

Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria Jenensis*.

Von

Günther Schmid.

Mit 6 Textfiguren.

Einleitung.

Der Bewegungsmechanismus der Oscillarien kann offenbar nur erschlossen, aber unmittelbar nicht sichtbar gemacht werden. Doch scheint es mir nicht ratsam, bei den Untersuchungen allzu geradeaus auf das Ziel loszusteuern, den Mechanismus aufklären zu wollen. Wir müssen vielmehr im weitesten Umfange die Tatsachen kennen lernen, die an der lebenden Oscillarie zu beobachten oder experimentell zu fassen sind. Hierbei wird ganz von selbst einiges Licht auf den Bewegungsvorgang fallen. Je mehr Tatsachen wir fördern, desto besser wird es um eine Theorie der Oscillarienbewegung stehen. Auch mit vorliegenden Mitteilungen ist die Fülle der Erscheinungen bei *Oscillatoria* bei weitem nicht ausgeschöpft. Wenn auch der Verfasser sich gern der Hoffnung hingibt, daß die theoretischen Vorstellungen, welche auf folgenden Seiten überall eingeflochten werden, und daß die am Schluß gegebene zusammenfassende Theorie der Wirklichkeit nahekommt, so muß er doch alles dieses höchstens als eine theoretische Auseinandersetzung vorläufiger Natur bezeichnen.

Die Untersuchungen knüpfen an die früheren an (Schmid, II).

Abschnitt I.

Weitere Belege für die Autonomie der Fadenteile.

1. Thermokinetisches Verhalten künstlicher Teilstücke.

Früher ist gezeigt worden, daß die Geschwindigkeit der Bewegung von der Temperatur abhängig ist und daß innerhalb des Temperaturbereichs von etwa 10—30° die Reaktionsgeschwindigkeitsregel gilt (Schmid, I, S. 339). Diese Dinge sollen nicht ausführlich auf die Teilstücke angewendet werden. Es genügt zu zeigen, daß die Teilstücke in ihrem Reaktionsverhalten gegenüber der Wärme Autonomie dartun, wozu folgender Versuch mitgeteilt wird.

$\frac{1}{4}$ Stunde nach der Zerstückelung eines Fadens wird ein Bruchstück ohne Apex von ca. 0,5 mm Länge in seiner Beweglichkeit beobachtet, und bei 24° eine kontinuierliche Folge von relativen Geschwindigkeiten für je 2 Minuten, wie folgt, aufgeschrieben: 8, $12\frac{1}{2}$, 9, 5 (Umkehr), 12, $11\frac{1}{2}$, $8\frac{1}{2}$, 7 (Umkehr), $11\frac{1}{2}$, $11\frac{1}{2}$, 8 (Umkehr), 11, 10, $9\frac{1}{2}$, $5\frac{1}{2}$ (Umkehr), $11\frac{1}{2}$; worauf das Bruchstück durch die Wärmestrahlung eines vorbeigeführten nicht leuchtenden elektrischen Heizdrahtes erwärmt wird. Sofort steigern sich die Geschwindigkeiten, an obige Zahlen anschließend, so: $13\frac{1}{2}$ (Umkehr), $19\frac{1}{2}$, 17, $16\frac{1}{2}$, 18.

2. Photokinetisches Verhalten künstlicher Teilstücke.

a) Einleitende Versuche.

Oscillatoria Jenensis ist wenig empfindlich für Lichtreize, soweit das phototaktische Verhalten in Frage kommt. Es sind bei der schattig lebenden, braunen Oscillarie mittels Tageslicht nur negativ taktische Reaktionen und diese nur mangelhaft zu erweisen. Damit steht vielleicht im Zusammenhang, daß vorliegende Art in völliger Dunkelheit nicht zum Stillstand kommt. Mit größter Wahrscheinlichkeit konnte dargetan werden, daß es für sie eine Nachtruhe in der Bewegung nicht gibt, daß es ferner zur Betätigung des Bewegungsmechanismus des Lichtes nicht bedarf. Nach einer 31tägigen Verdunkelung sind die Fäden bei weiterer Dunkelheit anscheinend so beweglich wie bei vollem Lichtgenuß (Schmid, II, S. 606). Es ist daher im besonderen für *Oscillatoria Jenensis* nicht selbstverständlich, daß Schwankungen in der Belichtungsintensität Veränderungen in der Bewegungsstärke bewirken. In der Tat reagiert aber *O. Jenensis* ebenso wie die von Nienburg und Harder (I) studierten grünen Formen.

1. Versuch: Der Faden kriecht auf 1 % Agar in einer Petrischale, die auf dem Objektisch des Mikroskopes liegt. Er ist zunächst dem Lichte eines bedeckten winterlichen Südhimmels ausgesetzt. Der Spiegel ist also ausgeschaltet; das Licht wird noch durch das nahe herangebrachte Objektiv abgeschwächt.

Ein 4 mm langer intakter Faden, der am 30. Januar nachmittags $\frac{1}{2}$ 1 Uhr frisch dem Originalstandort entnommen und um diese Zeit auf die Agarplatte gebracht worden ist, wird von 3 Uhr 5 Minuten nachmittags ab bald der Mikroskopspiegelung ausgesetzt, bald nicht, jedesmal so lange, bis er eine bestimmte Strecke des Okularmikrometers (0,195 mm) durchlaufen hat. Sobald er sie zurückgelegt hat, wird die betreffende Belichtung unterbrochen und die neue eingeschaltet. „Hell“ bedeutet Spiegelung von unten durch den Kondensor ohne Blende, „dunkel“ Ausschaltung des Spiegels, d. h. Belichtung durch auffallendes, geschwächtes Tageslicht. Temperatur: 21,5°.

						Dunkel	Hell
5 Minuten	0 Sekunden	—	6 Minuten	35 Sekunden		95 Sekunden	
7	" 25	" —	8	" 52	"		87 Sekunden
9	" 30	" —	11	" 0	"	90	"
11	" 45	" —	13	" 12	"		87 "
13	" 50	" —	15	" 20	"	90	"
15	" 50	" —	17	" 18	"		88 "
17	" 50	" —	19	" 23	"	93	"
20	" 1	" —	21	" 31	"		90 "
22	" 13	" —	23	" 48	"	95	"
24	" 37	" —	26	" 9	"		92 "
						durchschnittlich	92,6 Sek.
							88,8 Sek.

2. Versuch. Derselbe Faden, 1 Stunde später. „Hell“ bedeutet hier eingeschaltetes Licht einer 25kerzigen Glühlampe aus 75 cm Entfernung. Das Tageslicht ist gegen den ersten Versuch sehr vermindert (nachmittags 4 Uhr im Januar!).

						Dunkel	Hell
2 Minuten	50 Sekunden	—	4 Minuten	25 Sekunden		95 Sekunden	
4	" 57	" —	6	" 20	"		83 Sekunden
7	" 33	" —	9	" 20	"	107	"
10	" 10	" —	11	" 41	"		91 "
12	" 10	" —	13	" 50	"	100	"
14	" 20	" —	15	" 55	"		95 "
16	" 45	" —	18	" 52	"	127	"
19	" 40	" —	21	" 21	"		101 "
21	" 50	" —	23	" 58	"	128	"
24	" 33	" —	26	" 20	"		107 "
						durchschnittlich	111,4 Sek.
							95,4 Sek.

Die Zeit, welche der Faden bei stärkerer Lichtintensität gebraucht, um die markierte Strecke zu durchwandern, ist also in jedem Falle kleiner als bei der niederen Intensität.

Hieran will ich entsprechende Versuche mit Teilstücken angliedern.

b) Versuche mit Teilstücken.

Die Methodik ist bekannt: Die zum Versuch geeigneten, auf 1 % Agargallerte kriechenden Fäden werden mit dem Rasiermesser durch kurzen Schlag geteilt. Bald werden Stücke mit einem Apex, bald apexlose Stücke verwendet. Auf das Ergebnis hat das keinen Einfluß. Die Lichtverhältnisse sind ähnlich wie bei vorhergehenden Versuchen. Die Zeit, welche nach der künstlichen Zergliederung vergangen ist, wird verschieden lang gewählt. Auch die verwendeten Teilstücke sind verschieden lang. Aus den Protokollen ein Beispiel für viele:

Teilstück ca. 200 μ lang, mit 1 Apex, $\frac{1}{2}$ Stunde nach dem Zerschneiden. Temperatur: 21°. 1. 2. 1920 nachmittags 4 Uhr, bedeckter Himmel. „Hell“, wie oben, = Glühlampe.

								Dunkel	Hell
28 Minuten	25 Sekunden	—	30 Minuten	4 Sekunden					99 Sekunden
30	"	20	"	—	32	"	32	"	132 Sekunden
33	"	12	"	—	34	"	40	"	98 "
35	"	15	"	—	37	"	30	"	135 "
37	"	51	"	—	39	"	27	"	96 "
40	"	9	"	—	42	"	5	"	125 "
42	"	27	"	—	43	"	57	"	90 "
44	"	22	"	—	46	"	18	"	116 "
46	"	45	"	—	48	"	13	"	88 "
48	"	38	"	—	50	"	53	"	135 "
								durchschnittlich	128,6 Sek. 92,2 Sek.

Diese Versuche zeigen, daß die Teilstücke auf Schwankungen der Lichtintensität genau so reagieren wie die ganzen Oscillarienfäden. Durch Steigerung der Lichtintensität nimmt die Größe der Geschwindigkeit zu. Ferner wird der von Nienburg durch andere Versuchsmethodik gefundene Satz bestätigt, daß der Lichtreiz bei den Oscillarien nicht mit bestimmten Teilen des Körpers perzipiert wird, sondern der ganze Faden in gleicher Weise reizempfindlich ist.

Abschnitt II.

Chemotaktische Versuche.

1. Methodik.

Sämtliche Versuche geschahen auf 1 % Agargallerte, welche ohne Nährsalzzusatz aus rohem, ungewässertem Agar mit Brunnenwasser bereitet wurde. Auf den in handlichen Petrischalen aus-

gegossenen Agar bringt man Klümpchen Erde vom Originalstandort und läßt die Oscillarien auskriechen. Es gibt da nach einigen Stunden unter den auf die freie, glatte Agarfläche ausgewanderten Fäden stets eine Reihe von völlig einzeln kriechenden; diese sind für die chemotaktische Reizung geeignet. Alle Beobachtungen werden in der unbedeckten Petrischale und ohne Deckglas bei einer schwachen Vergrößerung ausgeführt. Das Mikroskop steht im Nordzimmer, hat weder Kondensor noch Blende; als Spiegel dient der Planspiegel. Die Reizflüssigkeit wird mit einer Glaskapillare zugeführt und zwar in Form eines kleinen Tropfens, in unmittelbarer Nähe der am Oscillarienfaden zu reizenden Stelle. Der Tropfen zerfließt auf dem Agar und reicht sichtbar, je nachdem, $\frac{1}{4}$ bis höchstens 1 mm weit längs des Fadens. Im übrigen läßt sich die Diffusion in der den Faden umkleidenden Wasserhülle nicht übersehen. Nach Beendigung eines Versuchs wird der Faden mit etwa 1 qcm Agarfläche herausgeschnitten und beseitigt. Die Beobachtung geschieht in der Weise, daß ein Faden mindestens 4–5 Minuten vorher genau verfolgt wird, wobei die Richtung der Kriechbewegung und die hintereinander für die Minute gemessene Wegstrecke in Teilstrichen (ein Teilstrich = 5,4 μ) aufgeschrieben werden. Alsdann erfolgt die Reizung und anschließend sofort weitere Beobachtung. Ich verfolge gewöhnlich die Bewegung des nicht zu reizenden Fadenendes, so bietet sich das andere zu reizende Ende leichter erreichbar für die Reizung durch den Kapillartropfen dar.

Reizflüssigkeit ist in allen Fällen Schwefelsäure in Konzentrationen von 0,01 bis 1 %, und zwar werden 0,01-, 0,025-, 0,05-, 0,5- und 1proz. Lösungen auf ihre Wirkungen untersucht. Es ist zunächst die Frage zu beantworten, welche Konzentrationen schädlich oder tödlich für *O. Jenensis* sind.

1 % H_2SO_4 färbt die Fäden augenblicklich bräunlichrot. Diese Fäden sind sofort tot. Läßt man die Lösung $\frac{1}{2}$ Minute auf eine Fadenanhäufung einwirken und wäscht diese anschließend durch Hin- und Herschwenken mit einer Nadel in Brunnenwasser, das mehrmals erneuert wird, 10 Minuten lang aus, bringt sie alsdann auf eine gewöhnliche Agarplatte, so sind weder anfangs noch später, noch nach 24 Stunden auf dem Agar makro- oder mikroskopisch Ortsveränderungen festzustellen. So ist auch 0,5 % H_2SO_4 tödlich. 0,05 % H_2SO_4 in gleicher Weise $\frac{1}{2}$ Minute angewendet, bewirkt keine Verfärbung. Auf dem Agar sind die Oscillarien nach 24 Stunden aus dem Fadenverbande weit ausgekrochen. Mikroskopisch zeigen sie nach dieser Zeit z. T. wenig, z. T. aber sehr lebhaft Bewegungen. Ein Verweilen von 2 Minuten in 0,05 % zeigt dagegen Schädigungen insofern, als nach dem Abspülen und Übertragen auf die gewöhnliche Agarmasse nur einzelne Fäden nach 24 Stunden eine ganz geringe Ortsveränderung be-

merken lassen, und die Fäden größtenteils abnorm rötlich oder grün verfärbt sind. Bei mikroskopischer Betrachtung sind sie jetzt durchweg unbeweglich, nur wenige Fäden zeigen sehr langsame Bewegungen. Dennoch sind selbst nach 48 Stunden makroskopisch weitere auffällige Ortsveränderungen bei einzelnen Oscillarien seit dem Tage vorher festzustellen.

0,025 % H_2SO_4 , die nicht mehr säuerlich schmeckt, schädigt nach 2 Minuten langer Einwirkung wie 0,05 %. Auch nach einem Verweilen von 3 Minuten ergibt sich kein Unterschied. Dagegen tötet die Lösung nach 5 Minuten Einwirkung alle Fäden; denn auf die gewöhnliche Agarplatte übertragen, lassen sie nach 24 Stunden keinerlei Ortsveränderung erkennen; ebensowenig mikroskopisch. Die Fäden sind dann durchweg grün verfärbt.

0,01 % H_2SO_4 , welche mit BaCl_2 deutliche Trübung gibt und Lackmuspapier rötet, ist für *O. Jenensis* bei 5 Minuten Einwirkung nicht tödlich¹⁾. Schon 2 Stunden nach dem Übertragen auf die Agarplatte sind die Ortsveränderungen makroskopisch offenbar. Nach 5 Stunden sind die Fäden prächtig weit ausgekrochen. Stichproben zeigen unter dem Mikroskop die normale Geschwindigkeit.

Zusammenfassend läßt sich über die Schädlichkeit der Schwefelsäure sagen: von den in Frage kommenden Konzentrationen ist nur 0,01 % unschädlich, alle anderen wirken mehr oder weniger giftig. Dabei ist bemerkenswert, daß 1 % und 0,5 % augenblicklich töten, die übrigen Lösungen nach 2 Minuten Einwirkungsdauer töten oder schädigen. Bei nachfolgenden Versuchen wird nun die verdünnte Schwefelsäure entweder auf das nachwandernde oder vorwandernde Ende eines Oscillarienfadens gebracht. Nirgends wirkt die Säure wohl länger als 4—5 Minuten ein. Denn im ersteren Falle entzieht sich die Oscillarie durch unbeirrtes Weiterwandern der Säurewirkung, im anderen Falle durch Umkehrreaktion nach 1 oder 2 Minuten, selten nach 3 Minuten, was hier einem Verweilen von 2×1 bzw. 2×2 , 2×3 Minuten = 2, 4 und 6 Minuten gleichkommt.

2. Reizung intakter Fäden.

Es soll die Reizung des Fadens vom vorwandernden Ende her, welches A genannt wird, getrennt behandelt werden von derjenigen, die vom nachwandernden Fadenende = Ende B geschieht. Anschließend werden kombinierte Reizungen behandelt. Und zwar werden die Reizungen zunächst an intakten, d. h. jederseits mit charakteristischen Apikalzellen versehenen Oscillarien ausgeführt. Der Gegenstand verdient unsere Beachtung, da von hier Schlüsse

1) Länger dauernde Einwirkung von 0,01 % H_2SO_4 ist auch hier tödlich; vgl. darüber Abschnitt VII unter 2 d.

auf die Reizleitung und den Mechanismus der Bewegung gezogen werden können. Angeschnitten wurden diese Dinge bereits von Fechner (S. 320). Ich begann die Untersuchung mit gewöhnlichem Brunnenwasser, lasse aber der Raumerparnis wegen den Bericht darüber beiseite. Brunnenwasser ist wirkungslos. Weder am vor- noch am nachwandernden Ende zeigt sich eine Reizwirkung. Dies stimmt mit Fechners Vor- und Kontrollversuchen mit destilliertem Wasser überein (Fechner, S. 310). Auch rein mechanisch wird durch Wasser kein Einfluß auf die Oscillarienbewegung ausgeübt.

a) Versuche mit 0,01 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ .)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

1. Faden $6\frac{1}{2}$ mm lang. 22 → 22 → 22 → 24 → 23 → Reizung! 22 → 23 → 23 → 22 → 22 →.
2. Faden 4 mm lang. 17 → 15 → 17 → 18 → 18 → 20 → Reizung! 18 → 19 → 18 → 19 → 20 → 21.
3. Faden 5 mm lang. 20 → 20 → 20 → 21 → 20 → Reizung! 20 → 19 → 20 → 20 → 22 →.
4. Faden $4\frac{1}{2}$ mm lang. 15 → 23 → 23 → 23 → 22 → 23 → Reizung! 22 → 22 → 23 → 22 → 22 →.
5. Faden 9 mm lang. 21 → 22 → 21 → 21 → 22 Reizung! 20 → 22 → 22 → 22 → 22 →.

Reizung des nachwandernden Fadens (B).

6. Faden $3\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 12 → 13 → 14 → 13 → Reizung! 14 → 13 → 15 → 15 → 15.
7. Faden $5\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 7 → 12 → 13 → 12 → Reizung! 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 13 →.
8. Faden 4 mm lang. 11 → 11 → 11 → 11 → 10 → Reizung! 11 → 12 → 12 → 10 → 11 → 10 →.
9. Faden $3\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 14 → 14 → 14 → 12 → 13 → 12 → 13 → 13 → 12 → 12 → Reizung! 11 → 15 → 12 → 13 → 12 → 13 → 12 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 →.
10. Faden $4\frac{1}{2}$ mm lang. 15 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → Reizung! 14 → 15 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 →.

Ergebnis.

Wie unter „Methodik“ ausgeführt wurde, wirkt die auf Lackmus deutlich reagierende Konzentration von 0,01 % Schwefelsäure auf *O. Jenensis* nicht giftig. Hier zeigt sich nun, daß sie auch

eine Umkehrreaktion nicht zu Wege bringt. Ob das vor- oder nachwandernde Ende vom Reiz getroffen wird, ist dabei gleichgültig.

b) Versuche mit 0,025 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ .)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

11. Faden 9 mm lang. 18 $\rightarrow$ 17 $\rightarrow$ 17 $\rightarrow$ 17 $\rightarrow$ 13 $\rightarrow$ Reizung! * 2 $\leftarrow$ 16 $\rightarrow$ 16 $\rightarrow$ 16 $\rightarrow$ 13 $\rightarrow$ 0 $\leftarrow$ 1 $\leftarrow$ $\frac{1}{2}$ $\leftarrow$ 0. *) Zwischen Reizung und Reaktion liegt ein Zeitabschnitt von weniger als 53 Sekunden.

Während das vorwandernde Ende sichtlich auf die Reizung reagiert, bald in entgegengesetzter, bald in ursprünglicher Richtung wandert, bald stillesteht, arbeitet unterdessen das nachwandernde Ende (B) unbekümmert weiter, z. B. anschließend in 1 Minute: 16 $\rightarrow$. Ich beobachtete sofort Ende A und erzielte in 1 Minute: 0, dann wieder Ende B mit 16 $\rightarrow$ usf. Das Gesamtbild der Fadenlage ist so: das vorderste Ende ist ca. 1 mm völlig gerade, darauf folgt ein intensiver kurzer Bogen von ca. 1 mm Ausdehnung, darauf das ca. 7 mm lange Hinterende in völlig gerader Lage.

12. Faden 5 mm lang. 17 $\rightarrow$ 18 $\rightarrow$ 18 $\rightarrow$ 19 $\rightarrow$ 18 $\rightarrow$ Reizung! * 18 $\rightarrow$ 11 $\rightarrow$ 10 $\rightarrow$ 9 $\leftarrow$ 14 $\leftarrow$ 16 $\leftarrow$ 17 $\leftarrow$. *) Zwischen Reizung und dem Beginn der ersten neuen Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 34 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt also nach ca. $3\frac{1}{2}$ Minuten. Der gesamte Faden bleibt während der Beobachtung vollständig gerade.

13. Faden 7 mm lang. 15 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 16 $\rightarrow$ 16 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ Reizung! 20 $\rightarrow$ 13 $\rightarrow$ (2 $\leftarrow$ 10 $\rightarrow$) * 15 $\rightarrow$ 10 $\rightarrow$ 12 (1 $\leftarrow$ 12 $\rightarrow$) **. *) und **): die eingeklammerten Wegstrecken beziehen sich auf einen Zeitabschnitt von je zusammen 1 Minute. Zwischen Reizung und der ersten Messung liegt ein Zeitraum von weniger als 30 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt also nach ca. $2\frac{1}{2}$ Minuten.

Beobachtung: Nach der Reizung zeigt der Faden auffällig ungleichmäßige Bewegungen, die sich in ruckweisen, manchmal nicht aufzeichenbaren Vor- und Rückbewegungen äußern.

14. Faden $4\frac{3}{4}$ mm lang. 15 $\rightarrow$ 14 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ Reizung! * 14 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 16 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 15 $\rightarrow$ 14 $\rightarrow$ 12 $\rightarrow$ 11 $\rightarrow$ 9 $\rightarrow$ 7 $\rightarrow$. *) Zwischen Reizung und erster neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 40 Sekunden. Sofort hieran anschließend beobachtete ich $\frac{1}{2}$ -minutenweise schnell hintereinander die Enden A und B und kam dabei zu folgenden Zahlen und Bewegungsrichtungen: Für je $\frac{1}{2}$ Minute abwechselnd: A: 1 $\rightarrow$ 0 2 $\leftarrow$ 6 $\leftarrow$ 6 $\leftarrow$. — B: 7 $\rightarrow$ 7 $\rightarrow$ 6 $\rightarrow$ 6 $\leftarrow$ 8 $\leftarrow$. Es wird offenbar, daß mindestens eine gewisse Zeitlang die Enden A und B nicht gleichmäßig arbeiten. Während A mit einer Geschwindigkeit von 1 sich bewegt und alsdann mindestens $\frac{1}{2}$ Minute ganz stillesteht, bewegt sich B mit der Geschwindigkeit 7 weiter; und schließlich wandert B bereits mit dem Maß 6 in entgegengesetzter Richtung, während A nur die Geschwindigkeit 8 in der neuen Richtung aufweist usf.

So wird das Gesamtbild des Fadens verständlich: Während das Ende A in einem markanten Bogen von ca. $1\frac{1}{2}$ mm daliegt, ist der übrige Teil des Fadens gerade.

15. Faden 4 mm lang. 18 $\rightarrow$ 18 $\rightarrow$ 17 $\rightarrow$ 17 $\rightarrow$ 18 $\rightarrow$ Reizung! (2 $\rightarrow$ 16 $\leftarrow$) * 4 $\rightarrow$, darauf wie bei Faden Nr. 14 $\frac{1}{2}$ -minütige Beobachtungen (für A und B alter-

nierend) wie folgt: A: $2 \leftarrow 3 \leftarrow 1 \leftarrow 0 \ 0 \ 0 \frac{1}{2} \leftarrow$, — B: $8 \rightarrow 9 \rightarrow 9 \rightarrow 8 \rightarrow 8 \rightarrow 8 \rightarrow$. *) Die Einklammerung bezieht sich auf den Zeitabschnitt einer Minute. Zwischen Reizung und Reaktion liegt ein Zeitraum von weniger als 50 Sekunden.

Das Gesamtbild des Fadens ergibt eine Schleifenlage. Der Faden ist in einem doppelten Bogen gekrümmt. Ich habe während der Zeit des Stillstandes bei A die Rotation der beiden Fadenenden verfolgt und gefunden, daß auch jetzt beide Enden gleichsinnig und zwar mit gleicher Geschwindigkeit rotieren (in 2 Minuten eine Rotation).

Reizung des nachwandernden Endes (B).

16. bis 20. Die Belege für die fünf vorhandenen Versuche lasse ich der Raumersparnis wegen aus. Sie zeigen einheitlich keine Reaktion. Nach der Reizung wandert der Faden, so lange wie er beobachtet wird (5—10 Minuten lang), ohne Krümmungsbildung in der alten Richtung weiter.

Ergebnis.

Durch Reizung mittels 0,025 % Schwefelsäure werden Umkehrreaktionen offenbar. Die Reaktionszeit beträgt im günstigsten Falle weniger als 50 Sekunden. Beobachtet werden jedoch auch Reaktionszeiten von weniger als 53, 150 und 210 Sekunden. Die Umkehr erfolgt, wenn man den gesamten Faden ins Auge faßt, sehr wenig genau. Nur Faden Nr. 12 kehrt in allen Teilen gleichmäßig um, ohne seine gerade Gestalt zu verändern. Sonst ist die Umkehr mit einer intensiven Bogenbildung verbunden, die dadurch zustande kommt, daß nur oder zunächst das unmittelbar gereizte Fadenende reagiert.

0,025 % H_2SO_4 stellt für *O. Jenensis* eine nicht unbedingt tödliche Verdünnung dar (vgl. unter Methodik). Diese Konzentration bedeutet offenbar nur einen schwachen chemotaktischen Reiz, der so schwach ist, daß er entweder zu langsam die Gesamtstrecke des Zellenverbandes durchwandert oder gar nicht ganz durchgeleitet wird. Kommt schließlich die Umkehr des gesamten Fadens zustande, so ist nicht ersichtlich, ob dies nicht durch einen mechanischen Reiz auf die Zellen des Endes B erfolgt, nämlich durch die intensive Krümmung des Endes A.

Es stehen sich zwei Versuchsreihen gegenüber. Nur wenn A vom Reiz getroffen wird, erfolgt eine Umkehrreaktion. Für B bedeutet die Berührung mit dem Reizmittel keinen Reiz, oder es kann dieser doch nicht — auch nicht die geringste Strecke — durch den Faden weitergeleitet werden.

c) Versuche mit 0,05 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ .)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

21. Faden 5 mm lang. 20 → 19 → 20 → 17 → 17 → Reizung! 9 → * 19 ←, 20 ← 21 ←. Faden bleibt gerade. *) Die Größe 9 bezieht sich hier auf einen Zeitabschnitt von nur 40 Sekunden. Die Reaktionszeit beträgt weniger als 100 Sekunden.

22. Faden 6 mm lang. 22 → 22 → 21 → 20 → 21 → Reizung! * 9 → 19 ← 22 ← 25 ← 24 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 27 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 86 Sekunden.

23. Faden 3 mm lang. 16 → 15 → 17 → 17 → 17 → Reizung! * 16 → 19 → 9 → 16 ← 17 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 25 Sekunden. Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 3 Minuten 47 Sekunden.

24. Faden 5 $\frac{1}{2}$ mm lang. 17 → 16 → 18 → 17 → 16 → Reizung! 19 → 17 → 15 → 6 → 4 →. Also nach mehr als 5 Minuten nach der Reizung keine Umkehr. Jedoch liegt jetzt das Ende A in starker Krümmung, was dafür spricht, daß das vorwandernde Ende rückwärts sich bewegt oder zum mindesten steht und nur passiv vom nachwandernden Ende B vorgeschoben wird.

25. Faden 3 mm lang. 19 → 17 → 18 → 18 → 18 → Reizung! * 15 → 13 ← 18 ← 19 ← 19 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 50 Sekunden. Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 110 Sekunden.

Reizung des nachwandernden Endes (B).

26. bis 30. Faden. Hier muß dasselbe wie bei den entsprechenden Versuchen mit 0,25 % H_2SO_4 gesagt werden. Es finden keine Umkehrreaktionen statt.

Ergebnis.

Mit 0,05 % als Reizmittel finden — wenn man den Versuch mit Faden Nr. 24 einbezieht — überall Umkehrreaktionen statt, falls der Reiz auf das vorwandernde Fadenende einwirkt. Außer im 24. Versuch ist der Reiz überall als kräftig zu bezeichnen. Der Faden schaltet der ganzen Länge nach um, daher bleibt er gerade. Auf das nachfolgende Ende bleibt die Reizung erfolglos.

Die Reaktionszeit beträgt im günstigsten Falle weniger als 86 Sekunden: im übrigen wurde sie mit weniger als 100, 110, 227 Sekunden bestimmt. Ob die exakte Umkehrreaktion auf einer schnellen Reizleitung durch den ganzen Faden beruht, bleibt dahingestellt, da ebensogut möglich wäre, daß längs der Wasserhülle des Fadens Diffusion des Reizmittels stattfindet, wodurch den Faden überall geeignete Reizkonzentrationen treffen.

d) Versuche mit 1 % Schwefelsäure.

31. bis 35. Faden. Reizung des vorwandernden Endes: Unmittelbar nach der Berührung mit der Reizflüssigkeit geschieht ein energisches Zurückweichen der Faden Spitze, dem ein ebenso energisches Vorrücken folgt. In den früheren, geringeren Konzentrationen traten solche Erscheinungen nicht zutage. Dies hat auch Fechner (z. B. S. 315) schon beobachtet. Mit Recht vermutet er in diesen Erscheinungen Kontraktionen, die er im Anschluß an Untersuchungen von Brand (I) in Beziehung zu dem osmotischen Druck der Reizlösung bringt. Ich komme auf die Kontraktionen ausführlich im VII. Abschnitt zu sprechen. Reizcharakter kommt ihnen nicht zu. — Die eigentliche Umkehrreaktion findet im übrigen in weniger als 40—60 Sekunden statt.

36. bis 40. Faden. Reizung des nachwandernden Endes. Auch für diese Versuche gelten die eben erwähnten Kontraktionserscheinungen. Eine Umkehrbewegung findet nirgends statt.

e) Reizung beider Fadenenden mit 1 % Schwefelsäure.

Die Reizung beider Fadenenden erfolgte so: Entweder wurde zuerst das Ende A gereizt, nachdem eine Umkehrreaktion zu verzeichnen war, alsdann das — jetzt vorwandernde — Ende B, oder der umgekehrte Weg wurde eingeschlagen: mehrere Minuten nach der erfolglosen Reizung des nachwandernden Endes B wurde Ende A gereizt.

1) Fadenende A wird gereizt, nach der Umkehr wird Ende B gereizt.

41. Nachdem der gesamte Faden, welcher vorher $\rightarrow$ wanderte, infolge Reizung des Endes A umgekehrt ist, also jetzt $\leftarrow$ sich bewegt, wird 7 Minuten nach der Reizung Ende B beobachtet: $17 \leftarrow 17 \leftarrow 18 \leftarrow$ neue Reizung! $16 \rightarrow 6 \rightarrow 4 \rightarrow 3 \rightarrow 1 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 2 \rightarrow 1 \rightarrow$. Reaktionszeit ca. 40 Sekunden. Der Faden liegt am Schluß in einem Bogen. Die beiden Fadenenden sind tot, was sich durch ihre rötlichbraune Verfärbung kundgibt.

42. 4 Minuten nach der Reizung des Fadenendes A wird B beobachtet. Die Bewegungsrichtung (vorher $\rightarrow$) ist jetzt B: $10 \leftarrow 8 \leftarrow 8 \leftarrow 5 \leftarrow 6 \leftarrow$ neue Reizung! $7 \rightarrow 6 \rightarrow 6 \rightarrow 8 \rightarrow$. Reaktionszeit weniger als 60 Sekunden. Währenddessen liegt A völlig still. Der Faden hat am Schluß eine starke Krümmung hinter B aufzuweisen. Fadenenden tot.

2) Fadenende B wird gereizt, darauf nach einigen Minuten Ende A.

