

Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize.

Von

Johannes Buder, Leipzig.

Mit 10 Textfiguren.

I. Einleitung.

Seit den denkwürdigen Forschungen Engelmanns¹⁾ und Winogradskys²⁾ bilden die schwefelführenden Purpurbakterien eines der anziehendsten Objekte der botanischen Physiologie, und es ist im höchsten Grade verwunderlich, daß man diesen reizvollen Organismen seither verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit schenkte.

Wenn wir von einzelnen kleineren Aufsätzen, die mehr dem gelegentlichen Besitz von gutem Materiale, als einem systematischen Studium des Gegenstandes ihre Entstehung verdanken, absehen, so bleiben fast nur zwei umfangreichere Arbeiten übrig, und auch diese gelten eigentlich nicht den roten Schwefelbakterien, sondern behandeln entweder nur die farblosen Schwefel- oder die schwefelfreien Purpurbakterien: die erste von Keil³⁾, die zweite von Molisch⁴⁾.

Beide Forscher legten das Hauptgewicht ihrer Untersuchungen auf die Erforschung des Stoffwechsels und, als Grundlage dafür, auf die Erlangung von Reinkulturen. Sie knüpfen also in der Arbeitsrichtung an Winogradsky an.

1) Engelmanns wichtigste Arbeiten über den Gegenstand stehen in Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 30 (1883), S. 95—124 und in der Bot. Zeitg., Bd. 46 (1888), S. 661 ff.

2) Winogradsky, S., Zur Morphologie und Physiologie der Schwefelbakterien. Leipzig (1888).

3) Keil, Cohns Beiträge zur Biologie d. Pfl., Bd. 11 (1912).

4) Molisch, H., Die Purpurbakterien. Jena 1907.

Der verheißungsvolle Weg in das Studium der Reizbewegungen hingegen, den Engelmann wies, ist seither nicht wesentlich weiter verfolgt worden. Zwar berichtet Miyoshi¹⁾ einiges Neue über chemotaktische Reizerscheinungen, aber das Kapitel der Lichtreizbarkeit, das naturgemäß hier im Vordergrund steht, ist seit Engelmann nur wenig bereichert worden. Ihrer Arbeitsrichtung entsprechend, haben Winogradsky und Molisch die hierher gehörigen Erscheinungen nur beiläufig behandelt und sind über Engelmanns Ergebnisse nicht wesentlich hinausgekommen.

Seit einigen Jahren mit dem Studium der phototaktischen Reizerscheinungen der Protophyten beschäftigt, wandte ich meine Aufmerksamkeit auch den Purpurbakterien zu, ursprünglich in der Absicht, aus der näheren Kenntnis des Verhaltens der relativ primitiven Formen Anhaltspunkte für das Verständnis der Reaktionsweise von höher organisierten Flagellaten und Algenschwärmern zu gewinnen.

Bald zeigte sich aber, daß bereits hier die Erscheinungen viel verwickelter liegen, als zu vermuten war, und so stieg der Umfang der Beobachtungen und Versuchsreihen im Laufe der Arbeit durch neu auftauchende Fragestellungen über den ursprünglich ins Auge gefaßten Rahmen hinaus, so daß ich die Untersuchungen jetzt noch nicht als völlig abgeschlossen betrachten kann. Deswegen sehe ich zunächst auch von einer zusammenfassenden Darstellung aller bereits gewonnenen Daten und der Diskussion sich daraus ergebender Gesichtspunkte ab und begnüge mich hier damit, einige wenige Ergebnisse in der durch den Ort gebotenen Kürze und dem Vorbehalt späterer ausführlicher Behandlung des Gegenstandes mitzuteilen.

Dies soll in der Weise geschehen, daß der eine Organismus, den die Überschrift nennt, das *Thiospirillum jenense*, in den Vordergrund gestellt wird, und nur gelegentlich als bemerkenswerte Parallelen und Gegensätze Chromatien und Rhodospirillen herangezogen werden. Da das *Thiospirillum jenense* eines der am wenigsten bekannten beweglichen großen Purpurbakterien ist, scheint es wünschenswert, sich nicht nur auf rein physiologische Fragen zu beschränken, sondern auch durch ein Eingehen auf die Morphologie und ähnliche Dinge den Leser mit dem Organismus vertraut zu machen.

So rundet sich die Arbeit zu einem allgemeineren Bilde des merk-

1) Miyoshi, M., Journal Coll. Science Univers. Tokyo, Bd. 10, 1897.

würdigen Bakteriums ab, und es ergibt sich von selbst eine Gliederung des Aufsatzes in zwei Teile, von denen der erste einige historische Notizen, einen morphologischen Abschnitt und Angaben über Vorkommen, Verbreitung und Kultur im Laboratorium enthält, während der zweite den mehr physiologischen Fragen gewidmet ist. Er bringt zunächst einen Abschnitt, der die Bewegungsart und Reizbeantwortung im allgemeinen beleuchtet, behandelt dann die Tätigkeit der Geißel auf Grund von Dunkelfeldbeobachtungen etwas ausführlicher und erörtert schließlich einige Probleme der Lichtreizbarkeit.

II. Historisches über den Organismus.

Der ehrwürdige Bericht Ehrenbergs über die Eigenschaften und die Entdeckung der „Jenaischen Schlangenmonade“ lautet folgendermaßen:

„*Ophidomonas corpore spiraliter curvato tenuissimo, utroque fine aequaliter obtuso, 48^{vam} lineae partem longo, olivaceo fuscente*“¹⁾.

Dazu die Erläuterung:

„Diese sehr eigentümliche Panzermonade, welche einem *Spirillum* ganz ähnlich ist, fand ich mit Herrn Prof. Weiß am 18. September 1836 in einem kleinen Bassin zum Wassers schöpfen bei der Kirche des Dorfes Ziegenhain bei Jena, gleichzeitig mit *Monas Okenii* und mehreren gewöhnlichen Arten von *Euglena*. Beim Schwimmen schlängelt sie sich wie ein *Vibrio*, untersucht man aber die Erscheinung genau, so schlängelt sie sich gar nicht, sondern ist ganz steif, aber spiralförmig gewunden wie ein gedehnter Pfropfenzieher. Das Wälzen um die Längsachse bedingt die optische Täuschung des Schlängelns. Ihre Bewegung ist rasch. Am Rande des Tropfens liegt sie bald still, macht aber dann noch langsam einen deutlichen Wirbel. Ein sehr feiner Rüssel ist von mir als Bewegungsorgan mehrmals deutlich erkannt worden. Es finden sich Formen von $\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ Spiralen. Beim Stillliegen erkennt man die starre krumme Körperform, welche einen Panzer verrät, der ein Büchsen sein mag (*Urceolus*). Im inneren Körper, der an Dicke $\frac{1}{14}$ der größten Länge, also $\frac{1}{672}$ Linie beträgt, sind 18—24 Magenbläschen, oft weniger, sehr deutlich zu erkennen. Weitere Strukturverschiedenheiten blieben verborgen. . . .“

1) Ehrenberg, Die Infusionstierchen, Bd. I, S. 44.

Wenige Jahre später beschreibt er einen ganz ähnlichen Organismus aus Brackwasser bei Kiel mit ganz kurzer Diagnose:

„*Ophidomonas corpore tenuiore, inter cellulas ventriculorum rubro colore repleto, magnitudine $\frac{1}{48}$ '''*. Prope Cilonium in aqua subdulci sanguinea“¹⁾.

Leider ist dies alles, was er darüber mitteilt. Mit Sicherheit kann als Unterschied gegenüber der ersten Art nur die Farbe geltend gemacht werden, die hier rot, dort olivbraun sein soll, ein Umstand, der nicht allzu sehr ins Gewicht fällt, da der Farbton der Purpurbakterien bekanntlich gewissen Schwankungen unterworfen sein kann. Überdies ersieht man nicht, ob die „blutrote“ Farbe des Wassers nur von ihm verursacht wurde oder ob neben dieser Art, wie es wohl wahrscheinlich ist, noch zahlreiche andere rote Bakterien auftraten und der color ruber wirklich unter dem Mikroskope im einzelnen Exemplare beobachtet wurde.

Die Länge wird in beiden Fällen gleich angegeben, zu $\frac{1}{48}$ Linie = ca. 0,05 mm. Daß das eine Mal der Körper als tenuissimus, das andere Mal als tenuior bezeichnet wird, ist ziemlich belanglos. Übrigens ist wohl der Komparativ als „ziemlich dünn“ zu verstehen und soll offenbar keinen Vergleich mit der anderen Art (also „dünner als *O. jenensis*“) zum Ausdruck bringen, was Warming anzunehmen scheint.

Ob es sich bei der *O. sanguinea* um eine selbständige Art, oder nur um eine tiefer gefärbte Form der *O. jenensis* handelt, muß dahingestellt bleiben, bis Material vom gleichen Standorte etwa eine Entscheidung bringt. Jedenfalls handelt es sich aber um ganz nahestehende, wenn nicht identische Formen. Die gleiche Ansicht haben auch Cohn²⁾ und Warming³⁾, die die Ophidomonaden von neuem zu Gesicht bekamen, geäußert. Da das ihnen vorliegende Material marinen Ursprungs war, entschloß sich Cohn, es als *O. sanguinea* zu bezeichnen. Seiner Autorität folgte auch Warming und seither wird nun auch die Süßwasserform meist für *O. sanguinea* gehalten⁴⁾.

Von Omeliansky wurde als *Thiospirillum Winogradskii* im Centralbl. f. Bakt. Abt. II, Bd. XIV, Seite 769 ff. ein *Thiospirillum*

1) Monatsber. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1840, S. 201.

2) Cohn, Beitr. z. Biologie d. Pfl., Bd. I, S. 171.

3) Warming, Vidensk. Meddelelser fra den nat. Forening i Kjöbenhavn 1875, S. 307 ff.

4) Kolkwitz z. B. in Kryptogamenflora der Prov. Brandenburg, Bd. V, S. 162.

beschrieben, das vermutlich ebenfalls mit *Th. jenense* identisch sein dürfte. Der Verfasser bezeichnet es in der Überschrift als farblos, sagt aber später selbst im Texte, daß es sich um ein farbloses oder fast farbloses und nur kaum braungrün gefärbtes (von mir gesperrt) Spirillum handle. Zudem geht aus seinen Ausführungen hervor, daß er *Th. jenense* nicht kannte. Die beigefügte Mikrophotographie läßt kaum einen Zweifel, daß ihm diese Art in einer nur schwach gefärbten Form vorlag, wie sie ja bei allen S-haltigen Purpurbakterien gelegentlich vorkommen.

Herrscht schon bei dieser großen Form einige Unsicherheit in der Literatur, so gilt dies für die kleineren Thiospirillen, deren es in den Gewässern der Leipziger Umgebung etwa 3—4 Arten gibt, in noch höherem Maße. Eine kritische Bearbeitung dieses Genus wäre daher zu wünschen. Die Bakterien-Floren lassen meist ganz im Stich, aber auch das Studium der Originalliteratur führt, wie man schon bei *Th. jenense* sieht, nicht immer zu völlig eindeutigen Ergebnissen, da offenbar manche Verkennungen und Doppelbenennungen vorliegen. Nach meinen bisherigen floristischen Ergebnissen, die sich auf einige Jahre erstrecken, kommt in Leipzigs Umgebung an den geeigneten Standorten nur eine große Art vor, die völlig mit Ehrenbergs *Ophidomonas jenensis* übereinstimmt und nach der Umtaufung des Genus durch Winogradsky also korrekt als *Thiospirillum jenense* (Ehrenberg) Winogradsky bezeichnet werden muß. Es ist der gleiche Organismus, den Bütschli¹⁾ im Jahre 1889 und später aus Ludwigshafen vor sich hatte.

Weitere Angaben über das, was Bütschli, Cohn und Warming zur Kenntnis des Organismus beigetragen haben, sind in die folgenden Abschnitte hineingeflochten.

III. Morphologisches.

Thiospirillum jenense ist ein Riese unter den Bakterien. Seine überraschende Größe — ich maß gelegentlich bis zu 100 μ Länge und 3,5 μ Dicke — läßt ihn schon mit den schwächsten Vergrößerungen erkennen. Durchschnittlich findet man Exemplare von 40—50 μ Länge und 3 μ Dicke, aber auch 60—70 μ lange sind keine Seltenheit. Form und Ausmaß der Schraubenwindung ist, wie schon Warming hervorhebt, von einiger Variabilität. Die

1) Bütschli, Über den Bau der Bakterien usw., Leipzig 1890. — Archiv f. Protistenkunde, Bd. 1, 1902.

Ganghöhe der Schraube schwankt zwischen 10 und 30 μ , die Weite des Schraubenganges etwa zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{10}$ der Ganghöhe.



Fig. 1.

Thiospirillum jenense. Vergr. ca. 1500. Kleineres Exemplar mit besonders deutlicher Zuspitzung des geißeltragenden Endes. *a* = das geißeltragende Ende eines anderen Exemplares, stärker vergrößert, zeigt das dichtere Plasma und eine Vakuole (vgl. Text S. 537). Die Geißeln sind bei *a* nicht in ihrer ganzen Länge gezeichnet.

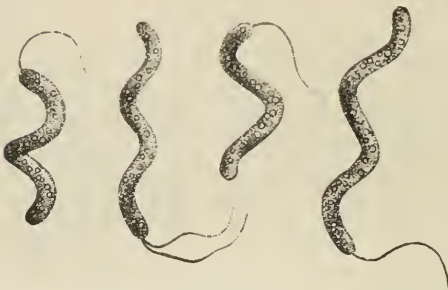


Fig. 2.

Thiospirillum (nach Warming) zeigt einige charakteristische Formen. Die Gestalt ist gut wiedergegeben, die Geißeln sind weniger gelungen.

Die Fig. 1 zeigt ein kleineres Exemplar. Die Mannigfaltigkeit der Form kommt in Fig. 2 zum Ausdruck, die von Warming stammt und die ich zur Bequemlichkeit des Lesers hier wiederhole.

Unser Organismus besitzt eine eigentümliche Färbung, die je nach der Dichte der Ansammlung, unter dem Mikroskope oder mit bloßem Auge gesehen, eine verschiedene Tönung aufweist. Einzelne Individuen erscheinen unter dem Mikroskope bei stärkeren Vergrößerungen und hoher Apertur des Beleuchtungskegels, wie Bütschli treffend bemerkt, fast farblos bis schwach sepia-braun oder grünlichbraun. Aggregationen von zahlreichen Exemplaren haben bei schwächerer Vergrößerung meist einen deutlich rötlichen Schimmer und die massenhaften Ansammlungen von Milliarden von Spirillen, die ich

mehrfach als dicken Belag auf dem oscillarienreichen Schlick oder als dichte Wolken in der darüberstehenden Flüssigkeitsschicht der Kulturgläser beobachten konnte, hatten eine prächtig orangebraune Farbe¹⁾.

1) Vgl. auch Kolkwitz, a. a. O., der auch einmal solche lachsbraunen Ansammlungen beobachtete.

Das Innere des Körpers ist meist dicht erfüllt mit Schwefelkugeln, den „Magenbläschen“ Ehrenbergs, deren Natur bereits von Cohn, Warming und Winogradsky richtig erkannt wurde.

Am einen Ende des Körpers sitzt ein ziemlich derbes Geißelsystem, der „feine Rüssel“, den bereits der Entdecker gesehen hatte. Den oben genannten späteren Beobachtern gelang es, bisweilen auch zwei, ja drei Geißeln zu unterscheiden. Es macht keine Schwierigkeiten, sie an ruhenden Exemplaren mit den Systemen D von Zeiß oder 7 von Leitz und mittleren Okularen zu erkennen. Beobachtet man solche Individuen im Dunkelfelde¹⁾, so fällt meist ein durch verschiedene Dicke hervorgerufener Helligkeitsunterschied auf, der von Fall zu Fall wechselt und bereits die Vermutung entstehen läßt, diese „Geißeln“ seien selbst noch Büschel von mehreren Einzelfäden. In der Tat gelang es mir



Fig. 3.

Geißelsystem von *Thiospirillum*, nach ruhenden Exemplaren im Dunkelfelde gezeichnet. Näheres im Texte.

bald, Exemplare mit 4, 5, 6, ja bis zu 9 Einzelgeißeln aufzufinden (vgl. Fig. 3), und im letzten Falle deutete eine Anzahl durch ihre größere Stärke an, daß der Schopf sich auch hier noch nicht in alle Komponenten ausgebreitet hatte. Setzen wir rund 20 als die Zahl der Einzelgeißeln, so ist dies also kaum zu hoch gegriffen. Normalerweise sind sie aber zu wenigen oder zu einem einzigen geschlossenen Schopfe zusammengelegt. Dies ist vor allem gewöhnlich bei der Bewegung der Fall, von der des näheren in einem späteren Abschnitte die Rede ist.

Das Geißelsystem der Thiospirillen verhält sich nach den obigen Ausführungen ganz ähnlich den Spirillen vom Typus etwa des *Sp. undula* oder *volutans*. Auch dort sind während der Tätigkeit die Einzelgeißeln alle zu einem Schopfe vereinigt, während

1) Vgl. S. 544. — Auch Bütschli sah später (1902, a. a. O.) in gefärbten Präparaten eine „Zerfaserung“ der Geißel in viele Fäden.

sie unter Umständen, so besonders bei der in der bakteriologischen Technik üblichen Methode des Fixierens durch Auftrocknen, sich entfalten und so in den gefärbten Präparaten bis zur Zahl von 20 und 25 erscheinen¹⁾. Da durch die Beobachtung bei Dunkel-feldbeleuchtung die Natur des Geißelschopfes für unseren Zweck hinreichend geklärt war, erübrigte es sich, die umständlichen Färbemethoden anzuwenden.

Die einseitige Lage des Geißelschopfes deutet bereits eine Polarität des Bakterienkörpers an. Eine solche kommt aber noch in anderen morphologischen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck. Ich konnte nämlich feststellen, daß erstens das Geißelende stärker zugespitzt ist als das geißellose, zweitens, daß am Geißelende stets eine $\pm$ auffallende schwefelfreie Zone vorhanden ist, in der höchstens noch einige winzige Schwefelkörnchen liegen. (Vgl. Fig. 1.)

Die einseitige Verteilung des Schwefels ist bei einem kleineren Thiospirillum, das ich für *Th. Rosenbergi* (Warming) Migula halte, noch auffälliger.

