte bis jetzt keine Gelegenheit, die Samenfäden der betreffenden Pflanzen zu untersuchen, und überlasse es anderen gern, die eben ausgesprochene Vermutung auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Besonders bei submers vegetierenden Pflanzen, wie *Chara* usw., wären die langsam diffundierenden, oft schwerlöslichen Proteinstoffe recht zweckmäßige Chemotropica.

Aus den oben mitgeteilten speziellen Beobachtungen ist ersichtlich, daß die Reizschwelle für die kräftigeren Chemotropica

ziemlich tief liegt. So werden die Samenfäden von *Marchantia* von 0,001prozentigen Albumin- und Hämoglobinlösungen sehr deutlich angelockt und Malzdiastase vermag noch bei einer Verdünnung von 0,0005 % eine gut sichtbare Reizwirkung auszuüben. Wenn man bedenkt, daß weder Albumin noch Diastase chemisch einheitliche Körper darstellen, so leuchtet es ein, daß die soeben angegebenen Zahlen etwas zu hoch sind, daß also für den spezifischen Reizstoff der wirkliche Grenzwert etwas tiefer liegt.

Wenn es nun im allgemeinen recht schwer ist, den unteren Schwellenwert bei chemotaktischer Reizung genau zu präzisieren, so ist dies ganz besonders bei *Marchantia* der Fall. Denn infolge des Bestrebens der Samenfäden nach gleichmäßiger Verteilung¹⁾ gelangen immer einzelne in die Kapillare, und wenn in dieser allmählich Sauerstoffmangel eintritt, so verlangsamen die Spermatozoen ihre Bewegungen, womit sofort die Bedingung für eine Ansammlung in der Röhre gegeben ist. Unter Umständen ist es mir vorgekommen, als ob das Bewegungsvermögen der eingedrungenen Spermatozoen durch das lebhaft und wiederholte Anprallen an die Kapillarwände etwas herabgesetzt werde, was ja auch eine gewisse Ansammlung hervorrufen könnte. Andererseits sind die Bedingungen einer aërotaktischen Anlockung, die ja leicht eine rein chemotaktische vortäuschen kann, sofort gegeben, wenn die Kapillarflüssigkeit sauerstoffreicher ist als das Außenmedium.

Indessen steht soviel fest, daß der untere Schwellenwert für die kräftigst wirksamen Präparate nicht über 0,0005 % liegt; nach Pfeffers Untersuchungen liegt die Reizschwelle der Samenfäden der Farne²⁾ ebenso wie die der Samenfäden der Laubmoose³⁾ bei einem Gehalt der Flüssigkeit an 0,001 % des spezifischen Reizmittels, der untere Schwellenwert ist also hier etwas größer als bei den Lebermoosspermatozoiden. Indessen wäre es zweifelsohne verkehrt, aus diesem Grunde auf eine größere Empfindlichkeit der letzteren schließen zu wollen; der betreffende Unterschied kann sehr wohl dadurch erklärt werden, daß bei den langsam diffundierenden Diastase- und Eiweißpräparaten das Konzentrationsgefälle länger erhalten wird als bei so rasch diffundierenden Stoffen wie Apfelsäure und Rohrzucker. Vielmehr sprechen die beobachteten Tatsachen

1) siehe oben.

2) Lokomotor. Richtungsbeweg., p. 397 ff.

3) a. a. O., p. 431.

dafür, daß die chemotaktische Empfindlichkeit bei den Samenfäden der Laubmoose, der Lebermoose und der Farne annähernd gleich groß sei.