43. Nachdem nach der erfolglosen Reizung des Endes B 6 Minuten verstrichen sind, wird Ende A beobachtet. A: $19 \rightarrow 17 \rightarrow 16 \rightarrow 16 \rightarrow$ neue Reizung! $14 \rightarrow 12 \leftarrow 9 \leftarrow 9 \leftarrow 13 \leftarrow 19 \leftarrow 16 \leftarrow 17 \leftarrow 15 \leftarrow$. Reaktionszeit weniger als 19 Sekunden. Am Schluß zeigt der Faden eine Bogenkrümmung im Abschnitt des letzten Sechstels der Gesamtlänge und zwar in der Nachbarschaft des Endes B. Fadenenden tot.

44. 7 Minuten, nachdem Fadenende B erfolglos gereizt worden ist, wird A beobachtet. A: $14 \rightarrow 17 \rightarrow 19 \rightarrow 18 \rightarrow$ neue Reizung! $2 \leftarrow 5 \leftarrow 5 \leftarrow 3 \leftarrow 4 \leftarrow$. Reaktions-

zeit ca. 30 Sekunden. Der Faden hat in seiner Mitte eine Ausbiegung, sonst ist er gerade. Fadenenden tot.

Die osmotischen Kontraktionen sind bei diesen Versuchen nicht mit aufgezeichnet worden.

Ergebnis.

Zunächst kann aus diesen Beobachtungen die Zahl der Daten für die Reaktionszeit vermehrt werden. Die Reaktionszeit beträgt ca. 30, 40 oder weniger als 60 bzw. 90 Sekunden.

Die Versuche lehren andererseits einiges in bezug auf den Bewegungsmechanismus. Überall zeigt sich, daß nach Einwirkung der 1 % Schwefelsäure bereits nach $\frac{1}{2}$ Minute die Enden des Fadens absterben. Diese Zonen kommen demnach als bewegungstätige Fadenteile nicht mehr in Betracht. Findet gleichwohl eine Bewegung in irgend einem Sinne noch längere Zeit statt, so ist auf die Bewegungstätigkeit der übrigen, d. h. also der mittleren Fadenzone zu schließen: sie bewerkstelligen jetzt allein die Bewegung. Aus denselben Versuchen wird ferner klar, daß im normalen Bewegungsverlauf der jeweils vordere Fadenteil bewegungstätig mit arbeitet. Sonst dürfte, nachdem vorher die Abtötung des ersten Fadenendes geschah, weder bei den Versuchen unter 1) — 41 und 42 — noch bei denjenigen unter 2) — 43 und 44 — nach erfolgter Abtötung des zweiten Fadenendes ein Stillstand stattfinden. Auf diese Weise kommt ja die Bogenbildung im Faden zustande.

3. Reizung künstlicher Teilstücke.

Die Teilstücke werden, wie üblich, durch schnelles Zerschneiden mit einem scharfen Rasiermesser eines auf dem Agar kriechenden und vorher in seinen Bewegungen studierten geraden Oscillarienfadens erzeugt. Nach mehrminütiger Beobachtung eines Teilstückes erfolgt die Reizung. Reizmittel ist in allen folgenden Versuchen 0,5 % Schwefelsäure.

a) Teilstücke aus einem Trennungsschnitt.

Reizung des vorwandernden Wundendes.

45. Intakter Faden $3\frac{3}{4}$ mm lang. Teilstück 1 mm lang. 1 Minute nach dem Trennungsschnitt: 14 → 13 → 13 → 15 → Reizung! 1 ← 1 ← $1\frac{1}{2}$ → $\frac{1}{2}$ → 0 0 0. Das kurze Fadenstück ist getötet. Umkehrreaktion in mindestens 20 Sekunden.

46. Faden 5 mm lang, Teilstück $1\frac{1}{2}$ mm lang. Etwa 40 Sekunden nach dem Trennungsschnitt: 14 → 14 → 14 → 14 → Reizung! 7 → 4 → $\frac{1}{2}$ ← $\frac{1}{2}$ ← 2 ← $1\frac{1}{2}$ ← 2 ← 2 ← 1 ←. Umkehrreaktion in weniger als 175 Sekunden und mindestens

120 Sekunden. Das Fadenstück ist am Schluß gekrümmt. Während nämlich das Ende mit der Wundstelle zurückwandert ($\leftarrow$), wandert das Apikalende in alter Richtung ($\rightarrow$) weiter. Abwechselnde $\frac{1}{2}$ -minütige Beobachtungen ergeben folgende Zahlen:

Apikalende: $4 \rightarrow 4 \rightarrow 4 \rightarrow$. — Wundende: $1 \leftarrow 1 \leftarrow 1 \leftarrow$.

Der mitzuteilende Stoff gliedert sich danach, ob die durch den Schnitt entstandenen Wundenden oder intakte Apikalenden gereizt werden. Da es mir besonders darauf ankam, die durch den Trennungsschnitt mit dem Rasiermesser geschaffenen neuen Fadenenden auf ihre Reizempfindlichkeit zu prüfen, reizte ich mit Vorliebe diese.

47 bis 52. Versuche hinsichtlich der Teilstücklängen mannigfach variiert. In den meisten Fällen bleibt das Fadenstück nach der Umkehrreaktion, welche in 25, 49, 60, 74, 85, 120 Sekunden stattfindet, völlig gerade. Berücksichtigt man in diesen Versuchen, wie auch in früheren das Impfalter der Fäden bzw. Fadenstücke, so zeigt sich bei völlig frischen Fäden eine glatte Umkehrreaktion, während ältere Fäden durchweg zu Bogenkrümmungen neigen. Die letzteren haben also eine langsamere oder weniger exakte Reizleitung.

Reizung des nachwandernden Wundendes.

53 bis 57. Das nachwandernde Wundende ist bald dasjenige, welches schon in dem intakten Faden während der Wanderung hinten liegt, bald dasjenige, das nach dem Schnitt — infolge des Schnittes als Reiz — das vorwandernde geworden ist. Keiner der Reizversuche bewirkte — bei völliger Geradehaltung des Fadens — eine Umkehrreaktion.

Reizung des Apikalendes.

58 bis 61. Noch wurde besonderer Wert darauf gelegt, das natürliche Apikalende an künstlich erzeugten Teilstücken zu reizen. Wie zu erwarten, ergibt das keinen Unterschied gegenüber Versuchen, in denen das Wundende gereizt wurde.

Ergebnis.

Durch den künstlichen Eingriff ist augenblicklich ein neues Fadenende ohne die morphologischen Eigenschaften des natürlichen Apikalendes gebildet worden, das aber in seiner Empfindlichkeit für den chemotaktischen Reiz dem Apikalende gleicht. Es ist ganz gleichgültig, ob Apikal- oder Wundende gereizt wird. Wenn nur immer der Reiz entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadenstückes angreift, schaltet das Fadenstück um. Andererseits ist in allen Fällen Reizung eines nachwandernden Fadenstückes — gleichviel, ob Apikal- oder Wundendes — wirkungslos. Diese für die Frage der Reizleitung wichtige Tatsache belegt von neuem auch die Autonomie der Fadenteile, da sie sich ja nicht anders wie die ganzen Fäden verhalten. Auch in den Teilstücken können nach der Reizung Bogenbildungen auftreten. Sie beruhen wie bei

intakten Fäden auf mangelhafter Reizleitung und kommen letzthin durch die verschiedene Bewegungstätigkeit hinsichtlich der Richtung und Geschwindigkeit verschiedener Zonen zustande. Die Reaktionszeit für die Umkehr nach der Reizung wurde wechselnd mit etwa 20—120 Sekunden ermittelt.

b) Teilstücke aus zwei Trennungsschnitten.

(Reizung apexloser Stücke.)

Durch zwei schnell hintereinander geführte Schnitte wird ein mittleres Stück des Fadens herausgetrennt. Dies Stück besitzt also beiderseits ein Wundende. Der somit apexlose Fadenteil wird bald nach dem Schnitt in gewohnter Weise gereizt.

Reizung des vorwandernden Endes.

62. Intakter Faden war $5\frac{1}{2}$ mm lang. Teilstück ist 4 mm lang, hat infolge des Trennungsschnittes die ursprüngliche Richtung geändert. 2 Minuten nach den Schnitten: 18 → 18 → 19 → 19 → 19 → 19 → Reizung! 18 → 17 → (11 → 3 ←) 16 ← 15 ← 16 ← 17 ← 16 ← 16 ← 15 ←. Reaktion in weniger als 197 Sekunden, in mindestens 167 Sekunden. Fadenstück bleibt gerade.

63. Intakter Faden war 5 mm lang. Teilstück ist 4 mm lang, wandert in ursprünglicher Richtung. 2 Minuten nach den Schnitten: 21 → 21 → 21 → 20 → 20 → 21 → Reizung! 20 → 20 → 18 → (2 → 6 ←) 19 ← 20 ← 19 ← 19 ← 21 ←. Fadenstück bleibt gerade.

Reizung des nachwandernden Endes.

64. Intakter Faden war $4\frac{1}{4}$ mm lang. Teilstück ist 2 mm lang. Richtungswechsel infolge der Schnitte wie unter Nr. 62. Alsdann 4 Minuten nach den Schnitten: 16 → 16 → 17 → 17 → 17 → 17 → 17 → Reizung! 11 → 6 → 6 → 6 → 5 → 4 →, nach einer Beobachtungspause von 10 Minuten: 9 → 10 → 10 →. Fadenstück bleibt gerade.

65. Intakter Faden war 4 mm lang. Teilstück ist $1\frac{1}{2}$ mm lang. Richtungswechsel wie vor. 3 Minuten nach dem Schnitt: 20 → 21 → 21 → 20 → 21 → 20 → 20 → Reizung! 20 → 21 → 20 → 20 → 21 → 20 → 20 → 21 → 20 →. Fadenstück bleibt gerade.

Ergebnis.

Um Raum zu sparen, wird auf die Mitteilung weiterer Versuche mit apexlosen Stücken verzichtet. Es ist zur Genüge ersichtlich, daß apexlose Teilstücke aus dem Mittelteil des Oscillarienfadens in ihrem chemotaktischen Reizverhalten autonom sind. Die Apikalzelle ist mithin für die Reizperzeption nicht unerläßlich. Vielmehr vermag jede Zelle den chemischen Reiz zu perzipieren

und weiterzugeben. Hinsichtlich der Reizleitung ergibt sich nichts anderes wie in den früheren Versuchen: Der Reiz kann nur wirken, wenn er dem jeweils vorwandernden Fadenende genähert wird.

Abschnitt III.

Weitere taktische Versuche.

1. Negative Phototaxis.

Oscillatoria Jenensis ist — im Gegensatz offenbar zu allen grünen Oscillarienarten — nicht positiv phototaktisch. Der schattig lebende Organismus bekundet andererseits bei stärkerem Tageslicht negativ taktische Reaktionen von wechselndem Ausmaß. Weil ich nun durch Erwärmen auf 40° (Schmid, II, S. 607) phobische Reizantworten nicht erzielen konnte, nehme ich an, daß der Reizerfolg in den an anderer Stelle (Schmid, I, S. 365) mitgeteilten Versuchen, bei denen Bogenlichtbestrahlung Umkehr der Fäden bewirkte, nicht der dort gemessenen Erwärmung von 40—42°, sondern eben der intensiven Belichtung selber zu verdanken ist. Ich möchte die damals unter anderen Gesichtspunkten ausgeführten Beobachtungen hier noch einmal heranziehen, ohne daß der Frage, ob Photo- oder Thermotaxis vorliegt, irgendwie nähergetreten werde. Aus genanntem Versuchsbericht ist ersichtlich, daß es für den Erfolg der Umkehrreaktion davon abhängt, ob Vorder- oder Hinterende eines wandernden Oscillarienfadens auf die hellbeleuchtete Öffnung der Objektischblende gebracht wird. Nur wenn man das jeweilige Vorderende der Belichtung einer Bogenlampe aussetzt, erfolgt der sichere Richtungswechsel. Schon damals wurden nicht nur intakte Fäden verwendet. Ob am vorwandernden Ende die Apikalzelle und deren Nachbarschaft unversehrt vorhanden oder ob der Oscillarienfaden ein Bruchstück war, war für den Reizausfall gleichgültig. Ich verfüge noch über eine ganze Reihe Aufzeichnungen derartiger Versuche, die stets dasselbe besagen. Die Umkehrreaktion unterbleibt gesetzmäßig, wenn ein beliebig langer Abschnitt des jeweiligen Hinterendes eines Oscillarienfadens oder Fadenbruchstückes von intensivem Licht getroffen wird.

Hierher wollen wir auch die von Nienburg mitgeteilten Versuche über die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien stellen:

2. Positive Phototaxis.

Nienburg arbeitete mit einer grünen Oscillarie — *Oscillatoria Cortiana* Menegh. —, die auf Beschattung prompt mit einer Bewegungsumkehr, also nach der üblichen Bezeichnungsweise positiv phototaktisch reagiert. Er projizierte einen scharf begrenzten rechteckigen Lichtfleck auf das im übrigen verdunkelte Substrat und beobachtete den Faden in dieser „Lichtfalle“. Als einfachster Fall ergab sich dieser, daß die Oscillarie im hellen Felde gegen die Dunkelgrenze vorwanderte und sie überschritt, wobei der vordere Fadenteil aber nur eine bestimmte Strecke weit umschattet werden konnte; denn es genügte diese teilweise Beschattung, um den Faden stillstehen und umkehren zu lassen. Der Faden bewegte sich ins Lichtfeld zurück, wanderte auf die gegenüberliegende Dunkelgrenze zu, wo nach dem Überschreiten wieder die Umkehrreaktion ausgelöst wurde usf.

Es erscheint uns von Wert zu wissen, wie weit das vorwandernde Fadenende, während das Hinterende beleuchtet wird, in die Dunkelheit eintauchen muß, damit der ganze Faden umkehrt. Aus Nienburgs Diagrammen läßt sich hierfür einiges ablesen. Das verdunkelte Fadenstück ist ziemlich lang. Es beträgt 20 bis 90%; das ist eine sehr wechselnde Länge, die auch, absolut gerechnet, wechselnd lang ist (etwa $2\frac{1}{2}$ —27 Längeneinheiten = 37—398 μ). Im übrigen finde ich eine Abhängigkeit zwischen der relativen Größe des beschatteten Fadenendes und der absoluten Länge des Gesamtfadens. Man vergleiche folgende Werte:

1. Fadenlänge 10 (Nienburg, S. 169, Diagramm Nr. 3). Relative Länge des beschatteten vorderen Fadenendes ca. 30—40% des Gesamtfadens, im Mittel 30%.
2. Fadenlänge 14 (S. 167 Nr. 2). Relative Länge wie vor, ca. 10—50%, im Mittel 30%.
3. Fadenlänge 15 (S. 165 Nr. 1). Relative Länge wie vor, ca. 20—30%, im Mittel 25%.
4. Fadenlänge 19 (S. 173 Nr. 5). Relative Länge wie vor, ca. 50—80%, im Mittel 60%.
5. Fadenlänge 25 (S. 175 Nr. 6). Relative Länge wie vor, ca. 70% des Gesamtfadens (nur eine Bestimmung möglich).
6. Fadenlänge 27 (S. 171 Nr. 4). Relative Länge wie vor, ca. 30—60%, im Mittel 50%.
7. Fadenlänge 30 (S. 176 Nr. 7). Relative Länge wie vor, ca. 60—90%, im Mittel 70%.

Während den Fadenlängen von 10—15 absoluter Länge ein beschattetes Vorderende von 25—30% entspricht, ist dieses bei

einem Gesamtfaden von 19—30 Länge 50—70% groß. Da nach meiner Erfahrung längere Fäden schon ungereizt einen langsameren Umkehrrhythmus zeigen, bin ich geneigt, obige für kürzere Fäden notierten geringeren relativen Beschattungslängen aus diesem Verhalten zu erklären. Die Tendenz zur Umkehr bezw. die vielleicht schon sowieso eingeleitete Phasenfolge, welche auf die Umkehr hinzielt, wird durch die Verdunkelung wahrscheinlich zu schnellerem Ablauf gebracht. Die Dinge verdienen im Anschluß an Harders Ergebnisse, welche nur für Verdunkelungen des ganzen Fadens gelten, eine erweiternde Untersuchung für das Verhalten beim Überkriechen einer Hell-Dunkelgrenze. Man dürfte daraus wohl auch bestimmteres über die eigenartigen Reizleitungsverhältnisse erwarten, worüber ich später einiges sagen möchte.

Kann man schon aus Nienburgs Reaktionen mit der Lichtfalle mutmaßen, daß die Verhältnisse hinsichtlich des erfolgreichen Reizortes gar nicht anders als bei den mitgeteilten chemotaktischen Versuchsergebnissen liegen, so wird dies zur Gewißheit, wenn man die übrigen von ihm angestellten Versuche durchsieht. Aus dem Erfolg der gleichzeitigen Beschattung beider Apikalenden (indes die Fadenmitte hell bleibt) schließt er, daß die Fadenspitzen zum mindesten nicht reizempfindlicher als die übrigen Fadenteile sein können. Nienburg stellt den Satz auf, daß der Lichtreiz um so stärker empfunden wird, je größer die Körperoberfläche ist, die von dem Reiz getroffen wird. Es ist interessant, daß dieser Forscher, obschon er unter dem Einfluß der Fechnerschen Hypothese von der Bedeutung der Apikalzelle steht, zu der Anschauung gelangt, die Oscillarie perzipiere den Lichtreiz mit der ganzen Fadenoberfläche in gleicher Weise. Ferner ist es für uns wichtig zu wissen, daß Nienburgs Erwartung, es müsse einerlei sein, ob man den Faden von vorn oder von hinten verdunkelt, sich nicht bestätigte. Verbleibt nämlich die Spitze im Hellen, während der größte Teil des Fadens fortlaufend von hinten beschattet wird, so ändert sich nichts an der Bewegungsrichtung (Nienburg, S. 181 bis 184). Nienburg vergleicht ferner (S. 177) die Reaktionszeit bei teilweiser mit derjenigen bei totaler Verdunkelung des Fadens. Im Mindestfalle ist sie bei totaler Verdunkelung 2,5mal kürzer, im Höchsthalle bei 6 Fäden (24 Beobachtungen) sogar 9mal, im Durchschnitt 4,8mal kürzer als bei teilweiser Verdunkelung. Er hat es unterlassen, diese Verhältniszahlen mit der Flächengröße der jeweilig verdunkelten Fadenstücke in Beziehung zu setzen.

Dürfen wir dies hier nachholen, indem wir die zu vergleichenden Werte aus seinen Diagrammen 1—7 herauslesen, so finden wir, daß bei 7 Fäden (36 Beobachtungen) zwar einmal der Gesamtfaden 10mal, aber in anderen Fällen dieser oft nur 1,01—1,6mal größer als der verdunkelte Abschnitt ist und im Mittel aus 36 Beobachtungen die Verhältniszahl 2,4 ergibt. Hiernach wäre die Reaktionszeit (4,8 : 2,4) 2mal kürzer, als sie aus den Beschattungsgrößen der Fäden zu errechnen wäre, und Nienburgs Sätze von der überall gleichen Reizempfindlichkeit des Oscillarienkörpers und der Proportionalität von Reizempfindlichkeit und Größe der gereizten Oscillarienoberfläche sind aus den von Nienburg selber gelieferten Unterlagen anfechtbar.

Es erhellt dies noch deutlicher, wenn wir aus Nienburgs Diagramm Nr. 7 einige Zahlen zusammenstellen, die den Unterschied zwischen teilweiser, für die Umkehr erfolgreicher Verdunkelung mit völliger Dunkelheit stärker hervorkehren. Zunächst der erste Teil des Diagramms auf S. 176 und der mittlere Teil auf S. 178: Der Faden kriecht mit der vorwandernden Spitze ins Dunkelfeld, bis er umkehrt. Dies geschieht 3mal mit verschiedener Geschwindigkeit. Je langsamer der Faden sich bewegt, desto früher kehrt er um. Andererseits wächst die Länge der dabei verdunkelten Fadenstrecke mit der Geschwindigkeit an. Um eine — wenn auch nur rohe — Größe für die Quantität des Reizes zu haben, führe ich die „Dunkelmenge“ ein. Die Dunkelmenge ist die Zahl für die insgesamt verdunkelte Oscillarienoberfläche vom Zeitpunkt des Überschreitens der Dunkelgrenze bis zum Augenblick der Umkehr.

Mittl. Geschwindigkeit für 1 Minute	Länge des verdunkelten Fadenabschnitts bis zur Umkehr	Reaktionszeit in Minuten	Dunkelmenge
1,47	28	19	289
1,37	23	$17\frac{1}{3}$	$236\frac{1}{3}$
1,27	17	$13\frac{3}{4}$	$128\frac{3}{4}$
Anders bei sofortiger Verdunkelung des ganzen Fadens (dasselbe Diagramm S. 178)			
2,00	30	2	60
0,50	30	2 (?)	60 (? , vielleicht < 60).

Obleich hier die Geschwindigkeit die bedeutende Größe von z. B. 2,0 beträgt, also viel größer als obige 1,47 ist, vermittelt deren der Faden 28 Längeneinheiten ins Dunkelfeld geschoben wird, ist die erforderliche Dunkelmenge nur 60 gegenüber 289 bei 1,47!

Die Nienburgschen Ergebnisse sind nur als die erste Etappe auf dem langen Wege noch auszuführender Versuche anzusehen. Für uns dürfte dies eine als erwiesen gelten, daß der Verdunkelungsreiz nur jeweils auf das vordere Ende einer wandernden *Oscillatoria Cortiana* wirksam, unwirksam dagegen auf das jeweils hintere Fadenende ist.

Abschnitt IV.

Der Durchtrennungsschnitt als Reiz.

Nach der Durchschneidung des Oscillarienfadens mit dem Rasiermesser setzen die entstandenen Teilstücke in allen Fällen die Bewegung in ursprünglicher Richtung, d. i. der Bewegungsrichtung des intakten Fadens, weiter fort. Es wurde schon früher hieraus geschlossen, daß auch der intakte Faden in allen Teilen sich in derselben Richtung bewegt. Ob nach einer gewissen Reaktionszeit der Trennungsschnitt auf spätere Phasen des Bewegungsverlaufes einwirkt, wurde bisher beiseite gelassen. In fast allen Schnittversuchen ist aber von mir darauf geachtet worden; und überdies habe ich eine Reihe eigens darauf abzielender Versuche angestellt, um das zunächst regellos erscheinende Verhalten in der Reaktion der beweglichen Teilstücke aufzuklären. Ich verfüge über 54 derartige Beobachtungen.

Da ist zunächst zu sagen, daß das Durchtrennen des Fadens mit dem Messer — schneller kurzer Schlag mit dem Rasiermesser auf die wandernde Oscillarie senkrecht zur Längserstreckung des Fadens; die Oscillarie kriecht über die Agargallerte dahin — offenbar nur eine schwache Reizung oder in vielen Fällen vielleicht gar kein Reiz ist. In 47,7% der Versuche nämlich erfolgte nach dem Schnitt auch später nirgends eine Umkehr der Teilstücke. Die fortlaufende Beobachtung vom Zeitpunkt des Durchtrennens ab dauerte 4—15 Minuten. Dabei betrug die Länge des kürzesten Teilstücks gelegentlich sogar nur 1 mm, während das Maß des intakten Fadens von 3—9,5 mm abwechselte. Aus der Geschwindigkeit der Teilstücke, deren Maß bald demjenigen des intakten Fadens gleich war, bald eine Beschleunigung, bald Verlangsamung zeigte, lassen sich nicht ohne weiteres Reizbeantwortungen herausfinden, da ohnehin, wie früher wahrscheinlich gemacht werden konnte, schon innerhalb des intakten Fadens die Fadenzonen unterschiedlich wirksam sein können. Deren verschiedene Geschwindig-

keiten müssen nach der Zerstückelung um so deutlicher hervortreten.

Wo andererseits die Durchtrennung deutliche und eindeutige Reaktionen hervorruft — und dies ist in den verbleibenden 52,3% der Versuche fast immer der Fall — kann nicht übersehen werden, worin die Reizung besteht. Am ehesten ist wohl dafür der kurze intensive Druck verantwortlich zu machen, den beim schnellen Durchschneiden des Fadens das Messer auf die Schnittstelle und deren Nachbarschaft ausübt. Druck zeitigt ja auch sonst wechselnde Reizerfolge, wie z. B. dann, wenn der Faden beim Kriechen mit seiner Spitze auf ein Hindernis stößt, und dürfte beim Schnitt eher in Frage kommen als der Reizkomplex, den man Verwundung nennt, oder die Erschütterung, von der ein Einfluß auf die Bewegungsrichtung nicht bekannt ist.

Wie man dies auch immer beurteilen mag, handelt es sich hier jedenfalls nicht um chemo-, noch weniger um phototaktische Reizung. Die Reizerfolge indes lassen sich leicht mit jenen Vorgängen vergleichen, wie nachfolgend gezeigt werden soll.

Entsprechend den beiden Enden A und B des intakten Fadens heißen die durch einen Trennungsschnitt entstandenen Teilstücke ebenso. Teilstück A ist das vor dem Schnitt vorwandernde Ende. Die Bewegungsreaktionen auf eine einzige Durchtrennung mit dem Rasiermesser sind am übersichtlichsten und wurden daher eingehend studiert. Es ergibt sich, daß die oben schon genannte Prozentzahl (52,3) 44,9% Reizerfolge einschließt, das sind also 85,8% der Reizerfolge überhaupt, wo es sich lediglich um eine Umkehr des Teilstückes B handelt. Hier behält Teilstück A unverwandt die vorher innegehabte Bewegungsrichtung bei. Während also im Sinne meiner früheren Ausführungen unmittelbar nach dem Schnitt beide Teilstücke in der Richtung des intakten Fadens hintereinander weiterkriechen, trennen sich nach einer gewissen Reaktionszeit ihre Wege, indem der Abstand zwischen den Teilstücken durch das Fortwandern in entgegengesetzter Wegrichtung immer größer wird ($\overleftarrow{B} \overrightarrow{A}$). Bei der Unkontrollierbarkeit des eigentlichen Reizes und seiner quantitativen Einwirkung habe ich keinen Wert darauf gelegt, die Reaktionszeit zu bestimmen. Sie beträgt wahrscheinlich im günstigsten Falle $\frac{1}{2}$ —1 Minute. Aber selbst nach ca. $3\frac{1}{2}$ Minuten habe ich Umkehr des Teilstückes B beobachtet, die ich auf Reizung durch den Messerschnitt zurückführe. Fadenlängen sowohl wie absolute und relative Länge der Teilstücke waren in diesen Ver-

suchen so verschieden als möglich gewählt worden. Die Fadenslänge wechselte von 2,8—8,1 mm, diejenige des Teilstückes A betrug etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{3}{4}$ der Gesamtfadenslänge. In einem bestimmten Falle war z. B. der ganze Faden 6,4 mm, Teilstück A 1,6, B 4,8 mm lang; mithin betrug die relative Länge von A $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge. Ein Vergleich der Geschwindigkeiten vor und nach der Durchschneidung lehrt nichts Gesetzmäßiges. Während bei B stets verlangsamte Bewegung beobachtet wird und dies die Umkehr ankündigt, läßt sich in bezug auf Teilstück A eine veränderte Geschwindigkeit ebensowohl als Reizerfolg wie als Sondergeschwindigkeit der betreffenden, durch den Schnitt lediglich isolierten Fadenzone deuten.

Die verbleibenden 7,4% Reizerfolge beziehen sich auf 4 Fälle, die eine besondere Besprechung notwendig machen. Zunächst 3 Fälle, wo nach dem Schnitt nur Teilstück A umkehrt. Hier entsteht das Bild, daß die beiden Teilstücke, diesmal erst, nachdem sie aneinander vorbeigegangen sind, den Wegabstand zwischen sich immer größer werden lassen ($\vec{B} \quad \overleftarrow{A}$).

1. Der intakte Faden ist 10,2 mm lang. Der Schnitt zertrennt ihn in ungleich lange Teilstücke A: 1,7 mm, B: 8,5 mm. Es scheint mir weniger beachtenswert, daß A nur $\frac{1}{6}$ des Gesamfadens lang ist, als daß er selber das geringe absolute Maß von 1,7 mm Länge mißt.

2. Länge des intakten Fadens beträgt 4 mm. Diesmal ist B kürzer. A: 2,3 mm, B: 1,7 mm. A ist also etwa $\frac{3}{5}$, B $\frac{2}{5}$ der Gesamtlänge groß.

3. Länge des intakten Fadens beträgt 6 mm. Maße der Teilstücke: A 4 mm, B 2 mm lang. A kehrt erst nach ca. 4 Minuten nach dem Schnitt um.

In diesen drei Fällen muß der letzte als zweifelhafter Reizerfolg angesprochen werden, da die Umkehr nach ca. 4 Minuten ebenso gut ohne den vorausgegangenen Schnittreiz vor sich gegangen sein könnte. Die beiden anderen Fälle, also die einzigen unter 54 Beobachtungen, mögen durch mangelhafte Versuchstechnik genügend erklärt sein: Es ist anzunehmen, daß durch ungeschickten Messerschlag irgendwie der ganze Faden hier in Mitleidenschaft gezogen worden ist.

Noch ist ein weiterer Fall zu erwähnen, der die dritte Möglichkeit der Umkehrbewegungen zweier Teilstücke verkörpert: Es kehren beide Teilstücke nach dem Schnitt um ($\overleftarrow{B} \quad \overleftarrow{A}$).

4. Der 4 mm lange Faden wird durch den Schnitt in ungefähr gleich lange Teile zerlegt: A 2, B $2\frac{1}{2}$ mm Länge. Nach dem Schnitt kehren beide Teile um.

Auch dieser Versuch fällt aus dem Rahmen der Reizerfolge heraus, da die Umkehr offenbar vor der Durchtrennung bereits

eingeleitet gewesen ist, was aus dem Vergleich der Geschwindigkeiten vor und nach dem Schnitt geschlossen werden muß. Die Geschwindigkeit war nämlich zuvor auffallend gering und sank von 15 auf 13 Einheiten für die Minute, um nach dem Schnitt — nach der Umkehr — sofort mit 20 Einheiten zu erscheinen und zwischen 20—21 schwankend 16 Minuten hindurch auf dieser, offenbar normalen Geschwindigkeitshöhe zu bleiben.

Wie verhält sich der Oscillarienfaden bei einer entsprechend mehr Teilstücke erzeugenden, größeren Zahl von Trennungsschnitten? Aus technischen Gründen habe ich mehr als 3 Durchtrennungen (= 4 Teilstücke) bei einem Faden nicht angebracht; denn weitere Zerstückelungen sind wegen der Versuchsfehler nicht diskutabel. Ich beschränke mich darauf, als Belege für das offenbar überall gültige Verhalten einige Fälle anzuführen, bei denen der Faden nur 2mal mit dem Rasiermesser durchtrennt wurde. Hierbei entstehen 3 Teilstücke, die, von dem vorwandernden Ende A aus gezählt, A, B und C heißen. Die Schnittfolge kann von A nach C oder von C nach A laufen. Wenn es auch so scheint, daß Umkehr der Teilstücke etwas häufiger eintritt, wenn die zuerst genannte Schnittfolge eingehalten wird, weshalb für andere Zwecke früher (Schmid, II, S. 621) die zweite bevorzugt wurde, so glaube ich doch auf eine, nur durch eine größere Zahl von Versuchen erreichbare, sichere Feststellung dieser Tatsache verzichten zu dürfen. Bei dem geringfügigen Häufigkeitsunterschied und der immerhin doch unübersichtlichen Versuchstechnik wäre hieraus doch nichts Ersprößliches für eine theoretische Beurteilung zu erwarten.