Bei weiterem Verfolgen dieser Eigenschaft wurde auch erkannt, daß die Lösung des Schwefels bei Exemplaren von *Th. jenense*, die im umrandeten Objekträgerpräparate von der Zufuhr neuen Schwefelwasserstoffs abgeschlossen waren, ziemlich regelmäßig vom geißeltragenden Pole her erfolgte. Man kann dann in gewissen Phasen Individuen antreffen, bei denen die ganze Hälfte des Körpers schwefelfrei ist, während in der anderen noch ansehnliche Mengen gespeichert sind. Die weitere Aufzehrung dieses Restes geschieht dann nicht mehr in so regelmäßiger Folge. Umgekehrt wird bei reichlichen Mengen verfügbaren Schwefelwasserstoffs allmählich der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt und bei von Schwefel vollgepfropften Exemplaren bleibt schließlich nur ein ganz kleiner Raum in unmittelbarer Nähe der Geißelinsertion frei davon.

Die genannten Differenzierungen des Bakterienkörpers erschienen mir, je länger ich das Treiben der Spirillen unter dem Mikroskope verfolgte, desto auffallender, und ich war erstaunt, daß die alten Beobachter dieser Tatsache keine Erwähnung tun. Als ich die Literatur eigens mit Rücksicht auf diesen Punkt noch einmal durchstudierte, fand ich allerdings einige Andeutungen, sei es im

1) Vgl. z. B. Reichert, Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, 1909, und Fuhrmann, Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1909.

Texte, sei es in den Figuren. So erwähnt Cohn bereits¹⁾, daß die Schwefelkörnchen „mitunter ungleich verteilt“ sind, „so daß die eine Hälfte der Windung körnerlos, die andere durch übermäßige Körnchen fast undurchsichtig erscheint“, ohne aber die diesen extremen Fällen zugrunde liegende regelmäßige Verschiedenheit und die Beziehung zur Geißelinsertion zu erkennen. Ferner findet sich unter Warmings zahlreichen schönen Figuren eine (a. a. O., Fig. 8, Taf. VII), in der am Geißelende spärlichere Schwefelkörnchen gezeichnet sind, auch gelegentliche Andeutungen der Zuspitzung lassen sich bei aufmerksamen Durchmustern der Bilder erkennen, z. B. bei dem vierten Exemplare in unserer Fig. 2. Auch die auf Seite 533 genannte Mikrophotographie Omelianskys läßt die ungleichmäßige Verteilung der Schwefelkugeln hervortreten. Schließlich habe ich noch bei Kolkwitz (a. a. O.) die hierhergehörige Notiz gefunden: „Am 15. Mai 1907 fand ich im Faulen See Exemplare, die an einem Ende schwach zugespitzt waren.“ Daß es sich dabei um das geißeltragende Ende und um eine regelmäßige Erscheinung handle, ist ihm entgangen.

Sehr auffallend ist die genannte Differenzierung der beiden Enden für den unbefangenen Beobachter also nicht, sie ist auch nicht an jedem Individuum gleich stark ausgeprägt. Ist man aber erst einmal darauf aufmerksam geworden, so hält es nicht schwer, sie an allen Exemplaren zu erkennen und bei einiger Vertrautheit mit den Organismen gelingt es auch bei rascher Bewegung, schon mit schwächeren Objektiven sich ein Urteil darüber zu bilden, welches der Geißelpol ist, ein Umstand, der für die späteren Versuche von Wichtigkeit wurde.

Gelegentlich erkannte ich im schwefelfreien Ende noch Andeutungen einer weiteren Differenzierung: kleine Körnchen oder Vakuolen, die ich aber nicht näher untersuchte (Fig. 1a). Ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß Bütschli in der angeführten Arbeit auf Fig. 2a der Tafel am Geißelende eine Anzahl stark färbbarer Körnchen abbildet, die möglicherweise mit diesen Gebilden identisch sind.

IV. Vorkommen in der Natur und Kultur im Laboratorium.

Nach den Angaben neuerer Floren²⁾ sollen die großen Thiospirillen selten sein; in der Tat sind sie ja nur von wenigen gefunden

1) F. Cohn, a. a. O., S. 169.

2) Kolkwitz, a. a. O.

worden. Warming allein berichtet, daß sie an den Küsten Dänemarks, besonders in ruhigeren Buchten, wo von den Wellen zusammengeführte, faulende Tangmassen sich anhäufen, in der auftretenden roten Bakteriengesellschaft häufige Gäste seien.

So dichte „Bestände“, wie sie sich an den Meeresküsten des öfteren zu bilden scheinen, kommen nun im Binnenlande in der Tat nicht allzu häufig vor, und solche gelegentlichen Funde an bestimmten Lokalitäten sind es auch gewöhnlich, die in der Literatur erwähnt werden. Sie haben in vielen Fällen unmittelbar zum näheren Studium des Organismus angereizt¹⁾.

Auch in Leipzigs Umgebung finden sich einige Stellen, die gelegentlich größere Mengen von Thiospirillen verschiedener Art beherbergen, zu einzelnen Zeiten auch in massenhafter Vegetation. Außerdem ist unser Organismus in geringerer Zahl ziemlich überall in Tümpeln und Teichen verbreitet, wo im schwarzen, leicht nach Schwefelwasserstoff duftenden Schlick der Ufer *Typha*, *Acorus*, *Butomus* und andere Wasserpflanzen üppigere Bestände bilden; wo stets, besonders im Herbst und im Frühjahr, abgestorbene Pflanzenreste in Mengen verwesen und gewöhnlich einem recht bunten Gemische reizvoller Protophyten und abenteuerlicher Infusorien Aufenthalt und Nahrung bieten. Es sind fast stets die gleichen Wesen, die man aus den verschiedenen Tümpeln mit nach Hause bringt, wenngleich einzelne offenbar wieder besondere Ansprüche stellen und nur an ganz bestimmten Stellen gedeihen. Es wiederholen sich hier ganz getreu im kleinen die Verhältnisse, die von den Formationen der höheren Pflanzenwelt, etwa einer Sumpfwiese oder einem Auenwalde geläufig sind, wo zwischen den üblichen Charakterpflanzen hier und da ein weniger häufiger Gast auftaucht und dem Standort ein besonderes Gepräge verleiht. Während *Chromatium*, *Lamprocystis* sowie *Chloronium* und andere mehr zum regelmäßigen Bestande jener Lokalitäten gehören, sind die großen Thiospirillen schon weniger häufig — aber keineswegs selten. Ich habe unter Dutzenden von Proben, die ich zu verschiedenen Jahreszeiten und aus verschiedenen Tümpeln, die ihrem ganzen Charakter nach den genannten Bakterienbestand vermuten ließen, nur wenige heimgebracht, die bei genauerer Durchmusterung nicht wenigstens vereinzelte Thiospirillen enthielten.

Aus solchem Materiale kann man, wie allbekannt, nach

1) Z. B. Bütschli, Ehrenberg, Warming, Cohn.

Winogradskys Methode mit Rhizomstückchen und Gipsbröckchen Rohkulturen von allerlei Schwefelbakterien heranzüchten. Besonders bewährt hat sich mir dabei folgendes Verfahren.

Eine weithalsige Pulverflasche von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Liter Inhalt wird etwa zur Hälfte mit zerkleinerten Rhizomen, Gips und dem vom natürlichen Standort mitgebrachten Schlick beschickt und mit Wasser überschichtet, wobei man dafür zu sorgen hat, daß die Pflanzenteile nicht nach oben geschwemmt werden. Das Gefäß fest zu verschließen, ist unnötig. Hat nach etwa einer Woche die lebhafteste Entwicklung der schwärmenden Formen begonnen, so versenkt man die ganze, nun bis zum Überlaufen gefüllte Flasche in einen geräumigen Standzylinder, der einige Liter fassen kann, und füllt diesen soweit, daß der Wasserspiegel 10—20 cm über der Mündung der Flasche liegt. Die Zylinderöffnung wird mit einer Glasplatte überdeckt, und das Ganze an ein Nordfenster gestellt. Hiermit wird der Fehler vermieden, der gewöhnlich bei der Herstellung ähnlicher Kulturen begangen wird: daß die zur Verfügung stehende Wassermenge von vornherein zu klein ist und durch die abgeschiedenen Stoffwechselprodukte die ursprünglich recht üppige Entwicklung bald unterbunden und das Vorhandensein gut schwärmender, lebenskräftiger Exemplare in einigen Wochen unmöglich gemacht wird. Bei der geschilderten Anordnung liefert die verrottende Vegetabilienmasse und die Zersetzung des Gipses von unten her H_2S und die sonstigen Nährstoffe, während von oben her reines, sauerstoffhaltiges Wasser zur Verfügung steht. An der Grenze, also in der Flaschenmündung, versammeln sich nun Chromatien, Thiospirillen und andere Schwefelbakterien in dichten Scharen und füllen den Flaschenhals mit einer zarten roten Wolke, die sich Monate hindurch halten kann. Auch die Chloronien, verschiedene *Euglena*-Arten, *Phacus pleuronectes*, *pyrum*, *ovum* und viele andere Organismen, die man sonst nicht gerade häufig in den Kulturgefäßen der Laboratorien zu sehen bekommt, finden in der Mündung oder in den sich gewöhnlich in ihrer Nähe entwickelnden lockeren Watten von *Melosira*-Fäden eine geeignete Stätte.

Eine bestimmte Anreicherungs-methode, die es nun erlaubte, aus einem nur wenige Thiospirillen enthaltenden Schlick stets größere Massen möglichst reinen Materiales zu erhalten, habe ich allerdings nicht ausgearbeitet. Dies hatte ich auch um so weniger nötig, als mir mehrfach aus einigen Standorten der Leipziger Um-

gebung recht reichliche Mengen als Impfmateriel zur Verfügung standen, die in der angegebenen Art und Weise monatelang in Kultur gehalten werden konnten.

Aus solchen Kulturen wurden die Präparate für die mikroskopische Untersuchung hergestellt. Um größere Gleichartigkeit der Außenbedingungen zu erzielen, vor allem größere Schwankungen im Sauerstoffgehalte sowie Verdunsten zu vermeiden, erwies es sich als zweckmäßig, die Deckgläschen mit einem Gemisch von Paraffin und Vaseline, das sich hierfür als sehr geeignet bewährt hat, zu umschließen. Die Sauerstoffzufuhr wird dadurch nicht völlig unterbunden, aber auf ein für die Bedürfnisse der Spirillen und Chromatien geeignetes Maß herabgedrückt. Jedenfalls gelingt es leicht, auf diesem Wege die Bakterien tagelang aktionsfähig zu erhalten. Einzelne Präparate mit nicht zu dünner Wasserschicht, in der sich auch einige Detrituspartikel befanden, hielten sich sogar 10, 12 und 14 Tage lang ausgezeichnet. Die Zellen waren zwar schließlich ziemlich blaß und ausgehungert, fast alle schon nach wenigen Tagen völlig schwefelfrei, kamen aber in mäßigem Lichte täglich zu bestimmten Zeiten regelmäßig zum Schwärmen und zeigten auch lange Zeit hindurch die gleiche Empfindlichkeit für Lichtreize.

V. Allgemeines über Bewegungsweise und Reizbeantwortung der Thiospirillen.

Alle Beobachter, die eingehender über die Bewegung der Thiospirillen berichten, werden nicht müde, den fesselnden Anblick, den ein von zahlreichen Exemplaren erfülltes Präparat dem Mikroskopiker bietet, in lebhaften Farben zu schildern. In der Tat ist es ein außerordentlich anziehendes Schauspiel, Hunderte der winzigen Schlangen sich nach allen Richtungen durch das Gesichtsfeld schrauben zu sehen: hier in stetigen, geraden Bahnen, dort in unregelmäßig gekrümmten Linien. Bald hält ein Exemplar mitten im Laufe inne, um nach kurzer Ruhe wieder davon zu eilen, bald zuckt hier und dort eines auf ein kurzes Stück zurück und nimmt gleich wieder die ursprüngliche Bewegungsrichtung auf. Andere wieder ändern endgültig, aber in aller Ruhe und ohne jede Hast die eingehaltene Richtung, indem sie in der gleichen Bahnlinie, die sie bisher verfolgten, rückwärts schwimmen, so daß also der ursprünglich vorn befindliche Pol nunmehr das Hinterende bildet.

Auch seitliche Ablenkungen kommen vor, besonders häufig, wenn das Exemplar mit einem anderen seinesgleichen oder einem Detrituspartikelchen zusammenstößt. Einzelne bleiben auch gelegentlich am Objektträger mit dem einen Ende (dem geißellosen) hängen und wirbeln dann im Kreise umher.

Alle diese Erscheinungen kann man unter Umständen im gleichen Gesichtsfelde überblicken. Die Häufigkeit der oder jener Bewegungsart hängt in erster Linie von den Umständen ab, unter denen sich die Spirillen gerade befinden. So kommt es, daß in einzelnen Präparaten fast alle Exemplare sich mit ruhiger Stetigkeit in schnurgerader Bahn fortbewegen und nur eines und das andere ab und zu die rückwärtige Richtung einschlägt, wobei sich der Wechsel so ruhig vollziehen kann, wie bei einem Pendel am Wendepunkte seiner Schwingung, während im anderen Präparate alles in gleichsam nervöser Hast durcheinander wimmelt, bald größere, bald kleinere Kreise beschreibt, oder in kurzen Intervallen wie plan- und ziellos die Richtung wechselt, was dann auch nicht so ruhig abzulaufen pflegt, wie es oben beschrieben wurde, sondern in ein schreckartiges Zurückzucken übergehen kann.

Ich habe die Ursachen dieser Verschiedenheit nicht im einzelnen aufzudecken versucht, gehe aber in der Annahme kaum fehl, daß dafür in erster Linie die Konzentration der im Wasser gelösten Gase, vor allem des Sauerstoffs, der Kohlensäure und des Schwefelwasserstoffs verantwortlich ist, die wohl in genau abgestimmtem Verhältnis anwesend sein müssen, um eine ruhige Bewegung ebenso wie das Optimum der Lebensbedingungen zu gewährleisten.

Die Umkehr der Bewegungsrichtung erfolgt oft, ohne daß man Anhaltspunkte für die auslösende Ursache findet, während in anderen Fällen chemo-, tigno- oder phototaktische Reize den nachweisbaren Anlaß dafür bilden. So kann man oft die Spirillen scharenweis ein kleines Detritushäufchen umgeben sehen, wo sie in der bekannten Weise phototaktisch die Zone des Chemotaktikums bis an die Grenzen der wirksamen Konzentrationen durchheilen, um dort ihre Richtung in die entgegengesetzte zu ändern, wie dies für andere Organismen bereits schon von Rotherth¹⁾, Jennings²⁾ und anderen beschrieben worden ist.

Sehr prompt reagieren die Thiospirillen durch Umkehr auf

1) Rotherth, Flora, Bd. 88, S. 388ff., 1901.

2) Jennings und Crosby, Amer. Journ. of Physiol., Bd. VI, p. 31—37, 1901.

sprungweise Veränderung der Beleuchtungsintensität. Verdunkelt man auf irgend eine Weise das Gesichtsfeld, so kehren, wie auf Kommando, sämtliche Exemplare ihre Schwimmrichtung um. Sie verhalten sich dabei im einzelnen nicht immer gleich. In guten Präparaten, die schon durch die Ruhe und Regelmäßigkeit der Bewegung ihrer Exemplare gleichmäßige und günstige Bedingungen verraten, wird die neue Richtung beibehalten und währt so lange, bis irgend ein äußerer Reiz zu erneuter Umkehr führt. In anderen Fällen begnügen sich die Spirillen damit, nur auf einige Sekunden (etwa 3—5) rückwärts zu schwimmen, wobei ihre Geschwindigkeit die gleiche, oder auch etwas erhöht oder vermindert sein kann. Schließlich kann man auch gelegentlich Exemplare beobachten, die nur auf einen Augenblick anhalten oder nur für einen Bruchteil einer Sekunde rückwärts fahren. Alle diese Typen sind durch mannigfache Übergänge verbunden.

Bis auf den letzten Fall unterscheidet sich die Art der Reizbeantwortung nicht unwesentlich von der der Chromatien, für die ja als typische Reaktion seit Engelmann ein nur kurzes Zurückfahren, teilweise unter Erhöhung der Geschwindigkeit, dann also ein „Zurückprallen“ oder „Zurückschrecken“ bekannt ist.

Der Unterschied beruht vor allem in der Fähigkeit des Thiospirillum, mit annähernd gleicher Leichtigkeit vor- wie rückwärts zu schwimmen, die schon Bütschli als der Mitteilung wert erschien, während die Chromatien in ihrer Bewegung auf eine einzige Richtung festgelegt sind, die sie nur auf kurze Zeit ändern können.

Diese Eigenschaft der Chromatien hat schon Engelmann beobachtet. Nur war er der Meinung, daß beim Schwimmen die Geißel vorausginge, während Cohn und Bütschli sie bei der normalen Bewegung am hinteren Pole beobachtet haben. Die Beschreibung Bütschlis ist dabei so eingehend und anschaulich, daß sie den Leser von der Richtigkeit dieser Auffassung ohne weiteres überzeugt. Überdies ist es bei der verhältnismäßigen Derbheit der Chromatiumgeißel ein Leichtes, Bütschlis Befund zu bestätigen. Die Fähigkeit, auf die Dauer nur nach einer Seite schwimmen zu können, ist ja für unipolar begeißelte Organismen der verschiedensten systematischen Stellung die Regel, und Rothert¹⁾ stellt sie auch für die Bakterien als vermutlich allgemein gültig hin. *Thiospirillum* lehrt uns hingegen, daß diese Annahme unzutreffend ist.

1) Rothert, Flora, Bd. 88, 1901, S. 391.

Obwohl dieser Organismus ein Geißelsystem ebenfalls nur an einem Ende besitzt, kann er, wie oben gesagt, mit Leichtigkeit nach beiden Richtungen schwimmen, also sowohl mit vorn, als mit hinten befindlicher Geißel. Man vermag aus der Betrachtung einzelner Präparate nach den obigen Ausführungen nicht ohne weiteres zu entnehmen, welches Ende denn nun als morphologisches Vorderende zu bezeichnen ist, und auch die Zahl der mit vorn und der mit hinten befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare ist oft annähernd gleich, während ein andermal diese, ein drittes Mal jene Richtung vorzuherrschen scheint. Aus der Tatsache, daß sie bisweilen, besonders unter erschwerenden Umständen, wenn z. B. die Flüssigkeit, in der sie schwimmen, durch den Schleim anderer Bakterien viskös geworden ist, mit hinten befindlicher Geißel besser vorwärts kommen als in umgekehrter Richtung, könnte man den Schluß ziehen, daß dies wohl die „normale“ Richtung ist, daß also der Geißelpol das morphologische Hinterende bilde. Hierfür sprächen auch manche Analogien, z. B. zu anderen Spirillen, Vibrionen und auch den Chromatien, vor allem aber auch zu den kleineren Thiospirillen, z. B. *Th. Rosenbergi* (Ehrenbg.) Migula, bei dem diese Schwimmrichtung die vorherrschende zu sein scheint, obwohl freilich auch diese Art sich in der umgekehrten Richtung leicht und auch längere Zeit bewegen kann.