Es gibt indessen eine Frage, für deren Entscheidung die beobachteten Schwellenwerte von ausschlaggebender Bedeutung sind. Wenn man sieht, was für ein kräftiges Chemotropicum die Diastase den *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber darstellt, wenn man ferner bedenkt, wie leicht die Fermente bei der Fällung der Eiweißkörper mitgerissen werden, so könnte man die Frage aufwerfen, ob die von den Albumin-, Globulin-, Nukleïn- und Glykoproteidpräparaten ausgehende Reizwirkung wirklich von den betreffenden Proteinstoffen ausgeübt würde, oder ob sie nicht vielmehr auf die Rechnung beigemischter Fermente zu schreiben wäre. Bekanntlich sind in fast allen Organen der höheren Pflanzen diastatische Fermente vorhanden, und zwar besonders reichlich in solchen Pflanzenteilen, aus denen die vegetativen Proteinstoffe gewonnen werden. Auch im Tierkörper finden sich diastatische Fermente nicht nur in den Speicheldrüsen, Pankreas usw., sondern auch im Blut- und Lymphserum¹⁾; sogar im Hühnerei ist nach den Untersuchungen Müllers und Masayamas²⁾ ein diastatisches Ferment vorhanden und zwar sowohl im Weißen, wie im Dotter. Es wäre also sehr wohl möglich, daß zB. in dem benutzten Präparate „Albumin aus Eiweiß“ gewisse Mengen eines diastatischen Fermentes enthalten wären, die eine chemotaktische Reizwirkung ausüben könnten, auch wenn die amylytische Kraft des Fermentes vernichtet wäre.

In dieser Hinsicht geben nun die gefundenen Schwellenwerte einen recht deutlichen Fingerzeig. Der Diastasegehalt im Weißen des Hühnereies ist nicht erheblich, nach 24 Stunden geben 70 ccm eines 2 proz. Stärkekleisters mit dem Weißen eines Hühnereies nur 0,14 g Zucker, allein das Albumin aus Eiweiß wirkt noch chemotaktisch reizend bei einer Verdünnung auf 1 : 100 000. Da nun der untere Schwellenwert an einem Diastasepräparat ungefähr bei 0,0005 % liegt, so wäre es offenbar verkehrt, die chemotaktische

1) Bial, Über die diastatische Wirkung des Blut- und Lymphserums (Pflügers Arch., Bd. 52, p. 136—156). und Ders., Weitere Beobachtungen über das diastatische Ferment des Blutes (ebenda, Bd. 53, p. 156—170); Röhlmann, Zur Kenntnis des diastatischen Fermentes der Lymphe (ebenda, Bd. 52).

2) Müller und Masayama, Über ein diastatisches Ferment im Hühnerei (Zeitschr. f. Biologie, No. 1, Bd. 21).

Wirkung einer 0,001 prozentigen Albuminlösung auf die Rechnung der in dieser Lösung eventuell vorhandenen unendlich geringen Diastasemengen zu schreiben; im Gegenteil muß die genannte Reizwirkung in diesem Falle von dem Albumin als solchem ausgehen.

Zu gleichen Schlußfolgerungen führen die Versuche mit Hämoglobin. Obwohl die roten Blutkörperchen nach den Untersuchungen von Bial und Röhm ann vollkommen diastasefrei sind, so wäre es vielleicht doch denkbar, daß bei der Reingewinnung des Hämoglobins aus Blut kleine Mengen Serumdiastase mitgerissen werden könnten; sollte dies auch der Fall sein, so zeigt doch der für Hämoglobin konstatierte untere Schwellenwert, daß die von diesem Präparate ausgehende chemotaktische Reizwirkung nicht minimalen Verunreinigungen, sondern dem Eiweißkörper als solchem zugeschrieben werden muß.