Der Erfolg des zweimaligen Durchschneidens eines Oscillarienfadens ist nun folgender:

1. Es können alle Teilstücke in der Richtung des Ganzfadens weiterwandern. Dies ist ein häufiger Fall.

2. Nach den Durchtrennungen kehren alle drei Teilstücke gleichmäßig um. Dies ist nur einmal beobachtet worden und läßt sich, wie der entsprechende Fall bei nur einer Durchschneidung früher so erklären, daß der vor dem Schnitt sich langsamer bewegende Faden (was tatsächlich festgestellt wurde) einer Umkehr zustrebte, die er dann nur in seinen Teilstücken vollziehen konnte. — Oder es geschehen:

3. ungleichmäßige Umkehrbewegungen der Teilstücke. Dabei werden alle Möglichkeiten erschöpft, außer, daß Teilstück A jemals die Umkehrbewegungen mitmacht. Es kann Stück B allein um-

kehren, während A und C in alter Richtung weiterwandern; dasselbe kann mit C geschehen, und A und B bleiben, wie früher berichtet; und schließlich kehren zwei Teilstücke um: B mit C. Bei den Versuchen wurde die relative wie absolute Größe der Stücklängen mannigfach abgewandelt. Sie haben auf das Ergebnis offenbar keinen Einfluß. Einige Beispiele:

B kehrt um:

1. Ganzfaden: 4,1 mm lang. A: 1,4, B: 1,4, C: 1,3 mm lang. Reaktionszeit 2 Minuten.

2. Ganzfaden: 5,0 mm lang. A: 0,6, B: 4,0, C: 0,4 mm lang. Reaktionszeit wie vor.

C kehrt um:

3. Ganzfaden: 3,5 mm lang. A: 0,5, B: 2,5, C: 0,5 mm lang. Reaktionszeit ca. $\frac{1}{2}$ Minute.

4. Ganzfaden: 5,0 mm lang. A: 1,0, B: 2,5, C: 1,5 mm lang. Reaktionszeit $\frac{3}{4}$ Minute.

B + C kehren um:

5. Ganzfaden: 5,6 mm lang. A: 1,0, B: 4,0, C: 0,6 mm lang. Reaktionszeit ca. $\frac{1}{2}$ bzw. $\frac{3}{4}$ Minute.

6. Ganzfaden: 6,0 mm lang. A: 1,5, B: 3,5, C: 1,0 mm lang. Ca. $\frac{1}{2}$ Minute nach den Schnitten kehrt C, nach weiterer $\frac{1}{2}$ Minute kehrt B um.

Das Ergebnis läßt ebenso wie bei den Versuchen mit nur einem Durchtrennungsschnitt keinerlei Zweifel für die Formulierung der hier vorliegenden Tatsache zu. Vielleicht wird die Sachlage noch klarer, wenn wir nicht mit intakten, sondern mit Fadenteilstücken ohne die beiden normalen Apikalenden oder mit nur einem Apex arbeiten, z. B. solchen, die soeben durch Schnitte entstanden sind. Gleichviel ob diese Teilstücke nach ihrer Entstehung eine Umkehrreaktion ausgeführt haben oder nicht, stets gilt der Satz, daß auf die Reizung durch den Messerschnitt niemals ein Bruchstück reagiert, dessen eines Ende vor dem Schnitt dem vorwandernden Ende des entstehenden Teilstückes angehört hat. Wo immer ein Richtungswechsel auftritt, betrifft er die jeweils vor dem Schnitt nachwandernden Fadenteile.

Dies läßt sich mit den in den vorigen Abschnitten bezüglich des photo- und chemotaktischen Verhaltens erzielten Ergebnissen in Parallele setzen. Bei den vorliegenden Versuchen ist der Reizort die im Entstehen begriffene oder bereits entstandene Schnittstelle, wobei der Schnitt selber als Reiz wirkt. Als dann wird jedesmal zu gleicher Zeit das Hinterende des einen, wie das Vorderende des anderen Teilstückes von demselben Reizumstand betroffen.

Und zwar gilt dies für jeden beliebigen Abschnitt des Fadens, sofern nur immer eine Trennung durch Schnitt erfolgt. Bewegungsumkehr tritt — ganz analog dem chemo- und phototaktischen Verhalten — nur in demjenigen Teilstück ein, dessen Schnittort, d. h. Reizort, zugleich das vorwandernde Ende dieses betreffenden Teilstückes ist. Das ist der Grund, warum infolge des Durchtrennungsschnittes in fast keinem der Versuche jemals das Fadenende A des intakten Oscillarienfadens die Bewegungsrichtung umschaltete.

Abschnitt V.

Die Polarität des Oscillarienfadens.

1. Theoretische Betrachtungen.

Die Untersuchungen der vorhergehenden Abschnitte haben, so sehr sie auch noch der Vertiefung bedürfen, für alle in Frage kommenden Reize unzweifelhaft dargetan, daß der morphologisch unpolare Oscillarienfaden während der Bewegung ein polares Wesen ist. Die beiden Fadenenden können vermöge der im normalen Ablauf erfolgenden Umkehrbewegung beliebig Vorder- oder Hinterende sein. Doch nur, wenn ein Reiz das jeweilige Vorderende trifft, ist er wirksam. Schon Fechner (S. 320) konnte hierfür einige Belege liefern. Am „negativen Ende“ mit repulsiv wirkenden Stoffen gereizte Fäden ließen, wie er mit anderen Worten ausdrückt, bei keinem Stoffe jemals eine positive Reaktion eintreten. Nienburg beobachtet dasselbe für den Verdunkelungsreiz. Die Erklärungen für dieses Verhalten gründen sich bei beiden Forschern auf die von Fechner aufgestellte Hypothese von der Apikalzelle als Bewegungsorgan. Sie weichen darin ab, daß nach Fechner der chemotaktische Reiz nur von den Fadenenden, der Lichtreiz nach Nienburg von der gesamten Oscillarienoberfläche perzipiert werde. Der chemische Reiz soll nur von der im Betrieb befindlichen, d. h. der jeweils vorderen oder positiven Apikalzelle empfangen werden. Der Reiz werde durch den Faden nach der negativen Apikalzelle geleitet; die Reaktion bestehe in der Erzeugung von Bewegungsschleim von seiten der negativen Apikalzelle unter gleichzeitigem Aufhören der Schleimlieferung durch den positiven Apex, so daß der Erfolg die Umkehr der Bewegungsrichtung sein müsse. Der Lichtreiz (der durch Beschattung hervorgerufene Reiz) hingegen soll über ein beleuchtetes Stück des Fadens nicht hinweg

geleitet werden können und zwar dann nicht, wenn der beleuchtete Fadenabschnitt zwischen Perzeptionsort und positivem Fadenende liegt. Andererseits sei die Reizleitung normal, wenn sie zwischen Perzeptionsort und negativem Fadenende über einen beleuchteten Abschnitt führt. Nienburgs Darlegung birgt also die allerdings nicht ausgesprochene Vorstellung, daß von einer beliebigen Perzeptionszone aus der Reiz nach beiden Apikalzellen hinwandere, am positiven Ende den Stillstand, am negativen die Auslösung der Schleimerzeugung bewirke. Wie wäre es dann denkbar, daß die Oscillarie bei Verdunkelung des hinteren (negativen) Endes unverwandelt mit ungeminderter Geschwindigkeit beispielsweise 30 Minuten weiter wandert, anstatt, wie es nach obiger Darlegung sein müßte, infolge der Gegeneinanderwirkung der beiden Apikalzellen stillzustehen oder zum mindesten Störungen aufzuweisen? Eher könnte man einer anderen Vorstellung zustimmen, die annimmt, daß die Inbetriebsetzung der negativen Apikalzelle des Zusammenwirkens zweier Reize bedürfe, dem von der Perzeptionsstelle nach hinten ausgehenden unmittelbaren Reiz, vereint mit dem zuerst nach vorn und dann wieder zurückwandernden, aber auf dem Umwege über die positive Apikalzelle umgewandelten Reize. Da die Apikalzellen in korrelativem Verhältnis zueinander stehen und auch Nienburg offenbar dieser Meinung ist, ließe sich schließlich als eine hiervon abgeänderte Hypothese noch diese Auffassung vertreten: Zur Hemmung des Schleimflusses ist der primäre, vom Perzeptionsort hergeleitete Reiz erforderlich, zur Erzeugung des Schleimes der von der gehemmten Apikalzelle ins Leben gerufene sekundäre Reiz.

Auch bei Außerachtlassung der Nienburgschen Deutung bleiben die Verhältnisse verwickelt. Da wir nicht in der Lage sind, der theoretischen Grundlage (Fechners Theorie), auf welcher solche Erklärungsversuche aufgebaut wären, zuzustimmen, unterbleibt hier die weitere Kritik.

Vielmehr muß als Tatsache und Ergebnis aus den Darlegungen der vorangegangenen Seiten hervorgehoben werden, daß hinsichtlich des Perzeptionsortes kein Unterschied zwischen phototaktischen und chemotaktischen Reizen besteht. Der zur Umkehr führende chemische Reiz wird an allen Stellen des Oscillarienkörpers in gleichem Sinne wie der photische aufgenommen. Und dasselbe gilt offenbar von dem durch einen Trennungsschnitt bewirkten Reiz. Die zahlreichen Versuche mit den künstlich erzeugten Teilstücken zeigen dies ganz deutlich. Eine andere Sache ist es, ob hier nicht

überall bloß die Möglichkeit der Perzeption vorliegt, insofern, als wirkliche Perzeption immer nur an dem jeweiligen vorderen Ende eines ganzen oder zerstückelten Oscillarienfadens stattfindet. Hängt die Perzeption von der Koordination der Teile in einem beweglichen Fadenganzen ab, so mag dies ebenso von der Reizleitung oder der Reizreaktion gelten. Auch die Möglichkeit der Reizleitung und der Reizreaktion liegt für jedes Fadenstück vor. Welche Phase tatsächlich zeitweilig ausgeschaltet wird, darüber ließe sich bei dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse gar nichts sagen. Andererseits aber, glaube ich, darf daran festgehalten werden, daß jeder zusammenhängende Fadenteil einer Oscillarie ein koordiniertes Bewegungs- und Reizsystem bildet, in dem eine umschaltbare Polarität für Bewegungs- und Reizablauf ausgeprägt ist. Das jeweilige vordere Ende eines Fadenteiles spielt dabei eine bevorzugte Rolle für den Reizablauf.

Tieferen Einblick in die Verhältnisse dürfen wir am meisten durch quantitative Lichtreizversuche erwarten. Es wäre die notwendige Länge des jeweils vorderen, zu verdunkelnden Fadenstückes zu ermitteln, ferner die Abhängigkeit dieser Länge von der Lichtintensität und -menge des Hell- und Dunkelfeldes. Die verschiedenen Abschnitte eines intakten Fadens wären quantitativ nach Intensität und Zeit verschieden stark zu reizen. Die Summation der Reize wäre zu behandeln und im besonderen die Summation bei allmählichem Überkriechen einer Helldunkelgrenze.

Daß die merkwürdigen polaren Erscheinungen der Oscillarien in der Organismenwelt einzig dastehen sollten, ist nicht anzunehmen. Die Oscillarien dürften aber bei ihrer verhältnismäßig ansehnlichen Größe und damit leichten Handhabung bei experimentellen Untersuchungen geeignet sein, auf die — allerdings meist erst noch aufzufindenden Verhältnisse — bei anderen Protisten Licht zu werfen. In der Tat ist es schwer, bei dem derzeitigen Stand der Kenntnisse zum Vergleich ähnliche Befunde zu kennzeichnen. Eigentlich kommen in diesem Zusammenhange nur die Arbeiten Buders und Metzners über die Bewegungen der Spirillen in betracht.

Buder arbeitete mit dem nur an einem Ende begeißelten *Thiospirillum jenense*. Dieser Organismus kann mit Leichtigkeit nach beiden Richtungen schwimmen, also sowohl mit vorn als mit hinten befindlicher Geißel. Die Zahl der in einem Präparat mit vorn und der mit hinten befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare ist oft annähernd gleich. In einer Lichtfalle schwimmen

die Spirillen hin und her; die Dunkelgrenze zwingt sie jedesmal zur Umkehr. Da zeigt sich nun ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber den Oscillarien. Es ließ sich beobachten, daß, wenn das Geißelende voranging, die Dunkelgrenze stets nur wenig, d. h. bis etwa zur Basis der Geißel, überschritten zu werden brauchte, um die Reaktion auszulösen, daß aber, wenn das geißellose Ende voranging, meist der ganze Bakterienkörper in den Schatten tauchte, ehe die Rückkehr einsetzte. Buder konnte ferner die Versuche abändern. Auch hierbei ergeben sich den Oscillarien gegenüber Unterschiede. So näherte er den Schattenrand der Spirille von hinten, führte ihn allmählich über den Körper hinweg oder bewegte den Schatten längere Zeit, einen größeren Teil des Körpers von hinten bedeckend, in der gleichen Geschwindigkeit mit. Hier befand sich das Geißelende vorn. Oder er verfolgte das Verhalten eines mit nachfolgender Geißel in den Schatten eindringenden Spirillums, indem er durch entsprechende Führung des Schattens, welcher nur bis $\frac{3}{4}$ des Körpers bedeckte, verhütete, daß das geißeltragende Ende selber in den Schatten gelangte. In beiden Fällen erfolgte keine Reaktion, andererseits diese sofort, wenn der Schatten über das Geißelende selbst glitt. Auch wenn der Schatten von hinten über das hintere Ende sich legte, ergab sich die Reaktion, doch muß in diesem Fall die Geißel hinten inseriert sein.

Die Lokalisation der Empfindlichkeit in der der Geißel zunächst gelegenen Partie des Spirillums, welche sich durch Schwefellosigkeit und durch größere Zuspitzung gegenüber dem anderen Pole auszeichnet, unbedenklich anzunehmen, lag gewiß nahe, wenn nicht doch, wie Buder selber hervorhebt, die Versuche hinsichtlich der Länge der empfindlichen Zone sehr verschieden ausgefallen wären. Während das eine Mal auf eine Länge von etwa $5\ \mu$ empfindlicher Zone geschlossen werden konnte, mußte im anderen Fall eine Länge von etwa $20\ \mu$ ($= \frac{1}{3}$ der Körperlänge) angenommen werden. Dieses wechselnde Verhalten fiel Buder bei dem anschließend behandelten Chromatium noch mehr auf. Wenn auch bei der Mehrzahl der Beobachtungen sich der Vorgang ganz ähnlich wie bei *Thiospirillum* abspielte, reagierte doch ein kleiner Prozentsatz bereits, wenn der Schatten vom unbegeißelten Ende her das Chromatium nur zur Hälfte bedeckte. Wesentlich erscheint ferner die sichere Beobachtung, daß der Geißel selbst kein quantitativ nur irgendwie belangreiches Empfindungsvermögen zukommt; denn solange nicht der Schattenrand den Körper selbst berührte, geschah nichts.

Buder erwägt bereits „eine aus unbekannten Gründen besonders erschwerte oder unterbrochene Reizleitung“ im Falle des Ausbleibens der Reaktion, wenn der Körper mit seinem geißellosen Ende bis etwa zu $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ in den Schatten eindringt und so durch den mitgeführten Schatten verhältnismäßig lange darin verweilt.

Leider kann die Abhandlung Metzners über die Reizbeantwortung der bipolar geißelten Spirillen (z. B. *Spirillum volutans* und *Sp. undula*) zu der uns hier beschäftigenden Frage keinen Aufschluß geben. Metzner tut die Selbständigkeit der beiden Geißeln, die dennoch als eng gekoppelte Systeme anzusehen sind, einwandfrei dar und macht augenscheinlich, daß der Angriffsort der Reize, die zur Umschaltung der Rotation führen, ebenfalls in der Nähe der Geißelbasis liegt.

Sucht man aus den Ergebnissen der beiden Forscher einiges für das Problem der Oscillarienbewegung zu gewinnen, so dürfte hervorzuheben sein, daß ganz offenbar die Körpergegend unter der Geißelbasis am stärksten, daß andere Teile des Spirillenleibes wenig, zum Teil gar nicht reizempfindlich sind. Wollen wir genauer sein, so wissen wir ganz entsprechend wie bei der Oscillarie nicht, welche Phase des Reizablaufs gehemmt ist, wenn das Spirillum oder Chromatium vom geißellosen Ende her beschattet wird. Eins aber ist hier klarer als bei den Oscillarien. Während die Oscillarien ihrer ganzen Länge nach, d. h. ihr gesamter Körper Bewegungsorgan ist, trifft dies bei den untersuchten Bakterien nur für einen begrenzten Abschnitt, nämlich die polare Geißel mit dem zugehörigen Basalstück, zu. Jeder Reiz, der die Geißel zum Reagieren bringen soll, muß nach dem Basalstück zum mindesten hingeleitet werden. Ich möchte jene basale Zone unter der Geißel ganz allgemein das Initium der Geißelbewegung nennen: Von hier gehen die Kontraktionen der Geißel aus. Mir erscheint der Fall bei *Thiospirillum* noch in anderer Weise lehrreich. Zeigt sich doch hier, daß die Bewegungs- bzw. Reizrichtung bei der schwimmenden Bakterie ganz gleichgültig für den Erfolg der Umkehrreaktion ist. Sie kehrt sowohl um, wenn der Reiz entgegen der Bewegungsrichtung, als auch, wenn er mit der Bewegungsrichtung gleichlautend angreift. Maßgeblich für den Reizerfolg ist nur, daß er an das Initium des Bewegungsorgans gelangt. So hat es der Experimentator in der Hand, auch Versuchsbedingungen zu schaffen, „unter denen eine Reaktion gerade zu dem umgekehrten Erfolg führt, als dem, der für den Organismus vorteilhaft ist“ (Buder).

Bei den Oscillarien muß nun in der Tat der Reiz, um eine Umkehr zu bewirken, immer entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadens, d. h. am jeweiligen vorderen Abschnitt angreifen. Wie wäre hier eine Analogie zu dem zunächst ganz anders erscheinenden Verhalten der Spirillen zu denken? Es müßte angenommen werden, daß bei den Oscillarien das Initium der Bewegung am Fadenende seinen Sitz hat und zwar abwechselnd immer an demjenigen, das gerade vorangeht. Daß eine solche Vorstellung nicht wieder auf die Fechnersche von der Erzeugung anisotrop quellenden Bewegungsschleimes durch die Apikalzelle hinauslaufen darf, ist selbstverständlich. Vielmehr möchte ich schon in diesem Zusammenhange vorwegnehmend eine andere zum Ausdruck bringen. Wie ich am Schlusse darlegen werde, vertrete ich auf Grund noch mitzuteilender Versuche und Beobachtungen die Auffassung, daß der Mechanismus der Oscillarienbewegung in einer Kontraktionsbewegung besteht. Kontraktionen wandern in schraubigen und zugleich wellenförmigen Umläufen von vorn nach hinten durch den Oscillarienkörper, sobald sich dieser fortbewegt. Ist das richtig, so ist der Oscillarienfaden einer kontraktilen Geißel nicht ganz unähnlich bezw. dem Bündel kontraktiler Geißeln etwa eines *Thiospirillum*. Das Initium der Bewegung kann leicht miteinander verglichen werden, es ist in beiden Fällen der Ausgangsort der Kontraktion. Von welcher Ausdehnung diese Initialzone in bezug auf eine wirksame Reizaufnahme ist, wissen wir noch nicht. Auch die Reizfortleitung, die, falls sie vorhanden ist, sowohl bei der Oscillarie als auch beim *Spirillum* in der Richtung vom Initium weg energischer als zu ihm hin erfolgen mag, läßt sich daraus erklären. Denn es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß bei *Oscillatoria* Reize in Richtung der Kontraktionswellen und mit ihnen leichter als entgegengesetzt wandern.

Als Zusammenfassung aus vorstehenden Erörterungen möchte ich sagen: die Tatsachen der polaren Reizaufnahme bei chemotaktischen sowohl wie phototaktischen und Schnittreizen und zwar am jeweils vorderen Ende eines kriechenden Oscillarienfadens stehen nicht im Widerspruch zu der Hypothese von der kontraktilen Bewegungsart der Oscillarien. Vielmehr wird die Polarität der Reizaufnahme gerade durch die Vorstellung der während der Bewegung vom vorderen nach dem hinteren Fadenende verlaufenden Kontraktionen dem Verständnis näher gebracht, insofern als angenommen wird, daß stets eine Initialzone von bestimmter Ausdehnung gereizt werden muß, um längs des ganzen Kontraktionsverlaufs die Umkehr

zu bewirken. Die Initialzone liegt stets am Ende des Fadens. Es ist gleichgültig, ob dieser intakt ausgebildet ist oder ein künstliches Teilstück darstellt. Denn sofort, wenn der Trennungsschnitt geschehen ist, wird das entstandene neue Ende ganz von selbst, ohne Regulation, zum Initialort für die Kontraktionsbewegungen und somit zum Ort der Reizung.

2. Über polare Kontraktionen.

Über Kontraktionen des Oscillarienfadens werde ich in Abschnitt VI und VII berichten. Vorgreifend bringe ich hier einige Tatsachen, die sich am leichtesten an das Vorhergehende anschließen und die Richtung der Kontraktion betreffen. Es handelt sich diesmal um künstlich herbeigeführte Kontraktionen, die entstehen, wenn man ein Plasmolytikum an den Oscillarienfaden heranbringt. Diese Kontraktionen haben an sich nicht den Charakter von Reizerscheinungen; sie sind osmotisch bedingt und entsprechen der Plasmolyse.

Nachdem es mir aufgefallen war, daß die Kontraktion in der Längsrichtung, welche hier besonders betrachtet wird, nicht in der Weise erfolgt, daß der Faden, von der hypertonischen Lösung umschlossen, sich von dem einen Ende sowohl wie dem anderen gleichmäßig zusammenzieht, daß vielmehr eigentlich immer eine bestimmte Kontraktionsrichtung gegeben ist, beschloß ich, diese Erscheinung in bezug auf die Richtung der beweglichen Oscillarien zu studieren. Ich arbeitete vorwiegend mit einer 10proz. Rohrzuckerlösung, die jedesmal in einem Tropfen mittels einer Kapillarpipette herangebracht wurde. Zu diesem Zweck wurde ein möglichst langer Faden gewählt, und die Beobachtung geschah immer dann, wenn im Gesichtsfeld vor dem Versuch die beiden Fadenenden gleich weit über den Maßstab des Okularmikrometers hervorragten. Dabei konnte die durch die Bewegung der Oscillarien hervorgerufene fortwährende Verschiebung leicht mit berücksichtigt werden. Im günstigsten Falle war der Faden zufällig genau so lang wie der Maßstab. Dies ermöglichte alsdann die Kontraktion auch zahlenmäßig zu messen. Es wurde bei möglichst schwacher Vergrößerung beobachtet, weil dann die Handhabung am leichtesten war. Kondensor und Blende waren ausgeschaltet. Sofort nach dem vorsichtigen Hinzufügen des Lösungstropfens, welcher schnell den ganzen Faden umschloß, wurde das Augenmerk auf die Kon-

traktion gerichtet. Die Oscillarie befand sich dabei immer auf einem $1\frac{1}{2}\%$ igen Agarboden (ohne Zusatz), auf dem sie schon mehrere Stunden verweilt hatte.

Zuvor waren einige vergleichende Versuche mit Brunnenwasser anzustellen, um die mechanische Wirkung des Tropfens kennen zu lernen.

Kontrollversuche mit Brunnenwasser: Der Tropfen konnte vom vorwandernden wie vom nachwandernden Ende des Fadens die Oscillarie überziehen, er konnte seitlich angebracht werden, so daß der Faden nach beiden Seiten gleichmäßig beansprucht wurde. Es erfolgte 1. keine Kontraktion und 2. niemals ein mechanisches Zurückweichen des Fadens entgegengesetzter Bewegungsrichtung. Vielmehr brachte das Übergleiten des Tropfens von vorn unter 3 Fällen 2mal eine Verschiebung des Fadens nach vorn, 1mal keine Veränderung; das Übergleiten von hinten unter 4 Fällen 3mal ebenfalls eine Verschiebung nach vorn, 1mal keine Veränderung; das Herantreten des Tropfens von der Seite unter 3 Fällen 2mal keine Veränderung und 1mal wieder die Verschiebung nach vorn. Hierbei sind Verschiebungen kleinsten Augenmaßes mitgerechnet worden; und wenn auch wirklich auffällige mechanisch bedingte Verlagerungen des Fadens aufgezeichnet werden konnten, so mußten einige Male die organischen Bewegungen selbst mitgezählt werden, weil in der Beobachtung beide Bewegungsformen nicht immer auseinanderzuhalten sind. Möglich ist auch, daß gelegentlich Expansionen des Oscillarienkörpers stattfanden (vgl. Abschnitt VI).

In der Folge wurde der Tropfen stets von der Seite zugeführt, besonders deshalb, um die Versuchsflüssigkeit möglichst gleichzeitig nach beiden Apikalenden abfließen zu lassen.

a) Versuche mit Rohrzucker.

Der Rohrzucker war Saccharose puriss. (E. Merck, Darmstadt). Die Lösungen wurden vor den Versuchen jedesmal frisch bereitet. Die Kontraktionen erfolgen sehr energisch, so daß sie einem niemals entgehen können. Will man die Richtung, richtiger gesagt, die vorwiegende Richtung der Kontraktion beobachten, so muß man natürlich sofort oder, wenn möglich, gleichzeitig mit dem Aufsetzen des Lösungstropfens den Vorgang verfolgen. Es gibt nun hinsichtlich der Kontraktionsrichtung drei Typen: a) Der Faden verkürzt sich gleichmäßig der ganzen Länge nach, d. h. die beiden Fadenenden werden mit gleicher Geschwindigkeit nach der Mitte hin bewegt. b) Der Faden verkürzt sich vom vorwandernden Ende (A) her stärker und schneller als vom entgegengesetzten. c) Der Faden verkürzt sich umgekehrt vom nachwandernden Ende (B) her stärker und schneller. Diese Kontraktionen erfolgen — man darf wohl so sagen — momentan, gehen aber so schnell zurück, daß man bereits $\frac{1}{2}$ Minute nach Beginn des Versuchs die Expansion be-

merken kann. Die Richtung der Expansion ist naturgemäß derjenigen der Kontraktion entgegengesetzt, so daß durch die Beobachtung des Expansionsverlaufs die Feststellung der Kontraktionsrichtung bestätigt wird.

Ich will einige zahlenmäßige Beispiele, die gelegentlich besonders geeigneter Fadenlängen aufgeschrieben wurden, für das einseitige Überwiegen der Kontraktion vom Typus b) und c) mitteilen.

Zu b). Bewegung des Fadens $\rightarrow$:

1. Faden 54	lang.	Kontraktion links 2	rechts 4; Überwiegen 3,7 %,
2. " 48	"	" 1,	" 3; " 4,1 %,
3. " 49	"	" $\frac{1}{2}$,	" 4; " 7,1 %,
4. " $48\frac{1}{2}$	"	" $-\frac{1}{2}$ $\frac{1}{2}$,	" 4.

Zu c). Bewegung des Fadens: wie oben.

5. Faden 42	lang.	Kontraktion links 4,	rechts 1; Überwiegen 7,1 %.
-------------	-------	----------------------	-----------------------------

Was aus obigen Zahlen hervorgeht, daß nämlich das Überwiegen der Fadenverkürzung an jeweils einem Ende sehr verschieden ausfällt, zeigte sich im Laufe solcher Versuche immer wieder. Und es gibt einzelne Fälle, bei denen man im Zweifel sein mußte, ob nicht eine Kontraktion im Sinne gleichseitig starker Verkürzung vorläge. Diese sind dann meist zugunsten des Typus a) entschieden worden. Andererseits sind die Kontraktionen so energisch, daß durchweg die drei Typen scharf auseinander zu halten sind. Nachfolgende Versuche sollen eine Übersicht über die Häufigkeit der Kontraktionstypen geben. Sie wurden im Januar angestellt und zwar an verschiedenen Tagen mit jedesmal neu vom Blumentopf (meiner Kultur) auf den Agarboden übertragenem Material. Jeder Faden wurde nur zu einem Versuch gebraucht. Die Temperatur wechselte von $11\frac{1}{2}$ — 20° . Sie war für den Ausfall der Kontraktionsrichtung ohne Belang.

Ganze Fäden.

1. Reihe. 10 Versuche. Temperatur $17,5$ — 19° . Typus a): 10, b): 80, c): 10 % der Kontraktionen.

2. Reihe. 7 Versuche, Temperatur 18 — 20° . Typus a): 0, b): 85,7, c): 14,3 % der Kontraktionen.

3. Reihe. 10 Versuche. Temperatur $11\frac{1}{2}$ — $14\frac{1}{2}^{\circ}$. Typus a): 20, b): 80, c): 0 % der Kontraktionen.

Während die Zahl für die Typen a) und c) sehr wechselnd ausfällt, tritt das Überwiegen des Kontraktionstypus b) deutlich hervor. Es muß hierzu bemerkt werden, daß

1) Hier hat eine Expansion oder sonstwie eine Verschiebung in einer der Kontraktion entgegengesetzten Richtung stattgefunden.

die Bewegungsgeschwindigkeit der Oscillarien ganz ohne Einfluß auf den Erfolg der Kontraktionsrichtung zu sein scheint. Fäden mit äußerst geringfügiger Beweglichkeit konnten ebensogut zugunsten des Typus b) ausfallen, wie kräftig wandernde dem Typus a) oder c) zugewiesen werden mußten usw. Sehr wertvoll wäre es nun gewesen, zu erfahren, ob der zwar lebendige, aber völlig unbewegliche Oscillarienfaden diese einseitig polar überwiegende Kontraktion ebenso häufig zeigte, ob nicht alsdann der Typus a) vorherrschend sein würde. Leider konnte ich die hierfür notwendige Unbeweglichkeit nicht erzielen. Selbst bei den tiefsten Temperaturen über den Gefrierpunkt waren immer noch Spuren einer Vorwärtsbewegung zu bemerken. So war dies auch beim folgenden Versuch der Fall:

4. Reihe. 4 Versuche. Temperatur $2\frac{1}{2}-3^{\circ}$. Typus a): 0, b): 25, c): 50, unentschieden: 25% der Kontraktionen.

Teilstücke.

Versuche mit Teilstücken ergaben nicht wesentlich andere Verhältnisse. Zunächst Versuche mit solchen, denen ein Apex belassen war.

5. Reihe. 13 Versuche. Temperatur $15-16^{\circ}$. Typus a): 15,4, b): 61,5, c): 7,7, unentschieden: 15,4% der Kontraktionen.

Hierbei wanderte bald der Apex, bald das apexlose Ende vor. Auch das ist ohne Bedeutung für den Ausfall der Kontraktionsrichtung.

6. Reihe: gibt 14 Versuche mit Teilstücken ohne Apex. Temperatur $16-20^{\circ}$. Typus a): 21,4, b) 57,1, c): 21,4% der Kontraktionen.

Eine Übersicht aller Versuche mit Rohrzucker ergibt 58 Kontraktionen, von denen 3 als unbestimmt auszuscheiden haben. Von den verbleibenden 55 entfallen auf Typus b) 39 Kontraktionen = 70,9%, auf a) und c) je 8 Kontraktionen = je 14,5%. Das bedeutet in Worten: Eine 10proz. Rohrzuckerlösung, welche als hypertonische Lösung Kontraktionen des Oscillarienfadens hervorruft, bewirkt in der überwiegenden Mehrzahl der Längskontraktionen schnellere und größere Verkürzung auf der Seite des jeweils vorwandernden Endes der Oscillarie. Da es wegen des allseitigen und gleichzeitigen Einwirkens der Zuckerlösung auf alle Teile des Oscillarienkörpers und unter der Annahme gleichzeitigen osmotischen Wasserentzuges aus allen Zellen nur natürlich ist, daß die allgemeine Verkürzung in der Längsrichtung sich meßbar an beiden Enden zeigen muß, verbleibt als Merkwürdigkeit die tatsächlich vorherrschende Richtung des Kontraktionsverlaufs. Wir dürfen sagen: in einer 10proz. Rohrzuckerlösung kontrahiert sich der Oscillarienfaden vorwiegend entgegengesetzt der Richtung, in welcher sich die wandernde Oscillarie vorwärtsbewegt. Bevor wir diese Tatsache auszuwerten haben, sollen Kontraktionsversuche mit anderen Lösungen mitgeteilt werden.

b) Versuche mit Schwefelsäure.

Es wurde 1proz. Schwefelsäure verwendet. Diese wirkt tödlich (vgl. Mitteilungen im II. Abschnitt). Auf die Kontraktion folgt keine Expansion. Vielleicht läßt sich dies irgendwie in Einklang damit bringen, daß die Kontraktion zumeist nach dem Typus a) verläuft. Jedenfalls erfolgte keinerlei Kontraktion nach dem Typus b), wie dieser für 10proz. Rohrzucker charakteristisch ist.

10 Versuche. Temperatur 17° . Typus a): 60, b): 0, c): 30, unentschieden: 10% der Kontraktionen.

c) Versuche mit anderen Lösungen.