Es braucht wohl kaum besonders darauf hingewiesen zu werden, daß der Versuch, die eine Lage als „normalere“ festzulegen, unter diesen Umständen wenig besagt. Bei anderen Organismen, z. B. peritrichen Stäbchen oder bipolar begeißelten Spirillen fällt ja der Gegensatz „vorn“ und „hinten“ von vornherein weg, und es ist wohl verständlich, daß zwischen den beiden Extremen der absolut gleich leichten Beweglichkeit nach beiden Seiten und der vollständigen Festlegung der Schwimmrichtung nach einer Seite mannigfache Übergänge bestehen, wofür in einem späteren Abschnitt in dem beiläufig zu erwähnenden Verhalten der Chloronien ein weiteres Beispiel beigebracht wird.

Immerhin ist es in Anbetracht der ziemlich weitgehenden morphologischen Polarität des Thiospirillenkörpers auffallend, daß seine Bewegungsfähigkeit von einer polaren Festlegung so weit entfernt ist, und es schien mir von einigem Werte, das Verhalten der Geißel beim Schwimmen in dieser oder jener Richtung, ebenso bei der Umkehrreaktion zu untersuchen und zu sehen, welche Unterschiede sich etwa den Chromatien gegenüber ergeben würden.

VI. Verhalten der Geißel bei der Bewegung der Chromatien und Thiospirillen.

In diesem Abschnitte sollen, wie schon angedeutet, neben den Thiospirillen auch die Chromatien Berücksichtigung finden, die ja in ihrem ganzen Verhalten den Vergleich mit jenen so nahe legen. Sie verhalten sich in der Hauptsache ähnlich, in manchen nicht unwesentlichen Einzelheiten aber verschieden. Da sie zudem den einfacheren Fall vorstellen, will ich bei ihnen mit der Schilderung der Ergebnisse den Anfang machen.

Zuvor aber ist es nötig, einige Bemerkungen über die Beobachtungsmethodik voranzuschicken.

a) Technik der Beobachtung.

Die Geißelsysteme der Thiospirillen und Chromatien gehören zu den derbsten Bildungen dieser Art, die bei den Bakterien vorkommen. Konnte doch schon Ehrenberg den „sehr feinen Rüssel als Bewegungsorgan“ mehrmals deutlich erkennen. Es gelingt schon mit mittleren Trockensystemen, etwa Zeiß D und Leitz 7, sie im Hellfelde bei ruhenden Exemplaren zu Gesicht zu bekommen. Das gleiche gilt für die Chromatien. Zum Studium der bewegten Geißel reicht allerdings die übliche Beobachtungsweise nicht aus. Durch die neuerdings wieder in Aufnahme gekommene Methode der Dunkelfeldbeleuchtung, um deren Vervollkommnung sich besonders H. Siedentopf so große Verdienste erworben, ist man aber in den Stand gesetzt, das Verhalten der Geißeln unter den geschilderten Umständen zu verfolgen. Von dieser Methode ist zu ähnlichen Zwecken ja schon von verschiedenen Autoren Gebrauch gemacht worden, vor allem von Karl Reichert, der bereits 1909 eine inhaltsreiche Studie über die Sichtbarmachung von Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien veröffentlichte¹⁾.

Ferner ist hier ein Aufsatz von V. Ülehla²⁾ zu nennen, der bei verschiedenen Protisten das Verhalten der Geißeln im Dunkelfelde verfolgte und dabei auch die Bakterien streifte. Dieser Autor hat offenbar auch schon versucht, das Verhalten der Geißeln bei Schwefelbakterien zu verfolgen (a. a. O., S. 650), allerdings ohne

1) Reichert, Centralblatt für Bakteriöl., Abt. I, Bd. 51, 1909.

2) Ülehla, Biolog. Centralbl., Bd. 31, 1911.

jeden Erfolg; denn er gedenkt ihrer nur unter den „völlig ungünstigen Objekten“, „von denen in der Schilderung abgesehen werden soll“. Demnach scheint es, als hätte er sich für seine Untersuchung gerade statt der Formen mit notorisch derben Geißelsystemen, wie sie *Thiospirillum jenense* sowie *Chromatium Okenii* und *Weissii* besitzen, die winzigen *Chromatium*-Arten oder *Thiocystis*-Schwärmer und ähnliches ausgesucht, deren Geißeln recht zart sind und in der Tat der Beobachtung Schwierigkeit machen. Auf Grund meiner Erfahrungen gehören aber die großen Schwefelbakterien zu den denkbar günstigsten Objekten für das Studium der Geißelbewegung; ja man kann sie geradezu als Übungsmaterial für Arbeiten mit der Dunkelfeldbeleuchtung empfehlen.

Mir stand zur Herstellung der Dunkelfeldbeleuchtung ein Zeiß'scher Paraboloidkondensor zur Verfügung, über dessen Wirkungsweise und Anwendung der Leser in der unten aufgeführten Literatur¹⁾ weitere Aufklärung findet.

Als Lichtquellen dienten 1. gewöhnliches Auer-Hängelicht, das durch eine Schusterkugel konzentriert wurde, 2. Elektrisches Bogenlicht einer mit ca. 20 Amp. brennenden Lampe, deren Strahlen durch eine Kollimatorlinse von etwa 7 cm Brennweite und 4 cm Durchmesser parallel gemacht und durch eine Wasserschicht von etwa 30 cm Länge eines großen Teiles der Wärmestrahlen beraubt werden konnten, 3. Sonnenlicht, das sich für manche Zwecke als besonders bequem bewährte. War die mit der Sonne erreichbare hohe Lichtintensität nicht nötig, so erwies es sich als sehr zweckmäßig, in den Diaphragmenträger eine Mattglasscheibe einzulegen, die sich nötigenfalls durch mäßiges Einfetten durchlässiger machen ließ.

Für die Beobachtung der Geißel im Moment der Reaktion waren nun zwei Umstände besonders günstig, auf die in einer späteren Arbeit noch ausführlich zurückgekommen wird und die hier nur vom Gesichtspunkte der Versuchsmethodik besprochen werden sollen.

1) Siedentopf, H., Paraboloidkondensor. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1904, Bd. 24, S. 104. — Derselbe, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1907, Bd. 24, S. 13. — Derselbe, Sichtbarmachung von Kanten im mikroskopischen Bilde. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1908, Bd. 25, S. 424. — Derselbe, Ultramikroskopische Abbildung. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1909, Bd. 26, S. 391. — Derselbe, Ultramikroskopische Abbildung linearer Objekte. 1912, Bd. 29, S. 1. — Derselbe, Übungen zur Dunkelfeldbeleuchtung. Lpz., (Hirzel.) 1912. — Zeiß-Werk Jena, Druckschrift Mikro 230.

Das ist zunächst die schon von Engelmann mit Hilfe des Mikrospektralapparates festgestellte Tatsache, daß die für das Zustandekommen der Reaktion vor allem verantwortlichen Strahlen nur zum geringen Teile im Bereiche des sichtbaren Spektrums liegen, und daß den infraroten Strahlen von etwa 900 — 800 μ Wellenlänge eine besondere Wirksamkeit zukommt. Dies Verhalten suchte ich für die Beobachtung der Schreckbewegung nutzbar zu machen. Wenn es gelänge, geeignete Lichtfilter ansfindig zu machen, die zwar jene infraroten Strahlen absorbierten oder wenigstens hinreichend schwächten, das dem Auge wahrnehmbare Licht hingegen ganz oder fast ungehindert hindurchließen, so müßte sich mit solchen Filtern die Schreckbewegung auslösen lassen, ohne zugleich die Helligkeit des Gesichtsfeldes wesentlich herabzusetzen¹⁾.

Nach einem Lichtfilter von dieser Beschaffenheit brauchte ich nicht lange zu suchen. Es ist ja bekannt, daß eine konzentrierte Lösung von Eisensulfat die ultraroten Strahlen stark absorbiert, vom sichtbaren Spektrum aber nur unwesentliche Teile schwächt, die gerade für das Auge keine große Intensität besitzen, wie z. B. das äußerste Rot und Violett. Von diesen Eigenschaften ist auch in der botanischen Physiologie schon Gebrauch gemacht worden, indem man Küvetten mit Eisensulfat-Lösung als Wärmeschutz bei Projektion besonders empfindlicher Objekte anwendet²⁾. Die zu solchem Zwecke im Leipziger Botanischen Institute gebrauchte Küvette mit etwa zwei Finger dicker Schicht ließ sich unmittelbar verwenden. Es zeigte sich, daß die Schreckbewegung beim Vorschieben der Küvette, also nur durch Schwächung des infra-

1) Eine Reaktion ohne Änderung der Helligkeit des Gesichtsfeldes läßt sich freilich — wenigstens unter bestimmten Umständen — auch ohne dieses Hilfsmittel erreichen, und zwar dadurch, daß man das Objekt nicht nur von solchen Strahlen beleuchten läßt, die in die Öffnung des Objektivs eintreten, und jenes „äußere“ Licht dann abblendet. Das kann z. B. im Hellfelde dadurch geschehen, daß man mit einer höheren Apertur des Beleuchtungsapparates arbeitet, als das Objektiv besitzt und die Blende dann bis zur Gleichheit der Aperturen schließt. In noch einfacherer Weise kann der gewünschte Erfolg aber dadurch erreicht werden, daß Lampen- oder Tageslicht, wie das ja gewöhnlich geschieht, den Objektträger schief von oben her trifft und daß man dieses Licht durch rasches Vorhalten der Hand usw. plötzlich abschneidet. Diese Methode ist die einfachste und bequemste, um bei mittleren Vergrößerungen die Reaktionen der Chromatien und Thiospirillen zu demonstrieren. Für den vorliegenden Zweck, das Verhalten der Geißeln zu studieren, ist sie natürlich nicht ausreichend.

2) Pfeffer, Jahrbücher für wissensch. Botanik, Bd. 35, 1900.

roten Strahlengebietes fast stets ebenso prompt eintrat wie bei gewöhnlicher Verdunkelung.

Dies Verfahren ließ sich nun auch bei Dunkelfeldbeleuchtung anwenden, während die anmerkungsweise angedeuteten, sonstigen Methoden hierfür weniger vorteilhaft oder gar nicht geeignet sind. Die Frage war nur, ob bei den hier herrschenden hohen Beleuchtungsintensitäten die Schreckbewegungen schon durch die Schwächung eines Teiles der wirksamen Strahlen ausgelöst würden. Es stellte sich heraus, daß dies bei Anwendung von Auerlicht und Schusterkugel in vielen Präparaten in der Tat der Fall war und so wurde die unmittelbare Beobachtung der Geißel im Moment der Reaktion ermöglicht.

Bei etwas stärkeren Lichtquellen, Nernstlampe mit Beleuchtungslinse oder auch den neuen sogenannten Halbwatt-Osramlampen von etwa 200 Normalkerzen, blieb die Reaktion jedoch meist aus. Bei noch höherer Intensität, Sonnen- oder Bogenlicht hingegen, trat ein neuer Umstand in Wirksamkeit.

Dieser zweite Punkt, der mir zustatten kam, ist die Erscheinung, daß die Purpurbakterien, wie ich an Hand ausgedehnter Versuche nachweisen konnte, ganz allgemein von bestimmten Lichtintensitäten an nicht mehr auf eine Verringerung der Bestrahlungsstärke, sondern nur auf weitere Erhöhung reagieren. An die Möglichkeit einer solchen Reaktion dachte bereits Rothert¹⁾; auch Benecke²⁾ spricht sich in seinem Bakterienbuche gelegentlich in diesem Sinne aus, ohne daß es aus seinen Ausführungen ersichtlich wäre, ob er diesen Stimmungswechsel nur vermutet, oder durch Versuche festgestellt hat. Im Einklang mit diesem Verhalten erfolgten bei den hohen Lichtintensitäten die Reaktionsbewegungen nicht beim Einschalten, sondern beim Ausschalten der Küvette aus dem Strahlengange. Hier ließ sich die Tätigkeit der Geißel dank der höheren Lichtintensität natürlich noch besser beobachten und sogar durch Momentphotographien festhalten.

Ich gehe nun zur Schilderung der Geißeltätigkeit über.

1) Rothert, Flora 1901, Bd. 88, S. 405.

2) Benecke, Bau und Leben der Bakterien, Leipzig (Teubner), 1912, S. 309.

b) Chromatium.

In der Ruhe erscheint die Geißel der Chromatien als eine rechtsläufige Schraube mit 1—2 Windungen (siehe Fig. 4). Bei der Bewegung ist aber statt ihrer nur ein eleganter Lichtschweif zu sehen, der hinter den Bakterien herzieht.

Die Bewegung der Geißel erfolgt, wie dies ja auch sonst die Regel ist (vgl. Reichert u. Úlehla a. a. O.), so schnell, daß man ihr gewöhnlich nicht mit den Augen zu folgen vermag und an ihrer Stelle nur ihren Schwingungsraum zu Gesicht bekommt. Dieser ist eine Rotationsfigur von genau kreisförmigem Querschnitte, da

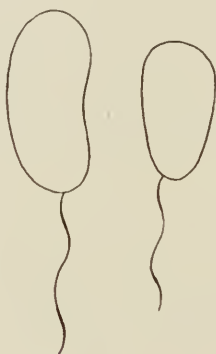


Fig. 4.

Chromatium Okeni mit rechts-gewundener ruhender Geißel. Diese ist bei dem rechten, unregelmäßig gestalteten Exemplare nicht genau polar inseriert.

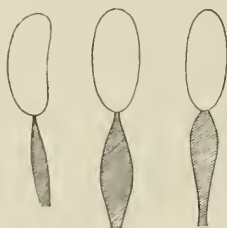


Fig. 5.

Der Schwingungsraum der Geißel von *C. Okenii*. Näheres im Text.

ihre Projektion in der Ebene des Gesichtsfeldes, während der Rotation des ganzen Organismus um seine Längsachse, stets die gleiche bleibt. Die Gestalt des Schwingungsraumes kann von Fall zu Fall etwas wechseln, hält sich aber meist in den durch die Fig. 5 angedeuteten Grenzen¹⁾.

1) Auf gelegentliche Abweichungen soll weder hier noch bei den Spirillen näher eingegangen und nur das typische Verhalten beim Geradeaus- und Rückwärts-Schwimmen geschildert werden. Auch auf eine nähere Erörterung der optischen Struktur des Schwingungsraumes, in dem man oft gewisse Lichtstreifen unterscheiden kann, und auf eine Diskussion ihrer Ursachen muß ich hier verzichten. Die von Úlehla a. a. O. gegebene Erklärung scheint mir nicht zuzutreffen.

Es liegt hier für die Bewegung ein verhältnismäßig einfacher Fall vor, der geradezu als klassisches Beispiel für die Bütschlische Vorstellung von der Tätigkeit schraubiger Geißeln gelten kann¹⁾. Bei gelegentlichen sehr langsamen Bewegungen, z. B. beim „Anfahren“ eines ruhenden Individuums, sieht man deutlich, daß die rechts gewundene Geißel von rechts nach links rotiert, und dadurch wie ein am Hinterende eines Schiffes befindlicher Propeller den Körper vorwärts treibt. Zur Bequemlichkeit des

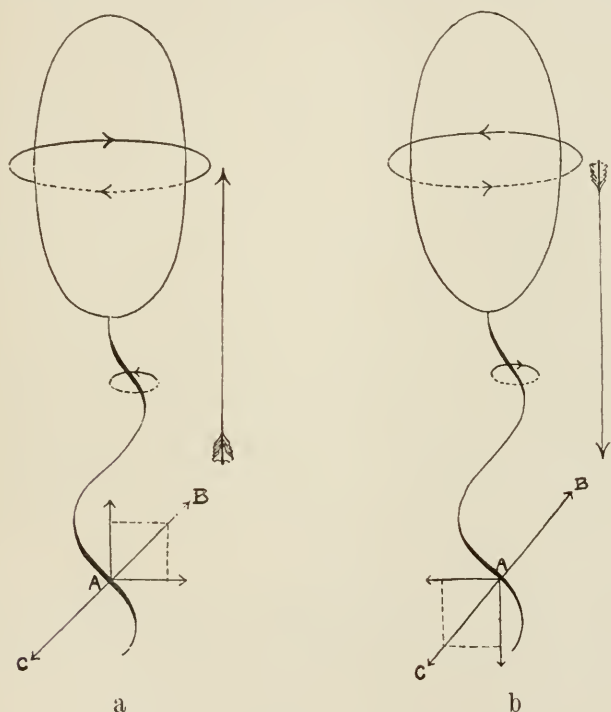


Fig. 6.

Darstellung der Bewegungsmechanik der Chromatien im Anschluß an Bütschlis Schema.

a = vorwärts, *b* = rückwärts schwimmend. Nähere Erklärung im Texte.

Lesers sei hier das Bütschlische Schema mit den für unseren Fall notwendigen Abänderungen wiederholt (Fig. 6). Es wird ein beliebiger Punkt *A* der Geißel bei seiner Bewegung mit einer Kraft, die durch die Linie *AC* dargestellt werde, gegen das umgebende Wasser drücken und somit einen Widerstand erfahren,

1) Bütschli, Die Protozoen in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. I, Abt. 2 (1889), S. 857.

der in entgegengesetzter Richtung wirksam wird und durch die Kraftlinie AB ausgedrückt werden kann; diese Kraftlinie läßt sich zerlegen in zwei Komponenten, von denen die erste eine Vorwärtsbewegung hervorruft, die zweite dagegen die Rotation des Körpers um seine Achse bewirken wird, und zwar, wie aus der Figur ersichtlich ist, in umgekehrter Richtung der Rotation der Geißel, also von links nach rechts.

