© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen.

Von
Georg Funk.

Mit Taf. I.

Schütt[1] und Müller[2] haben durch eingehende Untersuchungen die Ansicht begründet, daß die Ortsbewegung der Bacillariaceenzelle auf Bewegungen des extramembranösen Protoplasmas zurückzuführen und als Wirkung der Reibung zwischen strömendem Plasma und umgebendem Wasser aufzufassen ist. Die energischen Bewegungen ganzer Kolonien wie derer von *Bacillaria paradoxa* erklären sich aus dieser Theorie in der Weise, daß Protoplasma, welches in sich berührenden Raphen in entgegengesetzter Richtung strömt, eine Verschiebung der einzelnen Zellen gegeneinander in der doppelten als der Protoplasmageschwindigkeit bewirkt. Außer *Bacillaria paradoxa* und *Schizonema* sind keine koloniebildenden Diatomeen Gegenstand eingehender Untersuchungen hinsichtlich ihrer Bewegungen gewesen. Eine Frage jedoch ist von den genannten Forschern nur andeutungsweise behandelt, nämlich die nach der Abhängigkeit der Bewegung und Bewegungsrichtung von äußeren Reizen. Nach Schütt[3] ist für die Umkehr der Bewegungsrichtung bei *Bacillaria paradoxa* der plötzlich vermehrte Widerstand verantwortlich zu machen, den das strömende Protoplasma erfährt, wenn die Zelle durch ein plötzliches Hindernis zum Stillstand kommt, und dies als Reiz anzusehen, auf den das Protoplasma mit Rückkehr der Bewegung reagiert. Dagegen erachtet Müller[4] zur Umkehr der Bewegung keinen Reiz für nötig, sondern führt diese Erscheinung auf »innere Ursachen, auf die Lebenstätigkeit des Plasmas« zurück. Die Bewegung an sich ist also nach beiden For-

[1] Schütt, F., Centrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. 1898/99. S. 594—690.)

[2] Müller, O., Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen II. In: Ber. D. Bot. Ges. Bd. XVII. 1899. S. 423—452.

[3] l. c. S. 671.

[4] l. c. S. 449.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schern als autonom zu betrachten, nur der Richtungswechsel sei eventuell von irgendeinem Reiz abhängig. Zur Frage aber, ob der Übergang aus dem Zustand der Ruhe in den Zustand der Bewegung — ganz abgesehen von deren Richtung — durch etwaige Reize ausgelöst werden kann, findet sich keine Angabe. Wir müssen ferner fragen, welche Stellung der einzelnen Zellen zueinander als reizempfängliche und welche als gereizte Lage bei *Bacillaria* und andern koloniebildenden Formen zu betrachten ist. Allgemein nimmt man für *Bacillaria paradoxa* an, daß die Kolonie in breiter Bandform oder, wie Oltmanns[1]) sagt, »Jalousieform« die eigentliche Ruhestellung sei, während die Reihenform nur vorübergehend, solange die Kolonie Bewegungen ausführt, eingenommen werde.

Meine Beobachtungen zeigen, daß verschiedene Diatomeen mechanische Reize mit energischer Bewegung der gesamten Kolonie beantworten. Insbesondere werden wir sehen, daß die Kolonien von *Bacillaria* und *Homoiocladia* Ruhelagen einnehmen, in denen ein äußerer Reiz den Eintritt der Bewegung sofort auslöst, so daß die Kolonien nun in eine gereizte Stellung übergehen, aus der sie nach geraumer Zeit wieder in die reizempfängliche Ruhestellung zurückkehren. Unter möglichster Hintanstellung weiterer Beobachtungen über die äußerst vielseitige Reizbarkeit der genannten Diatomeen will ich mich in dieser Mitteilung auf die Bewegungen infolge mechanischer Reize beschränken und damit zur Beantwortung obiger Fragen einen kleinen Beitrag liefern.