V. Repulsionswirkungen. Die physiologische Qualität der Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden.

Aus Pfeffers Beobachtungen über das Verhalten der *Marchantia*-Spermatozoiden gegenüber Salzlösungen¹⁾ geht unzweifelhaft hervor, daß eine osmotaktische Reizbarkeit bei diesen Organismen nicht vorhanden ist. Enthielt zB. die Kapillarflüssigkeit 10% Kaliumnitrat oder 12% Natriumsulfat oder 20% Rohrzucker, so drangen trotzdem eine erhebliche Anzahl Samenfäden in die Rohre hinein, wo sie bald ihren Tod fanden, und es entstanden in dieser Weise gelegentlich förmliche Pfropfen von Samenfäden nahe an der Mündung der Kapillare. Selbst habe ich gesehen, wie die Samenfäden ganz ungeniert zB. in eine 7proz. Kaliumnitratlösung hineinsteuerten, wo sie nach einigen Sekunden völlig bewegungslos wurden.

Diese Beobachtungen sind besonders deshalb von Interesse, weil sie zeigen, daß diejenigen Repulsionswirkungen, die in gewissen Fällen tatsächlich stattfinden, rein chemotaktischer Natur sind. Solche Repulsionswirkungen erhält man am reinsten in Versuchen mit Malzdiastase, falls die Kapillarflüssigkeit mehr als 1% Diastase enthält²⁾. Es dringen dann entweder gar keine oder nur ver-

1) a. a. O., p. 436.

2) Ein Umstand, der vielleicht zu Täuschungen Anlaß geben könnte, mag hier kurz erwähnt werden. Bringt man in 100 cem Wasser etwa 2 g Malzdiastase, und
Jahrb. f. wiss. Botanik. XLI.

einzelte Spermatozoiden in die Kapillare hinein, während das Streben nach gleichmäßiger Verteilung sonst zahlreiche Spermatozoiden in die Kapillare gelangen läßt, auch wenn kein Reizstoff vorhanden ist. Bei Verwendung konzentrierter Diastaselösungen läßt sich auch sehr schön beobachten, wie die anfangs angelockten Spermatozoiden vor der Mündung zurückprallen; oft sieht es fast so aus, als würden die Spermatozoiden von einer unsichtbaren Gewalt zurückgeschleudert. Da, wie schon hervorgehoben, osmotaktische Reizbarkeit diesen Spermatozoiden abgeht, so muß die betreffende Abstoßung rein chemotaktischer Natur sein.

In den Versuchen mit starken (1—5 prozentigen) Albuminlösungen werden die Verhältnisse dadurch getrübt, daß die benutzten Albuminpräparate bei dieser Konzentration eine deutliche Giftwirkung auf die Samenfäden ausüben, und in Versuchen mit Hämoglobin wurden auch bei Verwendung 5prozentiger Lösungen nur schwache, ziemlich rasch vorübergehende Repulsionswirkungen erzielt. Wurde dagegen eine sonst kräftig anlockende Diastaselösung mit einigen Volumprozenten Alkohol oder mit Spuren von Zitronensäure versetzt, so stellten sich unverkennbare Repulsionserscheinungen ein. Ich halte es indessen nicht für geboten, auf diese Beobachtungen näher einzugehen, da dieselben sich vollständig decken mit den Erfahrungen, die Pfeffer an Farnspermatozoiden gemacht hat.

Es bleibt noch übrig, den Vorgang des Einschwärmens und die physiologische Qualität der bei diesen Samenfäden vorhandenen Chemotaxis etwas näher zu betrachten. Bekanntlich hat in jüngster Zeit Rothert¹⁾ zwei prinzipiell verschiedene Arten von Chemotaxis, die strophische und die apobatische, unterschieden, die man wohl aber besser mit Pfeffer²⁾ als Topochemotaxis und Phobochemotaxis

schüttelt man das ganze einige Minuten in der Kälte, so erhält man eine Flüssigkeit, von welcher die *Marchantia*-Spermatozoiden energisch angelockt werden. Erwärmt man die Flüssigkeit, ohne daß sie vorher filtriert wurde, auf einige Minuten zum Sieden, so zeigt sich die so erhaltene Diastaselösung wirkungslos gegenüber den *Marchantia*-Spermatozoiden. Man könnte vielleicht daraus den Schluß ziehen wollen, daß das chemotaktische Reizvermögen durch das Kochen vernichtet worden wäre; das Ausbleiben der chemotaktischen Anlockung beruht aber in diesem Falle nur darauf, daß bei der Erwärmung soviel Diastase aufgelöst wurde, daß die Flüssigkeit jetzt repulsiv wirkt.

1) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, Bd. 88, 1901, p. 371).

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie (II. Aufl.), Bd. II, p. 755 ff.

bezeichnet. Indem ich die einschlägigen Erörterungen der genannten Forscher als bekannt voraussetze, will ich aus meinen eigenen Beobachtungen nur diejenigen Momente hervorheben, welche mit einiger Wahrscheinlichkeit darüber Aufschluß geben können, ob bei den Samenfäden der *Marchantia* Topo- oder Phobochemotaxis vorhanden sei.

Eine solche Entscheidung ist nicht immer leicht, besonders wenn es sich um kleine, rasch bewegliche Organismen handelt. Als besonders charakteristisch für den äußeren Verlauf der phobochemotaktischen Reaktion hebt Rothert hervor, daß in den auf diesem Wege zustande gekommenen Ansammlungen eine ausgesprochene wimmelnde Bewegung herrscht, was darauf beruht, daß die einzelnen Individuen sich in den verschiedensten Richtungen hin- und herbewegen. Auch entsteht nach Rothert die phobochemotaktische Ansammlung stets zunächst vor der Kapillarmündung (auch wo keinerlei Repulsivwirkung vorliegt) und dringt erst nach einiger Zeit in die Kapillare selbst ein.

Diese zwei Charakteristika, die wimmelnde Bewegung und die Ansammlung vor der Kapillarmündung, sind bei den chemotaktischen Bewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden oft sehr schön zu sehen. Indessen wäre es sicher voreilig, aus diesen Beobachtungen hier auf eine Phobochemotaxis schließen zu wollen. Denn die Ansammlung vor der Kapillarmündung und teilweise auch die wimmelnde Bewegung der Spermatozoiden beruht in diesem Falle in erster Linie auf Repulsivwirkungen, die vom Chemotropicum ausgehen; die betreffenden Erscheinungen stellen sich nämlich erst bei einer gewissen Höhe der Konzentration ein, und bleiben aus, wenn die Konzentration des Chemotropicums niedriger gewählt wird, obwohl auch dann eine rasche und reichliche Ansammlung in der Kapillare zustande kommt.

Es gibt indessen auch direkte Beobachtungen, die dafür sprechen, daß die Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden topotaktischer Natur ist.

In dieser Hinsicht mag zuerst hervorgehoben werden, wie rasch die Spermatozoiden bei gewissen Konzentrationen des Reizmittels in die Kapillare eindringen. Bei der phobochemotaktischen Ansammlung findet bekanntlich keine positive Anlockung statt, es werden nur die in die Diffusionszone resp. in die Kapillare zufällig hineingelangenden Individuen festgehalten. Wenn man nun z.B. sieht, daß bei einem Gehalt der Kapillarflüssigkeit von 0,1 % Al-

bumin zwei Minuten genügen, damit die Kapillare auf eine Länge von 5 mm mit einem dichten wolkenartig aussehenden Gedränge von Spermatozoiden gefüllt wird, so muß man sich doch sagen, daß eine in dieser Weise stattfindende Ansammlung schwerlich auf einem zufälligen Hineingeraten der Spermatozoiden beruhen kann, sondern nur durch eine positive Anlockung ihre Erklärung findet. Allerdings ist ja auch bei der phobochemotaktischen Reaktion eine fast momentane Ansammlung in der Kapillare theoretisch möglich, falls nämlich die betreffenden Organismen sich mit entsprechender Geschwindigkeit bewegen, was aber bei den Samenfäden von *Marchantia* sicher nicht der Fall ist.