Daß diese einfache Betrachtung der Mechanik der Geißelbewegung gerecht wird, beweist die Rotationsrichtung des Körpers, die in der Tat von links nach rechts vor sich geht. Sie erlaubt auch das Verhalten während der Rückwärtsbewegung vorauszusagen, und die direkte Beobachtung, die infolge der oben geschilderten Anordnung (Dunkelfeld, FeSO_4 -Küvette) leicht anzustellen war, stimmt damit in allen Punkten überein. Es erfolgt eine Änderung des Rotationssinnes der Geißelschraube, die unter ganz ähnlichen Erscheinungen abläuft, wie sie ein umgeschalteter Propeller zeigt: zunächst ein Ausklingen der ursprünglichen Bewegung, die hier in einem kleinen Bruchteil einer Sekunde geschieht, aber meist stetig verläuft, so daß man die Geißel während des verzögerten letzten Umganges erkennen kann, Stillstand für einen Augenblick und ebenso gleichmäßiges oder rascheres Anklingen der Bewegung in entgegengesetzter Richtung bis zur vollen Drehgeschwindigkeit. Damit geht ein Wechsel der Rotationsrichtung des Körpers unter ganz entsprechenden Phänomenen Hand in Hand (vgl. dazu Fig. 6b).

Die Bütschliche Vorstellung von der Tätigkeit der Geißel, die ich hier in allen wesentlichen, der unmittelbaren Beobachtung zugänglichen Punkten völlig bestätigt finde, ist in der Literatur mehrfach der Gegenstand kritischer Besprechung gewesen, auf die ich hier nur mit ganz kurzen Worten eingehen kann. Die Unsicherheit beginnt erst, wenn man nach der Art und Weise fragt, wie die Geißel ihre verwickelte Bewegung vermöge bestimmter Kontraktionen durchführt. Sie unterscheidet sich ja, wie bereits von Bütschli ausdrücklich betont wurde, von einem im Lager beweglichen Propeller dadurch, daß hier die Verbindung von Körper und Geißelschraube fest ist. Unter diesen Umständen ist ein Rotieren der Geißelschraube nur dadurch möglich, daß fortwährend die konvexen und konkaven Flanken der Schraube gleichsinnig um sie herumwandern. Demgemäß stellte sich Bütschli vor, daß eine am Geißelstrange schraubig verlaufende Linie größter Kontraktion

allmählich um den Geißelkörper rotiert. Man kann sich z. B. die Geißel aus einer Zahl von Fibrillen zusammengedreht denken, ähnlich einem Kabel. Lassen wir in Gedanken eines der elastischen Elemente, die es zusammensetzen, sich kontrahieren, so wird das zuvor gestreckte Kabel die Gestalt einer Schraube annehmen, und es ist ohne weiteres einleuchtend, daß die Weite und Steilheit ihrer Windungen vor allem abhängig sind erstens von der Größe der Kontraktion, zweitens von dem Ausmaße der Torsion der Elemente im Kabel. Nehmen wir nun an, daß sich alle Elemente nacheinander in rhythmischer Folge kontrahieren und wieder ausdehnen, so wird die Kabelschraube rotieren und muß dabei die gleichen Erscheinungen zeigen, wie wir sie bei den Geißelschrauben der Chromatien erblicken. Es ließe sich also auf diesem Wege ein Modell der Gesamtbewegung der Geißel konstruieren, womit allerdings nicht bewiesen ist, daß nun der Geißel genau der gleiche Mechanismus innewohnt. Jedenfalls aber erscheint mir diese Vorstellung die einfachste und durchsichtigste, die sich für eine Bewegung vom Typus der *Chromatium*-Geißel denken läßt. Die Tatsache, daß auch die ruhende Geißel die Gestalt der Schraube bewahrt und sich nicht zu einem geraden Strange streckt, spricht nicht gegen diese Auffassung, sondern beweist nur das Vorhandensein irgendwelcher Einrichtungen, die auch im Zustande der Ruhe bestimmte Spannungen aufrecht erhalten. Ein solcher Erfolg läßt sich auch an einem mechanischen Modelle erreichen.

Indem ich hier noch einen Schritt weitergehe als Bütschli und eine Kabelstruktur der Geißel supponiere, erhält die Abstraktion vom „Herumwandern der Kontraktionslinie“, eine konkrete Unterlage. Das „Wandern“ käme eben nur dadurch zustande, daß sich eine der Fibrillen nach der anderen der Länge nach kontrahiert. Diese Vorstellung läßt es zunächst noch unentschieden, ob die Kontraktion im gleichen Zeiteilchen die ganze Länge der Fibrille ergreift, oder ob eine „Kontraktionswelle“ sie allmählich durchläuft. Für die Chromatien würde wohl der erste Fall zutreffen, da, wenn überhaupt an der Geißel Bewegung zu sehen war, sie stets in ihrer ganzen Länge erfolgte. Im Gegensatz dazu beschreibt Reichert Beobachtungen an Spirillengeißeln, an denen er beim Ausklingen der Bewegung die Kontraktionswelle sich von der Anheftungstelle der Geißel spitzwärts fort-pflanzen sah. Wie man erkennt, lassen sich beide Modalitäten

ohne Schwierigkeit unter die entwickelte Vorstellung einbeziehen¹⁾.

Daß der Schwingungsraum nicht rein zylindrisch, sondern in der Mitte meist mehr oder weniger aufgetrieben ist, hängt in erster Linie damit zusammen, daß zum mindesten das dem Körper genäherte Ende der Geißelschraube sich nicht auf einer Zylinder-, sondern Kegelfläche befindet, deren Scheitel der Insertionspunkt ist.

Wenn ich für den vorliegenden Fall mich ganz wie Reichert durchaus auf den Boden der Bütschlischen Theorie stelle, so soll damit nicht ohne weiteres behauptet werden, daß nun allen anderen Geißelbewegungen ähnliche Verhältnisse zugrunde liegen sollten, was übrigens auch meines Wissens Bütschli nicht vorausgesetzt hat.

In der Annahme von einzelnen Fibrillen als Elementen der Geißel werden wir durch die bekannte Tatsache unterstützt, daß die in der Bewegung einheitliche polare „Geißel“ mancher Bakterien, z. B. der Spirillen, sich aus zahlreichen Einzelgeißeln zusammensetzt, die sich nur unter besonderen Bedingungen entfalten. Das geschieht in dem einen Falle leichter und häufiger, im anderen viel seltener. Es wird einige Seiten später von dieser Erscheinung bei den Thiospirillen die Rede sein, bei denen eine teilweise Zerlegung des Gesamtsystems in 2—4 Teilsysteme im Dunkelfelde leicht zu beobachten ist. Daß auch die Chromatiengeißeln in Wirklichkeit einen Schopf darstellen, vermutet auch Kolkwitz (a. a. O.). Jedenfalls ist aber der Zusammenhalt der Teile dann ein viel innigerer als bei jenen; denn niemals ist mir unter Zehntausenden von Exemplaren eines mit entfaltetem Schopfe im Dunkelfelde zu Gesicht gekommen. Hingegen sei erwähnt, daß ich gelegentlich in nach Löffler gefärbten Präparaten verschiedenen Datums Andeutungen einer Schopfbildung aus zahlreichen feinen Elementen beobachtete, während sich in vielen anderen die Geißel als dicker, einheitlicher Strang präsentierte. Doch habe ich keine erneuten Färbungen, die auf weitere Klärung der Verhältnisse abzielten, unternommen²⁾.

1) Auf eine ausgedehntere Diskussion des Gegenstandes, unter Berücksichtigung der weiteren Momente, die Reichert für die Theorie der Bewegung von Schraubengeißeln beibringt, mich einzulassen, muß ich hier aus Raumangel verzichten und verweise den Leser auf Seite 46 u. ff. der Abhandlung dieses Autors. Ich will aber jedenfalls nicht unterlassen zu bemerken, daß außer der oben entwickelten Vorstellung des tordierten Kabels auch andere mechanische Modelle denkbar sind, die den unmittelbar zu beobachtenden Erscheinungen gerecht werden.

2) Vgl. dazu auch Bütschli, 1902, a. a. O. S. 54/55.

Wir kehren nach diesen Erörterungen wieder zur tätigen Geißel zurück. Ihre Rotationsgeschwindigkeit ist unter normalen Umständen überraschend hoch. Momentaufnahmen der bewegten Geißel, die nur $\frac{1}{25}$ Sek. belichtet waren, zeigten den Schwingungsraum genau so vollständig ausgebildet, wie die Betrachtung mit dem Auge. D. h. also, daß während dieser Zeit mindestens ein voller Umgang von der Geißel beschrieben wurde. Bei der Rückwärtsbewegung des Bakteriums kann der Schwingungsraum in seinen Ausmaßen ein wenig von dem zuvor bei normaler Bewegung beschriebenen abweichen, doch sind die Abweichungen nicht wesentlicher Natur und bleiben innerhalb der Grenzen der Variationen, die man auch bei einer größeren Zahl von normal schwimmenden Individuen beobachten kann. Die Abweichung verläuft dann stets in dem Sinne, daß der größte Durchmesser der Rotationsfigur sich noch ein wenig vergrößert und etwas näher an den Körper rückt. Es ist im Augenblicke kaum zu entscheiden, ob dies durch innere (im veränderten Kontraktionsmodus der Geißel liegende) Faktoren bedingt ist, oder bereits dadurch zustande kommt, daß die elastische Geißel das eine Mal nachfolgend im Strömungsschatten des vorausgeschobenen Körpers liegt, den sie das andere Mal beim Rückwärtsschwimmen mit vorausgehender Geißel entbehrt. —

Die Rückkehr zur normalen Bewegung vollzieht sich in ganz analoger Weise in umgekehrtem Sinne.

Wir gehen nun zur Schilderung der Geißeltätigkeit des *Thiospirillum* über.

c) *Thiospirillum*.

Die zahlreichen Einzelgeißeln dieses Bakteriums sind, wie schon in früheren Abschnitten ausgeführt wurde, während der normalen Bewegung zu einem Schopfe vereint, der auch an ruhenden Exemplaren als einheitliches Ganzes sichtbar werden kann. Er stellt sich dann, im Gegensatze zu den Chromatien, als eine nur kurze Schraubenwindung, etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ eines vollen Umganges dar, wie dies aus Fig. 1 ersichtlich ist. Bei genauer Verfolgung der Windung durch die Mikrometerschraube kann man feststellen, daß sie — wie bei den Chromatien — rechtsläufig im Sinne der Botaniker ist, während ja der schraubig gewundene Körper selbst den entgegengesetzten Windungssinn aufweist. Dabei stellt die Geißel nicht etwa die unmittelbare Fortsetzung der Körperschraube (über einen Umkehrpunkt) dar; denn der Durchmesser ihres

Schraubenumganges ist meist größer als beim Körper. Ihre Windungen liegen nicht auf einer zylindrischen Fläche, sondern auf dem Mantel eines kegelähnlichen Körpers, dessen Spitze der Insertionspunkt der Geißel ist. Während, abgesehen von der Änderung der Rotationsrichtung, die Geißel der Chromatien keine große Verschiedenheit zeigte, mochte sie vorangehen oder dem Körper nachfolgen, sind hier die Bilder des Schwingungsraumes wesentlich voneinander verschieden. Wir betrachten zunächst die Bewegung mit hinten befindlicher Geißel. Der Schwingungsraum kann dabei dem vom *Chromatium* her bekannten ähneln, ist jedoch meist glockenförmig und kann sich sogar bis zur Form einer flachen Schale öffnen. (Vgl. Fig. 7 *a—c*). Man gewinnt den Eindruck, als ob dies hauptsächlich durch Veränderung der Krümmung vor allem in einer basalen Zone der Geißel erreicht würde, die sich durch be-

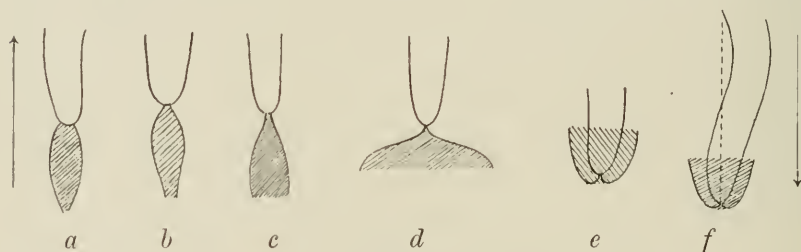


Fig. 7.

Thiospirillum jenense. Schwingungsraum der tätigen Geißel; *a—d* = von Exemplaren mit der Geißel am hinteren, *e* u. *f* = von solchen mit der Geißel am vorderen Ende. Die punktierte Linie in *f* ist die ideale Achse der Körperschraube. Näheres im Texte.

sondere Biegsamkeit auszeichnete. Doch wollen wir auf solche Einzelheiten hier keinen Wert legen. In allen Fällen rotiert, wie bei *Chromatium* die rechtsläufige Schraube von rechts nach links und setzt die damit gewonnene Längskomponente in ein Vorwärtsschieben des Körpers um. Dazu tritt die Querkomponente, die die Rotation des Körpers von links nach rechts zur Folge hat. Da dieser nun Schraubengestalt besitzt, so resultiert seine Bewegung in einer Schraubenbahn um die ideale Achse ohne weiteres. Man erkennt nunmehr, daß der Drehungssinn der Körperschraube nicht beliebig sein kann, sondern daß er in einer ganz bestimmten, einfachen mechanischen Beziehung zur Rotationsrichtung der Geißelschraube steht und die zunächst überraschende Gegensätzlichkeit: dort Linksschraube, hier Rechtsschraube ihren guten Grund hat. Diese Einsicht läßt zugleich den ökologischen Wert der

Schraubengestalt tiefer erfassen. Denken wir uns einmal die Windungen der Körperschraube abgerollt und zu einem geraden Stäbchen ausgestreckt. Dieses würde eine riesige Längsausdehnung haben und die Länge der Schraube noch bedeutend übertreffen. Nun liegt es auf der Hand, daß die Stetigkeit der Bewegungsbahn bei hinten befindlicher Geißel in solchem Falle nur mit größerem Kraftaufwande zu erreichen wäre, daß vor allem minimale Abweichungen der Geißelinsertion vom genauen Pol sich recht störend bemerkbar machen könnten, ganz abgesehen davon, daß die unverhältnismäßige Körperlänge schon an sich nicht gerade sehr vorteilhaft erscheint. Es mag sein, daß gerade solche ökologischen Momente zu dem phylogenetischen Übergange der Stäbchenform in die Spirillenform geführt haben. Sehen wir aber die Spirillenform unter diesem Gesichtspunkte einer ökologischen Vervollkommenung an, so ergeben sich ohne weiteres Konsequenzen für die systematische Wertung der Spirillengestalt, und es ist nur natürlich, anzunehmen, daß sie sich mehrmals unabhängig voneinander in den verschiedensten Bakteriengruppen entwickelt habe.

Wir kehren von dieser kleinen Abschweifung zur Besprechung der Geißeltätigkeit der Thiospirillen zurück und haben jetzt die Bewegung bei vorn befindlicher Geißel zu erörtern. Hier ergibt sich nun ein prinzipieller, sehr interessanter Unterschied zu den Chromatien: die Geißel kehrt ihre Rotationsrichtung zwar auch wie dort um, aber sie verhält sich dabei ganz anders: Sie wird nicht dem Körper vorangetragen, sondern ist über ihn nach rückwärts gebogen und beschreibt um die Körperspitze einen glockenartigen Schwingungsraum (Fig. 7e u. f). Der Übergang von der einen zur anderen Tätigkeit läßt sich am besten studieren, wenn man ein Exemplar beobachten kann, das sich mit seinem geißellosen Ende in ein Detritushäufchen festgefahren hat und für eine Weile weder vorwärts noch rückwärts kann, jeden Lichtreiz aber, der ihm durch geeignete Handhabung der Eisensulfatküvette beigebracht wird, durch prompte Änderung der Geißelbewegung beantwortet. Nimmt man ein solches Exemplar, das seine Geißel zunächst als Hintergeißel betätigen mag, aufs Korn und verfolgt genau sein Verhalten bei der Reizung, so sieht man in der Regel nichts von einer Verlangsamung der Bewegung wie beim *Chromatium*, sondern mit einem Rucke springt der eine Lichtraum in den anderen über, eine Erscheinung, die eine verblüffende Ähnlichkeit mit dem „Überschnappen“ eines Regenschirms hat. Dies geht so unmittelbar

und rasch vor sich, daß die Geißel meist nicht einmal für einen Augenblick sichtbar wird, wie dies oben für *Chromatium* angegeben wurde. An der Bewegung kleiner, von dem Geißelwirbel mitgerissener Partikelchen kann man aber erkennen, daß die Rotationsrichtung der Geißel gegen vorher umgekehrt ist, daß sie also von links nach rechts erfolgt. Durch die Rückwärtsbiegung der Geißel wird ihr Windungssinn nicht geändert, wie man sich an einem Modell klar machen möge. Die mechanischen Folgen sind die gleichen wie bei der Rotationsumkehr der *Chromatium*-Geißel, es wird also die zu beobachtende Umkehr des Körpers sowohl in der Richtung der Fortbewegung als der Rotation um die Achse ohne weitere Diskussion verständlich.

Die Schwingungsfigur kann symmetrisch zum Körperende des Spirillum liegen, aber auch dagegen geneigt sein, und dies stets so, daß die Achse des Schwingungsraumes mit der idealen Achse der Körperschraube zusammenfällt (Fig. 7 f).

Wie nun schon mehrfach angeführt wurde, bleibt dieser Zustand der Geißelbewegung normalerweise erhalten, bis ein neuer Reiz, z. B. ein Lichtreiz der gleichen Stärke den „Regenschirm“ der Rotationsfigur zu erneutem „Überschnappen“ führt, das sich in umgekehrter Richtung, in seinen Einzelheiten aber prinzipiell dem soeben geschilderten Vorgange analog, abspielt. Es ist ein äußerst vergnüglicher Anblick, ein solches festgefahrener Spirillum in seiner Geißeltätigkeit zu beobachten, und man wird nicht müde, das Tierchen immer wieder von neuem zu „reizen“ und den Lichtschirm der Geißel bald vorwärts bald rückwärts klappen zu lassen, bis es schließlich, durch das ständige Hin- und Her-rütteln in seinem Hemmnis gelockert, sich mit kräftigem Rucke befreit und anmutig von dannen schraubt.