I. Bacillaria paradoxa (Gmel.) Grun.

Im September 1913 trat in einem Vorratsbassin mit fließendem Seewasser der Zoologischen Station zu Neapel, das mit *Valonia utricularis* bepflanzt ist, *Bacillaria paradoxa* plötzlich in solcher Menge und relativer Reinheit auf, daß alle übrigen Pflanzen und die Glaswände mit den zarten fadenförmigen Kolonien dieser Diatomee braun überwuchert waren. Einige Substratstücke mit *Valonia* und *Derbesia marina* wurden in eine Glasküvette mit geschliffener Vorderseite gebracht und mit fließendem Seewasser versehen. Zu- und Abfluß waren dabei so eingerichtet, daß nur eine geringe, nicht merkliche Strömung in dem Gefäße entstehen konnte. Davor wurde eine leicht verschiebbare Zeisssche Binokularlupe so aufgestellt, daß sich der gesamte Inhalt der Küvette bei horizontaler Durchsicht bequem beobachten ließ, ohne daß man die Küvette selbst von ihrer Stelle zu bewegen brauchte. Schon am zweiten Tage hatte sich *Bacillaria* in der Küvette so reichlich entwickelt, daß sowohl an den

[1] Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904. I. S. 111.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Algen wie an den Wänden des Gefäßes ein zarter brauner Überzug zu sehen war. Durch mehrtägige Beobachtungen dieses ungestört sich entwickelnden Materials wurde folgendes festgestellt. In den ersten Morgenstunden befanden sich fast alle Kolonien in der breiten Bandform und waren vielfach zu dunkelbraunen Knäueln miteinander verflochten, die auf dem Grunde des Gefäßes auch zwischen den Algenrasen verborgen lagen. Sehr wenige Kolonien zeigten Bewegungen, die aber sehr träge verliefen. Mit der Zunahme der Tageshelligkeit gerieten immer mehr Kolonien in Bewegung und nahmen damit die langgestreckte Reihenform an, wobei sich die braunen Knäuel allmählich entwirrten und die einzelnen in Reihenform hellgelb erscheinenden Kolonien sich frei voneinander lösten. Um $10^1/_2$ Uhr etwa hatten die meisten Kolonien Reihenform angenommen, waren vielfach auf die Spitze von *Derbesia*- und *Valonia*-Sprossen gekrochen und ragten nun, wie das auch mit bloßem Auge leicht zu sehen war, als 1—2 cm lange schwach gekrümmte dünne Fäden in das Wasser hinein. An einzelnen Stellen hatten sich mehrere Kolonien zu einer zarten Kette (Fig. 1) übereinander geheftet, die mitunter eine Höhe von 6—8 cm erreichte. Durch anhaftende Gasblasen hielten sich solche Ketten in senkrechter Stellung und ragten öfters bis zur Wasseroberfläche. Es kam auch vor, daß sich einzelne dieser Ketten infolge der sich vermehrenden Gasblasen ganz oder teilweise losrissen und dann an der Oberfläche flottierten. Im übrigen befanden sich in dieser Zeit weitaus die meisten an ihrem Standort verharrenden Kolonien in völliger Bewegungslosigkeit, wobei sie also zu langen Zellreihen ausgezogen waren. Erst gegen $4^1/_2$ Uhr nachm., zu welcher Zeit das Tageslicht sich stark zu verringern begann, nahmen immer mehr Kolonien nach zahlreichen hin- und rückläufigen Gleitbewegungen schließlich die Bandform wieder an, bis gegen Eintritt der Dunkelheit ein Zustand in der Küvette erreicht war, wie er auch in den ersten Morgenstunden darin geherrscht hatte. Auch während der Nachtstunden befand sich die größte Mehrzahl der Kolonien in der Bandform, und nur wenige bewegten sich träge. Inwiefern das Verhalten der letzteren als Reaktion auf die plötzliche Beleuchtung mit einer 16kerzigen Lampe, die bei der Beobachtung angewandt wurde, anzusehen ist, habe ich nicht festgestellt. Indessen waren stets schon in dem Momente der Beleuchtung die betreffenden Kolonien in Bewegung, und auch bei einiger Zeit dauernder Beleuchtung war keine merkliche Veränderung in der Küvette zu beobachten. Diese offenbaren tagesperiodischen Bewegungen waren längere Zeit sowohl in der Küvette wie in dem Bassin, in dem *Bacillaria* Massenvegetation bildete, zu verfolgen. Machen wir für diese Bewegungen der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mehrzahl der Kolonien die täglichen Schwankungen der Lichtintensität verantwortlich — denn bedeutendere tägliche Temperaturschwankungen des Zirkulationswassers der Station sind so gut wie ausgeschlossen — dann gewinnt dies an Wahrscheinlichkeit, wenn wir uns der starken Empfindlichkeit mancher Diatomeen für Lichtreize erinnern, die sich in positiver Phototaxis äußert, wie dies Richter[1] besonders untersucht und makroskopisch demonstriert hat. Die von den *Bacillaria*-Kolonien eingenommene Ruhelage muß als die Optimalstellung für die Assimilation angesehen werden, denn es leuchtet ein, daß eine Anzahl locker zusammenhängender völlig ausgestreckter Kolonien mehr Licht nutzbar machen kann, als eine gleiche dicht zusammengeknäulte Menge von Kolonien in der Bandform. Eine bestimmte Stellung der Kolonien zur Richtung des einfallenden Lichtes war nicht zu beobachten. Dies mag damit zusammenhängen, daß die Kulturgefäße an einem vorgebauten Nordfenster aufgestellt waren und so außer von oben noch von drei Seiten diffuses Licht erhielten.