1. Chlornatrium (puriss. Merck) in 1proz. Lösung (Rohrzuckerwert $9,3\%$).

16 Versuche, z. T. bei 15° , z. T. bei 18° Temperatur, ergeben nach Typus a): 25%, b): 50%, c): 25% der Kontraktionen.

2. Kaliumnitrat (puriss. Merck) in 2proz. Lösung (Rohrzuckerwert $10,4\%$).

10 Versuche bei $16-17^{\circ}$ Temperatur ergeben nach Typus a): 30%, b): 40%, c): 30% der Kontraktionen.

3. Harnstoff (puriss. Merck) in 2proz. Lösung (Rohrzuckerwert $11,4\%$).

10 Versuche bei 19° Temperatur ergeben nach Typus a): 10%, b): 50%, c): 40% der Kontraktionen.

Obige Stoffe wurden so gewählt, daß, wie ersichtlich, ihre osmotischen Werte etwa dem der 10proz. Rohrzuckerlösung gleichkamen. Auch bei ihnen entgeht einem das Überwiegen des Kontraktionstypus b) nicht. Doch ist die Häufigkeitszahl nicht so groß wie beim Rohrzucker.

d) Kontraktion und phobische Reaktion.

Schon aus Fechners Darlegungen geht hervor, daß Kontraktion und negativ-chemotaktische Reizantwort offenbar nichts miteinander zu tun haben. Beim Harnstoff im besonderen konnte er phobische Reaktionen selbst bei den stärksten Lösungen nur in geringer Zahl feststellen. Bei einer Konzentration von 5 Mol (— ca. 30%) behielten noch 4 von 10 Fäden ihre Richtung bei. Schon bei 2,5 Mol (= 15%) blieben alle Fäden indifferent hinsichtlich der taktischen Reaktion bzw. zeigten geringe Krümmungen, obwohl sie, ebenso wie bei noch geringeren Konzentrationen, starke Kontraktionen ausführten (Fechner, S. 326). Auf die Fechner noch unbekannte Kontraktionsrichtung ist dabei nicht geachtet worden. Es war geboten, diese Erfahrungen weiter auszudehnen, besonders um das Verhältnis der Kontraktionsrichtung zu einer etwaigen phobischen Reaktion in 10proz. Rohrzuckerlösung kennen zu lernen.

Ich habe 18 Versuche angestellt; die jedesmalige Beobachtung dehnte sich nach dem Hinzufügen des Lösungstropfens auf 11 bis 17 Minuten aus. Dabei erzielte ich 9mal eine Umkehrbewegung, 9mal nicht. Diese geschah 2—6½ Minuten, durchschnittlich 4,4 Minuten, nach Versuchsbeginn. Gleichzeitige 10 Versuche mit Brunnenwasser erzielten die Umkehr nur 1mal. 10% Rohrucker ist also zum mindesten ein sehr schwacher phobischer Reiz. Ich glaube aber, die phobische Reaktion, wo sie erfolgt, weniger auf den Zucker selber, als auf die durch ihn hervorgerufene Kontraktion zurückführen zu dürfen. Danach läge chemotaktische Reizung nicht vor und andererseits wäre die energische Kontraktion, welche osmotisch mit 10proz. Rohrucker bedingt wird, ein Reiz, der zwar die Umkehrbewegung auslösen kann, sie jedoch nicht allzu häufig bewirkt. Das steht im Einklang mit dem wechselnden Reizverhalten der *Oscillatoria Jenensis*, wenn sie auf dem normalen Wanderwege mit ihrer Spitze auf ein mechanisches Hindernis stößt. Hierbei ist es nämlich so, daß nur ganz gelegentlich ein von vorn in der Längsrichtung — entgegengesetzt der Bewegungsrichtung — des Fadens erfolgender Gegendruck Umkehrreaktionen verursacht (Schmid, II, S. 608). Im Falle der Rohrzuckereinwirkung ist ein gewisser Einfluß der Kontraktionsrichtung auf den Reaktionsausfall zu bemerken. Bei Typus a) (= Kontraktion von beiden Seiten) kommen auf 7 Beobachtungen 2 phobische Reaktionen, mithin 28,5%, bei Typus b) (= Kontraktion vorwiegend entgegengesetzt der Richtung des Fadens) auf 11 Beobachtungen 7 phobische Reaktionen oder 63,6%. Es spricht dies nicht gegen die eben ausgesprochene Vermutung. Kontraktion, zumal wenn sie entgegengesetzt der Bewegungsrichtung der Oscillarie verläuft, vermag also sehr wohl Umkehrreaktion auszulösen. Bei chemotaktischen Versuchen dürfte dies in Zukunft Berücksichtigung finden müssen. Allerdings kommen wohl nur besonders energische, wie z. B. die durch hochprozentige Rohrzuckerlösung hervorgerufene Kontraktionen in Frage.

e) Ergebnis.

Später wird gezeigt werden, daß die Kontraktion ein Reizgeschehen nicht ist. Sie beruht auf osmotischem Wasserentzug von seiten der beigebrachten Lösung. Rohrzucker, Chlornatrium, Kaliumnitrat und Harnstoff bewirken in ähnlicher Weise Kontraktion des Oscillarienfadens. Dabei müßte nun eigentlich vorausgesetzt werden, daß die Lösungen, welche im Versuch den Os-

cillarienkörper ringsum gleichmäßig umgeben, diesen von allen Seiten osmotisch angreifen, also sowohl von den abschließenden Membranen der beiden Endzellen aus, als auch von den Längswänden der hintereinander liegenden übrigen Zellen im Fadenverbände. Da jede Zelle mit dem Osmotikum unmittelbar, und zwar mit ihrer Längswandung, in Berührung steht, sollte man selbstverständlicherweise annehmen, alle Zellen des Oscillarienfadens würden ohne Unterschied zu gleicher Zeit kontrahiert. Es müßte dies zur sichtbaren Folge haben, daß der ganze Faden sich, außer in querer Richtung, gleichmäßig — scheinbar von beiden Enden aus — nach der Mitte zusammenzieht. Dies tritt in Wirklichkeit nicht ein. Nur 14,5% unter 55 Versuchen mit Rohrzucker zeigten diese Kontraktionsform. Die übrigen 85,5% offenbarten ein deutliches Überwiegen der Verkürzung an einem der beiden Fadenenden. Ähnliches gilt für die Versuche mit anderen Stoffen. Daraus dürfte hervorgehen, daß der Wasseraustausch bei der Kontraktion des Fadens zum mindesten vorwiegend in der Längsrichtung vor sich geht; ob sogar ausschließlich, läßt sich nicht sagen. Ein demgegenüber geringerer Austausch in der Querrichtung wäre natürlich nicht ausgeschlossen. Der Faden ist also in der Längserstreckung durchlässiger für den Wasserverkehr als in der Querrichtung, ein Ergebnis, welches mit den Befunden des nächsten Abschnittes im Einklang steht. Das Vorherrschen des Typus a) bei den Versuchen mit Schwefelsäure braucht dem nicht zu widersprechen.

War dies aus der vorwiegend einseitig polaren Verkürzung zu folgern, so bleibt noch die andere Tatsache zu erläutern, daß z. B. beim Rohrzucker die Verkürzung in 70,9% der Fälle entgegengesetzt zur Bewegungsrichtung des wandernden Fadens schneller und auf eine größere Strecke vor sich geht, als umgekehrt (Typus b). Für eine eingehende Analyse des Kontraktionsvorganges liegen noch zu wenig Versuche vor, die außerdem mannigfach abzuändern wären. Vorläufig wissen wir nur, daß auch die Kontraktionsrichtung vom hinteren Ende her, also parallel mit der Bewegungsrichtung des Fadens, möglich und wahrscheinlich neben der anderen immer vorhanden ist. Es beweisen dies das Vorkommen des Typus a) und vor allem einige Versuche, bei denen an einem beweglichen, besonders langen Faden der Tropfen 10proz. Rohrzuckerlösung nur an das hintere Ende angesetzt wurde. Alsdann kontrahierte sich lediglich das hintere Ende. Andererseits kann die

stärkere Kontraktionsverkürzung am vorderen Ende nicht dadurch bedingt werden, daß vermittels der Wanderbewegung — welche möglicherweise während der Kontraktion infolge der Tätigkeit noch unkontrahierter Fadenteile nicht aufhört —, die Oscillarie der osmotischen Flüssigkeit entgegengeschoben wird. Der Unterschied zwischen der schnell erfolgenden Vorder- und Hinterverkürzung ist viel zu groß, als daß er die Weglänge der während der Zeit des Kontrahierens geschehenen Vorwärtsbewegung des Fadens sein könnte.

Wie steht es aber mit der Erklärung dieser Erscheinung? Gehen wir darauf zurück, daß die behandelte Kontraktion die Folge eines Wasserentzuges ist, was im VII. Abschnitt eingehend bewiesen werden wird, so stellt sich die fortlaufende Kontraktion vom Ende nach der Mitte bzw. dem anderen Ende des Fadens zu als eine Folge von nacheinander wasserfrei werdenden Zellen dar. Ist andererseits die in dieser Arbeit verschiedentlich (vgl. Abschnitt V 1, VI 3, VIII) vertretene Auffassung richtig, daß den Oscillarienkörper bereits normalerweise, nämlich solange er bewegungstätig ist, lebendige Kontraktionswellen von vorn nach hinten durchwandern, so ergäbe sich aus beiden Vorstellungen folgende Erklärung: Die polare Kontraktion in osmotisch wirkenden Lösungen ist ein rein physikalisch zu deutender Vorgang. In Richtung des fortschreitenden Wellenzuges der normalen lebendigen Kontraktionen muß notwendigerweise die osmotische Zusammenziehung schneller vorwärtseilen als umgekehrt. Der polare Kontraktionsunterschied muß hiernach also von der Geschwindigkeit der Oscillarienbewegung abhängig sein. Je schneller die Oscillarie sich fortbewegt, das heißt, insoweit dies von der Schnelligkeit der lebendigen Kontraktionswellen abhängt, desto größer muß in osmotischen Lösungen der Verkürzungsunterschied der jeweiligen Vorder- und Hinterenden sein. Also müßte z. B. die Reaktionsgeschwindigkeitsregel für die Temperatur (van t'Hoff'sche Regel) sich in bezug auf das Maß dieses Unterschiedes auswirken. Eine experimentelle Untersuchung nach dieser Richtung ist bis jetzt noch nicht unternommen worden, wäre aber zur sicheren Klärung der Frage lohnend. Ehe wir also weitere Unterlagen haben, müssen wir darauf verzichten, hier irgendwie weiter theoretisch eindringen zu wollen.

3. Das Färbungsverhalten zu einigen Anilinfarbstoffen.

Hier möchte ich einige Erfahrungen einschalten, die sich auf die Fortleitung einiger Anilinfarbstoffe im Oscillarienfaden beziehen. Wird nämlich unter dem Deckglas eine Lösung von Methylenblau durchgesaugt, so beobachtet man, daß die Apikalzellen des lebenden Fadens sich sofort färben, während die übrigen Zellen noch zunächst ungefärbt bleiben. Wie der Apex verhalten sich auch die durch Zerschneiden entstandenen Endzellen. Bemerkenswert ist ferner, daß von den Endzellen — gleichviel, ob Apikal- oder künstliche Endzellen — die Blaufärbung allmählich nach der Mitte des Fadens weiterschreitet. Im einzelnen zeigen die Zellen dabei verschieden starke Farbtonung. Es gibt solche, sogar ganze Fadenzonen mit anfangs gar keiner Bläuung inmitten dunkelblauer Fadenabschnitte. Doch das zentripetale Fortschreiten bleibt unverkennbar. Brand (II) hatte dies bereits beiläufig beobachtet und in einer kurzen Bemerkung folgendermaßen mitgeteilt: „Bei lebenden Oscillariaceen beginnt z. B. die Färbung¹⁾ an den Bruchenden sowohl als an den pathologisch veränderten Spitzenzellen²⁾ und schreitet von da aus nach rückwärts fort. Wir ersehen daraus, daß die Querwände dieser Algen für Farbstoffe durchgängiger sind als die Längswände, und die weitere Beobachtung, daß die Färbung nicht immer gleichmäßig fortschreitet, sondern einzelne interkalare Zellen oft weniger beeinflußt werden, bestätigt die auch bei anderen Gelegenheiten bemerkliche individuelle Verschiedenheit der einzelnen Glieder.“

Als Analogon zu den Reizfortleitungsvorgängen schien mir das Verhalten zum Methylenblau auf die Reizleitung selber einiges Licht zu werfen, weshalb ich noch andere Anilinfarbstoffe herangezogen und mich insoweit mit der Frage beschäftigt habe, als mir zu einer Orientierung dienlich schien.

a) Versuche.

Nachfolgende Versuche wurden im Winter (Januar) bei Zimmertemperatur (18—20°) und gewöhnlichem Tageslicht eines Nordfensters angestellt. Außer Fuchsin (Merck, Darmstadt) stammten die Farbstoffe aus der Fabrik von Dr. Grübler & Co. in Leipzig. Ich verteile die Farbstoffe nach ihrem Verhalten in vier Gruppen.

1) Gemeint ist Färbung mit Methylenblau und Methylviolett.

2) Brand hält die Apikalzellen für pathologisch veränderte Zellen.

1. Gruppe.

Methylenblau. Wie schon gesagt, läßt Methylenblau das zentripetale Fortschreiten der Farbstoffspeicherung gut erkennen. Hier läßt sich nun auch ein Unterschied zwischen Längs- und Quermembran im Oscillarienfaden wirklich erweisen. Bei wenig Zufluß des Farbstoffes wird nämlich die Quermembran künstlich zerstörter, inhaltsleerer Zellen intensiv gebläut, dagegen die Längsmembran nicht oder nur gering.

Ich behandelte ein Objektträgerpräparat mit einem Tropfen Chloroform und fügte erst nach 5 Minuten Einwirkung Methylenblau hinzu. Das Verhalten war wie bei lebenden Fäden. Nichts anderes ergab sich, wenn die Oscillarie vorher mit kochendem Wasser getötet worden war. Ferner ließ ich eine Anzahl Fäden in einer mit Chloroformdampf gesättigten Atmosphäre eintrocknen und 24 Stunden darin verweilen. Sie gelangten darauf in Wasser — waren jetzt rosa gefärbt, also tot — und erfuhren dann die Anfärbung mit Methylenblau. Spitzenzellen bzw. Apikalenden und die Grenzzellen der künstlich abgebrochenen Fadenenden bzw. Wundenden färbten sich wieder zuerst. Das Leben der Zelle hat also an diesem differenten Färbungsverhalten keinen Anteil, eine Tatsache, die sich Pfeffers (I, S. 282) allgemeiner Feststellung unterordnet, daß es zur Aufnahme der speicherungsfähigen Farbstoffe nicht der Lebenstätigkeit und Lebensfähigkeit des Protoplasmas bedarf.

Methylgrün. Verhält sich ähnlich, färbt zuerst deutlich Apikal- und künstliche Endzellen, jedoch nicht so dunkel wie bei Methylenblau. Andererseits wird sehr bald der Faden in seiner ganzen Länge gefärbt. Der Schleim wird intensiv gefärbt, die Membran jedoch nur schwach oder gar nicht, und hierbei scheint es mir so, als hätten die Querwände eine stärkere Tönung als die Längswände aufzuweisen.

Fuchsin. Beide Arten Endzellen zuerst gefärbt, aber gleich darauf färben sich auch die anderen Farbenteile rot. Die Färbung der Zellen ist verschieden intensiv. Es gibt solche, die fast gar nicht den Farbstoff angenommen haben, zwischen normal gefärbten. Beide Zellwände haben, während der Zellinhalt tiefrot aussieht, nur eine schwach rosa Tönung. Unterschiede zwischen Längs- und Quermembran bemerkte ich hier nicht.

Jodgrün. Schließt sich dem Fuchsin an: Die voreilende Färbung der Apikal- und Wundenden ist wenig ausgeprägt, da

sehr bald die anderen Zellen, welche im Fadeninnern liegen, sich färben und zwar diese mit unregelmäßiger Stärke. Die Membranen speichern den Farbstoff nicht.

Die erste Gruppe ergibt also übereinstimmendes Verhalten der normalen Apikal- und der künstlich geschaffenen Endzellen. Für nachfolgende drei Anilinfarben trifft dies nicht zu.

2. Gruppe.

Eosin (gelblich): Die Rotfärbung schreitet bei längerer Einwirkung des Eosins zentripetal vom Wundende fort. Während anfangs nur eine Zelle gefärbt ist, sind nach einer Viertelstunde etwa 5—10 Zellen des Fadenendes gerötet. Die Anfärbung dauert sehr lange im Vergleich zu Färbungen mit anderen Anilinfarbstoffen. Auch innerhalb des Fadens treten gefärbte Zonen auf und zwar im Anschluß an Nekriden. Zu gleicher Zeit bleibt die natürliche Apikalzelle ungefärbt. — Die Membranen färben sich rosa; zwischen Längs- und Quermembran gibt es keinen Unterschied.

Helianthin, welches die Membranen gar nicht oder nur ganz blaß anfärbt, färbt die künstlich erzeugten Endzellen intensiv, aber nicht die natürlichen Apikalzellen. Diese bleiben hellgrün. Die Färbung schreitet im übrigen gegen die Fadenmitte zu.

Erythrosin nimmt eine Sonderstellung ein. Es färbt schnell und intensiv die Membranen; besonders ist dies an zerdrückten, inhaltsleeren Zellen zu sehen. Der Inhalt der intakten Zellen wird nicht gefärbt, außer bei den künstlichen Endzellen. Auch die Apikalzellen bleiben vom Farbstoff unberührt. Daß der Inhalt der normalerweise nicht färbbaren Zellen einer Färbung zugänglich ist, beweist der Umstand, daß in zerdrückten Zellen die Inhaltsstoffe sehr leicht das Erythrosin annehmen. Auch durch kochendes Wasser abgetötete Oscillarienfäden verhalten sich nicht anders. Sie bleiben in Erythrosin ungefärbt bis auf die künstlichen Endzellen, welche prächtig rot werden. Erst eine viertelstündliche Vorbehandlung mit Alkohol, welche irgendeine Veränderung der Zellperipherie hervorrufen mag, bringt eine schnelle Allgemeinfärbung des Fadens zuwege, also auch der natürlichen Apikalzellen, wobei nicht bestimmt werden kann, ob eine Bevorzugung der Fadenenden stattfindet.

Die Versuche mit Eosin und Helianthin zeigen eine verminderte Durchlässigkeit parallel zur Richtung der Querwände des Oscillarienfadens, gleichwie dies die Versuche mit Methylenblau, Methylgrün,

Fuchsin und Jodgrün mehr oder weniger gut dartun. Die Aufnahme der Farbstoffe geschieht vorzugsweise oder ausschließlich in einer Richtung, die senkrecht zu den Querwänden steht. Die künstliche Endzelle hat, wie alle gewöhnlichen Fadenzellen, ein vorzügliches Speichervermögen für obige Anilinfarben, die Apikalzelle dagegen speichert Eosin und Helianthin nicht. Sie speichert auch Erythrosin nicht. Das Sonderverhalten des Erythrosins scheint mir darin zu liegen, daß dieser Farbstoff normal von einer Fadenzelle, z. B. der künstlichen Endzelle, aufgenommen, und zwar ebenfalls in senkrechter Richtung zu den Querwänden, und ferner gespeichert wird, daß aber eine tingierte Zelle weiteres Erythrosin weder durchläßt noch aufnimmt. Dies mag darauf beruhen, daß eine mit Erythrosin voll gespeicherte Oscillarienzelle infolge Veränderung der Zelleigenschaften wie ein Filter wirkt; oder es tritt eine Sättigung der Oscillarienzelle ein, weil die adsorptive bezw. chemische Bindung des Farbstoffs in der Zelle möglicherweise nicht umkehrbar ist und so ein Abfluß nach den farbstoffleeren Zellen des Fadens nicht stattfinden kann.

Vollends gar nicht wird aufgenommen als einziger Vertreter der

3. Gruppe

Congorot. In alkoholischer Lösung dargeboten: Es färbt nur die Membranen und zwar intensiv und täuscht bei schwacher Vergrößerung Färbung der künstlichen Endzelle vor. Jedoch ist die Endzelle nur soweit gefärbt, wie der anhangende Membranrest der zerstörten Nachbarzellen überragt. Es gibt keinen Unterschied zwischen Quer- und Längsmembran in der Färbbarkeit. Selbst nach 4 Stunden Verweilen in der Farblösung zeigt sich keine Tinktion des Zellinhaltes, in keiner Zelle.

Es folgen Anilinfarben, welche den Zellinhalt gut färben, für die aber die Durchlässigkeitsrichtung belanglos ist bezw. nicht festgestellt werden kann.

4. Gruppe.

Neutralrot tingiert die Zellmembran intensiv und zwar unterschiedlich die Querwände stärker als die Längswände und färbt sofort den ganzen Faden, ohne daß eine Färbungsrichtung erkennbar wäre. Hier gibt es also keine unterschiedliche Spitzenzellenfärbung.

Methylviolett (6 B) dringt prächtig gleichmäßig und zwar überall augenblicklich ein. Auch die Membranen werden gefärbt.

Ein Unterschied zwischen Quer- und Längsmembran ist nicht zu sehen. (Nach Brand, II, verhält sich Methylviolett allerdings wie Methylenblau. Wahrscheinlich hat er einen anderen Farbstoff verwendet.)

Nilblau ergibt eine schnelle und intensive gleichmäßige Allgemeinfärbung des Fadens. Die Quermembranen werden stark, die Längsmembranen schwach gefärbt.

Safranin. Auch bei starkem Durchstrom des Farbstoffs tritt nur eine schwache, aber allgemeine Färbung der Zellen ein. Die Zellmembranen werden so gut wie nicht gefärbt.

Bismarckbraun färbt den Faden schnell, wobei sich gleichfalls ein Unterschied gegen die künstliche Endzelle nicht zeigt. Indes ist die natürliche Apikalzelle durchweg ungefärbt. Die Membranen bleiben farblos oder färben sich nur blaß an.

b) Erörterungen.

Die Versuche bedürfen einer eingehenden Besprechung. Sie beziehen sich zunächst auf das Färbungsverhalten der Zellmembran. Von den obigen Farbstoffen färben 4 nicht oder so gut wie gar nicht, die übrigen 9 färben gut. Unter den färbenden Stoffen unterscheiden wir solche, welche Quer- und Längsmembranen gleichmäßig tingieren, und diejenigen, welche unterschiedlich die Querwand stärker als die Längswand anfärben. Diese Färbungen wurden sämtlich an leeren Zellen beobachtet, deren Inhalt infolge des Anschneidens mit dem Rasiermesser soeben entwichen war. Geordnet verteilen sich die Farbstoffe wie folgt:

Membranen nicht oder kaum gefärbt: Jodgrün, Safranin, Bismarckbraun, Helianthin*;

Membranen einheitlich gefärbt: Fuchsin*, Eosin*, Erythrosin*, Congorot*, Methylviolett;

Membranen unterschiedlich gefärbt: Methylenblau, Methylgrün, Neutralrot, Nilblau.

Bezüglich des Congorots muß ich bemerken, daß Klebs in einer hinterlassenen Arbeit (S. 8ff.) für die Zellhäute gewisser Farnprothallien die bemerkenswerte Tatsache veröffentlicht hat, daß die Membran lebender Zellen diesen Farbstoff nicht aufnimmt. Wenn in meinen Versuchen bei soeben mechanisch zerstörten Zellen die Membran (welche im Klebschen Sinne lebendig ist) durch Congorot tingiert wird, so mag das auf der alkoholischen Lösung dieses Farbstoffs beruhen; denn nach Klebs (S. 10) hat auch bei Farn-

prothallien die Vorbehandlung mit Alkohol fördernde Wirkung auf die Congorotfärbung.

Es ist gewiß kein Zufall, daß die different färbenden Membranfarben sämtlich zu den basischen Farbstoffen zählen, während die einheitlich färbenden durchweg sauer sind (die sauren Farbstoffe sind oben mit einem * versehen). Mit dieser Tatsache ist aber keine Erklärung gegeben. Vielmehr scheint ein verschiedener mechanischer Filterwiderstand der beiden Membranen ausschlaggebend zu sein. Hinsichtlich der Teilchengröße der mehr oder weniger kolloidal gelösten Farbstoffe ist nämlich aus den von Ruhland (II, S. 403 ff.) für die Diffusionsgeschwindigkeit in Gelen aufgestellten Tabellen zu entnehmen, daß meine different färbenden Stoffe zu denjenigen mit großer Diffusionsmöglichkeit, d. h. kleiner Teilchengröße, gehören. Ich bin geneigt, hieraus einiges auf die molekulare Membranporosität zu schließen. Nimmt man in der Membran kleinste (molekulare) Poren an, die bei beiden Membranen — Längs- und Querwänden — die gleichen Öffnungsweiten haben, die andererseits in bezug auf die kolloidalen Teilchen der Farbstoffe nur wenig bedeutender als die Teilchen der sauren, dagegen viel größer als diejenigen der basischen Anilinfarben sind, so scheint eine Erklärung für das verschiedene Speicherungsvermögen der Längs- und Quermembranen für ein und denselben Farbstoff gegeben. Nur müßte dieser Erklärung noch die Annahme eines für die beiden Membranen verschiedenen Porenvolumens eingefügt werden. Die Querwandung besitzt hiernach ein relativ größeres Porenvolumen als die Längswand. Bei Anwendung der mit großen Teilchen begabten sauren Farbstoffe werden beide Membranen, gleichviel, was diese auch für ein Porenvolumen besitzen, schnell verstopft, viel früher, als der gesamte Porenraum erfüllt ist, d. h. die beiden Membranen zeigen keinen quantitativ sichtbaren Unterschied in der Gefärbtheit. Anders die basischen Anilinfarben. Die kleinere Teilchengröße macht es ihnen möglich, den ganzen verfügbaren Porenraum der Membran zu erfüllen; und erst wenn dies geschehen, ist die Membran verstopft. Die Membran mit dem relativ größeren Porenvolumen, also die Querwand, muß infolgedessen — und zwar auch schon vor der endgültigen Verstopfung — intensiver gefärbt erscheinen als die Längswand.

Vorstehende Hypothese soll andere Erklärungsversuche nicht abweisen. Sie schließt u. a. den Gedanken nicht aus, es möchte das Protoplasma an der verschieden starken Diffusion in Längs-

und Querrichtung des Oscillarienfadens einen bewirkenden Anteil haben. Ich nehme sogar an, daß das Plasma eine Rolle mitspielt; darüber einiges auf den nächsten Seiten. Hier sei zunächst hervor-gehoben, daß das Plasma an sich, außer dem Congorot, alle Anilin-farben annimmt. Das steht im Einklang mit den Untersuchungen von Pfeffer (I), Ruhland (I), Küster und Klebs bei anderen Pflanzen. Ein bemerkenswerter Unterschied ergibt sich allerdings in bezug auf Eosin, Erythrosin und Fuchsin. Deren Aufnahme in die Zelle wird nämlich bei den Versuchspflanzen genannter Forscher, z. B. bei *Spirogyra*, *Lemna*, *Trianea* usw. versagt, wenn die Ob-jekte einfach in die Farblösung eingelegt werden, und erst dann ermöglicht (Küster), wenn die Saugkraft der Transpiration be-fördernd mitwirkt. Andererseits sind Eosin und Erythrosin ent-sprechend ihren größten Kolloidteilchen in Lösung auch bei der Oscillarie am wenigsten diffusibel.

Beachtenswert bleibt das Verhalten des Eosins, Erythrosins und Helianthins zur natürlichen Apikalzelle. Sie bleibt untingiert. Vermutlich beruht das nicht auf der Undurchlässigkeit der Membran, sondern eher auf dem Vorhandensein farbreduzierender oder dem Mangel speichernder Stoffe in der Apikalzelle. Über diese Ver-hältnisse habe ich nichts weiter ermittelt.

Wir haben uns mit der Längsdiffusion der Anilinfarben im Oscillarienfaden zu beschäftigen. Unter den untersuchten 12 per-meablen Stoffen gibt es 5 Anilinfarben, welche eine nach Längs-und Querrichtung des Fadens quantitativ nicht verschiedene Per-meabilität zeigen, und 5 andere, denen sich als 6. Erythrosin an-schließen dürfte, welche deutlich in der Längsrichtung des Fadens schneller permeieren. Es mag dahingestellt bleiben, ob es einen grundsätzlichen Unterschied zwischen beiden Stoffgruppen gibt; ob nicht auch für die ersten 6 Farben eine — schwerer zu beob-achtende — bevorzugte Permeabilität in der Längsrichtung des Oscillarienfadens besteht. Auf jeden Fall ist ein Unterschied zwischen den beiden Stoffgruppen vorhanden. Er läßt sich einst-weilen nicht erklären. Mit dem Färbungsvermögen der Längs- und Quermembranen geht er nicht parallel. Auch sind lipoidlösliche und lipoidunlösliche, ebenso wie basische und saure Farbstoffe auf beide Gruppen verteilt.

Zunächst ist zwar nicht einzusehen, warum das Plasma an der Längsmembran anders als an der Quermembran reagieren sollte; daß die Lebenstätigkeit an der Erscheinung der verschiedenen

Farbstoffdiffusion unbeteiligt ist, wurde ja auch experimentell (vgl. Methylenblau) gezeigt. Doch ist es andererseits auch nicht ausgemacht, ob nicht das Plasma vermöge einer bestimmten Struktur in der Längsrichtung besser Stoffe transportiert als quer. Finden doch auch die mit dem Stoffwechsel verknüpften Zellteilungen in bestimmter Richtung, d. h. nur in der Längsrichtung statt, und die von mir im Abschnitt VI dargelegten, die Fortbewegung des Oscillarienfadens bewerkstelligenden Kontraktionen erfolgen längs.

Es bleibt die Tatsache merkwürdig genug, daß gewisse Anilinfarben in der Längsrichtung des Oscillarienfadens, in welcher eine große Anzahl von Membranen und Plasmamassen zu überwinden sind, sichtlich schneller diffundieren als in der Querrichtung, wo nur eine Membran und eine Plasmahaut im Wege stehen. Ohne Zweifel würde sich die Zahl der Stoffe, für welche diese differente Diffusion gilt, sehr erweitern lassen; es wäre die Angelegenheit wohl einer besonderen Untersuchung wert. Sie gilt z. B. auch für Alkohol. Alkohol tötet zunächst die Fadenspitze ab, diese verfärbt sich zuerst violett.

Einige Beobachtungen verdienen hier eingefügt zu werden, die sich aus der bevorzugten Längsleitung der Stoffe erklären lassen. Auf meinen Agarplatten traten zuweilen nicht näher bestimmte Amöben auf, die sich außer von einzelligen Grünalgen gern von dem Zellinhalt meiner braunen *Oscillatoria Jenensis* nährten. Sie wurden offenbar von der Oscillarie chemotaktisch angezogen und befahlen die lebenden Zellen, indem sie mit sehr dünnen, fadenförmigen, äußerst spitzen Pseudopodien die Membranen durchdrangen, um sich auf diese Weise mit dem braunen Zellinhalt der Oscillarien zu beladen. Sie sammelten sich nun niemals an der Längsseite des Fadens an, die ihnen eine größere Angriffsfläche geboten hätte, sondern nur an den Querwänden, welche durch den künstlichen Querschnitt des Fadens bloßgelegt waren. Hier war wahrscheinlich die Membran am leichtesten zu durchdringen, vielleicht aber — und dies ist sicher auch anzunehmen — geschah hier eine Exosmose gewisser chemotaktisch wirkender Stoffe, welche durch die Längsmembran nicht erfolgte. Die Pseudopodien faßten niemals die Längsmembran auch etwa nur der letzten künstlichen Endzelle an. An der Querwand der letzten Zelle wurde außerdem zugleich der schwächste physiologische Widerstand von seiten der Oscillarie geboten; denn *O. Jenensis* stirbt von selber von den künstlichen Enden her zentripetal ab, wenn sie auf einem Substrat ge-

halten wird, welches sie nicht ernähren kann. Der von mir ohne Nährsalze verwendete Agar schädigt die Oscillarie auf die Dauer, natürlich auch die intakte Oscillarie. Nur so läßt sich die eben angeführte Exosmose verstehen. Die Schädigung erfolgt quantitativ in der Längsrichtung stärker als in der Querrichtung. Hierfür sprechen folgende Erfahrungen: Auch Brunnenwasser wirkt giftig auf *O. Jenensis*. Sie geht darin zugrunde. Dabei zeigt sich aber die bemerkenswerte Tatsache, daß Fadenteile ohne natürliche Apikalzellen bedeutend schneller absterben. In einem bestimmten Falle lagen in demselben Wassertropfen ohne Deckglas auf dem Objektträger 21 frisch bereitete Bruchstücke von meiner Oscillarie neben zwei ganzen Fäden aus der gleichen Kultur. Intakte Fäden und Bruchstücke waren etwa gleich lang. Nach 24stündigem Aufenthalt in der feuchten Kammer waren 20 Bruchstücke grün verfärbt, mithin tot oder im Absterben begriffen, ein Bruchstück war gesund braun, ebenso waren es die beiden intakten Fäden. Nach 4 Tagen lebte kein Bruchstück mehr, nach 6 Tagen sind auch die Ganzfäden tot. Hier anzunehmen, daß die Verletzung als solche den Absterbeprozess herbeigeführt hat, widerspricht allen Erfahrungen, die man sonst, etwa auch bei Algen, gemacht hat.