Aus dieser Schilderung geht schon ohne weiteres die Tatsache hervor, daß die Rückwärtsbewegung der Geißel mit dem Einschlagen eines ganz bestimmten Rotationssinns untrennbar verknüpft ist und nicht etwa als passive Folge ihrer Weichheit und der Vorwärtsbewegung des Körpers aufzufassen ist. Sie ist auch immer im Momente der Reaktion schon da, in dem Augenblicke, der der Rückwärtsbewegung des Körpers vorausgeht, und stellt sich, wie wir sahen, bei ganz unbeweglichen, festsitzenden Exemplaren mit der gleichen Promptheit ein.

Nachdem die Geißeltätigkeit in ihren prinzipiellen Punkten genügend klar gelegt wurde, bleibt uns noch übrig, einige weniger wichtige Dinge in aller Kürze zur Sprache zu bringen.

Das ist zunächst die Tatsache, daß beim freien Schwimmen der Insertionspunkt der Geißel, als am Ende einer Schraube sitzend, selbst in einer Schraubenlinie vorwärts bewegt wird und die Rotationsfigur schon aus diesem Grunde eine etwas kompliziertere Gestaltung annehmen kann, als bei den Chromatien. Dazu kommt die Tatsache, daß die Geißeln nicht unmittelbar der gleichen Stelle entspringen, sondern ihre Anheftungspunkte, sc. die Anheftungspunkte der Teilschöpfe, einen deutlichen, wenn auch kleinen Abstand haben. Ferner ist zu erwähnen, daß das geißeltragende Ende des Spirillums, mag es sich nun hinten, mag es sich vorn befinden, — besonders aber im letzten Falle, ein deutliches „Vibrieren“ erkennen läßt, von dem ja schon oben gelegentlich die Rede war. All diese Dinge wirken zusammen, um die räumliche Struktur des Schwingungsraumes zu verwickeln und gelegentlich im Dunkelfelde Lichterscheinungen hervorzurufen, die in den hier gegebenen Figuren nicht zur Geltung kommen und auch nicht im einzelnen beschrieben werden sollen.

Jedenfalls ist es verständlich, daß die einfachsten Schwingungsräume bei Exemplaren zur Beobachtung kommen, die sich völlig festgefahren haben, nur mit kurzen, nicht federnden Stückchen heraussehen und ihren Körper nicht rütteln und rühren können. Ebenso leuchtet es ein, daß durch die Tätigkeit der Geißel die allerheftigsten Erschütterungen und Vibrationen des Körpers ausgelöst werden, wenn er zwar im allgemeinen freiliegt, aber durch ein Hemmnis an der wirklichen Fortbewegung verhindert wird, etwa durch Festkleben mit dem Vorderende am Objektträger. Beginnt ein bis dahin ganz ruhig liegendes Individuum seine Geißeltätigkeit und damit eine heftige Vibration des Geißelendes, ohne daß das Spirillum zunächst vom Flecke kommt, so wird der Beschauer unwillkürlich an ein Kraftfahrzeug erinnert, das, angekurbelt, noch am Orte verharret und durch und durch unter den Stößen des Motors erzittert.

Mit einem Worte sei auch noch die Beobachtung erwähnt, daß die Geißeln nicht zwangsläufig immer nur als geschlossener Schopf schlagen müssen. Fig. 8 *a—d* (S. 558) mögen als Beispiel dafür dienen, daß unter Umständen dies nur ein Teil tut, während die übrigen ruhen, oder auch ein Teilbündel unregelmäßige Zuckungen und Bewegungen ausführt. Aber dies sind Störungen, die unter normalen Umständen nicht zu beobachten sind.

Von einigem Interesse ist schließlich noch das Verhalten von solchen im Stadium der Teilung begriffenen Exemplaren, die bereits einen zweiten Geißelschopf am Gegenpole entwickelt haben. Dann sind in der Regel beide Geißelsysteme in Tätigkeit: und zwar entweder „parallel“ oder „entgegengesetzt“ geschaltet. Im ersten Falle schiebt das eine System, während das andere zieht, im zweiten Falle schieben beide gegeneinander oder ziehen auseinander. Der erste Fall ist wohl am häufigsten zu beobachten. Bei Reizungen können dann beide Geißeln gleichzeitig umklappen und so das Exemplar zu entgegengesetzter Schwimmrichtung bringen. Wird aus irgend welchen Gründen nur das eine System umgeschaltet, so kann es geschehen, daß nunmehr das als zweiter Fall angedeutete Phänomen zustande kommt, wobei es, besonders wenn beide Geißeln gegeneinander zustoßen, erklärlicherweise wieder zu heftigen Erschütterungen und unregelmäßigen Bewegungen kommen kann.



Fig. 8. *Thiospirillum jenense*.

a = nur ein Teilschopf des Geißelsystemes in Tätigkeit. *b—d* = neben dem normalen Schwingungsraum tritt noch ein sekundärer auf; *c* u. *d* = dasselbe Exemplar in verschiedenen Lagen.

Gewöhnlich aber pflegt, wenn das eine System eine Umschaltung erfährt, das andere nach 1—2 Sekunden zu folgen. Erst wenn die Trennung der Tochterindividuen unmittelbar bevorsteht, ist stets eine weitergehende Unabhängigkeit der Geißelsysteme festzustellen.

VII. Näheres über die Beantwortung von Lichtreizen.

Nachdem in den vorhergehenden Abschnitten die nötigen Angaben über die Bewegungsweise im allgemeinen niedergelegt sind und die Bewegung selbst auf das Verhalten der Geißel zurückgeführt wurde, können wir nunmehr zur näheren Besprechung einiger Seiten der Lichtreizbarkeit übergehen.

a) Abhängigkeit des Reaktionsausfalles von Veränderungen des Reizmittels.

Wie schon beiläufig im vorangegangenen Kapitel zur Sprache kam, spielt die Intensität des die Organismen treffenden Lichtes für den Ausfall der Reaktion eine bestimmende Rolle. Während bei schwachen Intensitäten eine Verminderung der Intensität zur Reaktion führt, eine Vermehrung um den gleichen Betrag aber gänzlich erfolglos bleibt, gilt für hohe Intensitäten gerade das Umgekehrte. So trat, um ein konkretes Beispiel anzuführen, in einem bestimmten Falle die Umkehr der Bewegung zwar gut bei allen Exemplaren ein, wenn die Beleuchtungsstärke von 20 auf 10 MK herabgesetzt wurde, blieb aber völlig aus, wenn statt dessen der umgekehrte Sprung von 10 auf 20 MK herbeigeführt wurde. Wurde aber als Ausgangswert eine Beleuchtungsstärke von 1000 MK gewählt, so erfolgte die Umkehr nicht, wenn man sie auf die Hälfte herabsetzte (1000 MK : 500 MK), sondern wenn man sie z. B. um das Doppelte erhöhte (also 1000 MK auf 2000 MK).

Es liegt hier also ein sogenannter Stimmungswechsel vor, wie er von vielen analogen Fällen her bekannt ist und der deshalb auch nicht besonders überrascht.

Zur Herbeiführung ausgiebiger Reaktionen ist es nun keineswegs nötig, stets so große Sprünge anzuwenden. Wie schon Engelmann betonte, reichen oft schon kleine Abstufungen aus, um die Reaktion herbeizuführen. So genügte es z. B. bereits, wie ich feststellte, die Beleuchtungsstärke von 20 MK auf 18 MK herabzusetzen, um bei zahlreichen Exemplaren eines bestimmten Präparates ausgiebige Reaktion eintreten zu lassen, hingegen war die gleiche prozentuale Abstufung bei zehnmal höherer Intensität, also 200 MK : 180 MK, nicht imstande, irgend eine Reaktion im selben Präparate herbeizuführen, vielmehr mußte hier der Sprung vergrößert werden. Bei einem Verhältnis von 200 : 150 (also einem Abfall von 25 %) erfolgte sie bei etwa der Hälfte der Exemplare. Würde man diesen Wert der Abstufung als Schwellenwert für jenes Präparat und die gewählte Intensitätslage (200 MK) bezeichnen und mit dem entsprechenden bei der niederen Intensitätslage von 20 MK vergleichen, so ergäbe sich die Tatsache, daß die Reizschwelle bei dieser und bei jener Intensität wesentlich verschieden sei: hier 10 %, dort 25 % Unterschied zwischen den angewandten Beleuchtungsstärken, so daß das Webersche Gesetz für Unter-

schiedsempfindlichkeit innerhalb des verglichenen Bereiches keine Gültigkeit habe. Je höher man die Ausgangsintensität wählt, um so größer fällt der Prozentwert aus, um den man sie verringern muß, damit die Reaktion eintritt. Ich will mir die Anführung ausgedehnten Zahlenmaterials und seine Diskussion für eine spätere Gelegenheit vorbehalten und möchte hier nur darauf hinweisen, daß diese Eigentümlichkeit mit dem oben beschriebenen Stimmungswechsel in enger Beziehung steht. Denn wenn schließlich bei weiterer Erhöhung der Intensität ein Punkt erreicht wird, bei dem auf sehr ausgiebige Verdunkelung überhaupt keine Reaktion mehr eintritt, so sind ja durchaus Zwischenlagen zu erwarten, bei denen ein Reizerfolg wenigstens bei größeren Sprüngen zu beobachten ist. Nur läßt sich der spezielle Verlauf der Kurve dieses Abfalles natürlich nicht ohne weiteres von vornherein übersehen.

Neben dem Werte des Abfalles ist für den Eintritt der Reaktion aber auch unter allen Umständen erforderlich, daß er innerhalb einer bestimmten Zeitspanne verwirklicht wird, die sich in ziemlich kleinen Größenordnungen bewegt. Schon Engelmann hat ja betont, daß die Verdunkelung plötzlich vor sich gehen muß. Es kommt also auf das Lichtgefälle an. Versuche zeigten nun, daß es dabei nicht notwendig ist, daß dieses — bildlich gesprochen — nun ganz senkrecht abfallen muß, also die hohe Lichtintensität in unstetigem Sprunge in die niedere übergehen muß, sondern daß bereits eine gewisse „Steilheit“ des Gefälles ausreicht. So trat eine Reaktion, um auch hier ein konkretes Beispiel herauszugreifen, auch dann ein, wenn im bestimmten Präparate zwischen einer Ausgangsbeleuchtung von 100 MK und der Endbeleuchtung von 20 MK 2—3 Sekunden lagen, während der die Helligkeit allmählich und stetig abnahm.

Während es sich hier um ein zeitliches Lichtgefälle handelt, wo alle Punkte der vom Organismus durchschrittenen Bahn gleichmäßig von der abnehmenden Helligkeit getroffen werden, könnte man auch ein räumliches Lichtgefälle unterscheiden, bei dem die Abstufung der Helligkeit sich auf die einzelnen Punkte der Bahnlinie bezieht, die nacheinander von dem Organismus durchlaufen werden. Es leuchtet hier sofort ein, daß *ceteris paribus* die Reaktion des Organismus auch eine Funktion seiner Schwimgeschwindigkeit ist, da das räumliche Gefälle für ihn ja durch die Bewegung in ein zeitliches verwandelt wird, und zwar in ein um so steileres, je rascher er schwimmt.

Als weiterer Faktor für den Reizerfolg ist ferner die Dauer der Beleuchtungsänderung zu nennen. Man kann sich z. B. ganz leicht davon überzeugen, daß sehr weitgehende Verdunkelungen nicht zur Reaktion führen, wenn sie nur ganz kurze Zeit, z. B. $\frac{1}{10}$ oder $\frac{1}{20}$ Sekunde betragen. Ganz spurlos geht die Beschattung aber auch hier nicht vorüber, wie sich zeigt, wenn man sie in kurzen Abständen wiederholt. Dann treten Reaktionen auf, ein Zeichen dafür, daß jene kürzeren Verdunkelungen auch perzipiert und bis zum endgültigen Reizerfolge summiert werden.

Schon aus der kurzen Andeutung dieser Faktoren, die natürlich auch für andere Purpurbakterien gelten, geht hervor, daß den Reaktionen zugrunde liegende Gesetzmäßigkeiten sich nicht so bequem auf eine analytische Formel bringen lassen, wie dies für die phototropischen Vorgänge der höheren Pflanzen der Fall ist, wenngleich fraglos gewisse Parallelen bestehen; Verhältnisse, auf die ich anderen Orts noch zurückzukommen gedenke.

b) Ansammlung in der Lichtfalle.

Seit Engelmann hat man die einseitige Reizbeantwortung der Purpurbakterien, innerhalb der beim Mikroskopieren üblichen Lichtintensitäten nur auf Verdunkelung zu reagieren, zur Herstellung einer sogenannten Lichtfalle benützt, eines kleinen, heller beleuchteten Fleckes im Präparate, wo sich die Mehrzahl der Purpurbakterien ansammelt. Man pflegt ihn für grobe Demonstrationsversuche durch Auflegen von Schablonen herzustellen, will man aber die Ansammlung unter dem Mikroskope und das Benehmen der Organismen beim Durchkreuzen des hellen Raumes verfolgen, so muß man einen entsprechenden Lichtfleck in das Gesichtsfeld projizieren. Dies geschieht gewöhnlich in der Weise, daß man mit Hilfe des Abbeschen Kondensors das verkleinerte Bild eines Loches in einem Stanniolblatte oder schwarzen Papiere in dem Gesichtsfelde entwirft. Da der gewöhnliche Abbesche Kondensor chromatisch und sphärisch nicht soweit korrigiert ist, wie dies zur Erzeugung scharfer Bilder nötig ist, und es mir besonders für einige spätere Versuche gerade auf eine ganz scharfe Trennungslinie zwischen Hell und Dunkel ankam, so benutzte ich als projizierendes System ein Mikroskopobjektiv.

Es eignet sich prinzipiell jedes gut korrigierte, schwächere Achromat (Zeiß A, Winkel 3, Leitz 3 usw.). Die Apochromate sind für sich allein bekanntlich noch mit chromatischen Fehlern behaftet, die erst durch das Okular korrigiert werden, das ja hier

fortfällt, und sind deshalb nicht zu empfehlen. Am zweckmäßigsten erwies sich das von Zeiß früher (für Dunkelfeldbeobachtung mit zentraler Abblendung im Objektiv) konstruierte „Spezialobjektiv“, das sich in seiner Fassung bequem zentrieren läßt. Das „Loch im Stanniol“ ersetzte ich durch den zu einem kleinen Spektralapparate gehörigen Spaltkopfe, dessen Spaltbreite und -höhe bis zur Fläche eines halben Quadratzentimeters hinauf durch Stellschrauben beliebig regulierbar war. Der Spaltkopf wurde auf das Stativ eines alten Präpariermikroskopes mit grober Einstellung montiert und etwa 20—25 cm vom Mikroskope entfernt aufgestellt. Einige Zentimeter vor dem Spalte konnte auf der anderen Seite eine Mattscheibe angebracht werden. Der Apparat wurde gewöhnlich an den vorderen Ausschnitt eines Dunkelkastens gestellt, in dem sich das Mikroskop befand, und der Spalt durch Tageslicht oder durch eine Auerlampe mit hängendem Brenner beleuchtet. Der Zwischenraum zwischen dem Rande der ansehnlichen vorderen Öffnung des Dunkelkastens und dem Spaltkopfe konnte nach Bedarf verringert werden. Ihn und damit jedes Nebenlicht ganz auszuschalten war nicht immer angebracht, da die Organismen auch außerhalb des Spaltbildes sichtbar bleiben sollten, dort also nicht völlige Finsternis herrschen durfte. Nur mußte zweckmäßig alles von oben und seitlich auf das Präparat fallende Licht vermieden werden. Die Größe des Spaltbildes ließ sich einmal mit Hilfe der Stellschrauben am Spaltkopfe selbst, dann aber durch die Veränderung der Entfernung vom projizierenden Systeme und schließlich durch die am genannten Objektiv angebrachte Vorrichtung zur Veränderung seiner Brennweite regulieren. So war ich imstande, für jede Vergrößerung ein angemessenes Lichtrechteck im Gesichtsfelde herzustellen, dessen Grenzen scharf genug waren, um auch eine Beobachtung mit starken Systemen auszuhalten. Die gewöhnliche Konstruktion der Mikroskopspiegel (mit dem spiegelnden Belage auf der Rückseite) bringt es mit sich, daß infolge der Reflexionserscheinungen an der vordern Grenzfläche außer dem Hauptbilde noch mindestens zwei Nebenbilder von bemerkbarer Helligkeit entstehen, die sich mit jenem nur teilweise decken und mit den Rändern darüber hinausgreifen. Für manche Zwecke war dies Verhalten ganz erwünscht; ermöglichte es doch, die Bakterien außerhalb des stark erleuchteten Rechtecks noch eine Strecke weit in verhältnismäßig günstiger Beleuchtung zu beobachten. Sollte aber dieser Streifen geringer Helligkeit ganz ausgeschaltet und das Bild des Lichtspalts unmittelbar von tiefem

Schatten umgeben werden, so war es nur nötig, den Spiegel durch ein total reflektierendes Prisma zu ersetzen.

Zunächst wurde mit ziemlich schwachen Vergrößerungen gearbeitet; denn die Vorrichtung sollte fürs erste dazu dienen, das Verhalten der Spirillen gegenüber der Lichtfalle zu demonstrieren.

Es war dabei wünschenswert, daß sich nicht allzu viele Individuen im Präparate befanden. Daß dies frei von störenden Detrituspartikeln sein mußte, braucht wohl kaum erst betont zu werden.

Als Form des Lichtraums bewährte sich vor allem ein schmales Rechteck, dessen Längsseiten parallel der Tischkante liefen (Fig. 9). Zur Beobachtung eigneten sich besonders jene Exemplare, deren Bahnen den Lichtstreifen nahezu senkrecht durchquerten. Kam

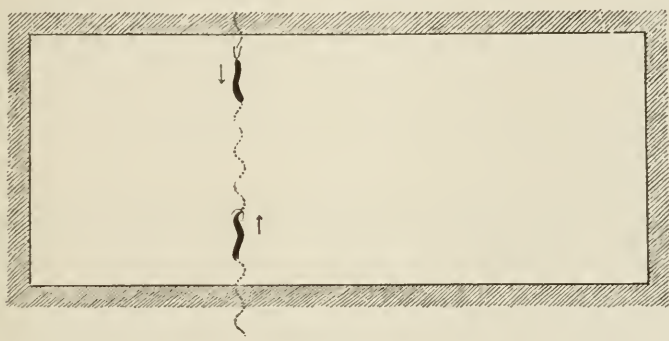


Fig. 9.