Einen weiteren Fingerzeig gibt das Benehmen der in die Kapillare eingedrungenen Spermatozoiden. Sehr oft, besonders bei Verwendung niedriger Konzentrationen des Reizmittels habe ich gesehen, wie die eingedrungenen Spermatozoiden sich geradlinig gegen das hintere Ende der Kapillare d. h. in der Richtung gegen das Konzentrationsgefälle bewegen. Diese Beobachtung spricht auch dafür, daß es sich hier um eine Richtungsbewegung und nicht um eine phobische Reaktion handelt.

Schließlich habe ich auch unter Umständen direkt beobachten können, wie die Spermatozoiden in fast geradlinigen Bahnen auf das Reizmittel lossteuerten. Es geschah dies am besten, wenn die Spermatozoiden aus irgend einem Grunde etwas geschwächt, also in ihren Bewegungen etwas verlangsamt waren, ohne dabei die chemotaktische Empfindlichkeit eingebüßt zu haben. Besonders bei Verwendung winziger Fragmente von Mucin, das stark chemotaktisch, dabei aber auch etwas giftig wirkt, trat die topotaktische Natur der Reaktion recht deutlich zu Tage.

Indessen will ich hiermit keineswegs behaupten, daß Phobochemotaxis den *Marchantia*-Spermatozoiden vollkommen abgeht. Die beiden Reizbarkeiten können ja tatsächlich sehr wohl nebeneinander bestehen, und es scheint nach meinen bisherigen, allerdings lückenhaften Beobachtungen nicht ausgeschlossen, daß die im nächsten Kapitel etwas näher zu behandelnde Aërotaxis der Samenfäden vorwiegend phobotaktischer Natur ist. Bei der Chemotaxis im engeren Sinne spielt dagegen aller Wahrscheinlichkeit nach die topotaktische Reaktion praktisch die Hauptrolle.

VI. Die Äerotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden.

Eine äerotaktische Reizbarkeit kann natürlich nicht daraus gefolgert werden, daß die Spermatozoiden in mit Deckglas bedeckten Kulturtropfen oft eine ausgesprochene Neigung haben, sich gegen den Rand des Deckglases zu begeben. Eine solche Ansammlung an der Peripherie des Präparates kommt auch im unbedeckten Tropfen vor, und zwar auch dann, wenn sämtliche Spermatozoiden abgestorben sind. Beläßt man einen solchen unbedeckten Kulturtropfen in mäßig feuchter Luft, so findet man nach 3–4 Stunden die Leichen der Spermatozoiden massenhaft an den Rändern des Tropfens angehäuft. Die Ursache dieser Erscheinung, die mit Reizbewegung nichts zu tun hat, ist von Pfeffer hinlänglich aufgeklärt worden ¹⁾.

Andererseits ist die bei den Samenfäden von *Marchantia* tatsächlich vorhandene äerotaktische Reizbarkeit nicht so stark ausgebildet, daß im bedeckten Tropfen eine Ansammlung um Luftblasen, Algenzellen u. dergl. zustande kommt. Offenbar ist unter diesen Umständen das Konzentrationsgefälle nicht steil genug, um eine Reaktion auslösen zu können.

Hingegen läßt sich, wie schon eingangs erwähnt wurde, die Äerotaxis relativ leicht nachweisen, wenn man Kapillaren benutzt, die nur eine sehr kurze Flüssigkeitssäule enthalten. Selbstverständlich muß in diesen Versuchen die Kapillarflüssigkeit, abgesehen von dem verschiedenen Gehalt an Sauerstoff, mit der Außenflüssigkeit vollkommen identisch sein. Schiebt man nun zu einem bedeckten mit Spermatozoiden beschickten Kulturtropfen eine solche Kapillare, die im vorderen Teile eine Wassersäule von $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ mm Länge und sonst Luft enthält, so findet man nach einigen Minuten eine überaus reichliche Ansammlung von Samenfäden in der Kapillarflüssigkeit, und zwar besonders im hinteren Teile an der Grenze gegen den Luftraum. Sehr hübsch gestaltet sich der Vorgang, falls die Kapillarflüssigkeit eine Luftblase enthält, die vorläufig das Weiterdringen der Spermatozoiden behindert. Durch den lebhaften Sauerstoffverbrauch der Spermatozoiden wird nämlich das Volumen der Blase bald derartig verringert, daß ein Kanal zwischen Wand und Blase entsteht, und dann füllt sich auch bald der hintere Raum mit lebhaft schwärmenden Spermatozoiden.