Von hier aus dürfte nun einiges Licht auf die Bedeutung der Apikalzelle fallen. Die Gegenwart der Apikalzelle verhindert oder erschwert das Eindringen gewisser schädlicher Stoffe, welche sowieso der Längsseite des Fadens schwer beikommen können, offenbar auch von der Fadenspitze her, von wo aus sonst vermöge der größeren Längsdurchlässigkeit der Zellen die Stoffleitung leicht wäre. Die Richtigkeit dieser Erwägungen vorausgesetzt, möchte man geneigt sein, der Apikalzelle und vielleicht noch den anschließenden 2—3 Zellen einen lebenden Inhalt nicht zuzusprechen. Es paßt zu dieser Auffassung, daß der Apikalzelle die Braunfärbung fehlt, welche sonst *O. Jenensis* eigen ist. Das Apikalende sieht schmutzig grünlich aus, eine Färbung, die bei normalen Fadenzellen ein Zeichen des Todes ist. Es fehlen hier das wasserlösliche Phykocyan und Phykoerythrin (Boresch). Diese Farbstoffe, die früher auch in den Endzellen vorhanden gewesen sein mögen, sind infolge Absterbens des Plasmas aus dem Apikalende hinausdiffundiert. Auch sind die Apikalzellen teilungsunfähig, sowohl die äußerste eigentliche Endzelle wie die benachbarten 2—3 Zellen, im Gegensatz zu den hervorragend teilungslustigen interkalar gelegenen Zellen des Fadens. Die Auffassung

der Apikalenden als toter Gebilde würde auch mit der von Brand übereinstimmen, welcher diese Zellen als „atrophiert“ bezeichnet und sie als Homologe zu den haarartig zugespitzten Fadenenden der Trichophoreen stellt. Ich muß andererseits bemerken, daß hiermit ein anderer Befund von mir (Schmid, II, S. 582) nicht im Einklang steht, wonach die Membran der Apikalzelle ebenso wie bei gewöhnlichen Fadenzellen von Schleimporen durchzogen wird. Sollten hier die Poren verstopft sein?

Von unseren Versuchen abgesehen, haben wir an der Hand anderer Tatsachen zu prüfen, welche morphologischen Grundlagen sonst noch für eine begünstigte Permeabilität in der Längsrichtung zur Verfügung stehen.

Der ganze Oscillarienfaden ist von Schleim umkleidet. Wir wissen über seine den Stoffdurchtritt möglicherweise verzögernde Wirkung so gut wie nichts. Da der Schleimmantel nur an den künstlich zerteilten Oscillarien an den freigelegten Querwänden eine Lücke aufweist, ist er für unsere Frage von untergeordneter Bedeutung. Am Ganzfaden kann durch den Schleim eine für das Permeieren bevorzugte Richtung nicht bedingt sein.

Anders verhält es sich mit der Zellmembran. Gelegentlich habe ich beobachtet, daß bei Behandlung mit konzentrierter Chromsäure die Quermembran anscheinend intakt deutlich den geschrumpften Zellkörper überragt, also in die Chromsäure hineinreicht, während die Längsmembran aufgelöst ist.

Wie früher (Schmid, S. 600) gezeigt worden ist, konnte zwar für *O. Jenensis* hinsichtlich des optischen Verhaltens Doppelbrechung nicht festgestellt werden. Es ist aber in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß sie bei *O. limosa* (welche ja unserer Form sehr nahe steht), wie bei anderen untersuchten Oscillarien, nach Hegler (S. 274) vorhanden ist und daß Hegler mit dem Gipsplättchen ein verschiedenes optisches Verhalten für Längs- und Querwände erweisen konnte. Die Längswände sind optisch positiv, die Querwände negativ anisotrop. Kolkwitz und Correns haben ferner eine spiralege Struktur in den Außenwänden aufgezeigt und eine positive Druckspannung in den äußersten Membranschichten festgestellt, Verhältnisse, die sich für die Innenwände (= Querwände) nicht ergeben haben.

Das zum Teil verschiedene Alter der Längs- und Quermembranen dürfte für unsere Frage nicht ausschlaggebend sein. Aber es ist darauf hinzuweisen, daß die beiden Membranen auf

verschiedene Weise entstanden sind. Die bei der Zellteilung sich in der Fläche vergrößernde Längsmembran mag vorwiegend durch Intussuszeption, die irisblendenartig sich vorschiebende neue Querwand vorzugsweise wohl durch Apposition wachsen.

Bleibt hiernach kein Zweifel an der stofflichen Verschiedenartigkeit der beiden Membranen, so ist es eine andere Frage, ob Zellhäute überhaupt das Permeieren von Stoffen merklich behindern. Ich denke, daß dies bei den Oscillarienmembranen sehr gut der Fall sein könnte, in der Art, daß die Längswand schwerer als die Querwand durchläßt. Sind doch z. B. in den Epidermiszellen der höheren Pflanzen die Verhältnisse nicht anders, wenn die radialen Wände leicht permeieren lassen, während die — zwar kutinisierte — äußere Tangentialwand der Stoffaufnahme Widerstand entgegenstellt. Der Beweis für einen quantitativen Unterschied in der Permeabilität der Längs- und Quermembran steht für die Oscillarie noch aus. Wir wissen bekanntlich über die verschiedene Durchlässigkeit permeabler Membranen überhaupt sehr wenig. Neuerdings spricht Klebs (S. 6/7) der Qualität der Zellwand eine verschieden wirkende einschränkende Wirkung beim Stoffdurchtritt der Anilinfarben zu. Es sind das nur Vermutungen, ebenso wie Ruhland (I, S. 410) die Möglichkeit offen läßt, daß vielleicht verzögernde Einflüsse durch die Membran gegeben werden. Lepeschkins Gründe (I, S. 250) für das Zurückgehaltenwerden gewisser Farbstoffe in Zellmembranen sind nicht zwingend. Andererseits sind auch Ruhlands (II, S. 398) Gegengründe nicht beweisend, wenn er mit Hitze abtötet, wodurch er auch die Zellwände verändern mag. Fitting (S. 37, 38—39, 52—53, 61) hält sogar eine wechselnde Permeabilität für dieselbe Zellhaut unter verschiedenen Umständen nicht für ausgeschlossen. Für Frucht- bzw. Samenschalen liegen positive Befunde durch die Arbeiten von Brown, Schroeder, Rippel u. a. vor.

Zum Protoplasma ist noch zu bemerken: Das Oscillarienplasma gliedert sich in Chromatoplasma und Centroplasma (Baumgürtel). Das Chromatoplasma hat die Funktion eines Chromatophors und ist gegen das übrige Plasma durch eine Chromatophorenhaut nicht abgesetzt. Nach den Darlegungen A. Fischers (V) bildet das Chromatoplasma bei den meisten Oscillarien (z. B. *O. tenuis*, *limosa*) eine geschlossene Dose, wenn die Zelle erwachsen ist, einen beiderseits oder einseits offenen Hohlzylinder, wenn sie in Teilung begriffen ist. Andere Formen (*Lyngbya*, *Tolypothrix*) sollen stets offene Hohlzylinder als Chromatoplasma haben. Das

Chromatoplasma reicht als breite periphere Zone des Plasmas in allen Fällen geschlossen an die Längswände heran, bildet hier also die Plasmagrenze, an die Querwände nur insoweit, als die geschlossene Dosenform gilt. Bei *O. princeps* — also einer *O. Jenensis* ganz nahestehenden Art — sollen die Querflächen der Dosen auch in erwachsenem Zustand der Zellen weit gitterartig durchbrochen sein. Wenn schon hiernach für *O. princeps* eine erschwerte Permeabilität in der Querrichtung der Zelle verständlich wird, wäre dies nicht in gleichem Maße für Zellen der Fall, in denen die erwachsenen Zellen ringsum geschlossene Chromatoplasmen bilden. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß unaufhörlich ca. 70% der Zellen eines Oscillarienfadens sich teilen. 21% der Zellen von *O. limosa* haben beispielsweise laut A. Fischer beiderseits offene, 47,5% einseits offene Hohlzylinder. *O. tenuis* weist sogar ständig etwa 30% beiderseits und 43% einseits offene hohlzylindrische Chromatoplasmagebilde auf.

Es war früheren Untersuchern entgangen, daß die Oscillarienzelle am Längsrande des Protoplasmaleibes die von mir sogenannten „Ringschwielen“ führt. Das sind durchaus problematische Gebilde, welche in diesem Zusammenhange unsere Aufmerksamkeit verdienen. Die Ringschwielen liegen der Längswand dicht an und bekleiden sie offenbar lückenlos. Sie teilen sich, wenn die Zelle zur Teilung sich anschickt, und es scheint so, als hingen sie so lange zusammen, bis die neue Querwand, welche viel später als die Ringschwiele auftritt, gebildet ist (Schmid, II, S. 582). Wir wissen nichts über die stoffliche Natur dieser eigenartigen Gebilde. Sie weichen bei der Plasmolyse von der Wandung mit dem Protoplasma zurück, liegen mithin selber im Plasma. Ich habe sie als Zellgebilde angesehen, die vielleicht mit der Bildung des Bewegungsschleimes etwas zu tun haben. Durch den Besitz der Ringschwiele ist also das Plasma nur an seiner Längsperipherie ausgezeichnet. Wir hätten in ihnen einen weiteren Faktor zu erblicken, der die Permeabilität beeinflussen könnte.

Im ganzen genommen finden wir den Oscillarienfaden in Richtung der Längswände anders organisiert als in Richtung der Querwände. Wenn diesem Bauprinzip eine bevorzugte oder ausschließliche Stoffleitung in der Längsrichtung des Fadens entspricht, wird solche Erscheinung nichts Auffälliges haben, auch wenn wir reale Beziehungen zwischen Organisation und Stoffleitung zunächst nicht ermitteln können.

Abschnitt VI.

Über die Kontraktilität des Oscillarienfadens.

Wir sprechen hier zunächst nur von der empirisch feststellbaren passiven Kontraktilität, die also rein mechanisch verläuft und ebenso bedingt ist.

1. Kontraktion durch Eintrocknen.

Unter den früheren Beobachtern ist es nur Hansgirg (S. 837) aufgefallen, daß sich die Oscillarien beim Eintrocknen beträchtlich verkürzen. Ein Faden von *Oscillatoria antliaria* maß $195\ \mu$; nach dem Eintrocknen war er $156\ \mu$ lang. In Wasser zurückgebracht, nahm er schnell die ursprüngliche Länge wieder an und zwar in etwa 5–10 Minuten. Das bedeutet also eine Längsdehnung des Fadens um $39\ \mu$ oder genau 25 %. Der Vorgang ließ sich beliebig oft wiederholen. Ich habe das gleiche bei *O. Jenensis* immer wieder gesehen und kann darüber folgendes berichten.

Läßt man einen Oscillarienfaden in einem Tropfen Wasser eintrocknen, so verkürzt sich der Faden in demselben Augenblick, wo der letzte Wasserhauch verdunstet, ganz bedeutend. Der Betrag hierfür geht aus dem Beispiel mehrerer Messungen hervor. Bezeichnet man wie Pfeffer (II, bzw. Ruhland, III, S. 92) die Zellwandlänge bei Turgeszenz mit L und diejenige nach völliger Entspannung mit L_0 , so ist die Turgordehnung in der betreffenden Richtung gleich $\frac{L-L_0}{L_0}$ oder in Prozenten der Länge der entspannten Membran ausdrückbar. Für die Fadenlängen ergeben sich in μ :

turgeszent (= L)	entspannt (= L_0)	Turgordehnung in %
125	90	38,9
210	165	27,3
255	195	30,7
730	530	37,7
1015	762	33,2

Die Entspannung (27,3–38,9 %) ist also noch größer als die von Hansgirg für *O. antliaria* angegebene. Hierzu ist zu bemerken, daß das Kontrahieren des Fadens in gerader Richtung ohne seitliche Krümmungen auffällig exakt verläuft. Er rotiert bzw. tordiert um die Längsachse, was an den hakenförmig gekrümmten Apikal-

enden bemerkt werden kann. Eine bestimmte Richtung der Kontraktion gibt es nicht; vielmehr zieht sich der Faden oder das Fadenstück von beiden Seiten gleichmäßig zusammen. Ebenso „elegant“ dehnt sich der eingetrocknete Faden wieder auseinander, wenn ihm Wasser zugeführt wird; so etwa, sofort nach Benetzung gemessen, von 90 auf 110 μ oder von 165 auf 200 μ , von 195 auf 230 μ usf., und nach einigen Minuten ist die ursprüngliche Länge erreicht.

Hinsichtlich der Fadenbreite ergibt sich beim Eintrocknen eine merklich geringere Kontraktion. So für dieselben Fäden wie oben:

turgescenz	entspannt	Turgordehnung in %
18,55	15,90	16,7
19,21	15,90	20,8
18,88	15,90	18,7
18,55	15,90	16,7

Beim Wiederbenetzen wird diese geringe Entspannung sofort ganz ausgeglichen.

Um ein Bild von der außerordentlich hohen Turgordehnung oder, was uns hier besonders interessiert und dasselbe ist, der Kontraktionsfähigkeit der Oscillarienmembran zu gewinnen, vergleichen wir damit das entsprechende Verhalten einiger willkürlich herausgegriffener Grünalgen. Noch verhältnismäßig groß fand ich sie bei *Oedogonium pluviale*, nämlich 16,4 % für die Länge, klein bei *Spirogyra* spec. — deren verschiedene Zellen ein verschiedenes Ausmaß dafür lieferten —, am kleinsten bei einer *Cladophora* spec.:

Spirogyra.

	turgescenz	entspannt	Turgordehnung in %
1. Zelle	100	90	11,1
2. „	87	85	2,3
3. „	87	85	2,3

Cladophora.

1. Zelle	260	260	0
2. „	160	160	0
3. „	227	225	0,9

Es sind dies für die Algen keine neuen Dinge. Sie entsprechen den herrschenden Vorstellungen von der verhältnismäßig geringen Membranspannung turgescenzer Zellen. Ergänzt werden muß noch, daß bei obiger *Cladophora* die Breite in einigen Zellen beim Eintrocknen ebenfalls und zwar bis 12,5 % abnahm, während die angeführte *Spirogyra* eine Expansion von ungefähr 23,3 % erfuhr. Ein Kontraktionsmechanismus, wie ihn der Oscillarienfaden mit seiner äußerst exakt verlaufenden, überwiegenden Längskontraktion darbietet, liegt bei ihnen nicht vor.

2. Kontraktion durch Plasmolytica.

Fechner hat bereits gelegentlich seiner Chemotaxis-Untersuchungen beobachtet, daß die erste Repulsion nach der Zufügung von Reizstoffen osmotisch bedingt ist und in einer Kontraktion des Fadens besteht. Er stellte einmal (S. 316) auch das Maximum der Kontraktion fest, als er Kaliumkarbonat (Konzentration?) anwendete und eine Verkürzung des Fadens um 16% (also = 19,0% Turgordehnung) fand. Aber schon aus der Literatur vorher lassen sich aus einer Arbeit von Brand Werte für Turgordehnungen bei Oscillarien heranziehen. In reinem Glyzerin (I, S. 306) verkürzte sich ein Faden (*Phormidium uncinatum*) von 291 auf 274 μ , was einer Turgordehnung von 6,2% entspricht. Glyzerin ist wegen der schnellen Permeierbarkeit ein ungeeignetes Plasmolytikum. Höhere Werte lassen sich daher aus Brands Zahlen für Kaliumnitrat ableiten (I, S. 304). In 5% KNO_3 zeigte ein Faden von 125 μ Länge eine Kontraktion von 29 μ , d. h. die Turgordehnung von 37,3%; in 20% KNO_3 ein *Phormidium* von 250 μ Länge eine solche von 73 μ oder die Turgordehnung 42,2%.

Das sind außerordentlich hohe Werte für die Turgordehnung der Membran bezw. die Kontraktion des Oscillarienfadens. Da ich im folgenden Kapitel bei der Besprechung der osmotischen Verhältnisse noch viele Zahlen geben werde, die ebenso für die Kontraktilität herangezogen werden können, beschränke ich mich darauf, an *Oscillatoria Jenensis* die Turgordehnung nur durch wenige Beispiele zu erläutern.

In 5proz. Saccharoselösung errechnete sich aus dem Maß der Kontraktion im Mittel die Turgordehnung von 9,8%, für den am meisten kontrahierten Faden 12,2%; ähnlich in der mit voriger beinahe isotonischen Lösung von 1% Kaliumnitrat: im Mittel 9,9%, bei dem am meisten verkürzten Faden 12,3% Turgordehnung.

Höhere Werte, die sich mit den aus der Arbeit von Brand errechneten Zahlen vergleichen lassen, werden durch stärker osmotisch wirksame Lösungen von Saccharose erzielt. Ich greife folgende heraus:

Saccharoselösung	10%,	Turgordehnung im Mittel	21,2—24,0%,
"	20%,	" " "	27,7—31,6%,
"	50%,	" " "	56,0—62,0%.

Man sieht, der Ausdruck „Turgordehnung“ wird nicht exakt gebraucht; denn sonst müßte, gleichviel bei welcher Konzentration

des Plasmolytikums, oberhalb der osmotischen Grenzkonzentration — welche, wie wir im nächsten Kapitel darlegen, äußerst tief liegt (bei ungefähr 1% Saccharose) — überall für die Turgordehnung derselbe Wert heraustreten. Wir schließen daraus, daß die Membran ein ungemein dehnbares und zugleich mit den geringsten Kräften dehnbares Gebilde ist, welches dem Protoplasma im gleichen Maße folgt, wie die Vakuole sich infolge des Wasserentzuges verkleinert. Ja, die Membran folgt dem Plasma bis zum äußersten. Selbst dem Wasserentzug, der bei 50% Saccharoselösung stattfindet, hält sie Schritt. Hier beträgt die Turgordehnung im Mittel 56%! Dennoch wäre es nicht richtig, die letzte Zahl oder eine bei noch höherer Rohrzuckerlösung gefundene als die „wahre Turgordehnung“ der Längsmembran einer Oscillarienzelle anzusprechen. Es zeigen sich nämlich in 50proz. Saccharoselösung ungleich starke Kon-



Fig. 1.
Erläuterung
im Text.

traktionen der Quermembranen. Die Längswandung wird durch das ungleiche Kontraktionsverhalten der Querwände hin- und hergezogen, so daß in der Längsrichtung zu kurz gemessen wird und die Zahl für die Turgordehnung zu hoch ausfallen muß. Während allerdings die Querkontraktion im allgemeinen sich gar nicht mit der Längskontraktion vergleichen läßt, greifen bei derartigen stark wasserentziehenden Lösungen sekundäre Erscheinungen Platz, die den Oscillarienfaden stellenweise auf die normale Breite zurückführen, stellenweise in den kontrahierten Zustand bringen. So kommen

Schrumpfungsbilder zustande, wie sie z. B. nebenstehende Fig. 1 zeigt. In einem bestimmten Falle maß ein Faden von 20 μ Breite in geschrumpftem Zustande an vielen Stellen ebenfalls 20 μ , an anderen 18 μ usw. Die geringste Breite betrug 14,5 μ . Schon bei 23proz. Saccharoselösung sind solche ungleichmäßigen seitlichen Schrumpfungen in geringerem Maße sichtbar.

Mag mithin der Wert der Turgordehnung nicht gefunden werden können, so ist eines sicher, daß diese in der Längsrichtung des Fadens einen ungewöhnlich hohen Grad besitzt. Es mag genügen, sich einiger Zahlen für die Turgordehnung bei Algen zu vergegenwärtigen. Lepeschkin (I) berichtet von einer *Spirogyra*, daß sie sich bei der Plasmolyse ungefähr um 4,1% verkürzt: ihre Turgordehnung betrug also etwa 4,2%. Kotte findet (S. 124, 125) für Meeresalgen im Höchstfall — für *Callithamnion mirabile* — eine lineare Verkürzung von 10% (Turgordehnung 11,1%), im übrigen

aber bedeutend niedrigere Werte, z. B. für *Enteromorpha compressa* 3%, für *Ectocarpus siliculosus* 0,6%, für *Chaetopteris plumosa* 0% usf. Oder man vergleiche die Werte, wie sie Schwendener und Krabbe für Gewebezellen von Phanerogamen mitgeteilt haben. Mehrstündige Einwirkung einer 12proz. NaCl-Lösung bewirkte bei Sprossen vom Hopfen (S. 389ff.) neben Plasmolyse eine Kontraktion von 0—11,1%, durchschnittlich 5,3% (Turgordehnung also 0 bis 12,5%, im Mittel 5,6%), bei Blattstielen von *Aconitum Lycoctonum* (S. 394ff.) 0—14,3%, durchschnittlich 5,9% (Turgordehnung 0 bis 16,7%, im Mittel 6,2%). Hierzu ist ausdrücklich zu bemerken, daß es sich in beiden Fällen um junge, sich streckende Pflanzenteile handelte. Daß ausgewachsene Dauerzellen sich gar nicht oder nur verschwindend wenig während der Plasmolyse zusammenziehen, ist bekannt. Viel höhere Werte haben keimende Organe, z. B. Keimwurzeln von *Phaseolus* aufzuweisen. Dennoch übersteigt ihre höchste, aus den Zahlen bei Schwendener und Krabbe (S. 408) errechnete Turgordehnung 22,7% nicht. Erst junge, noch ziemlich meristematische Parenchymzellen des Markes von *Helianthus*, *Sambucus* usw. führten zu Ergebnissen, die an jene bei Oscillarien gefundenen herankommen. Die genannten Forscher erzielten (S. 378) eine Kontraktion von 125—135 mm auf 100 mm, d. i. eine Turgordehnung von 25—35%.

Es ist nicht meine Absicht, vollständig zu sein. Doch scheint es mir gewiß, daß die Literatur nur ganz vereinzelte Fälle, vielleicht auch gar keine aufzuweisen hat, wo fertige Organe derartig hohe Turgordehnungen aufweisen. Dabei haben wir die reaktionsfähigen Staubfäden der Cynareen ausgenommen. Abgesehen davon, daß sie bei Berührung zusammenzucken und sich dabei um 8—20% bei *Cynara scolymus* oder um 10—30% bei *Centaurea jacea* verkürzen, kontrahieren sie sich in gleicher Weise durch plasmolyisierende Lösungen. Pfeffer (I, S. 434ff.) gibt eine Turgordehnung von 20—25% an. Es kann uns die Tatsache nicht verborgen bleiben, daß diese Filamente sowohl wie die Fäden der Oscillarien, so verschieden sie auch sonst sein mögen, reizbare bewegliche Gebilde sind. Von den Staubfäden der Cynareen wissen wir, daß die an ihnen zu beobachtenden Reizbewegungen nur durch die äußerst dehnbaren Zellwände ermöglicht werden.

3. Weitere kontraktile Erscheinungen.

Nachdem wir die Kontraktionsfähigkeit des Oscillarienfadens dargetan haben, bleibt uns noch beobachtend zu erweisen, daß diese Eigenschaft tatsächlich im Dienste aktiver Bewegungen des Oscillarienfadens steht.

Lassen wir hier die elastischen Erscheinungen, Torsionen, Bogenbildungen, autonomes Gegeneinanderarbeiten verschiedener Fadenteile usw., Dinge, die überhaupt nur durch die höchst dehnbare Membran möglich sind, beiseite, so ist da zunächst das Winden anzuführen, über das ich früher einmal eine Mitteilung machte (Schmid, I, S. 357). Das Winden ist noch ein ganz rätselhafter Vorgang. Damals erzielte ich ihn künstlich, indem ich kriechenden Oscillarien sehr feine Glasfäden in den Weg brachte, an denen sie dann windend emporkletterten. Später habe ich das Winden ungewollt immer wieder gesehen an den Fäden von *Oscillatoria Jenensis*, welche von Erdkrümchen zu Erdkrümchen Brücken bildend dahinkriechen (Schmid, II, S. 609).

Sie bilden dann sehr oft Stränge, die aus zwei bis mehreren umeinander windenden Fäden bestehen. Beim Winden sind die verschiedenen Flanken des Oscillarienfadens verschieden stark kontrahiert oder expandiert. Während dieses Vorganges dreht sich die Oscillarie wie gewöhnlich um ihre eigene Längsachse. Es wird also die Zellmembran weitgehend durch Dehnungen beansprucht. Ich nehme bestimmt an, daß das Winden nicht bloß ein Sonderfall der bogenförmigen Wanderung (Schmid, I, S. 350, II, S. 616, Prell unter „Aberration“ S. 125) ist, welche durch die Achsendrehung des Fadens bedingt wird, sondern daß noch Berührungsreize mitsprechen. Denn einmal sind die Windeumgänge sehr verschieden lang, wenn sie auch an ein und demselben Faden verhältnismäßig konstant sind. (Es hat keinen Wert, Maße mitzuteilen.) Andererseits aber braucht eine Oscillarie nicht immer um eine feine zylindrische Stütze zu winden; sie kann daran auch parallel entlang kriechen. Daß für dieses verschiedene Verhalten nicht das Vorhandensein oder Fehlen des hakenförmig gekrümmten Endes maßgebend ist, konnte ich bestimmt feststellen.

Hier möchte ich ferner Beobachtungen lose anfügen, die, wenn sie sich auch auf andere Weise bewahrheiten sollten, den ganzen Bewegungsmechanismus der Oscillarien in ein klares Licht rücken. Wenn ich nämlich über einer Agarplatte Erdklümpchen verstreut

hatte und die Fäden von *O. Jenensis* nach ihrer Art durch die freie Luft die Zwischenräume von einem Erdteilchen zum anderen überbrücken ließ, konnte ich zu meiner Überraschung öfter beobachten, daß über den Leib des Oscillarienfadens, und zwar in der Längsrichtung, Wellen dahinliefen. Da ich nur schwächere Vergrößerungen anwenden durfte, muß ich mich damit begnügen, mitzuteilen, daß ich bestimmt fortlaufende Wellenzüge aus Licht und Schatten von sehr kurzen Wellengängen gesehen haben. Nach kürzerer Zeit, oft nach einer Viertelminute, verschwanden sie wieder. Ob damit Einbuchtungen einer Längsmembran verknüpft waren, konnte ich nicht ermitteln. Leider läßt sich vorläufig diese Erscheinung nicht willkürlich hervorrufen. Ihre Beobachtung bleibt dem Zufall überlassen. Doch scheint sie nur bei einem gewissen Grad der Feuchtigkeit sich zu zeigen, kurz nachdem der Deckel der Petrischale aufgehoben worden und das Mikroskop eingestellt ist. Ich komme auf diese Beobachtung später zurück. Nebenbei gesagt, war sie für mich die Veranlassung, die Kontraktionserscheinungen der Oscillarie zu studieren.

4. Expansion in Schwefelsäure und Glycerin.

Ich legte mir die Frage vor, ob die Membran der Oscillarienzelle bei normaler Turgeszenz die obere Grenze der Dehbarkeit erreicht hat. Wenn es mir gelänge, Plasmoptyse zu erzielen, glaubte ich damit einen Weg gefunden zu haben, der zahlenmäßig die maximale Dehnungsgrenze bestimmen ließe. Zu dem Zweck sättigte ich *O. Jenensis* mit konzentriertem Glycerin und führte alsdann schnell Wasser hinzu. Plasmoptyse unterblieb. Nichts anderes ergab sich, als ich stattdessen konzentrierte Zuckerlösung verwendete. Es fanden freilich minimale Expansionen statt, deren Zahlenwerte ich hier auslassen will. Sie waren indes nicht ausgiebig genug, um ein Aufreißen der Membran zu veranlassen.

Viel stärkere Expansion konnte mit Schwefelsäure erreicht werden. Zunächst mit einem Gemisch von 2 Teilen H_2SO_4 und 1 Teil H_2O . Auch sie brachten trotz der Dehnung noch kein Zerreißen der Membran. Je ein kleinerer, gut meßbarer Oscillarienfaden wurde im Wasser unter dem Deckglas gemessen und alsdann Schwefelsäure durchgesaugt. Das sich ergebende Bild ist verständlich: Zuerst kontrahiert sich der Faden infolge des heftigen Wasserentzuges; darauf, das heißt, nachdem die Schwefelsäure in

die Zellen eingetreten ist, findet Expansion infolge der Quellung und der Bildung voluminöser Zerfallstoffe in den Zellen statt.

Drei Beispiele:

1. Faden 34 lang. Schnelle Verkürzung in der gewohnten Weise, alsdann sofort starke Verlängerung auf $35\frac{1}{2}$. Expansion = $4,4\%$.
2. Faden 50 lang. Verkürzung zunächst auf 40, darauf schnelle Verlängerung auf ca. $51\frac{1}{4}$. Expansion = $2,5\%$.
3. Faden 48 lang. Verkürzung wie vorher auf 39, dann ebenso auf $50\frac{1}{4}$. Expansion = $4,9\%$.

Konzentrierte Schwefelsäure führt schließlich das Aufplatzen der Membran herbei. Die Längsmembran reißt in spiraligem Umlauf auf und zwar kurz nach der Expansion mit einem deutlichen Ruck, der sich dem Faden mitteilt. Die violett verfärbten Zellinhalte werden herausgeschoben und liegen in einem fortlaufenden schraubenförmigen Bande (Steigungswinkel mit $57-70^\circ$ gemessen) um den leeren Faden herum, welcher außer der bekannten Segmentierung (Schmid, II, S. 577) steil gestellte Falten aufweist. Die Längsrisse selber sind nicht zu erkennen. Da ich bei *O. Jenensis* eine spiralige Struktur der Längsmembran, wie sie von Correns bei der nahestehenden *O. princeps* mit anderen Hilfsmitteln gezeigt worden ist, bisher nicht bemerken konnte, erscheint es mir wichtig, daß durch die Expansionsversuche nebenher auch gewisse Strukturverhältnisse der Membran sich dokumentieren. Die schräg gestellten Falten lassen sich als Folge der positiven Spannung der Außenschichten der Membran gegenüber den inneren erklären (vgl. Correns, S. 140). Die Dehnungen der Längsmembran sind im Augenblicke der Reißbildung ganz beträchtlich.

Auch hierfür einige Zahlenbeispiele:

1. Faden $40\frac{1}{2}$ lang. Verkürzung auf 27, alsdann Verlängerung auf 45. Expansion $11,1\%$.
2. Faden 43 lang. Wie vor Verkürzung auf 28, Verlängerung auf 46. Expansion $6,9\%$.
3. Faden 50 lang. Wie vor Verkürzung auf 40, Verlängerung auf 55. Expansion 10% .

Obgleich die Versuche mit Schwefelsäure dargetan haben, wie weit die Überdehnung der bereits durch den normalen Turgor gespannten Zellwände fortgeführt werden kann, und so wiederum auf die allgemeine Kontraktilität der Oscillarienmembran Licht werfen, ist es leider auch hier — so wenig wie wir früher die Länge der entspannten Membran genau festgelegt hatten — nicht möglich, die obere Grenze der Dehnung zu bestimmen, da wir nicht wissen

können, wie weit etwa die Schwefelsäure das Dehnungsvermögen verändert haben kann.

Vielleicht käme man bei anderen Oscillarien mittels Glycerinsättigung, die ja bei mir versagte, weiter. Brand (I, S. 306) beschreibt nämlich von *Phormidium uncinatum* eine typische Glycerin-Plasmoptyse. „In einem genau gemessenen Fall erreichte ein ursprünglich $291\ \mu$ langes Stück von *Phormidium*, welches sich im Glycerin auf $274\ \mu$ verkürzt hatte, nach Wasserzusatz eine Länge von $296\ \mu$. Nach dem Bersten der ersten Zellen verkürzte es sich wieder auf seine ursprüngliche Länge, begann sich dann neuerdings zu strecken, um sich nach dem Platzen weiterer Zellen wieder zu verkürzen.“ Die Expansion beträgt also hier, wie sich leicht ausrechnen läßt, $1,7\%$, und dieser Betrag, der viel kleiner als jeder bei meinen Versuchen mit Schwefelsäure gefundene ist, stellt für *Phormidium uncinatum* den Expansionswert für die Längsmembran dar, soweit er noch über den Wert der Turgordehnung hinausgeht.