Ein *Thiospirillum* in der Lichtfalle, das sich beständig in seiner Schraubenbahn zwischen der oberen und unteren Grenzlinie bewegt. Vergleichen den Text.

ein solches Exemplar aus der Dunkelheit geschwommen, so trat es ohne jede Störung in den Lichtstreifen ein, durchschwamm ihn und tauchte in den jenseitigen Schatten. Sofort wurde die Schwimmrichtung geändert, und das Spirillum schraubte sich zurück.

In Präparaten, wo optimale Bedingungen herrschten und die Spirillen in sehr gleichmäßigen und steten Bahnen schwammen, ohne durch spontane Umkehr und gelegentliche Zuckungen zu stören — und von solchen Präparaten soll in den kommenden Abschnitten stets nur die Rede sein — fiel die Ruhe und Gleichmäßigkeit der Umkehr noch mehr auf als beim Verdunkeln des ganzen Feldes mit der Blende usw. (S. 542). Bisweilen konnte die Illusion hervorgerufen werden, als wäre die Bahn, die es bei seiner Hinfahrt ins Wasser gebohrt hatte, durch geheimnisvolle Kräfte offen gehalten

und die Rückkehr erfolge nun in den gleichen Windungen, ganz so wie man einen Korkzieher aus seinem Bohrloche herauswindet. So durchmaß es den Lichtkanal von neuem, um den diesseitigen Rand an der gleichen Stelle zu erreichen, an der es ihn zum ersten Male bei der Herfahrt überschritten hatte. Nun erfolgte wieder die Umkehr, und so ging das Spiel fort. Waren sehr viele Spirillen anwesend, so stießen sie leicht zusammen und erlitten dadurch Ablenkungen aus ihrer geradlinigen Bahn. Gelegentlich kommen solche kleinen Unregelmäßigkeiten auch beim Umkehren oder mitten im Laufe aus unkontrollierbaren Gründen vor. Immerhin ist es ein Leichtes, in geeigneten Präparaten etwa 50 Hin- und Herfahrten zu beobachten, ohne daß man an der Stellung des Präparates oder des Spaltbildes das geringste ändert. Einmal machte ich mir das Vergnügen, über 100 Durchquerungsfahrten abzuzählen. Hier waren allerdings keine störenden anderen Exemplare in der Nähe, und die Bahnrichtung verlief anfangs genau senkrecht zum Lichtkanal, der etwa die fünf- bis sechsfache Breite des Versuchsobjektes (also 250—300 μ) haben mochte.

Die Geschwindigkeit, mit der sich in einem Präparate die Exemplare ansammeln, hängt, wie man nach der vorausgehenden Schilderung ohne weiteres verstehen wird, unter sonst gleichen anderen Bedingungen von der Stetigkeit und Geradlinigkeit der Bahnen ab. Die Bakterien sind ja nicht immer so richtungsstet, wie oben geschildert, sondern können sich auch in unregelmäßigen krummen Linien umhertummeln. (Die Ursachen dieser Verschiedenheit habe ich nicht weiter zu ergründen versucht).

Je unregelmäßiger nun ihre Bahn auf dem Objektträger, desto größer wird natürlich die Wahrscheinlichkeit, schließlich über kurz oder lang auch den Lichtstreifen zu durchqueren und sich in ihm zu fangen. Wären hingegen in einem Idealfalle die Bahnlinien ganz gerade, und erfolgte auch die Umkehr an dem Rande des Deckglases — sei sie nun durch chemische Reize (Sauerstoff-Konzentration!) sei sie durch Berührung veranlaßt — stets mit ähnlicher Präzision wie oben geschildert, so könnten nur jene Individuen gefangen werden, deren Bahn den Spalt kreuzte, alle anderen rangierten draußen, ohne ihn jemals zu erreichen. Von diesem Idealfalle ist natürlich die Wirklichkeit ziemlich entfernt, aber der Unterschied in der Geschwindigkeit der Ansammlung in Präparaten mit regelmäßig schwimmenden gegenüber solchen mit unruhig umherflatternden Exemplaren ist sehr deutlich.

Das Auffallendste an dem ganzen Reaktionsverlaufe der Thiospirillen ist der wesentliche Unterschied gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten der Chromatien. Ist auch der Enderfolg bei beiden Organismen der gleiche, eine Anreicherung an hellen Stellen auf dem Wege der Phobotaxis, so ist die Art und Weise, mit der die phobotaktische Reaktion ausgeführt wird, doch weit verschieden: Hier eine einfache Umkehr, dort ein „Schrecken“. Diese Tatsache zeigt, daß die Reaktionen auf Lichtreize bei den Purpurbakterien, die man bisher alle unter der Bezeichnung „Schreckbewegungen“ subsumierte, sehr verschieden sein können, was auch schon Molisch gelegentlich andeutet. Ja es können unter verschiedenen Umständen selbst die gleichen Bakterien eine verschiedene Reaktionsart an den Tag legen, wovon ja in Kapitel V auf Seite 542 einige Beispiele angeführt sind. Das Reaktionsbild wird noch viel bunter, wenn man die verschiedenen Chromatien und Rhodospirillen zum Vergleiche heranzieht.

Ganz ohne Zweifel liegt all diesen Reaktionen, so verschiedenartig sie auch im einzelnen ausfallen mögen, das gleiche Prinzip zugrunde. Es besteht, wie wir in Kapitel VI sahen, in der Tendenz, der Geißelschraube eine gegenläufige Rotationsrichtung zu erteilen, und es sind nur Umstände von geringerer Bedeutung, die den Ablauf dieses Vorganges nach dieser oder jener Richtung modifizieren. Jedenfalls ist aber nicht eine „Schreck“-Bewegung das gemeinsame Prinzip. So treffend dieser Ausdruck das von Engelmann beschriebene Verhalten der kleineren Chromatien charakterisiert: das plötzliche, abgerissene Innehalten in der ursprünglichen Bewegung, das kurze Zurückprallen mit meist erhöhter Geschwindigkeit und die schließliche Wiederaufnahme der normalen Bewegung, so wenig ist er, wenn man nicht gerade das Wort „Schreck“ seines eigentümlichen Sinnes berauben will, in anderen Fällen am Platze. Mir scheint seine Anwendung auf das oben geschilderte Verhalten der Thiospirillen ebensowenig gerechtfertigt, als für eine Lokomotive, die mit umgeschalteter Kuppelung rückwärts fährt.

Es sei bei dieser Gelegenheit noch kurz erörtert, inwieweit der Jennings'sche Begriff der „Fluchtreaktion“ auf unseren Fall Anwendung finden kann.

Dieser Begriff ist eine Abstraktion der bei verschiedenen Protisten beobachteten Tatsache, daß außer der gewöhnlichen Art der Bewegung noch eine andere vorhanden ist, die als Reaktion

auf allerlei Reize einzutreten pflegt. Nach dem Jenningschen Schema befindet sich ein Protist entweder in Normalstimmung und zeigt dann die ihm eigentümliche normale Tätigkeit seines „Aktions-systems“ (der Geißeln, Cilien usw.), oder aber er befindet sich im Zustande des Gereiztseins und gibt während dieser Zeit die „Fluchtreaktion“, während der das Aktionssystem in besonderer Weise tätig und damit die Bewegung geändert ist.

Wie schief eine Übertragung des Begriffes Fluchtreaktion in dieser Fassung auf das Verhalten der Thiospirillen wäre, liegt auf der Hand. Nach den obigen Schilderungen vermag man ja zunächst gar nicht ohne weiteres zu entscheiden, welche von beiden Schwimmrichtungen die „normale“ ist, die, bei der das Geißelende sich vorn, oder die, bei der es sich hinten befindet. Und selbst wenn man dafür Anhaltspunkte geltend macht, die eine Stellung, etwa mit nachfolgender Geißel, als die „normalere“ zu bezeichnen und die andere als Fluchtreaktion ansprechen wollte, wäre man nur um wenig gebessert. Denn logischerweise sollte man verlangen, daß ein in „Fluchtreaktion“ befindliches Individuum, dem man neue Reize applizierte, die Flucht in verstärktem Maße zeigen müßte. Davon ist nun aber gar keine Rede, vielmehr haben wir ja gesehen, daß ein neuer Reiz stets mit einer neuen Umkehr beantwortet wird, gleichviel, ob sich das Thiospirillum in „normaler“ Bewegung oder „auf der Flucht“ befindet.

Was hier für die Thiospirillen auseinandergesetzt wurde, gilt natürlich auch für die Rhodospirillen, ja hier in noch weiterem Maße, weil man bei ihrer beiderseitigen Begeißelung nicht einmal in Versuchung kommen kann, nach einem Vorder- und Hinterende und einer „normalen“ Bewegungsrichtung zu suchen.

Es liegt auf der Hand, daß sich diese Ausführungen auch auf andere Reizmittel, sowie andere Organismen übertragen lassen. Z. B. gilt ähnliches für die Chemotaxis der Thiospirillen, wie aus unserer gelegentlichen Bemerkung auf Seite 541 erhellt, und schon aus Pfeffers¹⁾ Angaben kann man schließen, daß es für gleichpolig gebaute Bakterien ganz allgemein gilt.

Aber auch bei Organismen, die typisch unipolar gebaut sind und eine normale Bewegungsrichtung haben, die sie bei einer Reizung in charakteristischer Weise ändern, müssen wir in der Anwendung des Begriffes der Fluchtreaktion in der oben gegebenen

1) Pfeffer, Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen, Bd. II, S. 647.

Fassung und seinen Konsequenzen vorsichtig sein. Hierfür sind die Chromatien ein Beispiel. Gewöhnlich dauert die Rückfahrt dieser Bakterien, das „Schrecken“ eine ganz begrenzte Zeit, während der man die Wirkung etwa applizierter weiterer Reizungen nicht übersehen kann. Gelegentlich bekommt man aber auch Exemplare und Präparate mit ziemlich vielen solcher vor Augen, deren Rückwärtsschwimmen sich über eine ganze Anzahl von Sekunden erstreckt. Hier hat man es in der Hand, ganz analoge Versuche zu machen, wie an den Thiospirillen. Sind sie mitten in der Rückfahrt begriffen, und ist die spontane Umkehr erst nach einigen Sekunden zu erwarten, so bringt der neue Reiz sofort die Rückwärtsbewegung zum Ausklingen und stellt die normale Bewegungsrichtung wieder her. Ganz Ähnliches konnte ich an den Chloronien gelegentlich beobachten. Sie können, wie ich kürzlich schilderte¹⁾, ebenfalls Schreckreaktionen zeigen, die, soweit bisher publiziert, auf plötzliche Erhellung erfolgen²⁾. Im vergangenen Frühjahr hatte ich auch Gelegenheit, in einem Präparate gute Umkehrbewegungen zu beobachten. Wie die Spirillen durch Verdunkelung, so ließen sich hier die Chloronien durch stets wiederholte Erhellung zum dauernden Hin- und Herrangieren im Gesichtsfelde veranlassen.

Diese Tatsachen lehren zur Genüge, daß bei den in Rede stehenden Organismen der durch den Reiz bewirkte Zustand der Erregung nicht ohne weiteres mit der Dauer der geänderten Tätigkeit des Aktionssystems gleichgesetzt werden darf und daß der sichtbare Erfolg des Reizes hier nur in der Umschaltung der Geißeltätigkeit zu sehen ist, nicht etwa in der Aufrechterhaltung der umgeschalteten Bewegung. Ob diese lange währt, wie bei den Spirillen, oder in der Regel sehr bald wieder zum Stillstande kommt und zu weiteren Komplikationen führt, wie bei den Chromatien, ist erst eine Frage sekundärer Natur und vermutlich im wesentlichen von der Einrichtung und Wirkungsweise des Bewegungssystems abhängig. Unter Umständen könnten sogar schon rein „mechanische“ Momente für die Verschiedenheit dieses Erfolges maßgebend sein. Eine Lokomotive ist vermöge der Konstruktionsverhältnisse ihres Körpers und „Aktionssystems“ ohne

1) Joh. Buder, *Chloronium mirabile*. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 31, 1913, S. (81).

2) Wie ich mich inzwischen mehrfach überzeugen konnte, reagieren sie unter Umständen auch auf Verdunkelung.

weiteres instande, beliebig lange Zeit vorwärts oder rückwärts zu fahren. Wollte man aber den Propeller eines Flugzeuges umschalten, so würde die Rückwärtsbewegung bald mit einem Überschlagen enden. Natürlich soll mit diesem Hinweise nicht gesagt sein, daß solche und ähnliche Momente allein in Frage kommen; doch will ich hier der Diskussion anderer Faktoren nicht weiter nachgehen.

c) Polare Unterschiede der Reizbeantwortung.

Während ich das im vorigen Abschnitt geschilderte Rangieren der Thiospirillen im Lichtspalte mit Vergnügen verfolgte, fiel mir bald eine Erscheinung auf, die mich mehr und mehr fesselte. Sobald sich nämlich ein Exemplar in einer zum Spalte annähernd senkrechten Bahn richtig eingefahren hatte und in der oben geschilderten Weise an jeder Schattengrenze stoppte und zurücksteuerte, ließ sich beobachten, daß stets, wenn das Geißelende voranging, die Grenzlinie nur wenig überschritten zu werden brauchte, um die Reaktion auszulösen, daß auf der anderen Seite des Spaltes, wo das geißelfreie Ende voranging, meist der ganze Körper in den Schatten tauchte, ehe die Rückkehr einsetzte. Dies Schauspiel sah ich in zahlreichen guten Präparaten an Hunderten von Exemplaren sich Dutzende von Malen stets mit der gleichen Präzision wiederholen.

In anderen Fällen war das Verhalten dem Sinne nach das gleiche, aber dem Ausmaße nach ein wenig abweichend. Es konnte nämlich geschehen, daß auch Exemplare mit dem Geißelende voran ziemlich tief in die Dunkelheit eindrangten, bis zur Körperlänge, ja selbst noch darüber hinaus: dann war aber auch der Weg, den sie in entgegengesetzter Richtung im jenseitigen Schattenraume zurücklegten, immer um ein deutlich bemerkbares Stück länger und zwar etwa um die Körpergröße des Bakteriums.

In ganz vereinzelt Fällen gelangte auch eine Abweichung vom Durchschnitt nach der anderen Richtung zur Beobachtung. Dann erfolgte die Reaktion bereits, wenn das Spirillum zu etwa $\frac{2}{3}$ bis $\frac{3}{4}$ der Körperlänge im Schatten war, während bei der Rückfahrt der andere Pol den Schattenrand nur eben zu berühren brauchte.

Schon aus der Art und Weise, wie sich das verschieden tiefe Eintauchen der beiden Pole abspielte, ging hervor, daß dafür nicht etwa eine gröbere Einseitigkeit der Versuchsanordnung schuld sein

konnte. Es handelte sich auf beiden Seiten um völlig gleich scharfe Schattengrenzen. Übrigens genügte ja schon die Tatsache, daß etwa ebenso viele Spirillen, in derselben Himmelsrichtung schwimmend, den Geißelpol vorn hatten wie hinten, um zu zeigen, daß einseitige, durch die Apparatur hervorgerufene Bedingungen für das Resultat nicht in Frage kamen. Also blieben nur solche übrig, die im Organismus selbst lagen.

Von vornherein waren zur Erklärung der Erscheinung ja eine ganze Reihe von Möglichkeiten geboten. Es war mir schon aus zahlreichen früheren Versuchen mit totaler Verdunkelung bekannt, daß zwischen Reizbeginn und Reaktionsbeginn auch bei den frei beweglichen Organismen eine zwar meist sehr kleine aber doch deutlich bemerkbare Zeitspanne, die man also als Reaktionszeit bezeichnen kann, verstreicht. Unter diesen Umständen hätte bei gleicher Empfindlichkeit und Reaktionszeit unter Umständen schon eine Verschiedenheit der Bewegungsgeschwindigkeit in den beiden Schwimmlagen zu ähnlichem Verhalten führen können, wenn z. B. die Schwimmgeschwindigkeit in der einen Richtung mit nachfolgender Geißel bedeutend größer war, als in der anderen. In der Tat hatten ja bisweilen solche Verschiedenheiten gelegentlich (S. 542 u. 543) beobachtet werden können. Allerdings war eine große Differenz in der Schwimmgeschwindigkeit bei diesem Versuche nicht bemerkt worden. Im Gegenteil schien sie gerade in den hierzu verwandten Präparaten auffallend gleich zu sein. Zur Erklärung der fraglichen Erscheinung auf dieser Grundlage wären aber gerade sehr große Unterschiede nötig. Wenn z. B. ein $60\ \mu$ langes Exemplar auf der einen Seite bis etwa $60\ \mu$, auf der anderen bis etwa $6\ \mu$ eintauchte, so wäre, *ceteris paribus*, ja eine zehnmal größere Geschwindigkeit notwendig, um in der gleichen Zeit diese Strecken zurückzulegen. Davon war ja aber sicher keine Rede!

Auch wäre es ja ein äußerst unwahrscheinliches Zusammentreffen, wenn etwa stets die Geschwindigkeitsunterschiede so abgestimmt wären, daß auf der einen Seite stets das ganze Exemplar, auf der anderen nur ein kleiner Teil eintauchte. So mußten für den Erfolg also andere in den Reizvorgängen selbst liegende Ursachen verantwortlich gemacht werden.

Um ihnen näher auf die Spur zu kommen, knüpfte ich an diese Beobachtungen (künftig als Grundversuch bezeichnet) eine Reihe weiterer Versuche an.

Ich stellte fest, was geschieht, wenn dem mit vorn befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare vorsichtig ein Schattenrand von hinten genähert und allmählich über den Körper weggeführt oder längere Zeit, einen größeren Teil des Körpers bedeckend, in der gleichen Geschwindigkeit mitgeführt wird.

Ferner verfolgte ich das Verhalten eines mit nachfolgender Geißel schwimmenden Exemplares, das sich einem Schattenrande nähert und mit dem geißelfreien Ende, wie im Grundversuche, in den Schatten eindringt. Nur wurde diesmal verhütet, daß das geißeltragende Ende mit in den Schatten eintrat, sondern dieser wurde, nachdem das Exemplar bis zur Hälfte, drei Vierteln oder je nach Wunsch eingedrungen war, wiederum mit ihm mitgeführt, so daß das geißeltragende Ende, wie oben, nicht mit in den Schatten gelangen konnte.