1) Über chemotaktische Bewegungen usw., p. 436.

Es wurde eingangs beiläufig erwähnt, daß die anlockende Wirkung des Sauerstoffs in meinen Versuchen meistens ausblieb, falls die Länge der Flüssigkeitssäule mehr als 2 mm betrug. Ausschlaggebend hierbei ist natürlich neben der Länge der Flüssigkeitssäule auch der Durchmesser der Kapillare. So erhielt ich, um nur einen konkreten Fall anzuführen, eine sehr schöne aërotaktische Ansammlung als der lichte Durchmesser der Kapillare 0,17 mm und die Länge der Flüssigkeitssäule 0,75 mm betrug; dagegen trat gar keine aërotaktische Reaktion ein, als die Flüssigkeitssäule wie im vorigen Versuche, eine Länge von 0,75 mm besaß, der lichte Durchmesser der Kapillare aber nur 0,05 mm betrug.

Übrigens spielt in bezug auf die Aërotaxis der Stimmungswechsel der Spermatozoiden eine womöglich noch größere Rolle als bei der Chemotaxis, wo dieser Faktor oft sehr störend eingreift¹⁾. Äußere Faktoren, Altersschwäche, schlechte Ernährung der Mutterpflanze setzen oft die chemotaktische Empfindlichkeit in erheblichem Masse herab, und diese Inkonstanz der taktischen Reizbarkeit macht sich vielleicht bei den aërotaktischen Erscheinungen in noch höherem Grade bemerkbar. Es bedarf deshalb keiner weiteren Erklärung, daß in den Versuchen Pfeffers²⁾ die Samenfäden von *Marchantia* sich gegen aërotaktische Reize indifferent verhielten.

Ob die bis jetzt besprochene Aërotaxis eine topische oder phobische Reaktion darstellt, habe ich bis jetzt nicht mit Sicherheit entscheiden können. Allerdings habe ich den Eindruck bekommen, daß das Eindringen in die Kapillare bei aërotaktischer Reizung etwas langsamer geschieht, als bei chemotaktischer Reizung, was ja für die letzterwähnte Alternative sprechen würde. Doch bleibt dies ja nur eine Vermutung; ebenso muß ich es einstweilen dahingestellt sein lassen, ob die Aërotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden praktisch irgend welche Bedeutung hat oder nicht.

Die im vorigen mitgeteilten Angaben stützen sich auf Beobachtungen, die ich vorläufig nur an den Spermatozoiden von *Marchantia polymorpha* gemacht habe; von anderen Lebermoosen konnte ich bis jetzt kein für eine derartige Untersuchung geeignetes

1) Vergl. hierüber besonders Rothert, a. a. O., Kap. IX: Die Inkonstanz der taktischen Eigenschaften.

2) a. a. O., p. 437.

Material bekommen. Wenn man aber bedenkt, daß für die Spermatozoiden sämtlicher untersuchter Farne Äpfelsäure, für diejenigen der bis jetzt untersuchten Laubmoose Rohrzucker das spezifische Reizmittel darstellt, so wird man wohl zu der Annahme berechtigt sein, daß ein guter Teil, wenn nicht die Mehrzahl der Lebermoose Spermatozoiden erzeugen, die von Proteinstoffen chemotaktisch gereizt werden.

Lund, Botanisches Institut der Universität.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Lidforss Bengt

Artikel/Article: [Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden. 65-87](#)