5. Spontane Expansionserscheinungen.

Gelegentlich der im nächsten Kapitel zu behandelnden Versuche über das osmotische Verhalten der Oscillarienzelle waren öfter Vergleichsversuche mit destilliertem Wasser oder Brunnenwasser auszuführen. Diese brachten in einer Reihe von Fällen die merkwürdige Beobachtung, daß ein Faden von vorher unveränderter Länge eine Expansion erfährt, wenn er in einer bestimmten Weise erschüttert wird. Die Expansion ist zwar verhältnismäßig gering, aber sie ist durchaus meßbar.

Ich brachte in den Wassertropfen eines Objektträgers jedesmal einen besonders kurzen Faden, dessen Länge sich ohne Fehler bestimmen ließ. Der Faden oder das Fadenbruchstück wurde aus Wasser gleicher Art eines Uhrsälchens mit einer Nadel herausgefischt und schnell in gewohnter Weise übertragen. In dem Uhrsälchen hielten sich solche Fäden vorher mindestens eine Stunde auf. Auch in dem Tropfen des Objektträgers verweilten sie vor Beginn der Längenmessung mindestens 5 Minuten. Es konnten nur Fäden benutzt werden, die wirklich wagerecht lagen. Manche schwammen auf der Oberfläche des Wassers, andere schwebten über dem Boden des Objektträgers, stets so, daß eine Bewegung nicht festgestellt werden konnte. Die Messung geschah bei einer mittleren Vergrößerung und wurde mehrere Minuten hindurch nach-

geprüft. Alsdann ließ ich aus einer Kapillare aus einer Höhe von 2—3 cm 2 Tropfen Wasser auf das Präparat fallen und maß unmittelbar hinterher und die folgenden Minuten weiter. Um die Größe der Wucht des Tropfenfalls anzudeuten, teile ich mit, daß der Tropfen auf den Objektträger in einem bestimmten Versuche 0,033 g groß war, die beiden hinzukommenden Tropfen zusammen 0,042 g wogen. Die Expansionserfolge zeigten sich bei verschiedener Zimmertemperatur (12,5—19°). Es hat den Anschein, als wären sie bei erhöhter Temperatur häufiger. Ich will über einen bestimmten Versuch berichten:

Versuch: Temperatur 13°, dest. Wasser. Fadenteilstück mit 1 Apex, $36\frac{1}{2}$ lang, 12 Minuten unverändert im Wassertropfen des Objektträgers, darauf um 10^h 21' morgens Länge: $36\frac{1}{2}$; 10^h 23' Länge: $36\frac{1}{2}$; 10^h 26' Länge: $36\frac{1}{2}$. Also wiederum 5 Minuten hindurch die gleiche Fadenlänge. 10^h 26' Auftropfen! Erfolg: 10^h 26 $\frac{1}{3}$ '. Länge: 37; 10^h 28' desgl., 10^h 30' desgl., 11^h 5' desgl., nachmittags 12^h 15' desgl., 1^h 0' desgl., usw., 4^h 0' Länge: $36\frac{1}{2}$, 6^h 00' Länge: 36 +. Die Expansion beträgt 1,4‰.

Unter 45 derartigen Versuchen habe ich 11 Expansionserfolge = 24‰ zu verzeichnen. Sie kamen an ganzen und zerstückelten Fäden verschiedener Länge zustande. Die Expansionsgrößen, welche sich innerhalb bestimmter Grenzen halten, verteilen sich wie folgt (1 Längeneinheit = 2,2 μ).

Expansion	Verlängerung	
	von	bis
1,3 ‰	$26\frac{1}{2}$	26
1,4 ‰	$36\frac{1}{2}$	37
1,6 ‰	$47\frac{1}{4}$	48
1,8 ‰	$40\frac{1}{2}$	$41\frac{1}{4}$
1,8 ‰	41	$41\frac{3}{4}$
1,8 ‰	$42\frac{1}{4}$	43
1,9 ‰	$25\frac{1}{2}$	26
1,9 ‰	$38\frac{1}{2}$	$39\frac{1}{4}$
1,9 ‰	$39\frac{1}{4}$	40
2 ‰	$36\frac{1}{4}$	37
2 ‰	49	50
durchschnittlich 1,8‰ Expansion.		

Für die Frage, ob es sich bei diesen Expansionen um Reizantworten handelt, ist zunächst hervorzuheben, daß die nach dem Auftropfen sofort erfolgende Expansion in allen Fällen lange Zeit beibehalten wird. Man vergleiche z. B. im angeführten Versuch, daß noch etwa 3 Stunden nach dem Zustandekommen der Expansion diese in derselben Höhe fortbesteht. Erst nach 3 weiteren Stunden konnte die ursprüngliche Fadenlänge wieder beobachtet werden. Naheliegend wäre es also, an eine mechanische Auslösung einer schon vorher bestandenen Membranspannung zu denken,

insofern, als vor dem Versuch durch das Übertragen der Oscillarie aus dem Uhrschildchen in den Wassertropfen irgendwie, ebenfalls rein mechanisch, eine Verkürzung stattgefunden haben könnte. Für die Deutung der Erscheinung muß man ferner wissen, daß die nach Stunden einsetzende Kontraktion nicht allein auf die Rechnung des Kontraktionsausgleichs gesetzt werden darf. Auch ohne vorherige Expansion verkürzen sich nämlich die Fäden von *O. Jenensis*, wenn sie in Brunnen- oder destilliertem Wasser liegen, in derartigen Zeiträumen um denselben Betrag. Für diese, Humusboden bewohnende Oscillarie ist offenbar Wasser in solcher Form giftig. Nach mehreren Tagen stirbt sie darin ab, die wasserlöslichen Farbstoffe treten aus den Zellen in das Wasser über, die vorher braune Alge wird grün. Es ist verständlich, daß hiermit Kontraktionen einhergehen. Umso bemerkenswerter muß es sein, wenn nach der spät einsetzenden Kontraktion in unseren obigen Versuchen hin und wieder die gleiche Expansion durch Auftropfen erzielt werden kann. Dies zeigt sich z. B. in folgendem Fall:

Versuch: Temperatur 14°. Ganzer Faden 5 Minuten mit der unveränderten Länge von $40\frac{1}{2}$ im Wassertropfen. Alsdann um 11 h 37' morgens: $40\frac{1}{2}$ lang; 11 h 39' desgl.; 11 h 40' Auftropfen! Erfolg: 11 h 41': $41\frac{1}{4}$ lang; 11 h 43' desgl.; 11 h 47' desgl.; 11 h 55': 41 lang; nachmittags 12 h 27': 41 lang; 3 h 30': 40 lang. Nach 3 Tagen: 39 lang. Nach 4 Tagen: $38\frac{1}{2}$ lang. Der Faden ist noch lebendig, da er normal braun aussieht. Jetzt abermals Auftropfen wie früher! Erfolg: Expansion von $38\frac{1}{2}$ auf $39\frac{1}{4}$.

Mithin 1. Expansion: $1,8\%$; 2. Expansion: $1,9\%$.

Obgleich beim Zustandekommen der 2. Expansion der mechanische Eingriff des Experimentators, welcher den zur Expansion erforderlichen Zustand einer mechanischen Kontraktion geschaffen haben könnte, hier ganz wegfällt, müssen wir zugeben, daß der Weg für eine rein physikalische Erklärung ebenso offen bleibt, wie für eine physiologische. Denn da zwischen obiger 1. und 2. Expansion tatsächlich eine Kontraktion von $41\frac{1}{4}$ nach $38\frac{1}{2}$ beständig fortschreitet, ist es gut möglich, daß Spannungsunterschiede in der Membran entstehen, die durch das Auftropfen plötzlich zugunsten einer Expansion ausgeglichen werden. Eine physiologische Erklärung, welche sich im Einklang mit unserer im letzten Abschnitt dieser Arbeit darzulegenden Bewegungstheorie befindet, will ich erst an jener Stelle erörtern. Andererseits sind die Spontanexpansionen auch durchaus einer experimentellen Bearbeitung, die leider unterlassen wurde, zugänglich.

Abschnitt VII.

Das osmotische Verhalten des Oscillarienfadens.

1. Plasmolyse.

In der vorliegenden Literatur sprechen die Stimmen für und wider die Möglichkeit der Plasmolyse bei Cyanophyceen. Der älteste Beobachter scheint Hansgirg (1883) zu sein. Dies geht aus seiner Bemerkung (S. 835) hervor, der Turgor bei *Oscillatoria princeps* und wohl auch anderer Arten sei außerordentlich hoch, die Zellhäute seien erheblichen Druckspannungen ausgesetzt. Borzi (1886, S. 28) leugnet jegliche Zurückziehung des Plasmas durch plasmolisierende Mittel. Anders Alfred Fischer. Schon 1891 (Fischer, I, S. 42) findet er im Anschluß an seine Studien über Plasmolyse bei Bakterien, daß auch die Spaltalgen plasmolysiert werden. „Eine mittelstarke Oscillarie“ gab mit 1% NaCl sofort eine allgemeine kräftige Plasmolyse. Auch bei $\frac{3}{4}$ % NaCl trat vereinzelt noch eine etwas schwächere Plasmolyse ein; $\frac{1}{2}$ % war wirkungslos. Die Kontraktionen des Plasmas seien aber nicht so ausgeprägt wie bei den Bakterien. 1897 betont dann Fischer (III, S. 25) ganz allgemein: Bei Cyanophyceen (*Lyngbya*, *Oscillatoria*) ist ein osmotisches System vorhanden; sie haben allseits protoplasmatischen Wandbelag, sind also plasmolisierbar. Der Inhalt der Cyanophyceen zieht sich in 5% Salpeter von der Wand zurück unter allen Erscheinungen einer echten Plasmolyse. Wie bei den Bakterien gelte die Plasmolyse schneller zurück als bei anderen Pflanzenzellen, woraus aber nicht auf einen abweichenden Bau, sondern nur auf eine abweichende Permeabilität der Plasmahaut geschlossen werden darf. F. Brand meint, daß die Plasmolyse nicht vollständig mit jener der chlorophyllgrünen Pflanzen übereinstimme; es fände oft nur an ganz kleinen, vereinzelt Stellen Ablösung des Plasmas statt. Der Mangel an größeren Safräumen ließe das eigentlich von vornherein erwarten, und die Erscheinungen deuteten auf eine größere Elastizität der Cyanophyceenmembran und eine festere Verbindung zwischen ihr und dem Protoplasma (Brand, I, S. 303). Er vermutet richtig den Anteil, welchen die kontraktile Zellhaut an dem untypischen Zustandekommen der Plasmolyse hat. Besonders schwer ließ sich die Abhebung von der Membran an den dicht in Gallerte gehüllten Nostocaceen und Chroococcaceen erzielen. Bei *Gloecapsa* blieb sie überhaupt ganz

aus. Die zuletzt genannten Formen sollen uns nicht beschäftigen; nur wollen wir bemerken, daß wegen der starken Gallerthülle die Verhältnisse hier besonders sein müssen. (Vgl. die Arbeit von Kotte über den Einfluß der Membranquellung auf die Plasmolyse bei Meeresalgen). Brand hat ebenfalls beobachtet, daß die Plasmolyse bei Cyanophyceen schnell zurückgeht.

Neuerdings liegt eine Arbeit von Prat vor, die den Gegenstand behandelt. Prat führt Brands Beobachtungen merkwürdigerweise garnicht an. Auch er hebt das Fehlen der Vakuolen hervor, womit ein wesentlicher Unterschied gegenüber anderen Pflanzenzellen gegeben sei. Das Wasser könne nur dem Plasma selber entzogen werden. Selten bemerkt er die vollständige Trennung des Protoplasten von der Membran, und eine Kontraktion des Plasmas zur Kugel käme nie zustande. Nach einiger Zeit beobachtet er Deplasmolyse. Die Kontraktionserscheinungen der Oscillarienzelle im Plasmolytikum sind ihm ganz entgangen. Daher haben seine Bestimmungen der Grenzkonzentrationen eigentlich keinen Sinn. Er gibt sie zwischen 1,6—1,8% KNO_3 oder 1—1,1% NaCl , bei einigen Spezies zwischen 0,8—1,5% NaCl oder 10—13% Rohrzucker an.

Bekanntlich ist für die Plasmolyse außer einer hypertonen Versuchslösung Starrheit der Zellmembran, Semipermeabilität des Plasmas und lose Verbindung zwischen Plasma und Membran Bedingung. Wie wenig die Starrheit zutrifft, wie leicht und ungeheuer dehnbar die Membran ist, davon konnten wir uns im vorigen Abschnitt überzeugen. Berücksichtigt man diese Tatsache, alsdann läßt sich jederzeit in den Zellen eines Oscillarienfaden leicht die Plasmolyse herbeiführen. Der osmotische Wert des Plasmolytikums muß weit über demjenigen der Oscillarienzelle liegen, und da die Plasmolyse schnell zurückgeht, ist die Beobachtung unmittelbar nach dem Einwirken vorzunehmen. Ich habe für das Ablösen des Protoplasten durch 40proz. Rohrzuckerlösung bereits in einer früheren Arbeit eine Abbildung gegeben (Schmid, II, S. 585 Fig. 12). Das Plasma löst sich von der Außenwandung ringsum ab, während es zunächst an den Querwänden bleibt. Dadurch kommt das stets wiederkehrende Bild zustande, daß der Saum des vorher an der Längsmembran angelagerten Plasmas sich bogenförmig abhebt. Während also die Mitte des Saumes abgetrennt ist, verbleiben die Ränder an den Querwänden angeheftet. In der Folge löste sich das Plasma auch an den Querwänden ein kurzes

Stück. Also findet ein kugeliges Zusammenziehen des Protoplasmas, wie Prat richtig beobachtet hat, nie statt. Darauf beginnt bereits die Deplasmolyse. Über die Ursache des verschiedenen Verhaltens an Quer- und Längswand habe ich kein Urteil gewinnen können. Es braucht das nicht auf einer festeren Verbindung zwischen Plasma und Querwand zu beruhen. U. a. ließe sich auch denken, daß die Permeabilitätsverhältnisse in der Längsrichtung andere sind als senkrecht dazu. In osmotischer Hinsicht könnte der Zellfaden in der Längsrichtung eine Einheit darstellen; das heißt, es gäbe an den Querwänden gar keine semipermeablen Hautschichten des Protoplasmas; eine Vorstellung, die sich gut vereinigen ließe mit der früher (Abschnitt V) vorgetragenen Vorstellung von der größeren Stoffdurchlässigkeit des Oscillarienfadens in der Längsrichtung.

Noch habe ich eines besonderen Falles Erwähnung zu tun. In der hochkonzentrierten Rohrzuckerlösung von 50% treten plasmolytische Erscheinungen folgender Art auf. An den völlig geschrumpften Fäden beobachtet man hier und da in ziemlich regelmäßigen Abständen von etwa 4–5 μ schmale helle Streifen von meßbarer Breite (z. B. 1,9–2,6 μ gemessen), die in einem spitzen Winkel verlaufen. Diese Streifen erweisen sich bei näherem Zusehen als die fortlaufende Aufeinanderfolge von abgehobenen Protoplasten in den einzelnen Zellen. In einigen bestimmten Fällen habe ich die Winkel zwischen der Richtung der Querwände und den hellen Streifen gemessen. Sie betrugen 61–80°, Winkelgrößen, wie sie in anbetracht der unregelmäßigen Schrumpfung des Fadens nicht beständiger sein können. Auch diese Erscheinung ist nicht klar zu deuten. Erinnern die Winkel aber nicht an die ähnlichen Werte, welche für den Steigungswinkel des Expansionsrisses der Membran infolge Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure mitgeteilt wurden (vgl. S. 384)? Möglich wäre es, daß, wie dort durch die starke Expansion, hier durch die heftige Kontraktion ein Riß entsteht oder vorbereitet wird, wodurch dem Plasmolytikum schnellerer Zugang gewährt wird.

2. Osmotische Kontraktionen.

a) Methodik.

Alle folgenden Versuche wurden aus technischen Gründen nicht unter dem Deckglas ausgeführt. Einmal deshalb nicht, weil während des Durchsaugens der Lösung der betreffende Faden weg-

schwimmt, während dieser Ortsveränderung er schlecht gemessen und nicht schnell genug wieder gefunden, zum anderen nicht, weil der Zeitpunkt des Herantretens der Lösung nur ungenau bestimmt werden kann. Besser erscheint es da, mit einem offenen Tropfen zu arbeiten. Die Oscillarie, welche hierin ruht, wird infolge schnellen Hinzutröpfelns des Osmotikums meist nur wenig verschoben. Die — nunmehr allerdings verdünnte — Lösung umspült mit dem gleichen Augenblick den Faden. Nachteile dieser Methode sind freilich die, daß man bei stärkeren Vergrößerungen nicht zu messen vermag und, weil notwendigerweise die innige Mischung der Tropfen in der kurzen Zeit nicht erfolgt sein kann, es unsicher ist, wieviel der feinere Grad der Lösungskonzentration für die Oscillarie beträgt. Doch glauben wir die Nachteile in anbetracht der erzielten Ergebnisse gering einschätzen zu dürfen.

Bei den nachfolgenden Untersuchungen ist schnelles und sicheres Messen der Fadenlänge erforderlich. Dies kann nur an sehr kurzen Fäden oder Fadenstücken geschehen, welche dieselbe oder geringere Ausdehnung als der im Okular gesehene Maßstab besitzen. Da kurze Ganzfäden selten sind, wurden immer Fadenbruchstücke hergestellt. Der Verlauf jedes Versuches war folgender: eine Anzahl frisch aus der Kultur entnommener *Oscillatoria Jenensis* legte ich in ein Uhrgläschen mit destilliertem Wasser, worin sie mindestens 1 Stunde zu verweilen hatten. Alsdann fischte ich mit einer Nadel einen einzelnen Faden heraus und übertrug ihn schnell in einen kleinen Tropfen destillierten Wassers auf den Objekträger. Hierin zerstückelte ich mit einem Rasiermesser die Oscillarie in hinreichend große Fadenlängen. Darauf mindestens 5 Minuten weiteres Verweilen im gleichen Wassertropfen. Dann wird das ausgewählte Fadenstück gemessen und mehrere Minuten hindurch auf die Beständigkeit seiner Länge geprüft. Es werden zwei kleine Tropfen der zu untersuchenden Lösungen, welche zusammen etwa so groß wie der Wassertropfen auf dem Objekträger sind, aus einer Glaskapillare dem Wassertropfen schnell zugefügt, damit geschwind die Länge des Fadens weiter gemessen und in regelmäßigen Zeitabständen aufgezeichnet werden kann.

Für die Methodik ist es wichtig zu wissen, daß der Aufenthalt in destilliertem Wasser an sich schon einen verändernden Einfluß auf die Längenausdehnung eines Fadenbruchstückes hat. Eine Reihe von 9 Versuchen belehrte mich, inwieweit dies der Fall ist. (Verwendet wurde hier, wie in allen Versuchen dieses Abschnitts, in Glas destilliertes Wasser.)

Versuch 1. 33 lang. Nach 9 Minuten dieselbe Länge. Nach 35 Minuten um 2,3 $\%$, nach 2 Stunden um 3,8 $\%$, nach 4 Stunden 29 Min. um 4,5 $\%$, nach 4 Stunden 36 Min. um 4,5 $\%$ kontrahiert.

Versuch 2. $19\frac{1}{2}$ lang. Nach 12 Minuten dieselbe Länge, nach 1 Stunde 22 Min. um 1,3 $\%$, nach 4 Stunden 1 Min. um denselben Betrag kontrahiert, desgleichen nach 23 Stunden 22 Min.

Versuch 3. 21 lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge. Nach 4 Stunden 7 Min. um 4,8 $\%$, desgleichen nach 23 Stunden 35 Min. kontrahiert.

Versuch 4. 29 lang. Nach 7 Minuten dieselbe Länge. Nach 11 Min., desgleichen nach 19 Min. um 0,9 $\%$, nach 1 Stunde 7 Min. um 2,6 $\%$, nach 3 Stunden 43 Min. um 4,3 $\%$, nach 23 Stunden 32 Min. um 6 $\%$ kontrahiert.

Versuch 5. $26\frac{1}{2}$ lang. Nach 7 Minuten dieselbe Länge. Nach 10 Min. um 1,9 $\%$, desgl. nach 17 Min., nach 1 Stunde 7 Min. um 4,7 $\%$, nach 3 Stunden 43 Min. um 7,5 $\%$, nach 23 Stunden 30 Min. um denselben Betrag kontrahiert.

Versuch 6. $23\frac{3}{4}$ lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge, desgleichen nach 3 Stunden 15 Min.

Versuch 7. $14\frac{1}{2}$ lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge, desgleichen nach 3 Stunden 14 Min.

Versuch 8. 47 lang. Nach 2, 4, 6, 9 Minuten dieselbe Länge. Nach 2 Stunden 48 Min. um 0,5 $\%$ kontrahiert.

Versuch 9. 36 lang. Nach 2, 4, 6, 9 Minuten, desgleichen nach 3 Stunden 12 Min. die ursprüngliche Länge.

Ergebnis. Nach 7–12 Minuten sind keine Kontraktionen eingetreten, nach etwa 4 Stunden solche von 1,3 bis 7,5 $\%$, die sich im Laufe von etwa 24 Stunden gar nicht oder nur wenig verstärken. 3mal sind Kontraktionen ganz ausgeblieben.

Die im Laufe der Zeit bemerkbare Verminderung der Turgeszenz, also die Verkürzungen sind Symptome geschwächter Lebenskraft. Sie leiten den Absterbeprozess ein. Nach 3 Tagen sieht man etwa 95 $\%$, nach 4 Tagen beinahe 100 $\%$ der Fadenstücke grün verfärbt; diese haben die wasserlöslichen Schizophyceenfarbstoffe verloren und sind tot. Intakte Fäden sterben in destilliertem Wasser ungleich langsamer, worauf ich schon früher hingewiesen habe (S. 373). Um so wertvoller ist für die Beweiskraft der zu besprechenden Versuche über osmotische Kontraktion, daß zwischendurch — und zwar mit demselben Ergebnis — gelegentlich auch ein kurzer Ganzfaden genau geprüft werden konnte. Tödliche Wirkung hat auf die Humusboden bewohnende *O. Jenensis* auch Brunnenwasser (jedenfalls Leitungswasser der Stadt Halle). Dies scheint weniger giftig zu sein. Es konnte dementsprechend während mindestens 12 Stunden keine Längenveränderung der Fadenbruchstücke bemerkt werden.

Für unsere Versuchsanordnung ergibt sich aus Vorstehendem, daß an den Fadenbruchstücken, wenn sie in destilliertem Wasser

liegen, innerhalb von wenigstens 7 Minuten Kontraktionen nicht feststellbar sind.

Ferner wurde die Wirkung des Auftropfens aus der Glaskapillare studiert. Es kommen dabei mechanische Verschiebungen des Fadens vor, die ihn aus der wagerechten Lage herausbringen. Solche leicht erkennbaren Fälle, die an sich selten sind, weil meist der Faden von selber in die wagerechte, als die normale Ruhelage zurückkehrt, scheiden aus. Im übrigen habe ich unter 45 Auftropfversuchen nur 2mal zweifelhafte Kontraktionen von 0,6 bis 0,9 % zu verzeichnen gehabt. Daß andererseits 11 Expansionen von 1,3 bis 2 % Ausmaß darunter vorgekommen sind, habe ich schon im vorigen Abschnitt mitgeteilt.

Weitere Bemerkungen: In den folgenden Versuchsberichten sind der besseren Übersicht halber alle Längen der Fäden bzw. Fadenbruchstücke auf eine Anfangslänge von je 100 Einheiten umgerechnet worden. Die Ziffer der Lösungskonzentration bedeutet, daß in der Lösung tatsächlich die Konzentrationszahl enthalten ist (Beispiel: 10 % Saccharose = 10 g Saccharose + 90 g dest. Wasser). Die verwendete Saccharose ist reinste Substanz aus der Fabrik von E. Merck (Darmstadt).

b) Versuche mit Saccharose.

α) Der Ablauf der Kontraktion.

Das Bemerkenswerteste an der osmotischen Kontraktion, und zwar sowohl mit Rohrzucker wie mit anderen osmotischen Stoffen, ist ihr geschwinder Ablauf. Sie beginnt nach dem Hinzufügen der osmotisch wirksamen Lösung so schnell, daß bei der geschilderten Versuchsanordnung der Zeitpunkt ihres Anfangs nicht festgestellt und der Kontraktionswert in den allermeisten Fällen erst nach Verlauf der ersten 30 Sekunden abgelesen werden kann. Statt weiterer Worte darüber seien einige Beispiele herausgegriffen (1' = 1 Zeitminute):

2 % Saccharose.

1. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—7': 100. Um 7½': Saccharose! 8': 98,1; 9': 98,1; 10': 98,1; 12': 98,1; 16': 98,1.
2. Ein anderer Fall, wo die Kontraktion ausnahmsweise langsamer verläuft, wie dies — gegenüber höheren Konzentrationen — bei 2 % allerdings öfter geschieht: Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5½': Saccharose! 6': 98,4; 7': 97,8 usw.

5 % Saccharose.

3. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um $5\frac{1}{2}'$: Saccharose! 6': 90,4;
7': 90,4; $7\frac{1}{2}'$: 90,4 usw.

10 % Saccharose.

4. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um $5\frac{1}{2}'$: Saccharose! 6': 82,4;
7': 82,8 usw.

20 % Saccharose.

5. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um $5\frac{1}{4}'$: Saccharose! 6': 79,6;
7': 80,8 usw.

30 % Saccharose.

6. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—7': 100. Um 8': Saccharose! $8\frac{1}{2}'$: 73,6;
 $9\frac{1}{2}'$: 76,4 usw.

40 % Saccharose.

7. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—13': 100. Um $13\frac{1}{2}'$: Saccharose! 14': 63,0;
15': 69,0 usw.

50 % Saccharose.

8. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—6': 100. Um $6\frac{1}{2}'$: Saccharose! $6\frac{3}{4}'$: 69,0;
 $7\frac{1}{4}'$: 61,0; $8\frac{3}{4}'$: 62,8 usw.

Die bei 2proz. Saccharoselösung zuweilen zu beobachtende langsame Kontraktion ist bemerkenswert. Sie dürfte aus der geringeren Differenz zwischen dem osmotischen Werte der Lösung und der Oscillarienzelle zu erklären sein. In allen übrigen Fällen ist die Kontraktion nach Verlauf von $\frac{1}{2}$ Minute bereits beendet.

β) Konzentrationsgrad und Kontraktionsbetrag.

Aus obigen Zahlenbeispielen wird deutlich, daß der Grad der Kontraktion des Oscillarienfadens von der Höhe der Saccharosekonzentration abhängt. Ich will dies hier weiter erläutern. Nachfolgende geordnete Werte haben sich aus einer Reihe von Versuchen ergeben und stellen die Kontraktionen dar, die auf je ein Fadenstück bzw. einen Gesamtfaden von der Einheitslänge 100 umgerechnet sind (sind also Prozentzahlen der Kontraktion). Obgleich ich auf die Temperaturen geachtet habe, ließ ich die Frage unberücksichtigt, ob eine Abhängigkeit von der Temperatur besteht.

Konzentration: 1,5 % (= 0,044 Mol). Temperatur: 13°.

1,16; 1,36; 2,22; 2,32; 2,58. Im Mittel: 1,92.

Konzentration: 2,0 % (= 0,058 Mol). Temperaturen: 13, 15 und 18°.

1,50; 1,54; 1,54; 1,56; 1,62; 1,82; 1,88; 2,66; 4,04; 4,64. Im Mittel: 2,28.

Konzentration: 5 % (= 0,146 Mol). Temperatur: 16°.

7,36; 7,82; 9,52; 10,96. Im Mittel: 8,91.

Konzentration: 10 % (= 0,292 Mol). Temperaturen: 13 und 16°.

15,60; 17,54; 17,54; 19,42. Im Mittel: 17,52.

Konzentration: 20 % (= 0,584 Mol). Temperaturen: 13,5 und 14°.

19,38; 24,04. Im Mittel: 21,71.

Konzentration: 30 ‰ (= 0,876 Mol). Temperaturen: 14 und 15°.

26,34; 26,98. Im Mittel: 26,66.

Konzentration: 40 ‰ (= 1,168 Mol). Temperatur: 15°.

28,00; 37,10. Im Mittel: 32,55.

Konzentration: 50 ‰ (= 1,460 Mol). Temperaturen: 10 und 12°.

33,50; 38,26. Im Mittel: 35,88.

Die Abhängigkeit des Kontraktionswertes vom Konzentrationsgrad der Rohrzuckerlösung ist in nachfolgender Fig. 2 graphisch zur Darstellung gebracht. Die Kurve zeigt einen steilen Anstieg bis 10 ‰ Saccharose, darauf ein allmähliches weiteres Ansteigen.

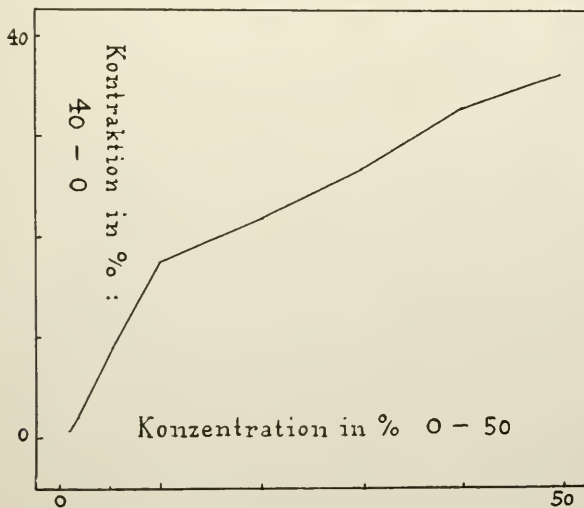


Fig. 2. Erläuterung im Text.

γ) Bestimmung der Grenzkonzentration.

Eine 1,5proz. Rohrzuckerlösung entwickelt, da von nur 0,044 molarem Gehalt, wie leicht zu errechnen ist, den geringfügigen osmotischen Druck von 0,98 Atmosphäre. Es ist erstaunlich, daß sie noch genügt, in allen erprobten Fällen osmotische Kontraktion hervorzurufen, und eine reizvolle Aufgabe, daraufhin einmal die untere Grenzkonzentration des Rohrzuckers für diesen Vorgang festzustellen.

Mit 1proz. Zuckerlösung war gerade noch eine winzige Kontraktion nachzuweisen, wie aus folgendem Versuchsbericht hervorgeht.

1 % Saccharose (= 0,029 Mol).

1. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5 $\frac{1}{2}$ ': Saccharose! 6': 100; 8': 99; 10': 98,5; 13': 98. Seit der Einwirkung der Lösung erste Kontraktion nach 2 $\frac{1}{2}$ ' = 1 %. Später, nach 4 $\frac{1}{2}$ ' = 1,5 %, nach 7 $\frac{1}{2}$ ' = 2 %.
 2. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5 $\frac{1}{2}$ ': Saccharose! 6': 100; 7': 100; 8': 100; 9': 99,5; 13': 99,3; 15': 99. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach 3 $\frac{1}{2}$ ' = 0,5 %. Später, nach 7 $\frac{1}{2}$ ' = 0,8 %, nach 9 $\frac{1}{2}$ ' = 1 %.
 3. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5 $\frac{1}{2}$ ': Saccharose! Von 6—16': Länge 100. Also Kontraktion = 0 %.
 4. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5 $\frac{1}{2}$ ': Saccharose! 6': 100; 7': 99,4; 9—11': 99,4; 15': 98,7. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach 1 $\frac{1}{2}$ ' = 0,6 %. Später, nach 9 $\frac{1}{2}$ ' = 1,3 %.
 5. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5': 100. Um 5 $\frac{1}{2}$ ': Saccharose! 6': 100; 7': 99,6; 8': 99,6. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach 1 $\frac{1}{2}$ ' = 0,4 %.
 6. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—4 $\frac{1}{2}$ ': 100. Um 5': Saccharose! 6': 100; 7': 100; 9': 99,3; 11': 99,3. Erste Kontraktion = 0,17 % nach 4'.
- Bemerkung: Vergleichsweise wurden Versuche mit dest. Wasser ohne Erfolg angestellt.