Die technische Durchführung dieser beiden Versuchsreihen gestaltete sich einfacher und leichter, als bei der verhältnismäßig ja nicht sehr bedeutenden absoluten Größe der Organismen zu erwarten stand. Der Schattenrand bestand wieder in der Grenze des Spaltbildes, das wie oben in das Gesichtsfeld projiziert wurde. Ihn im gegebenen Augenblicke mit der gewünschten Geschwindigkeit, genügenden Gleichmäßigkeit und der notwendigen Anpassungsfähigkeit an Geschwindigkeitsschwankungen des Objekts in Bewegung zu setzen, schien aber ein sehr schwieriges Beginnen. Dies mit dem Spalte aus freier Hand zu wagen, verbot sich natürlich von vornherein. Ich versuchte es auch überhaupt nicht erst auf diesem Wege, sondern umging die Schwierigkeit dadurch, daß ich das Spaltbild unverrückt im Gesichtsfelde stehen ließ, aber den Objektträger auf einem Kreutztische der üblichen Konstruktion in der gewünschten Weise bewegte. Hierdurch wird praktisch das Wesentliche der geforderten Versuchsanordnung, die relative Verschiebung vom Schattenrand gegen den Organismus, oder das Verharren des Schattenrandes an einer bestimmten Stelle des vorwärts schwimmenden Bakteriums, ebenso erreicht, wie durch ein Verschieben des Spaltes. Der bequemerem Lesbarkeit zuliebe sei es jedoch gestattet, bei der Schilderung der Versuche so zu sprechen, als wenn der Spaltrand selbst verschoben würde, und der Tisch ruhig stände.

Es versteht sich, daß man solche Versuche nicht auf unbegrenzte Dauer ausführen konnte. Voraussetzung des Gelingens war überhaupt die Anwesenheit einer genügenden aber nicht zu

großen Zahl von stetig schwimmenden Organismen im Präparate, die Abwesenheit von Reizquellen anderer Art, z. B. von Detrituspartikeln, die etwa chemotaktische Reaktionen auslösen konnten, usw. Aus der Zahl der im Gesichtsfelde befindlichen Organismen kamen für den Versuch, nach der ganzen Anlage der Versuchsanordnung, auch nur solche in Betracht, deren Bewegungsrichtung möglichst genau senkrecht zum Spalt verlief. Geringe Abweichungen bis zu 5 Winkelgraden waren noch erlaubt, größere Winkel hingegen schon deswegen unbequem, weil sich gleichzeitig nur eine Schraube des Kreutztisches (der üblichen Konstruktion) mit genügender Sicherheit andrehen läßt und infolgedessen ein schief schwimmendes Exemplar zu bald seitlich aus dem Spaltbereiche kommt. Die Dauer der partiellen Beschattungsversuche fand ihr natürliches Ende in dem Augenblicke, wo infolge nicht zu vermeidender kleiner Unstimmigkeiten in der Geschwindigkeit der Organismen und des Tisches (resp. des Spaltbildes) schließlich doch der andere Pol mit in den Schatten schlüpfte und damit die Umkehr auslöste. Auch die Annäherung an den Rand des Deckglases, oder ein aus nicht ersichtlichen Gründen erfolgendes seitliches Abweichen aus der ursprünglichen Richtung führte zum Abbruch des Versuches. Eine Stoppuhr diente dazu, die Dauer der einzelnen Versuche zu messen. Sie wurde in Tätigkeit gesetzt, sobald die Schattengrenze sich an der gewünschten Stelle des Organismus befand und dann mit fortrückte, und wurde ausgeschaltet, sobald aus einem der genannten Gründe der Versuch als beendet betrachtet wurde.

Hat man für leichten Gang der Schrauben gesorgt, so gelingt es nach einigen Viertelstunden Übung, die Regulierung der Verschiebung mit genügender Sicherheit „in die Hand“ zu bekommen.

Auf diesem Wege ließen sich nun die beiden sich gegenseitig ergänzenden Versuche, die oben angedeutet wurden, leicht durchführen. Beide ergaben in einer größeren Versuchsserie übereinstimmende Resultate.

Erreichte der Schattenrand das mit der Geißel vorausschwimmende Spirillum von hinten und wurde rasch oder langsam über das Exemplar hinweg geführt, etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$, in manchen Fällen aber auch $\frac{3}{4}$ der Körperlänge beschattend und mehr, so erfolgte keine Reaktion, auch nicht, wenn nun der Rand konstant an der gleichen Körperstelle gehalten und auch einige Zeit mitgeführt wurde. Die Versuche variierten natürlich ganz von selbst in der

Dauer der Beschattung und der Länge der verdunkelten Zone. Im günstigsten Versuche betrug die Zeitdauer 27 Sekunden. Während dieser Zeit waren etwa $\frac{4}{5}$ der Körperlänge (40—44 μ von 50 μ) im Schatten, und nur das die Geißel tragende Ende (6—10 μ) ragte ins Lichtfeld.

Im umgekehrten Versuche ließ sich *mutatis mutandis* der analoge Erfolg erzielen. Das Spirillum schwamm mit nachfolgender Geißel gegen den Schatten. Schon ehe es ihn berührte, wurde die Tischschraube leicht angedreht, um den Rand in gleichsinnige Bewegung der richtigen Größenordnung zu setzen. Jetzt ließ ich es durch plötzliches kurzes Nachlassen der Drehung in den Schatten eintauchen, bis nur ein kurzes Stückchen noch hervorragte, um dann sofort die Bewegung des Randes wieder aufzunehmen und der Bewegung des Exemplares anzupassen. Auch hier erfolgte nichts, solange die Spitze frei blieb — das war in den günstigsten Fällen etwa 5 μ eines 60 μ langen Individuums — aber sofortige Umkehr, wenn der Schatten über die Spitze wegglitt.

Der Vollständigkeit wegen wurde noch ein weiterer Versuch gemacht, der für die Thiospirillen zwar weniger von Bedeutung war als für die später zu behandelnden Chromatien. Es wurde dem mit nachfolgender Geißel schwimmenden Exemplare der Schattenrand von rückwärts genähert und auf eine kleine Strecke über das Ende geführt. Im Augenblicke, wo dies geschah, trat auch die Reaktion ein. Auf der einen Seite zeigt der Versuch ja den gleichen Erfolg, der sich schon beim Anschwimmen an die ruhende Grenzlinie mit vorausgehender Geißel bemerkbar machte. Immerhin ist er auch für die Thiospirillen schon lehrreich. Denn die hier realisierten Bedingungen für die Umkehr werden in der Natur nur ganz selten vorliegen. Bemerkenswert ist dabei, daß hier durch die Umkehr gerade das Gegenteil von dem erreicht wird, was sonst der Erfolg der Reaktion ist: das Verbleiben im Lichtraume.

Es ist dies ein neues Beispiel unter der Zahl der Fälle, wo die Hand des Experimentators die Versuchsbedingungen so einrichten kann, daß eine Reaktion gerade zu dem umgekehrten Erfolge führt als dem, der für den Organismus vorteilhaft ist und der auch durch die in der Natur gewöhnlich gegebenen Verhältnisse erreicht wird.

Mit diesem Versuche ließ sich ferner die Frage entscheiden, ob etwa bereits eine Beschattung der schwingenden Geißel allein

zu der Reaktion genügte, ohne daß gleichzeitig der Körperpol mit vom Schatten getroffen wurde. Aus dem Umstande, daß auch bei etwa 20 Sekunden langer Beschattung des Schwingungsraumes bis fast unmittelbar an den Insertionspunkt keine Reaktion erfolgte, darf wohl geschlossen werden, daß sie für die Lichtperzeption belanglos ist. Dieser Nachweis ist von einigem Interesse, da für andere Organismen und andere Reizmittel (Berührungsreize bei Chlamydomonaden und anderen Flagellaten) nach Pfeffer u. a. Autoren eine Empfindlichkeit der Geißeln wahrscheinlich ist.

Von allen diesen drei Serien habe ich, zunächst in etwa einem halben Dutzend guter Präparate, je einige Hundert Versuche gemacht, wobei ich mich stets zunächst durch den Grundversuch (Seite 568) überzeugte, daß das Exemplar gut und prompt reagierte. Gewöhnlich wurde an ein und demselben Exemplare, je ein Versuch aller drei Serien gemacht und dann die drei Versuche gleich noch einmal oder mehreremale wiederholt.

In den umstehenden Figuren (S. 574) habe ich versucht, zwei dieser Versuche durch eine Bilderreihe zu erläutern.

In vielen Fällen traten die den Abbruch des Versuches bedingenden Umstände, die ich oben (S. 571) erwähnte, schon nach 8—12 Sekunden ein, besonders, wenn danach gestrebt wurde, möglichst das ganze Spirillum bis auf einen kleinen Teil beschattet zu halten. Da kann natürlich schon bei den kleinsten Unstimmigkeiten in der Bewegung des Spirillums und der verschiebenden Schraube auch dieser Rest in den Schatten gleiten und die Reaktion eintreten. Begnügte ich mich hingegen damit, nur etwa die Hälfte eines größeren Thiospirillums zu verdunkeln, so war es ein Leichtes, dies Exemplar bis zu $\frac{1}{2}$ Minute quer durch das ganze Präparat zu verfolgen, bis dann schließlich der Deckglasrand erreicht wurde oder andere Ursachen für eine Bewegungsunregelmäßigkeit oder Umkehr dem Versuche ein Ende machten.

Nur bei vereinzelt Exemplaren trat die Reaktion schon ein, wenn der Schattenrand noch etwa um $\frac{1}{3}$ Körperlänge (ungefähr 15—20 μ) vom Geißelpole entfernt war.

Alle Versuchsergebnisse liefen also darauf hinaus, daß — ganz vorsichtig und allgemein ausgedrückt — eine Polarität in der Art der Reizbeantwortung vorhanden ist: Bei allen Serien genügte es zur Auslösung des Reizes unter den gegebenen Umständen, wenn ein verhältnismäßig kleines Körperstück, das den Geißelapparat trägt, auf kurze Zeit verdunkelt wurde, während eine viel längere

Beschattung des entgegengesetzten Polendes bis etwa zu $\frac{2}{3}$ des Körpers keine Umkehr der Bewegung zur Folge hatte.

Der Ausfall der geschilderten Versuche schien zunächst zur Beantwortung der Frage nach den Ursachen der Erscheinung des Grundversuches auszureichen. Wie erinnerlich, wurden die drei Versuchsreihen ja angestellt, um zu entscheiden, worauf das merkwürdige Verhalten der Thiospirillen beruhte, die beim Durchqueren des Lichtspaltes mit vorausgehender Geißel gleich nach der Berührung des Schattenrandes umkehrten, während sie bei der Rückkehr am anderen Schattenrande bis zur Körperlänge eindrangten.



Fig. 10. *Thiospirillum* im beweglichen Lichtraume.

Bei 1 u. 2 schwimmt es an die zunächst ruhende Schattengrenze heran und tritt bei 3 u. 4 in den Schatten bis etwa zu $\frac{3}{4}$ der Körperlänge ein. Von jetzt ab wird nun die Grenze in gleicher Richtung und gleicher Geschwindigkeit etwa 20 Sekunden lang mitbewegt, hier nur angedeutet durch 5, 6 u. 7. Bei 8 tritt es ganz in den Schatten, um sofort den Geißelschlag und damit die Schwimmrichtung zu ändern (9). Bei 10 ist es ein ganzes Stück in den Lichtraum zurückgeschwommen; nun wird der Schattenrand wieder heran- und über den Körper herüberbewegt bis etwa zur alten Stelle (11 u. 12), um dann wieder auf eine Anzahl von Sekunden mitgeführt zu werden (12—14). Bei 15 wird durch raschere Bewegung des Schattens auch das freie Ende verdunkelt (Wechsel der Geißeltätigkeit!), und nun schwimmt das Exemplar in den Schatten zurück (16).

Die Erörterungen auf Seite 569 wiesen bereits darauf hin, daß die maßgebende Ursache in einem Gliede der Reizkette selbst ihren Sitz hatte. Stand es nun von vornherein frei, sie in den perzeptorischen, duktorsischen, wie motorischen Phasen zu suchen, so schien der Ausfall der geschilderten Versuche vor allem auf einen Schluß hinzuzielen: die Lokalisation der Empfindlichkeit in

der der Geißel zunächst gelegenen Partie des Körpers. Dieser Schluß lag umso näher, als ja auch morphologisch diese Stelle, wie auf Seite 536 ausgeführt, durch größere Zuspitzung und Schwefelfreiheit sowohl dem anderen Pole als dem übrigen Körper gegenüber ausgezeichnet war. Dazu kam die Analogie mit der von Engelmann¹⁾ gelegentlich für *Euglena* berichteten Tatsache. Auch hier genügt bereits die Verdunkelung des geißeltragenden, von Chlorophyll freien Endes, um die vollständige Reaktion, die *Euglena* auf Verdunkelung zeigt, auszulösen. Engelmann zog kein Bedenken, schon aus dieser Beobachtung den Schluß auf die Lokalisation der Empfindlichkeit zu ziehen, und so nahm ich denn auch zunächst als sicher an, hier ein Analogon dazu vor mir zu haben.

Was gegen diese Annahme sprach, erschien nicht allzu belangvoll: Es war einmal die von Engelmann gelegentlich mitgeteilte Beobachtung, daß die großen Thiospirillen und Chromatien schon die Reaktion zeigen können, wenn auch nur das Vorderende (sc. das beim Schwimmen vorangehende) beschattet würde, zum andern die Tatsache, daß das Pigment der Purpurbakterien, das ja, wie wir seit Engelmanns Versuchen mit dem Mikrospektrum wissen, im engsten Zusammenhange mit der Lichtperzeption steht, gleichmäßig im Körper verteilt und nicht etwa auf den Geißelpol beschränkt sei. Wenn also der der Lichtperzeption zugrunde liegende photochemische Prozeß sich an dem Pigmente selbst abspielt, so war es zunächst nicht recht einzusehen, warum dies nur an einem Ende stattfinden sollte. Immerhin sind ja aber in diesem Punkte die Verhältnisse überhaupt noch so unübersehbar, daß hierauf kein allzu großer Wert zu legen war. Anders beim ersten Einwand. Bei näherem Zusehen enthält er überhaupt keinen Widerspruch gegen unsere Befunde, wenigstens soweit er sich auf die Spirillen bezieht: Die schon bei teilweisem Eintauchen in die Dunkelheit reagierenden Exemplare, die Engelmann sah, trugen offenbar ihr Geißelende vorn. Und für die Chromatien, die ja stets hinten begeißelt sind, brauchte ja eine ähnliche physiologische Differenzierung nicht vorzuliegen. Zudem war bei der Engelmannschen Versuchsanordnung für eine absolut scharfe Grenzlinie zwischen Hell und Dunkel nicht gesorgt, da der gewöhnliche Abbesche Kondensor keine genügende Strahlenvereinigung

1) Engelmann, Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch. f. Physiologie, Bd. XXIX, S. 397 (1882).

gewährleistet, und beim Eintauchen des Vorderendes in den tiefen Schatten auch schon das Hinterende sich in einer Zone verminderter Helligkeit befinden konnte.

Schließlich mußte aber auch ein Umstand der eigenen Versuchsergebnisse noch berücksichtigt werden. Das Verhalten der auf Seite 468 unten genannten Exemplare bewies, daß sicher nicht immer eine ganz enge Begrenzung der Empfindlichkeit auf einen bestimmten Teil des Körpers vorlag. Während das eine Mal auf eine Länge der empfindlichen Zone von etwa $5\ \mu$ ($1/10$ bis $1/15$ der Körpergröße) geschlossen werden könnte, wären die Zahlen ein andermal etwa $20\ \mu$ u. $1/3$ der Körperlänge. Im letzten Falle deckte sich also sicher nicht die Zone der Empfindlichkeit mit der morphologisch durch Zuspitzung und Schwefelmangel gekennzeichneten Körperteil, sondern griff weit darüber hinaus.

Doch braucht in diesem Verhalten natürlich kein Einwand gegen die Annahme der Lokalisation überhaupt gesehen zu werden; denn daß die Zone größter Empfindlichkeit unmittelbar an ganz unempfindliche Stellen grenze, war von vornherein nicht zu erwarten, vielmehr war wahrscheinlich, daß ein allmählicher Übergang statthabe, der sich ganz gut einmal auch weiter ins Innere des Körpers erstrecken könnte.

Alles in allem genommen, erschienen also die angeführten Bedenken zunächst nicht triftig genug, um den naheliegenden Schluß auf eine Lokalisation der Empfindlichkeit in dem einen, das Geißelsystem tragenden Körperpole wesentlich zu erschüttern.

Unter diesen Umständen war ich natürlich sehr erwartungsvoll, wie sich andere, ähnliche Organismen in dieser Beziehung verhalten würden, also etwa andere Thiospirillen und vor allen die Chromatien. Einige orientierende Versuche mit *Thiospirillum Rosenbergi* schienen auf ähnliches Verhalten zu deuten, doch ließ die Kleinheit, Flinkheit und Unstetigkeit der Bewegung keine sichere Entscheidung zu. Beobachtungen, die sicher gegen die obigen Annahmen gesprochen hätten, wurden nicht gemacht. Ich wandte dann meine Aufmerksamkeit den großen *Chromatium*-Formen zu, von denen ich gutes Material zur Verfügung hatte.

Läßt man die Chromatien zunächst gegen einen ruhenden Schattenrand anschwimmen, so benehmen sie sich gewöhnlich wie die Thiospirillen im typischen Falle, sie tauchen in weit überwiegender Mehrzahl mit ihrem ganzen Körper in den Schatten ein, ehe die Reaktion erfolgt. Einzelne Exemplare fahren auch

wohl noch ein Stückchen weiter hinein; hat man aber sehr lebhaft bewegliche Individuen vor sich, so ist dies aus erklärlichen Gründen die Regel; dann kann man oft sogar ein ziemlich weites Vordringen in den Schatten beobachten, ehe die Reaktion eintritt, die dann auch meist recht ausgiebig verläuft. Unter den langsameren Exemplaren lassen sich jedoch in der Tat einzelne finden, die bereits reagieren, ehe der Körper in seiner Gesamtheit beschattet ist. Immerhin kommt dies seltener vor, und niemals habe ich beobachtet (unter Hunderten von eigens darauf abzielenden Beobachtungen), daß dies geschah, ehe das Exemplar nicht schon bis zur Hälfte eingedrungen war.