Das verhältnismäßige späte Auftreten der ersten Kontraktion dürfte wie bei den Versuchen mit 2proz. Saccharoselösung bedingt sein. Zum Teil ist die Verzögerung andererseits auch nur scheinbar. Denn es lassen sich solche winzigen Längenunterschiede bei der angewendeten Vergrößerung mit Sicherheit erst von einem gewissen Betrage ab messen. Darum ist es unmöglich, die Genauigkeit der Grenzkonzentrationsbestimmung noch weiter zu treiben. Prüfungen in Lösungen von 0,46, 0,11, 0,055 % usw. waren denn auch ergebnislos. Wieviel die Kontraktion bei 1 % beträgt, ist nur andeutungsweise zu sagen. In mehreren Fällen nimmt sie, wie oben zu sehen, im Laufe der Minuten zu, allein in einer Zeitspanne, in welcher ohnehin meßbare Kontraktionen stattfinden würden, wie die Vorversuche zur Methodik gelehrt haben. Will man das erste Anzeichen einer Kontraktion um $\frac{1}{2}$ bis 4 Minuten nach dem Zeitpunkt des Auftropfens zugrunde legen, so hätten wir bei 1 % Saccharose Kontraktionen vom Ausmaß 0—1 %, im Durchschnitt 0,5 %, zu verzeichnen.

d) Permeabilität und Turgorregulation.

Bisher wurde nur eine Seite des osmotischen Verhaltens betrachtet: die Kontraktion. Mit ihr ist aber in unseren Versuchen der rückläufige Vorgang, die Wiederausdehnung des Oscillarienfadens, unmittelbar verknüpft, so daß Kontraktion und Expansion ohne Zwischenpause aufeinander folgen. Dies sei an einem Beispiel erläutert:

2 ‰ Saccharose. Temperatur: 16°. Ursprüngliche Fadenlänge: 100. Von 0—5': 100. Um 5': Saccharose! Darauf folgender Kontraktionsablauf: 5½': 98,5; 6': 97,9; 10': 98,5; 13': 99,0; 15': 99,0; 20': 100; 30': 100. In Worten: ½' nach Einwirkung des Kontraktionsmittels wird eine Verkürzung von 1,5 ‰ gemessen; diese Verkürzung nimmt im Laufe von 1½' bis 2,1 ‰ zu. Alsdann beginnt der umgekehrte Vorgang, so daß nach 5' (vom Zeitpunkt des Einwirkens der Lösung ab) nur wieder 1,5 ‰ Kontraktion, nach 8' 1 ‰ Kontraktion und schließlich nach 15' die ursprüngliche Länge festgestellt wird.

Bei höheren Lösungsprozenten dehnt sich der Faden in bezug auf seine ursprüngliche Länge bedeutend langsamer aus. Schon bei 5 ‰ Saccharose — Stufen zwischen 2 und 5 ‰ habe ich nicht geprüft — ist dies auffällig zu sehen. Statt einzelner Versuchsberichte will ich aus der großen Zahl von Versuchen einige Ergebnisse in Gestalt beliebig gewählter Kurvenwiedergeben, deren Erklärung weniger Worte bedarf (s. Fig. 3).

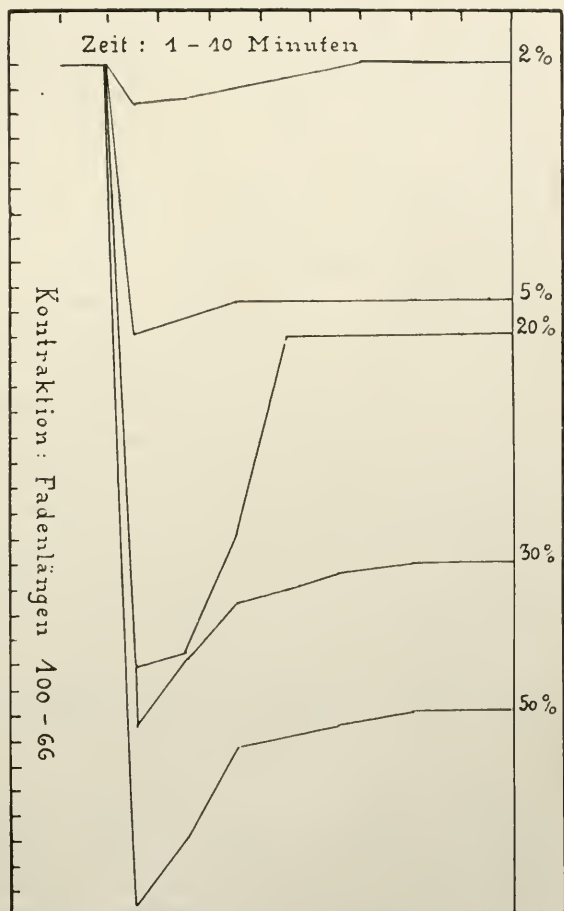


Fig. 3. Kontraktionskurven für Saccharose, 2—50 ‰.
Erläuterung im Text.

Da alle Versuche, wie früher, auf eine ursprüngliche Länge des Fadens von 100 Einheiten bezogen wurden, steigen von einer Horizontalen (= der konstanten ursprünglichen Fadenausdehnung) alle Kurven gemeinsam von demselben Punkte (= wo die Zuckerlösung zugeführt wurde) steil nach unten ab, und zwar je nach der Lösungskonzentration, verschieden weit. Ebenso ist überall der

aufsteigende Ast, also der Ausdruck für die Expansion, gemeinsam. Die Kurven erreichen abermals eine wagerechte Gerade. Diese ist bei der 2proz. Saccharose wieder die ursprüngliche Horizontale. In allen anderen Fällen läuft sie parallel damit, d. h. die Expansion wächst nicht bis auf den Anfangswert der Fadenlänge an.

Hieraus darf man weder auf ein gegensätzliches Verhalten zwischen der 2proz. und den höher konzentrierten Lösungen schließen, noch auf eine absonderliche Permeabilität des Oscillarienplasmas für das große Molekül der Saccharose. Denn eine Turgorregulation liegt hier überhaupt nicht vor. Der Wiederanstieg der Kurven erklärt sich zwanglos aus der Besonderheit der zugrunde liegenden Versuche. Erinnern wir uns, daß beim Auftropfen der zu prüfenden Lösung unmöglich im gleichen Augenblick eine vollständige Mischung mit dem Tropfen destillierten Wassers geschehen kann, in welchem die Oscillarie liegt. Auch nach $\frac{1}{2}$ Minute, während deren die kräftige Kontraktion des Oscillarienfadens vor sich geht, ist die Vermischung beider Flüssigkeiten nicht beendet. Obschon die Kontraktionswerte wegen der stets gleichen Handhabung der einzelnen Versuche sich dennoch vergleichen lassen, ist selbstverständlich die feinere zahlenmäßige Abhängigkeit zwischen Kontraktion und Lösungskonzentration festzustellen unmöglich. Hierbei mögen auch noch die mechanischen Spannungsverhältnisse in einem Tropfen und die je nach der Lage des Oscillarienfadens verschieden an ihn herantretenden Lösungsschlieren eine Rolle spielen.

Die Expansion der Oscillarie ist das Anzeichen für die weiter fortschreitende Vermischung von destilliertem Wasser und den Schlieren der Zuckerlösung. Die Zellen, welche vorher wasserärmer geworden und mit der sie unmittelbar umgebenden Lösung ausgeglichen waren, ziehen jetzt ihrerseits Wasser aus der inzwischen verdünnten Lösung herein. Mit dem Augenblick, wo der aufsteigende Ast der Kurve zur Wagerechten übergeht, ist jene endgültige Mischung und der osmotische Ausgleich praktisch erfolgt, also seit der Zuführung der Lösung — wenn wir alle geprüften Fälle zugrunde legen wollen — in $2\frac{1}{2}$ –6 Minuten. Es ist verständlich, daß die Expansionswirkung bei den Versuchen mit höherer Konzentration größer als bei denjenigen mit niederer ausfallen, da der osmotische Unterschied zwischen Zuckerschlieren und destilliertem Wasser mit der Konzentration der ersteren wächst.

Der veränderliche Längenzustand des Oscillarienfadens ist ein Gradmesser für die osmotischen Verhältnisse der Umgebung. Ver-

möge ihres geringfügigen Innendruckes (vgl. diesen Abschnitt unter c δ) reagiert die Alge auf die feinsten osmotischen Schwankungen. So ist es zu verstehen, daß bei nicht völlig gemischtem Tropfen aus destilliertem Wasser und irgend einer osmotischen Lösung die geringsten — z. B. die durch Berührung der Oberfläche des Tropfens hervorgerufenen — Bewegungen Kontraktionen oder Expansionen zur Folge haben. Am deutlichsten werden diese Dinge illustriert, wenn ein in — beispielsweise 10 % — Saccharose kontrahierter Faden sich beinahe im gleichen Augenblicke ausdehnt, wo die Zuckerlösung durch destilliertes Wasser ersetzt wird. Das Diagramm in Fig. 4 veranschaulicht den Vorgang. So geschwind wie zuvor die Kontraktion erfolgte, wird diese auch rückgängig gemacht. In weniger als $\frac{1}{2}$ Minute ist die normale Fadenlänge nahezu wieder erreicht.

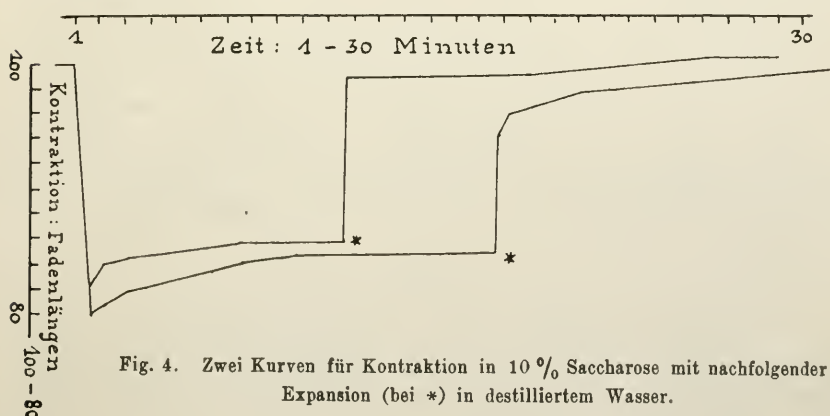


Fig. 4. Zwei Kurven für Kontraktion in 10 % Saccharose mit nachfolgender Expansion (bei *) in destilliertem Wasser.

Was das Permeieren des Rohrzuckers und die damit verbundene Turgorregulation betrifft, so geschieht beides nachweislich viel später. Erst nach über $\frac{1}{4}$ Stunde erfolgt eine neue, diesmal ganz allmähliche Expansion infolge des Eintritts der Zuckerlösung in die Zellen des Oscillarienfadens. Hierfür folgendes Beispiel aus einem Versuch mit 10 % Saccharose, bei dem, abweichend von der bisherigen Versuchsmethode, die nachträgliche Vermischung zwischen destilliertem Wasser und Lösung vermieden ist:

Temperatur: 18°, ganzer Faden von der ursprünglichen Länge 100 wird aus destilliertem Wasser in 10proz. Saccharoselösung übertragen und nach 2 Minuten gemessen: Länge 90,6. Nach 11': 88,7; 12': 88,7; 18': 88,3; 22': 88,3; 27': 88,7; 32': 88,7; 37—51': 88,7. — Nach 2^h 6': 90,6; 2^h 12': 90,6. — Nach 18^h 26': 94,4; 18^h 31': 94,4 usw. — Nach 25^h 52': 95,7; 25^h 57': 95,7 usw. — Nach

42^h: 95,7 usw. — Nach 49^h: 96,2 usw. — Nach 67^h: 98,1 usw. Der Faden ist am Schlusse der Beobachtungen lebendig.

Ergebnis: Das Permeieren des 10proz. Rohrzuckers ist erst nach Ablauf von 22 bis 28 Minuten nachzuweisen. Die Regulation des Turgors geht sehr langsam vor sich und ist selbst nach 67 Stunden noch nicht ganz vollendet.

c) Versuche mit anderen Lösungen.

Nachdem Vorstudien sichergestellt hatten, daß auch andere Lösungen Kontraktionen bewirken, mußte das Ziel sein, die Grenzkonzentrationen auch dieser Lösungen für die Kontraktion zu bestimmen. Ich habe mich auf Lösungen von Kaliumnitrat, Chlornatrium und Harnstoff beschränkt. Die Kontraktion selber läuft wie im Rohrzuckertropfen ab. Schon nach $\frac{1}{2}$ Minute ist der jeweils höchste Grad der Kontraktion erreicht. Darauf beginnt ein Wiederausdehnen bis zu einer gewissen Länge, die weit unter der Normallänge des Fadens liegt, ein Vorgang, der wie beim Rohrzucker durch den Ausgleich der Lösung mit dem ursprünglichen Wassertropfen bedingt ist. In diesem so erreichten Kontraktionszustande verharret die Oscillarie etwa $\frac{1}{4}$ Stunde, um alsdann infolge des Permeierens der Lösung langsam sich auszudehnen. Um Raum zu sparen, lasse ich genaue Versuchsberichte beiseite.

α) Kaliumnitrat.

Lösungen von Kaliumnitrat ergeben folgendes: ein 1proz. Lösungstropfen erzielt eine starke Kontraktion, 0,1proz. keine. Die Kontraktionswerte für einige Abstufungen zwischen beiden Flüssigkeiten sind im Mittel:

- 1 % (isotonisch mit 5,2 % = 0,152 Mol Rohrzucker): Kontraktion 9,0 %.
- 0,330 % (isotonisch mit 1,78 % = 0,052 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,4 %.
- 0,185 % (isotonisch mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,9 %.
- 0,103 % (isotonisch mit 0,55 % = 0,016 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,0 %.

Bei 0,18 % treten in allen Fällen Kontraktionen (0,6—1,7 %) ein. Die Grenzkonzentration liegt also etwas unterhalb dieses Wertes, der mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker isotonisch ist.

β) Chlornatrium.

In 0,1proz. Lösung NaCl erzielte ich in nur 50 % der Versuche Kontraktionen, in 0,5proz. Lösung dagegen in allen Versuchen. Die Kontraktionswerte sind je im Mittel folgende:

0,5 % (isotonisch mit 4,67 % = 0,136 Mol Rohrzucker): Kontraktion 7,8 %.
 0,214 % (isotonisch mit 2 % = 0,058 Mol Rohrzucker): Kontraktion 3,5 %.
 0,107 % (isotonisch mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,7 %.
 0,060 % (isotonisch mit 0,56 % = 0,016 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,0 %.

Also liegt für Chlornatrium die Grenzkonzentration bei etwa 0,107 %, die mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker isotonisch ist.

γ) Harnstoff.

Daß Harnstoff sich infolge seiner bekannten hohen Permeierfähigkeit anders als die bisher besprochenen Stoffe verhalten würde, war zu erwarten. Die Grenzkonzentration liegt tatsächlich viel höher als bei jenen. Versuche mit Lösungen unter 0,35 % Harnstoff, die einem Rohrzuckerwert von 2 % entsprechen, blieben ergebnislos. Jedenfalls sind Kontraktionen $\frac{1}{2}$ Minute nach dem Hinzufügen der beiden Tropfen nicht oder nicht mehr zu sehen. Sonst gehen die Kontraktionen in den angewandten Konzentrationen (bis 1 %) geschwind auf die ursprüngliche Länge des Fadens zurück, was sich aus dem schleunigen Eintritt der Harnstofflösung in die Zellen erklärt. Das beigegebene Diagramm (Fig. 5), gewonnen aus Versuchen mit 1 % Harnstoff, erläutert dies am besten. Im übrigen ist auch hier der Grad der Kontraktion von der Lösungskonzentration abhängig.

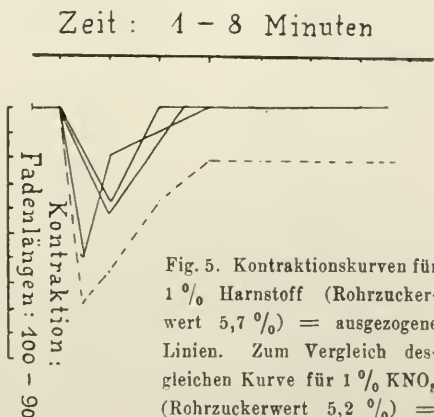


Fig. 5. Kontraktionskurven für 1 % Harnstoff (Rohrzuckerwert 5,7 %) = ausgezogene Linien. Zum Vergleich dergleichen Kurve für 1 % KNO_3 (Rohrzuckerwert 5,2 %) = gestrichelte Linie.

1 % (isotonisch mit 5,70 % = 0,166 Mol Rohrzucker): Kontraktion 4,4 %.
 0,5 % (isotonisch mit 2,85 % = 0,083 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,8 %.
 0,35 % (isotonisch mit 2 % = 0,058 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,6 %.

Hierzu ist zu bemerken, daß schon bei 0,5 % Harnstoff nur in $\frac{2}{3}$ der Versuche Kontraktionen zu verzeichnen waren, bei 0,35 % sogar nur in $\frac{1}{5}$ der Versuche. Obige mittlere Kontraktionswerte sind unter Weglassung der 0-Werte errechnet.

Die Grenzkonzentration für die Kontraktion des Oscillarienfadens ist also für Harnstoff bei etwa 0,5 % zu setzen.

δ) Ergebnis.

Die Mittelzahlen aus den Kontraktionswerten, welche man in Lösungstropfen von Rohrzucker, Kaliumnitrat und Chlornatrium nach der angewendeten Methode erhält, lassen sich aufsteigend in eine Reihe ordnen, was nachfolgend geschieht. In der ersten Säule stehen, in Prozenten der ursprünglichen Länge des Oscillarienfadens ausgedrückt, die Kontraktionszahlen, in der zweiten die Lösungsprozente der osmotischen Stoffe, in der dritten, um einen Vergleich zu ermöglichen, deren Rohrzuckerwerte. Die Stoffe wechseln wahllos ab; ihre Stellung ist lediglich bedingt durch die jeweilige mittlere Kontraktionszahl, die aus meinen Versuchen berechnet wurde. Auch der Harnstoff ist mit aufgenommen; seine Werte fallen aus den Reihen heraus, sie finden sich unten eingeklammert.

Kontraktion	Stoff	Rohrzuckerwert in %
0,0	KNO ₃ 0,103	0,55
(0,6)	Harnstoff 0,35	(2,0)
0,6	Saccharose 1,00	1,00
0,9	KNO ₃ 0,185	1,00
1,4	" 0,330	1,78 *)
1,7	Na Cl 0,107	1,00
(1,8)	Harnstoff 0,5	(2,85)
1,92	Saccharose 1,5	1,50
2,28	" 2,0	2,00
3,5	Na Cl 0,214	2,00
(4,4)	Harnstoff 1,0	(5,7)
7,8	Na Cl 0,5	4,67
8,9	Saccharose 5,0	5,0
9,0	KNO ₃ 1,0	5,2

Nur der Rohrzuckerwert für die Kontraktion $1,4 = 1,78\%$ (vgl. *) fällt aus der Ordnung heraus. Da für eine genauere vergleichsweise Betrachtung der obigen Stoffe zu wenig Versuche angestellt worden sind — eine Aufgabe, die außerhalb des gesteckten Rahmens vorliegender Arbeit liegt —, dürfen wir auf Einzelheiten in der Tabelle nicht eingehen. Daß überhaupt die Rohrzuckerwerte der verschieden starken Lösungen von Salpeter, Kochsalz und von Rohrzucker sich nach den Ausmaßen der Kontraktion ordnen lassen, beweist die rein osmotische Natur der Kontraktion. Verständlicher wird dies noch durch den Vergleich der gewonnenen Grenzkonzentrationen. Sie liegen bei etwa 1% Saccharose, $0,185\%$ Kaliumnitrat und $0,107\%$ Chlornatrium, bzw. um ein Geringes

niedriger, Werte, die mit 1% oder 0,029 molarer Rohrzuckerlösung isotonisch sind.

Die Kontraktionen der Oscillarien in osmotisch wirksamen Lösungen sind also der Plasmolyse pflanzlicher Gewebe mit starren Zellhäuten gleichzusetzen. Obige Werte für die Grenzkonzentration sind nun ganz auffällig gering. Sie stehen ohne Vergleich im Pflanzenreich da. Nur unbehütete Zellkörper haben ähnliche osmotische Werte aufzuweisen. So findet Vouk (S. 30 ff.) für die Plasmodien der Myxomyceten etwa 0,01 Mol Rohrzucker, und für Infusorien (*Paramaccium*) gibt Balbiani (nach Vouk, S. 33) 0,05—0,08 Mol Rohrzucker als die Grenzkonzentration an. Diese Tatsache dürfte von Bedeutung für das Verständnis des Bewegungsmechanismus sein. Der Atmosphärendruck in der Oscillarienzelle beträgt nicht mehr als 0,65 Atmosphäre (= 0,029 Mol Rohrzucker) oder weniger. Das bedeutet aber, daß für die völlig turgeszenten Zellen sehr geringe Kräfte hinreichen, um ihre Gestalt und Größe zu verändern.

Zu weiterem Vergleich nachstehende Übersicht der osmotischen Werte, welche aus den Arbeiten von Bender, A. Fischer (I—IV), G. Karsten, Kotte, O. Müller, Swellengrebel, True und Vouk herausgezogen und einheitlich auf Mol-Rohrzuckerwerte umgerechnet worden sind.

Myxomyceten (Vouk, S. 30 ff.)	0,01	Mol Rohrzucker,
<i>Oscillatoria Jenensis</i>	0,02—0,03	" " "
Infusorien (Balbiani, lt. Vouk, S. 33)	0,05—0,08	" " "
Bakterien (Fischer, IV, S. 26)	0,06—0,09	" " "
Trichobakterien (Fischer, I, S. 62): <i>Cladothrix</i>	0,13—0,20	" " "
<i>Crenothrix</i>	0,20—0,27	" " "
Lebermoose (Bender), thallose	0,23—0,39	" " "
<i>Riccia fluitans</i>	0,23—1,43	" " "
Diatomeen ¹⁾ (Müller, S. 173)	0,24	" " "
Chlorophyceen (True, S. 71 ff.)	0,25	" " "
Hefen (Swellengrebel, S. 376)	0,37	" " "
Lebermoose (Bender), foliose	0,39—0,94	" " "
Rhodo- und Phaeophyceen (Kotte, S. 129/130)	0,46—0,95	" " "
Laubmoose (Bender)	0,47—0,63	" " "

1) Karsten (S. 152—153) erzielte unter den Diatomeen der Kieler Bucht bei *Nitzschia longissima* Plasmolyse bereits mit 0,02 Mol. Da er selber die Frage offen läßt, ob hier wirklich eine normale Plasmolyse oder eine „Reizplasmolyse“ vorliegt, muß der Wert oben wegleiben. Bei anderen Formen löste sich das Plasma zum Teil erst bei auffallend hohen osmotischen Werten ab.

d) Versuche mit 1 % Schwefelsäure.

Anders als die bisher angewandten Lösungen wirkt Schwefelsäure. Wenn schon bei kurzer Berührung mit geringprozentiger Säure ein schädigender Einfluß früher (vgl. Abschnitt II unter Methodik) nicht festgestellt werden konnte, so führt doch ein längeres Verweilen der Oscillarie sogar in 0,01 % unbedingt zum Tode. Dementsprechend ist z. B. nach 10 Minuten Einwirkung irgend eine Kontraktion nicht zu beobachten gewesen, dagegen eine solche von 9,6 % beispielsweise nach 6 Stunden. Der Faden war alsdann rosa verfärbt. 0,1 % Schwefelsäure bringt *Oscillatoria Jenensis* bereits sofort zur Kontraktion. Nach $\frac{1}{2}$ Minute maß ich die Verkürzung von z. B. 0,7 %, nach 20 Minuten 6,8 % Kontraktion. Ist der betreffende Faden in lebendiger Bewegung, so wird diese nicht sistiert, sondern geht während dieser

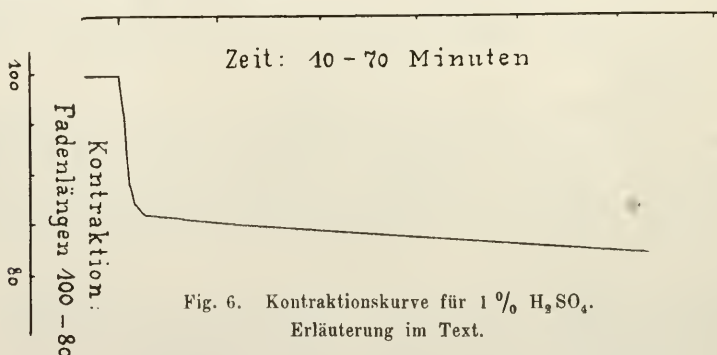


Fig. 6. Kontraktionskurve für 1 % H_2SO_4 .
Erläuterung im Text.

Zeit, also während des zwar langsamen, aber stetig fortschreitenden Kontrahierens unbehindert weiter. — Nach $3\frac{1}{4}$ Stunden ist der Faden in 0,1 % Schwefelsäure bestimmt tot. Die Verkürzung betrug in einem bestimmten Falle 17,3 % der ursprünglichen Länge.

Weil die Schritt für Schritt an Turgeszenz verlierende Oscillarie durch die Giftwirkung der Säure abstirbt, so ist natürlich ein nachträgliches Wiederausdehnen des Fadens auf eine gewisse Länge unmöglich, auch in einem Mischungstropfen, wie dieser — entsprechend der anfangs mitgeteilten Versuchsmethodik — in Versuchen mit 1 % Schwefelsäure angewandt wurde. Für die hier sich ergebende Kontraktionsfolge gebe ich ein Beispiel:

Intakter Faden. Ursprüngliche Länge: 100. Temperatur: 15° . Von 0— $14\frac{1}{2}'$: 100. Auftropfen mit 1 % H_2SO_4 ! $15'$: 95,9; $15\frac{1}{2}'$: 91,0; $16'$: 89,2; $17\frac{1}{2}'$: 86,8; $19'$: 86,2; $21'$: 85,8; $26'$: 84,8; $29'$: 84,2; $31'$: 82,8; $60'$: 82,2; $85'$: 81,2; $131'$: 81,2. Endkontraktion: 18,8 %.

Das beigegebene Diagramm in Fig. 6 wird dies noch besser erläutern. Im übrigen betrugen in derartigen Versuchen bei einer Beobachtung von ca. $1\frac{1}{2}$ Stunde die Kontraktionswerte 16,3 bis 19,6 %, im Mittel 18,1 %. Eine polare Kontraktionsrichtung konnte ich nicht feststellen.

e) Osmotische Kontraktion und Bewegung.

Ist während der osmotischen Kontraktion der aktive Bewegungsmechanismus des Oscillarienfadens tätig? Die Antwort auf diese Frage dürfte von Einfluß auf die Theorie der Oscillarienbewegung sein. Darauf abzielende Versuche wurden mit Rohrzucker angestellt. Zuvor mußte gezeigt werden, daß Rohrzucker (Saccharose puriss.) bis zu einer gewissen Lösungskonzentration von den Zellen ohne Schädigung aufgenommen wird, während die Bewegungen ungehindert weitergehen. Hierzu wurden zwei Versuchsreihen angesetzt:

1. Als Unterlage für die Bewegungen der *O. Jenensis* diente $1\frac{1}{2}$ % Agargallerte, welcher gereinigter (d. h. gewässerter und ausgefallter) Agar zugrunde lag. Auf dieser Gallerte erlahmen die Bewegungen sehr viel später als auf Rohagar-Gallerte. Der Agar erhielt Zusätze von je 5, 10, 15 % usw. in Abständen von 5 % bis hinauf zu 50 % Saccharose. (Die Prozentzahl bedeutet auch hier, wieviel Zucker in 100 g Agargallerte enthalten ist. Beispiel: 10 % = $1\frac{1}{2}$ g Agar, $88\frac{1}{2}$ g Wasser, 10 g Zucker.) Auf die Gallerte wurden in gewohnter Weise Oscillarienlager gebracht, um die Fäden zum Auskriechen zu veranlassen. Der Erfolg ist nach Verlauf eines Tages so deutlich, wie nach 3 Tagen: Von 15 % Saccharose ab ist keine Spur der bekannten Strahlungsfiguren zu bemerken, dagegen zeigen 0,5 und 10 % Saccharose die weithin ausgekrochenen Oscillarienfäden.

2. In gleicher Weise erhielt *O. Jenensis* als Bewegungsunterlage Agarböden von 0, 10, 12,5 und 15 % Saccharosegehalt. Nach Verlauf von 2 Tagen sind die Oscillarien bei 0 % und 10 % weit ausgewandert, z. T. bis zum Rand der Petrischale. Nach 3 Tagen ist die Zahl der bis zum Schalenrand gekrochenen Fäden größer geworden. Stichproben ergeben bei mikroskopischer Betrachtung, daß überall vorzügliche Beweglichkeit vorhanden ist. Anders bei 12,5 und 15 %: Nirgends ist eine Bewegung bemerkbar, weder makro- noch mikroskopisch.

Die Konzentrationsgrenze, bis zu welcher sich *O. Jenensis* bewegt, liegt also für Rohrzucker zwischen 10 % (= 0,29 Mol) und 12,5 % (= 0,36 Mol), so zwar, daß bei 12,5 % die Bewegung bereits aufgehört hat. Das angewandte Verfahren läßt nicht ermitteln, ob im Falle der Beweglichkeit die betreffenden Fäden kontrahiert sind. Hierzu ist erforderlich, auf Zuckerböden gebrachte Oscillarien nach Verlauf einer bedeutend kürzeren Zeit zu prüfen.

Ich konnte mich überzeugen, daß $\frac{1}{2}$ Stunde nach Auflegen frischer Fäden auf 10 % Zuckeragar die Bewegungen stattfinden. Erfahrungsgemäß besteht nach Verlauf dieser Zeitspanne die osmotische Kontraktion meist noch im Umfange des Höchstmaßes. In bestimmten Fällen habe ich von Minute zu Minute, später in größeren Zeitabschnitten, gleichzeitig Kontraktionszustand und Beweglichkeit verfolgt. Dafür ein Beispiel, das zugleich zeigen dürfte, daß die Bewegungsgeschwindigkeit in 10proz. Rohrzuckerlösung im Verlauf eines Versuchs stetig zunimmt, ob aber infolge der abnehmenden Kontraktion oder der Zuckeraufnahme, bleibt unbestimmt. Folgende Tabelle setzt 17 Minuten nach dem Überführen eines Oscillarienfadens aus destilliertem Wasser auf eine 10proz. Rohrzuckergallerte ein, also mit dem Zeitpunkt, wo die Kontraktion etwa ihr Höchstmaß (11,7 % Verkürzung) erreicht hatte.

Zeit (Minuten)	Bewegungsgeschwindigkeit für die Minute (1 = 22 μ)	Kontraktion in %	Temperatur °C.
17—22	0,2	} 11,7	} 18°
22—27	0,3		
27—32	0,4	} 11,3	
32—37	0,2		
37—42	0,3		
54—56	2,5	} 9,4	} 19°
56—58 $\frac{1}{2}$	2,6		
58 $\frac{1}{2}$ —60	2,6	} 5,6	
1106—1108	2,7		
1108—1110	3,1	} 4,3	
1552—1554	4,0		
1554—1556	3,8		

Wir dürfen sagen: In osmotisch kontrahiertem Zustande ist *O. Jenensis* bewegungstätig. Bei welchem Grade der Kontraktion die Bewegungen aussetzen, was bei Anwendung höher konzentrierter Zuckerlösungen leicht ermittelt werden könnte, darüber sind Untersuchungen von mir nicht angestellt worden. Auch in Kochsalzlösungen habe ich die Bewegungen im Zustande der Kontraktion messend verfolgt. Ob während des Kontrahierens selber der Bewegungsmechanismus weiter arbeitet, läßt sich aus technischen Gründen nicht feststellen.

Abschnitt VIII.

Zur Theorie der Oscillarienbewegung.

Schon früher (Schmid, I, II) mußten wir die von Fechner erdachte Theorie ablehnen, wonach allein die Quellungserscheinungen des Schleimes von den Apikalzellen oder ihren Stellvertretern aus die Fortbewegung einschließlich der Umkehrbewegungen bewerkstelligen sollten. Inzwischen hat Gicklhorn (S. 9—10) bei *Oscillatoria coerulescens* Gicklh. eine auffallend starke Schleimabsonderung an der Endzelle, und zwar ebenso auch an den künstlichen Endzellen gesehen, und bildet sie ab. Er glaubt, daß seine Beobachtung eine Vermittelung zwischen der Theorie von Fechner und Schmid anbahne. So beachtenswert seine Mitteilungen sind, zu der man gern erweiternde Untersuchungen wünschte, so können wir ihr eine allgemeine Bedeutung für die Aufklärung des Bewegungsmechanismus nicht zuschreiben. Gicklhorn hebt selber ausdrücklich hervor, daß er niemals bei anderen Oscillarienarten — er prüfte 10 Spezies — ähnliche polare Schleimbildungen hat auffinden können.