Da, wie bekannt und in den früheren Kapiteln ausführlich erörtert, die Schwimmrichtung der Chromatien festgelegt ist und sie auf die Dauer nicht mit vorausgehender Geißel schwimmen können, so mußte hier die Gegenprobe natürlich wegfallen. Hingegen war es auch hier möglich, den Grundversuch, wenigstens nach zwei Richtungen hin, abzuändern: 1. Annäherung des Schattens von hinten an den Geißelpol, 2. Mitführen der Schattengrenze über dem halb in das Dunkel eingedrungenen Exemplare.

Der erste Versuch, das Nähern des Schattenrandes von hinten, verlief, wenn überhaupt genügend empfindliches Material vorlag, stets völlig eindeutig und gleichartig. So lange nicht der Schattenrand den Körper selbst berührte, geschah nichts, mochte auch die Geißel sekundenlang beschattet sein. In dem Augenblicke aber, wo der Schatten auf das Hinterende des Körpers selbst hinüberglitt, erfolgte gewöhnlich die Reaktion sofort. D. h. also, daß auch hier, wie bei den Thiospirillen der Geißel selbst kein quantitativ nur irgendwie belangreiches Empfindungsvermögen zukommt, daß dagegen schon das äußerste Hinterende des Körpers zur Aufnahme erfolgreicher Reizwirkungen hervorragend befähigt war.

Der zweite Versuch verlief nicht so eindeutig. Ich will die Ergebnisse in zwei Gruppen ordnen, bemerke aber gleich vorher, daß diese durch natürlichen Übergang verbunden waren.

1. Bei der Mehrzahl¹⁾ aller Beobachtungen spielte sich der Vorgang ganz ähnlich wie bei dem entsprechenden Versuche mit *Thiospirillum* ab. Der Körper konnte bis etwa zu $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ in den Schatten eindringen, dann wurde der Schattenrand in dieser Stellung 5—10 Sekunden mitgeführt, ohne daß eine Reaktion erfolgte.

1) Schätzungsweise 60 %; ich habe zunächst keine genaueren Zählungen angestellt.
Jahrb. f. wiss. Botanik. LVI.

Ein längeres Mitführen scheiterte meist an der geringen Größe der Organismen.

2. Ein kleiner Prozentsatz¹⁾ reagierte bereits, wenn der mitgeführte Schatten das halb hinein getauchte *Chromatium* etwa $\frac{1}{2}$ —1 Sekunde bedeckt hatte.

Der Rest zeigte ein vermittelndes Verhalten. Das Verhalten der unter (2) genannten Exemplare läßt noch keine völlig eindeutige Interpretation zu. Man könnte es mit der Annahme erklären, daß auch das Vorderende sensibel sei, aber in geringerem Grade als das Hinterende, muß aber auch an die Möglichkeit denken, daß bei annähernd gleich hoher „Empfindlichkeit“ der beiden Pole, der verspätete Eintritt der Reaktion auch durch die Reizleitung zum Bewegungsorgan, die hier über einen weiteren Weg zu erfolgen hat, verzögert werden kann.

Auch mit Rücksicht auf die unter 1. angeführten Ergebnisse läßt sich keine sichere Entscheidung über den Sachverhalt fällen. Denn das dort beobachtete Ausbleiben einer Reaktion bei 5—10 Sekunden langer Beschattung der vorderen $\frac{3}{4}$ des Körpers kann sowohl durch eine besonders geschwächte Empfindlichkeit des Vorderendes, als auch durch eine aus unbekannten Gründen besonders erschwerte oder unterbrochene Reizleitung erklärt und also für beide Annahmen als Grenzfall angesehen werden. Es muß zunächst unentschieden bleiben, welche der genannten Möglichkeiten vorliegt und ob nicht vielleicht noch andere Gesichtspunkte zur Erklärung herangezogen werden müssen.

Es leuchtet ein, daß sich solche Überlegungen auch auf die Thiospirillen anwenden lassen, und es bedarf der Sammlung von weiterem Tatsachenmaterial und der Anstellung neuer Versuche, um zu einem sicheren Schlusse zu kommen.

In der Tat sprechen einige Beobachtungen an *Chromatium*, die erst nach Abschluß der Arbeit angestellt wurden und im einzelnen noch nicht diskussionsreif sind, dafür, daß auch der von Geißeln freie Pol im Prinzip zur Perzeption von Lichtreizen fähig ist, wenn auch unter den Umständen, die in meinen bisherigen Versuchen und den dazu verwandten Präparaten herrschten, eine partielle Verdunkelung des Vorderendes erfolglos bleibt.

Gilt dies nun für *Chromatium*, so wird vermutlich sich auch ähnliches für *Thiospirillum* herausstellen.

1) Schätzungsweise 25 %.

Unter diesen Umständen erscheint es mir also nicht sicher, daß sich der Schluß auf eine scharfe Lokalisation der Lichtempfindlichkeit wird aufrecht erhalten lassen.

Wenn ich mir hier in der Deutung der Versuchsergebnisse einige Zurückhaltung auferlege, so bleiben davon die geschilderten Versuchsergebnisse selbst, als Tatsachen, natürlich unberührt. Um sie hier am Schlusse dieses Abschnittes noch einmal kurz zu kennzeichnen, fasse ich sie in die folgenden Sätze zusammen: Es hat sich unter den in meinen Präparaten und Versuchen herrschenden Umständen eine Polarität in der Reizantwortung gezeigt, die darin besteht, daß zur Auslösung der Umkehr des *Thiospirillum jenense* die kurze Verdunkelung eines verhältnismäßig kleinen Körperstückes, das dem Geißelapparate zunächst gelegen ist, genügte, während eine viel längere Beschattung der Bakterien vom entgegengesetzten Polende her bis zu $\frac{2}{3}$ der Körperlänge (in günstigen Fällen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{5}{6}$ der Körperlänge während 20 — 30 Sekunden) keine Änderung der Bewegung zur Folge hatte. Innerhalb gewisser Grenzen ließen sich auch ähnliche Verhältnisse für *Chromatium* beobachten, doch war hier der polare Gegensatz nicht so auffällig und auch nicht so regelmäßig vorhanden, wie bei den Thiospirillen.

VIII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Einige der Beobachtungen wurden bereits in den einzelnen Abschnitten kurz diskutiert. Da es mir zweckmäßig erscheint, weitergehende Erörterungen allgemeiner Natur erst nach der Veröffentlichung anderer Beobachtungen anzustellen, will ich mich hier mit einer kurzen Zusammenfassung der wichtigsten, in diesem Aufsätze erwähnten Punkte begnügen.

Bisher waren polare Differenzierungen am Bakterienkörper der Hauptsache nach nur als einseitige Ausbildung der Geißeln oder einseitige Lage der Sporen näher bekannt. In der Gattung *Thiospirillum* treten nun weitere Unterschiede der beiden Pole in Form, Inhalt und physiologischen Eigenschaften auf. Das den Geißelschopf tragende Ende ist zunächst durch eine stärkere Zuspitzung, durch das Fehlen von Schwefelkörnchen und schließlich durch sein Verhalten Lichtreizen gegenüber gekennzeichnet.

Mit den angeführten Eigenschaften ist die Differenzierung der genannten Region noch nicht erschöpft. Vielmehr lassen einige

Andeutungen vermuten, daß ein eigens darauf gerichtetes Studium weitere morphologische Einzelheiten enthüllen wird, die möglicherweise in einem bestimmten Zusammenhange mit der Regulation der Geißeltätigkeit stehen.

Trotz dieser weitgehenden polaren Ausgestaltung des Körpers, mit der der Besitz eines einzigen Geißelschopfes in engster Beziehung steht, ist das *Thiospirillum jenense* imstande, mit annähernd gleicher Leichtigkeit vor- und rückwärts zu schwimmen. In jeder dieser Situationen, sowohl bei hinten als bei vorn befindlichem Geißelschopfe, kann es, durch sichtbare oder unsichtbare Ursachen veranlaßt, die gegenteilige Schwimmrichtung einschlagen und für lange Zeit darin verharren. Dies erscheint ziemlich auffällig in Anbetracht der verbreiteten Meinung, daß auch für die Bakterien die bei den Flagellaten, Algenschwärmern usw. herrschende Regel allgemein gelte, wonach durch einseitige Begeißelung auch eine bestimmte Schwimmrichtung festgelegt sei, die nur infolge von Reizen ganz vorübergehende Abweichungen erfahren könnte. Manche Bakterien, wie z. B. u. a. die Chromatien, folgen in der Tat dieser Regel. Immerhin stehen die Thiospirillen nicht isoliert da; so konnten unter Umständen auch bei den einseitig begeißelten Chloronien ganz ähnliche Erscheinungen beobachtet werden (während sie sich in anderen Fällen so wie Chromatien verhalten). Es ist übrigens von vornherein zu erwarten, daß zwischen den theoretischen Extremen der unbedingt einseitig festgelegten Bewegungsrichtung und der Fähigkeit, nach beiden Seiten hin mit absolut gleicher Leichtigkeit zu schwimmen, mannigfache Übergänge vorhanden sind, Formen, bei denen stets oder unter besonderen Bedingungen die eine der Bewegungsrichtungen mehr oder weniger hervortritt. Für die großen Thiospirillen ist es meist nicht ohne weiteres zu entscheiden, welches diese ist. Doch legen es gewisse Beobachtungen nahe, das Schwimmen mit nachfolgender Geißel als solche anzusehen, wofür auch die Analogie mit den kleineren Thiospirillen und anderen Spirillen ähnlichen Baues spricht.

Mag aber nun ein bestimmtes Ende als Vorderende deutlich festgelegt sein oder gar nicht, wie z. B. bei den beiderseits begeißelten Rhodospirillen, jedenfalls ist es nicht angängig, etwa die ganze Dauer der Rückwärtsbewegung als „Fluchtreaktion“ anzusprechen. Der unmittelbare Reaktionserfolg ist lediglich die Änderung der Geißelrotation, bildlich gesprochen, die Umschaltung des Propellers, nicht aber etwa die Aufrechterhaltung der umgeschal-

teten Bewegung. Dies geht unter anderem schon daraus hervor, daß neue Reizungen mit erneuter Umschaltung der Geißeltätigkeit beantwortet werden. Auch bei den Chromatien ließ sich in manchen geeigneten Fällen zeigen, daß ein während des Rückwärtschwimmens beigebrachter Reiz eine sofortige Änderung der Geißeltätigkeit zur Folge hat.

Somit scheint also die einfache Umkehr der Thiospirillen nicht im prinzipiellen Gegensatze zu der Schreckbewegung der Chromatien zu stehen. Die für beide Erscheinungen gemeinsame Grundlage ist die durch bestimmte Reize erfolgende Umkehr der Rotationsrichtung der Geißel; von sekundären besonderen Eigentümlichkeiten der betreffenden Organismen, vielleicht auch nur ihres Bewegungssystems hängt es dann ab, wie das Bild der Reaktion im einzelnen ausgestaltet wird. Diese Auffassung gestattet es, die große Mannigfaltigkeit der Bewegungsreaktionen, die auf Lichtreize hin bei den Purpurbakterien verschiedener Art zu beobachten sind, von einem einheitlichen Gesichtspunkte anzusehen. Sie aber alle als Schreckbewegungen zu bezeichnen, wie dies bisher geschehen, hieße das Wort „Schreck“ seiner eigentlichen Bedeutung berauben, da ja eine einfache Umkehr keineswegs als Schreck gewertet werden kann.

Die Geißeltätigkeit, von der hier die Rede war, läßt sich von dem Standpunkte der Bütschlischen Schraubentheorie erklären. Bei den Geißelsystemen der Chromatien sowohl wie der Thiospirillen liegen rechtsgewundene Schrauben vor, die bei hinten befindlicher Geißel (von oben gesehen) von rechts nach links rotieren, wie dies für andere Spirillen bereits bekannt ist. Die Geißel von *Chromatium* ist in der Ruhe eine annähernd zylindrische Schraube von 1—2 Windungen, während der Geißelschopf von *Thiospirillum* auf dem Mantel eines Kegels verläuft, wie bei manchen anderen Spirillen, und nur etwa einen halben Umgang beträgt. Die Rotation ist unter gewöhnlichen Umständen so geschwind, daß in $\frac{1}{25}$ Sekunde bereits mindestens ein voller Umgang beschrieben wird, da Momentaufnahmen von dieser Dauer statt der Geißel schon den vollen Lichtschweif zeigen, den man auch bei unmittelbarer Beobachtung mit dem Auge im Dunkelfelde als Rotationsfigur erblickt. Während die Geißel der Chromatien bei der Umkehr der Rotationsrichtung nach vorn gestreckt bleibt und ihr Schwingungsraum sich höchstens unwesentlich ändert, biegt sie sich bei den Thiospirillen über den Körper zurück.

Unter den im letzten Kapitel mitgeteilten Beobachtungen über die Beantwortung von Lichtreizen hat das Verhalten der Thiospirillen in der Lichtfalle meine besondere Aufmerksamkeit erregt. Schien es doch auf eine Lokalisation der Empfindlichkeit hinzuweisen, eine Annahme, die in dem Ausfall mannigfach abgeänderter Versuchsanstellungen eine Stütze fand. Hätte sich nun auch das Verhalten der Chromatien schließlich in den Rahmen dieser Auffassung bringen lassen, so schien doch der unregelmäßige Ausfall der Versuche Vorsicht in der Deutung zu gebieten und die Möglichkeit in den Vordergrund zu rücken, daß besondere Eigentümlichkeiten der Reizleitung oder noch andere, z. Z. nicht übersehbare Verhältnisse für die in Rede stehende Erscheinung verantwortlich zu machen seien. Das sind aber Erwägungen, die ebenso gut auf die Thiospirillen anwendbar wären, und so sehe ich zunächst davon ab, aus den mitgeteilten Tatsachen den Schluß auf die Lokalisation der phototaktischen Empfindlichkeit zu ziehen, und begnüge mich mit der Konstatierung einer polaren Verschiedenheit in der Reizbeantwortung. Völlige Klarheit wird erst durch weitere Untersuchungen zu gewinnen sein, die ich mir zunnächst vorbehalte. Den gleichen Vorbehalt möchte ich auch für eine ausführlichere Behandlung der Beziehungen machen, die zwischen der Veränderung des Reizmittels und dem Reizerfolge bestehen. In diesem Aufsätze wurde ihrer nur in Kürze gedacht und lediglich an der Hand einiger Beispiele gezeigt, daß der Reizerfolg u. a. von der absoluten Höhe der Bestrahlungsintensitäten, der Größe der Verdunkelung, sowohl ihrem endgültigen Ausmaße als auch ihrem Gefälle nach, und schließlich auch von der Dauer der Verdunkelung abhängig sei und daß das Webersche Gesetz keine Gültigkeit zu haben scheint, wenigstens nicht über einen Bereich von wenigen Hundert Meterkerzen.

Für die Durchführung der Versuche standen mir die reichen optischen und anderweitigen Hilfsmittel des Leipziger Botanischen Institutes zur Verfügung, die von Herrn Geh. Rat Pfeffer nach meinen Wünschen noch mehrfach ergänzt wurden. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle für das damit gezeigte Wohlwollen danken.

Angeführte Literatur.

- Benecke, W., Bau und Leben der Bakterien. Leipzig 1912.
- Büder, J., *Chloronium mirabile*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXI, 1913, S. (80), Generalversammlungsheft.
- Bütschli, O., Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig u. Heidelberg, Bd. I, Abt. 2.
- , Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.
- , Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Archiv f. Protistenkunde, Bd. I, 1902, S. 41.
- Cohn, F., Untersuchungen über die Bakterien I u. II. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, 1875.
- Ehrenberg, Chr. G., Die Infusionstiere als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.
- Ehrenberg, Chr. G., Charakteristik von 274 neuen Arten von Infusorien. Monatsberichte d. Berliner Akademie d. Wissensch., 1840, S. 201 (*Ophidomonas sanguinea*).
- Engelmann, Th. W., *Bacterium photometricum*. Archiv für d. ges. Physiologie des Menschen und der Tiere, herausg. von Pflüger, Bd. XXX, 1883.
- , Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Ebendasselbst Bd. 29, 1882, S. 387 ff.
- , Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg., Bd. 46, S. 661, 1888.
- Fuhrmann, Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1909.
- Jennings, Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Übersetzt von Mangold. Leipzig 1910.
- Jennings und Crosby, The manner in which bacteria react to stimuli. Amer. Journ. of Physiol., Bd. VI, p. 31—37, 1901.
- Keil, F., Beiträge zur Physiologie der farblosen Schwefelbakterien. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 11, 1912.
- Kolkwitz, Schizomycetes in Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. V, Heft 1, 1909.
- Migula, System der Bakterien. Jena 1897—1900.
- Miyoshi, M., Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko. Journ. Coll. of Science, Univ. Tokyo, Vol. X, (1897), S. 143.
- Molisch, Die Purpurbakterien. Jena 1907.
- Omeliansky, W., Über eine neue Art farbloser Thiospirillen. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XIV, 1905, S. 769.
- Pfeffer, W., Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884.
- , Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, 1888.
- , Pflanzenphysiologie, 2. Auflage.
- , Die Anwendung des Projektionsapparates zur Demonstration von Lebensvorgängen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 35, 1900.
- Reichert, K., Über die Sichtbarmachung der Geißeln und die Geißelbewegung der Bakterien. Centralbl. f. Bakt., Abt. I, Bd. 51, 1909.

- Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 371.
- Siedentopf, H., Paraboloidkondensor. Eine neue Methode für Dunkelfeldbeleuchtung zur Sichtbarmachung und zur Momentmikrophotographie lebender Bakterien. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. 24, 1907, S. 104.
- —, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie. Ebenda, S. 13.
- —, Sichtbarmachung von Kanten im mikroskopischen Bilde. Ebenda, Bd. 25, 1908, S. 424.
- —, Ultramikroskopische Abbildung. Ebenda, Bd. 26, 1909, S. 391.
- —, Ultramikroskopische Abbildung linearer Objekte. Ebenda, Bd. 29, 1912, S. 1.
- —, Übungen zur Dunkelfeldbeleuchtung. Lpz. (Hirzel) 1912.
- Úlehla, V., Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biologisches Centralblatt, Bd. XXXI, 1911.
- Warming, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bakterier. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn, 1875, Nr. 20—28.
- Winogradsky, S., Schwefelbakterien. Leipzig 1888.
- Zeißwerke, Jena; Druckschrift Mikro 230.

Eine möglicherweise einige Punkte meines Themas berührende Abhandlung von Straszewsky über *Chromatium Weissii* im Anzeiger der Krakauer Akad. d. Wiss. 1913 war mir bisher leider noch nicht zugänglich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Buder Johannes

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. 529-584](#)