Neuerdings (1921) wurde eine andere Theorie bekannt gemacht, welche den Zoologen Prell zum Verfasser hat. Dieser hat keine neuen Untersuchungen experimenteller oder beobachtender Natur angestellt; seine rein hypothetischen Ausführungen stützen sich besonders auf die Arbeiten von Fechner, Nienburg und Schmid (I). Prell kann der Fechnerschen Auffassung nicht zustimmen, versucht aber ebenfalls den ganzen Bewegungsapparat mechanisch aus den quellenden Eigenschaften des Schleimes abzuleiten. Auch die Bewegungsumkehr kann nach ihm durch vorübergehende partielle oder allgemeine Hemmung der Schleimsekretion ausgelöst werden. Solche Hemmungen sollen rhythmisch während des normalen Hin- und Herwanderns des Oscillarienfadens oder — bei der Phototaxis — durch Lichtreize bedingt sein. Daneben kann die Bewegungsumkehr, und zwar diesmal ohne gleichzeitige reizmäßige Beeinflussung der Gallertausscheidung, im Anschluß an Kontraktionserscheinungen des Fadens automatisch hervorgerufen werden. Die fundamentalen Formen der Reizbeantwortung sind also nach Prell (S. 152) die Sekretionsreaktion (quantitative Änderung in der Gallertausscheidung) und die Kontraktionsreaktion (Verkürzung des Algenfadens). Sollten diese Dinge der Wirklichkeit entsprechen, so wäre das natürlich

von großer Bedeutung für die Vorstellung, die wir uns von dem Bewegungs- und Reizgeschehen der Oscillarien zu machen hätten. Prell zieht denn auch die weitgehendsten Folgerungen. Zum Beispiel soll die chemotaktische Reaktion ihre Bezeichnung zu unrecht führen. Die primäre Reaktion wäre eine durch den chemischen Reiz bedingte Kontraktion. Diese pflanze sich durch den Faden von Zelle zu Zelle fort, was ohne Reizleitung geschehen könnte, „wenn jede Einzelzelle jeweils mechanisch, nur durch die Kontraktion der Nachbarzelle, selbst wieder unmittelbar aufs neue gereizt würde“ (S. 153). Die Kontraktion bedinge automatisch eine Richtungsänderung der quellenden Gallertausströmungen und damit die Bewegungsumkehr. Die taktischen Erscheinungen der Oscillarien nennt Prell daher „Pseudotaxien“. Auf die Einzelheiten der ausführlichen Darlegungen, Schlüsse usw. kann hier nicht eingegangen werden. Ich muß auf die Arbeit selber verweisen.

Die theoretischen Ergebnisse Prells erledigen sich zum Teil durch die ihnen gegenüberstehenden wirklichen Tatsachen. Es ist nicht richtig, daß Kontraktionen Umkehrreaktionen auslösen derart, daß die phobischen Reizantworten durch jene bedingt sind. Prell hätte das schon in der Arbeit von Fechner ausgesprochen finden können, wo mitgeteilt wird, daß Harnstoff die Oscillarienfäden außerordentlich stark kontrahieren läßt, während selbst bei den stärksten Konzentrationen negative (Umkehr-) Reaktionen meist ausbleiben. „Schon bei 2,5 Mol“, sagt Fechner (S. 326), „blieben alle Fäden indifferent bzw. zeigten geringe Krümmungen, trotzdem sie, ebenso wie bei noch geringeren Konzentrationen, starke Kontraktionen ausführten“. (Vgl. auch Fechner, S. 315.) Fechner hat unterlassen zu sagen, daß Alkalien, welche im Gegensatz zu den Säuren keine Umkehrreaktionen zeitigten, Kontraktionen hervorrufen. Auch machte Fechner (S. 316) im Anschluß an Brand bis zu gewissem Grade wahrscheinlich, daß die Kontraktionen überall rein osmotisch bedingt sind. In meiner vorliegenden Arbeit wird der Beweis dafür erbracht: Die Kontraktionen sind nicht reizphysiologischer Natur. Auch besteht kein Zusammenhang zwischen Kontraktion und phobischer Konzentration im Sinne Prells. Man vergleiche hierzu die besonderen Versuche mit 10proz. Rohrzuckerlösung im Abschnitt V (unter d) oder die Beobachtung, daß 1proz. Schwefelsäure, auf das nachwandernde Ende einer kriechenden Oscillarie gebracht, zwar Kontraktion wie sonst, aber keine Umkehr der Bewegung bewirkt (Abschnitt II 2).

Stünde man auf dem Boden der Prellschen Theorie, so bliebe nichts anderes übrig, als auch für die chemotaktischen Erscheinungen die Erklärung heranzuziehen, die für Photophobie gelten soll: die Hemmung der Schleimreaktion an der vom Reiz getroffenen Fadenzone.

Dazu ist nun überhaupt zu sagen: Wennschon es vorstellbar wäre, daß Reizung einer Fadenstelle quantitative Änderungen der Schleimproduktion nach sich zöge, so liegen doch keinerlei experimentelle oder Beobachtungstatsachen vor, die diese Annahme rechtfertigten. Andererseits steht und fällt Prells „Schleimfüßchentheorie“ mit seiner Grundvorstellung, daß der Austritt von — zunächst konsistenteren, darauf verquellenden — Schleimfüßchen aus den radiär gestellten Poren genüge, um den zylindrischen Oscillarienfaden zu bewegen und zwar in einer bestimmten axialen Richtung fortzubewegen. Die Rotation um die Längsachse käme durch eine bestimmte spiralige Stellung der Poren auf der Längswand zustande. Ich traue den auf S. 113 usf. abgebildeten Modellen diese Leistung nicht zu. Die sich verlängernden Gallertfüßchen werden nicht sämtlich nach ein und derselben Seite sich umbiegen, wie Prell postuliert, vielmehr durch den Druck der darüberliegenden Oscillarie, ferner durch den Nachschub des Schleimes hin- und hergekrümmt werden. Das von Prell angeführte Beispiel mit dem Kautschukschlauch oder dasjenige mit den zwei Roßhaaren (S. 113, 114) läßt sich überhaupt damit nicht vergleichen. Viel besser würde ein Versuch mit einer weichen Paste, die aus dem Kanal einer Tubenöffnung in verschiedenem Winkel auf eine bewegliche Unterlage gedrückt wird, Aufschluß verschaffen. Außerdem müßte eine auf einer senkrechten Wand angebrachte, vorher im Wasser ohne Unterlage suspendiert gehaltene Oscillarie notgedrungen mit einer Abwärtsbewegung beginnen und so eine positiv geotaktische Reaktion vortäuschen. Ein Versuch mit den besonderen Vorbedingungen ist zwar noch nicht gemacht worden. Allen Erfahrungen gemäß kann man aber überzeugt sein, daß die senkrechte Lage gar keinen Einfluß auf die Kriechbewegung hat. Ebensowenig ist ein Einfluß auf die Richtung der Bewegung festzustellen, wenn man *O. Jenensis* auf einer hochprozentigen Agarplatte kriechen und das Ganze zentrifugieren läßt, wie ich dies in nicht veröffentlichten Versuchen früher getan habe. Das gleiche hat auch Andrews (S. 226—229) beobachtet. Bei Anwendung hoher Zentrifugalkräfte ein bis mehrere Stunden hindurch bewegten sich die Oscillarien in denselben Strahlungsfiguren wie in den gleichzeitigen Vergleichsgefäßen.

Die Prellsche Theorie ist wie die Fechnersche rein mechanisch aufgebaut. Aber dies einfache Prinzip reicht zur Erklärung der Oscillarienbewegung nicht aus. Schon die bloße Anschauung des exakt sich vorwärtsdrehenden Fadens läßt einen bei häufigerer Beobachtung derartiges nicht recht glauben, und es ist nicht verwunderlich, daß eine Reihe älterer Beobachter am ehesten irgendwie an einen unmittelbar wirksamen Anteil des Protoplasmas gedacht haben, wie ich es selber tat, als ich zum erstenmal die Bewegungserscheinungen studierte (Schmid, I, S. 375—377). Ich vermutete damals — ohne etwas Geeigneteres als Analogien mit anderen Organismen zur Verfügung zu haben, und indem ich einsah, daß eigentliche Bewegungsorgane fehlen, auch der Schleim allein sie nicht ersetzen könnte — dieses: Die Entstehung des Schleimes ist in die Zelle zu verlegen, von wo aus das bewegliche „kontraktile-reizbare Protoplasma“ ihn durch die Membran auf die Oberfläche entsendet. Wie im einzelnen der Bewegungsmechanismus abläuft, vor allem, wie das „kontraktile-reizbare Protoplasma“ zu denken ist, und wie es dem Schleim eine Richtung zu geben vermöchte, darüber hatte ich seinerzeit nur eine verschwommene Vorstellung. Nachdem der Tatsachenbereich erweitert ist, glaube ich in der Theorie einen Schritt weitergehen zu können.

Zunächst sind inzwischen die Poren, welche den Schleim aus dem Innern der Zelle hervortreten lassen, gefunden worden (Schmid, II, S. 579ff.). Der Schleim konnte in seinen Eigenschaften studiert werden; für optische oder Quellungsanisotropie ließen sich keine Unterlagen auffinden. Andererseits ist er stark und schnell quellbar. Auch die absolute und relative Menge des Schleimes konnte ermittelt und daraus die Tatsache erschlossen werden, daß jede Zelle ihn erzeugt, wie ja auch wahrscheinlich jede Zelle Poren besitzt und an der Bewegung aktiv beteiligt ist.

Aus vorliegender Abhandlung ist folgendes hervorzuheben: Die Zellen des Oscillarienfadens haben einen ungemein geringen Innendruck. Er ist geringer als 0,65 Atmosphäre. Die Membran ist besonders in der Längsrichtung unvergleichlich dehnbar, so daß sie durch die geringsten Spannungen in ihrer Ausdehnung verändert wird. Damit sind die Vorbedingungen zu aktiv-lebendigen wellenförmigen Kontraktionen des Oscillarienfadens geschaffen. Tatsächlich sind Kontraktionswellen unter besonderen Umständen verschiedentlich beobachtet worden (vgl. Abschnitt VI unter 3). Es fragt sich aber, warum wellenförmiges Fortschreiten von Kon-

traktionen nicht normalerweise gesehen wird. Wellen von transversaler Natur könnten einem mikroskopisch gewiß nicht entgehen. Diese Überzeugung läßt zu der Vorstellung hinübergleiten, es möchten Longitudinalwellen den Oscillarienleib durchwandern, solche also, die nur aus Verdichtungen (Kontraktionen) und Verdünnungen (Expansionen) bestehen und ein wellenförmiges Relief auf der Längswand nicht ausprägen. Kontraktionswellen solcher Art könnten allein bereits die Fortbewegung des Oscillarienfadens bewerkstelligen und zwar, wenn sie am Fadenende A mit einer Kontraktion beginnen und nach B hinüberwandern, den ganzen Faden entgegengesetzt, d. h. in Richtung BA verschieben, wie man durch konstruktive Zeichnung auf dem Papier erläutern kann. Es sind dabei die verschiedenen Wirkungen von Zug und Stoß zu berücksichtigen, im Verein mit den beständig durch Kontraktion und Expansion örtlich zonenweise, entweder verminderten oder verstärkten Reibungen des Fadens auf der Unterlage. Die Rotation des Fadens um die Längsachse erfolgt, wenn die Kontraktionswellen in schraubenförmiger Richtung den Faden durchwandern. Hierfür wäre die nachweislich kreuzweis spiralförmige Struktur der Längsmembran durchaus angetan (vgl. Abschnitt VI 4). Hört nach einer gewissen Zeit die aktive Kontraktion in einer Richtung auf und beginnt sie alsdann vom anderen Ende her, so setzt damit die Umkehr des Fadens ein. Ein Fadenbruchstück würde natürlich dieselben Erscheinungen zeigen.

Der Schleim arbeitet bei diesem Bewegungsvorgang nicht nur als Schmiermittel. Auch er ist aktiv beteiligt. Indem die Gallerte zunächst wenig gequollen aus den Membranporen hervortritt, bekommt die sofort einsetzende Verquellung durch den sich infolge der Kontraktionswellen wegschiebenden Oscillarienfaden eine Quellungsrichtung, die entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadens verläuft; sie schiebt mechanisch auf diese Weise den Faden gemeinschaftlich mit den lebendigen Kontraktionswellen in gleicher Richtung fort. Auch die örtlichen, durch den Wechsel von Expansion und Kontraktion bedingten Verschiebungen der verquellenden Gallertmassen längs der Fadenoberfläche lassen sich konstruktiv zeichnerisch auf dem Papier zugunsten der mitschiebenden Wirkung ausdeuten. Möglich wäre ferner, daß nur in Kontraktion begriffene Partien neuen Schleimstoff hergeben, so daß also auch die Schleimproduktion wellenförmig fortschreitet. Da wir indes vorläufig gar nichts über das Verhältnis der Geschwindigkeiten von Schleim-

verquellung und Kontraktionswellen wissen, hat es keinen Sinn, solche Überlegungen hier wiederzugeben.

Seit Pfeffers Untersuchungen über die reizbaren Filamente der Cynareen sind wir von vornherein wenig geneigt, in pflanzlichen Zellen kontraktiles Protoplasma irgendwo anzunehmen. Das Beispiel der Filamente zeigt uns, daß deren einzelne Zellen sich bei Reizung um 10—30 % ihrer Länge energisch verkürzen, während sie ihren Durchmesser annähernd bewahren, also die Form nicht wesentlich ändern und keine seitlichen Ausbiegungen erfahren. Hierbei tritt eine ebenso plötzliche Änderung der Turgeszenz ein, wobei Wasser in die Interzellularräume ausgepreßt wird. Ja, in der Senkung des Turgors ist die Ursache der Kontraktion zu sehen. Pfeffer macht es wahrscheinlich, daß der Wechsel des Turgors durch entsprechende Variation der osmotischen Energie bedingt ist. Dieser Prozeß spielt sich im wesentlichen im Zellsaft ab.

Kann in den Oscillarienzellen kontraktiles Protoplasma angenommen werden?

Es ist in diesem Zusammenhange zunächst auffällig, daß von den Beobachtern übereinstimmend, zuletzt wieder von Baumgärtel und Prat, der Mangel an Vakuolen in den Zellen der Oscillarien bemerkt worden ist. Auch *Oscillatoria Jenensis* läßt diese Gebilde vermissen. Dennoch ist in ausgiebigem Maße bewegliches Wasser vorhanden, was ja durch die überaus geschwinden Kontraktionen in osmotisch wirksamen Lösungen und den damit verbundenen Wasseraustausch bewiesen wird. Wären andererseits die Vakuolen winzig klein, so daß sie der Beobachtung entgehen, so müßte ihr Zellsaft osmotisch hochwertig sein, um dem Zentral- und Quellungsdruk des Protoplasmas standzuhalten. Der osmotische Wert ist aber tatsächlich sehr gering. Will man dennoch annehmen, daß der ansehnliche Wassergehalt nicht allein auf das Quellungswasser des Protoplasmas zurückzuführen ist, so bleibt nichts weiter übrig, als dem Protoplasma der Oscillarienzelle eine hohe Viskosität zuzuschreiben.

Für diese Annahme sind auch andere Anhaltspunkte vorhanden. Es hat Andrews (S. 226—229) durch Zentrifugieren, sowohl quer wie längs zur Fadenrichtung, keinerlei Verlagerung des Inhalts, auch nicht der Granularsubstanzen der Oscillarienzellen erzielt. Auch hatte das Wachstum nach Zentrifugierung mit z. B. einer Kraft von 1738 g bei einer Dauer von 2 Tagen 4 Stunden nicht aufgehört. Daß die Bewegungen ungestört weitergingen, erwähnte

ich oben bereits. Selbst die höchsten Zentrifugalkräfte ließen Verlagerungen nicht erkennen, so wenn 2 Stunden hindurch 4400 g oder 1 Stunde lang 13467 g einwirkten. Bei *Closterium* dagegen genügten schon 600 g während 45 Minuten; bei Zellen von Blättern, Stengeln, Früchten von Phanerogamen und vom Thallus der Lebermoose verschiedenster Spezies 5000 g in einer halben Stunde. E. W. Schmidt beobachtete dasselbe bei *Spirogyra* nach 25 Minuten mit 1949 g. Der geringste Betrag an Zentrifugalkraft, der hinreicht, um Verlagerungen zu erzielen und *Closterium moniliferum* betrifft, ist 100 g während 1 Tag 15 Stunden (Andrews). Wenn nun auch die Zellen der Oscillarien infolge der hohen Membrankontraktilität beim Zentrifugieren zweifellos gedehnt werden und beim Aufhören der Zugkräfte sofort zurückschnellen und dies möglicherweise (die Kontraktilität war Andrews unbekannt) die Verlagerungen weniger augenscheinlich machen könnte, so bleibt doch bemerkenswert, daß Andrews niemals das geringste Anzeichen für Verschiebungen des Inhalts feststellen konnte. Auch Baumgärtel (S. 93) glaubt, und zwar aus den plasmolytischen Erscheinungen, auf eine große Konsistenz des Cyanophyceanplasmas schließen zu dürfen.

Trotz der hohen Viskosität ist es bedenklich, dem Oscillarienplasma aktiv kontraktile Eigenschaften zuzuschreiben. Könnten fibrilläre Strukturen, für welche aber keinerlei Anzeichen vorhanden sind, aufgezeigt werden, so möchte eine Aussprache am Platze sein. Wie die Dinge zurzeit liegen, muß im Vordergrund die andere Tatsache bleiben, daß der Oscillarienfaden ein außerordentlich labiles System hinsichtlich seiner Wasserverschiebbarkeit darstellt. Es konnte ferner im Abschnitt V die ausgezeichnete Rolle dargetan werden, welche die Längsrichtung des Fadens für den Durchschnitt des Wassers und der Lösungen spielt. So liegt es näher, die longitudinalen Kontraktionswellen, die, wie wir annehmen, zusammen mit der Schleimausscheidung die Fortbewegung der Oscillarie bewerkstelligen, als eine wellenförmig fortschreitende Aufeinanderfolge von osmotischen Druckschwankungen anzusehen. In Anbetracht des besonders niedrigen osmotischen Wertes der Zellen stellen sich, wenn man entsprechende osmotische Regulationen im Zellsafte annimmt, der Vorstellung solcher geschwinden Schwankungen theoretisch wohl keine Schwierigkeiten entgegen.

Hier ist nun auch der Ort, noch einmal der auf S. 382 mitgeteilten, wirklich beobachteten Wellenfiguren zu gedenken, die

nur unter besonderen Umständen zu sehen waren. Es ist gewiß nicht zufällig, daß jene Wellenzüge offenbar bei einem gewissen Grad von Luftfeuchtigkeit, d. h. einem geringeren, als für den Standort normal ist, und entsprechend verminderter Turgeszenz hervortraten. Wir möchten annehmen, hier waren mit den Longitudinal- zugleich Transversalwellen erschienen, bedingt nämlich durch einen gewissen Wasserverlust der Zellen, der zwar die Bewegung nicht hemmte, der aber die Längsmembran während des wellenförmigen Fortschreitens von Kontraktion und Expansion auch in querer Richtung in Mitleidenschaft ziehen mußte.

Es muß gefordert werden, daß die Kontraktionswellen besser als bisher sichtbar gemacht werden. Vielleicht ist hierzu die Toeplersche Schlierenmethode geeignet, deren Apparatur mir leider nicht zur Verfügung stand.

Wie fügen sich die anderen in vorliegender Abhandlung mitgeteilten Befunde in den Rahmen der Bewegungstheorie? Ich habe in den einzelnen Abschnitten bereits darauf bezug genommen und darf mich jetzt kurz fassen.

Wenn es richtig ist, daß den sich fortbewegenden Oscillarienfäden Kontraktionswellen durchziehen, so muß ein ruhender Faden länger als ein beweglicher sein. Dies nachzuprüfen ist für gewöhnlich leider nicht möglich, da es schwierig ist, einen völlig unbeweglichen Faden, von dem man sicher behaupten könnte, daß er nicht im Absterben begriffen ist, überhaupt zu finden. (Absterben hat ja sowieso allgemeine Kontraktion zur Folge.) Auch hätte es keinen Sinn, bei verschiedenen Geschwindigkeiten die Länge des Fadens zu bestimmen, weil, z. B. bei Temperaturwechsel, wohl die Geschwindigkeit des Fortwanderns der Wellen verändert würde, nicht aber die Anzahl der Wellen für einen Faden von bestimmter Dimension. Eher könnten Reize die Kontraktionsbewegungen vorübergehend aufheben. In diesem Zusammenhange erinnern wir uns der Versuche, die im Abschnitt VI unter 5 mitgeteilt wurden und die Auslösung von Expansionen infolge Auftropfens betreffen. Es besteht die Möglichkeit, daß die erzielten geringen Expansionen von durchschnittlich 1,8% den Ausgleich darstellen zwischen aktiv kontrahierten (beweglichen) und ruhenden Fäden. Möglicherweise führen elektrische Reizungen dem Ziele näher. Nach Funks vorläufiger Mitteilung hat es den Anschein, als hemmte galvanischer Strom von bestimmter Stärke und Zeitdauer die Bewegungen, ohne andererseits die Zellen zu schädigen.

Was die polare osmotische Kontraktion angeht, so habe ich schon bei der Besprechung dieser Erscheinung (S. 364) auf eine Erklärungsmöglichkeit hingewiesen, die sich mit unserer Kontraktionsbewegungstheorie vereinbaren läßt. Auch die polare Aufnahme der Reize (photischer, chemischer und solcher infolge eines Durchtrennungsschnittes) an der jeweils vorwandernden Fadenspitze, gleichviel ob diese das unversehrte Ende eines ganzen oder das Wundende eines soeben zerschnittenen Fadens darstellt, und die Weiterleitung der Reize, über die wir im übrigen noch schlecht unterrichtet sind, werden aus der Richtung der Kontraktionswellen von vorn nach hinten verständlich. Wieweit die für eine aktive Fortbewegung notwendige Länge der künstlichen Teilstücke, welche, wie früher (Schmid, II, S. 623) gezeigt werden konnte, sich im Bereich der natürlichen Segmentdimensionen hält, wie auch die konstante Größe des während einer Achsendrehung zurückgelegten Weges und der Steigungswinkel (ebenda S. 610ff.) quantitativ mit Kontraktionserscheinungen und Schleimverquellungen zusammenhängen, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

In Anbetracht der analogen Vorgänge, die wir von anderen Protisten her kennen (vgl. Geißeltätigkeit der Bakterien, Flagellaten usw., Spirochaetenbewegung), ist hier auch nicht versucht worden, für den besonderen Fall der Oscillarien das Zustandekommen der rhythmisch spontanen oder reizmäßig induzierten Umkehr der Kontraktionswellenzüge aufzuklären. Vorläufig liegen für die Oscillarienbewegung andere Aufgaben vor. Zunächst muß der Kontraktionsmechanismus selber erst ganz sichergestellt werden.

Abschnitt IX.

Übersicht einiger Ergebnisse.

1. Die Autonomie künstlicher Teilstücke von *Oscillatoria Jenensis* Schmid wird durch das thermo- und photokinetische, ferner durch das chemotaktische Reizverhalten dargetan.

2. Obgleich die schattig lebende, braune — neben Chlorophyll vorzugsweise Phykoerythrin führende — *O. Jenensis* gewöhnlichem Tageslicht gegenüber schwach negativ phototaktisch sich verhält, beantwortet sie Schwankungen der Lichtintensität in gleichem Sinne mit Veränderungen der Bewegungsgeschwindigkeit wie ihre blaugrünen Verwandten, die positiv phototaktisch reagieren.

3. Konzentrationen von 0,5—1 % Schwefelsäure sind augenblicklich tödlich; sie würden also bei chemotaktischen Versuchen das Leben der Apikalenden, denen die Säure genähert wird, ebenso schnell vernichten. Da trotzdem die Bewegung der Oscillarie nicht unterbrochen wird, können die Apikalenden zum mindesten nicht die alleinigen Bewegungsorgane sein.

4. Die Apikalzellen, vielleicht einschließlich der benachbarten Zellen, sind bei *O. Jenensis* wahrscheinlich tot. Sie werden als mechanische und zugleich chemisch wirksame Schutzorgane für die übrigen im Fadenverband liegenden Zellen angesehen (vgl. Abschnitt V 3 b).

5. Jede Zelle des Oscillarienfadens ist befähigt, photische und chemische Reize zu perzipieren und weiterzugeben. Jedoch kann der Reiz Umkehrreaktionen nur dann bewirken, wenn er das während der Bewegung jeweils vordere Ende eines intakten Fadens oder eines Fadenbruchstückes trifft. Reizangriffe auf das jeweilige Hinterende sind wirkungslos. — Eine an den Apikalenden lokalisierte Reizaufnahme im Sinne Fechners besteht also nicht.

6. Durchtrennungsschnitte können als Reize Umkehrreaktionen der entstandenen Teilstücke auslösen. Analog dem chemo- und phototaktischen Verhalten tritt Bewegungsumkehr nur in demjenigen Fadenstück ein, dessen Schnittort = Reizort zugleich vorwandelndes Ende des betreffenden Teilstückes ist.

7. In osmotisch wirksamen (besonders Rohrzucker-) Lösungen findet — bei Ganzfäden und Teilstücken — an der wandernden Oscillarie polar überwiegende Kontraktion von vorn nach hinten statt.

8. Das jeweilig vordere, gleichviel ob intakte oder Bruchstück-Fadenende wird als der Initialort von aktiv lebendigen Kontraktionswellen angesehen, und daraus die einseitig polare Empfänglichkeit für Reize und die vorzugsweise polar gerichtete osmotische Kontraktion zu erklären versucht.

9. Während der osmotischen Kontraktion erfolgt der Wasseraustausch vor allem in der Längsrichtung durch die Querwände des Fadens.

10. Eine reizmäßige Beziehung zwischen osmotischer Kontraktion und phobischer Reaktion besteht nicht (vgl. näheres Abschnitt V 2 d).

11. Der Faden ist für eine Reihe von Anilinfarbstoffen in der Längsrichtung durchlässiger als quer (vgl. Einzelheiten und Parallel-

erscheinungen im Abschnitt V 3). Dem entspricht, daß die Oscillarie in Richtung der Querwände durchgreifend anders organisiert ist als längs.

12. Der Oscillarienfaden ist in hohem Maße, und zwar besonders in der Längsrichtung, kontraktile. Die Längsmembran zeigt eine Turgordehnung von über 30 %, deren eindeutige Bestimmung allerdings nicht möglich ist. Es lassen sich Längsverkürzungen des Fadens erzielen, denen über 60 % Turgordehnung entsprechen würde. Mit diesem Verhalten haben die Oscillarien wahrscheinlich eine einzigartige Stellung.

13. Im Zustande der Turgeszenz können Längsexpansionen von geringem Ausmaß durch Plasmoptolyse, ferner durch gewisse Erschütterungen (vgl. Abschnitt VI 5), erzielt werden.

14. Am lebendigen Faden werden unter besonderen Umständen (Abschnitt VI 3) spontane, in der Längsrichtung fortlaufende Wellenzüge von kurzen Wellenlängen beobachtet.

15. Die in Lösungen verschiedener Stoffe zu beobachtenden Kontraktionen kommen der Plasmolyse gleich. Die Grenzkonzentrationen für diese osmotischen Kontraktionen sind in Rohrzucker, Kaliumnitrat und Chlornatrium osmotisch gleichwertig. Harnstoff ergibt wegen seiner außerordentlichen Permeierfähigkeit höhere Werte.

16. Der osmotische Wert der Oscillarienzelle ist ungewöhnlich niedrig. Er entspricht weniger als 0,029 Mol Rohrzucker und kommt demjenigen unbehüteter Infusorien und der Plasmodien der Myxomyceten sehr nahe. Im turgeszenten Zustande ist die Membran durch den geringfügigen Druck von weniger als 0,65 Atmosphäre gespannt. Infolgedessen genügen winzige Druck- und Zugschwankungen, um ihre Spannung zu verändern.

17. Die osmotische Kontraktion verläuft sehr schnell und hat meist nach dem Verlauf von 30 Sekunden das höchste Ausmaß erreicht.

18. Im osmotisch kontrahierten Zustande ist der Oscillarienfaden, zum mindesten bis zu einem gewissen Grade, bewegungstätig (vgl. Abschnitt VII 2 e).

19. Für die Theorie des Bewegungsmechanismus sind die Ausführungen im Abschnitt VIII nachzulesen.

Literatur.

- Andrews, F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1915.
- Baumgärtel, O., Das Problem der Cyanophyceenzelle. Archiv f. Protistenkunde, XLI, 1920.
- Bender, Franz, Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. Diss. Münster 1916.
- Boresch, Karl, Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. Biochem. Zeitschr., CXIX, 1921.
- Borzi, A., Le comunicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia, Anno I, 1887.
- Brand, F., I. Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903.
- —, II. Über die sogenannten Gasvakuolen und die differenten Spitzenzellen der Cyanophyceen sowie über Schnellfärbung. Hedwigia, XLV, 1905.
- Brown, A. J., On the existence of a semipermeable membrane enclosing the seeds of some of the Gramineae. Annals of Botany, XXI, 1906.
- Buder, J., Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1915.
- Correns, C., Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XV, 1897.
- Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot., VII, 1915.
- Fischer, Alfred, I. Die Plasmolyse der Bakterien. Verhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Kl., XLIII, Leipzig 1891.
- —, II. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895.
- —, III. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897.
- —, IV. Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl. Jena 1903.
- —, V. Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Zeitung, LXIII, 1905.
- Fitting, Hans, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1905.
- Funk, Georg, Über das Verhalten der *Oscillatoria amphibia* Ag. im Kolonieverband. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXVIII, 1920.
- Gieklhorn, Josef, Über den Blauglanz zweier neuer Oscillarien. Österr. Botan. Zeitschr., LXX, 1921.
- Hansgirg, A., Bemerkungen über die Bewegungen der Oscillarien. Bot. Zeitung, XLI, 1883.
- Harder, Richard, I. Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot., X, 1918.
- —, II. Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Ebenda, XII, 1920.
- Hegler, Robert, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI, 1901.
- Hinze, G., *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903.
- Hofmeister, Wilhelm, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- Karsten, George, Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, IV. Kiel 1899.
- Klebs, G., Über das Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Jahrg. 1919, 18. Abhandl.

- Kolkwitz, R., Über die Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XIV, 1896.
- Kotte, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Diss. Kiel 1914.
- Küster, Ernst, Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911.
- Lepeschkin, W. W., I. Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zellen. Beih. z. Bot. Centralbl., XXI, 1. Abt., 1907.
- —, II. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911.
- Metzner, P., Die Bewegung und Reizbeantwortung der bipolar begeißelten Spirillen. Jahrb. f. wiss. Bot., LIX, 1920.
- Müller, Otto, Durchbrechungen der Zellwand in ihren Beziehungen zur Ortsbewegung der Bacillariaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., VII, 1889.
- Nienburg, Wilhelm, Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot., VIII, 1916.
- Pfeffer, W., I. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen a. d. bot. Institut zu Tübingen, II. Leipzig 1886—1888.
- —, II. Pflanzenphysiologie, II. Bd., 2. Aufl. Leipzig 1904.
- Prat, Silvestr, Plasmolyse des Cyanophycées. Bull. international Acad. d. Sciences de Bohême. Prag 1921.
- Prell, Heinrich, Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. Archiv f. Protistenforschung, XLII, 1921.
- Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXVI, 1918.
- Ruhland, W., I. Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVI, 1908.
- —, II. Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Zellhaut. Ebenda, LI, 1912.
- —, III. Artikel „Turgor“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, X. Bd., Jena 1913, S. 90—107.
- Schmid, Günther, I. Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora, N. F., XI, 1918.
- —, II. Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria Jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Jahrb. f. wiss. Bot., LX, 1921.
- Schmidt, E. W., Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXII, 1914.
- Schroeder, H., Über die selektiv permeable Hülle des Weizenkornes. Flora, N. F., II, 1911.
- Schwendener, S. und Krabbe, G., Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. S. Schwendener, Gesammelte bot. Mitteilungen, II. Bd. Berlin 1898.
- Swellengrebel, N. H., Über Plasmolyse und Turgorregulation der Preßhefe. Centralbl. f. Bakteriologie, II. Abt., XIV, 1905.
- True, R., Notes on osmotic experiments with marine Algae. Botanic Gazette, LXV, 1918.
- Verworn, M., Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.
- Vouk, V., Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Studien über Protoplasmaströmung. Denkschriften d. math.-naturw. Kl. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss., LXXXVIII. Wien 1912.