Um die Wirkung eines mechanischen Reizes auf einzelne Kolonien zu prüfen, wurden solche mit der Spitze eines feinen Pinselhaares verschieden stark angestoßen und so erschüttert. Diese Versuche wurden während der Mittagsstunden ausgeführt, zu einer Zeit also, in der die meisten Kolonien ausgestreckt und bewegungslos waren. Einfache Berührung, bei der die Kolonie ein wenig seitlich passiv verschoben und damit wohl auch schwach erschüttert wurde, löste keine Bewegung der einzelnen Zellen gegeneinander aus. Ebenso konnte oft beobachtet werden, daß Berührungen und leichte Erschütterungen der Kolonien untereinander keine Reaktionsbewegung der erschütterten Kolonie auslöste. War mit etwas stärkerem Anstoß die Reizschwelle überschritten, dann glitten wenige Zellen an der erschütterten Stelle der Kolonie für einen Augenblick nebeneinander, ohne daß sich die Lage der übrigen Zellen änderte. Ob die Reizung etwa in der Mitte der Kolonie oder an einem der Enden erfolgte, war dabei gleichgültig. Mit der Stärke des erteilten Stoßes nahm die Zahl der nebeneinander gleitenden Zellen zu und es bedurfte schon eines verhältnismäßig starken Stoßes mit dem Pinselhaar, um die gesamte Kolonie zum Übergang in die Bandform zu veranlassen. Ebenso verhielt es sich mit der darauf folgenden Gegenreaktion. Bei leichter Reizung kehrten die wenigen Zellen, die eine Reaktionsbewegung ausgeführt hatten, fast ebenso rasch wieder in die ausgestreckte Ruhelage

---

[1] Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen (I.). Sitzungsber. K. Akad. Wien, math.-nat. Kl. Abt. 1. Bd. CXV. 1906. S. 108. Taf. V, Fig. 3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zurück. Mit zunehmender Stärke der Erschütterung verharrten die reagierenden Zellen immer länger in ihrer Reizstellung, und bei erreichter Reaktion der ganzen Kolonie verblieb diese oft für einige Minuten in der Bandform, um dann erst die Rückkehrbewegung auszuführen. Sehr stark gereizte Kolonien machten dabei oft vor der endgültigen Wiedereinnahme der ausgestreckten Ruhestellung mehrfach hin- und rückläufige Gleitbewegungen.

Wurde eine Kolonie in der Reizstellung von neuem einmal erschüttert, noch ehe die Rückkehrbewegung begonnen hatte, dann sah ich noch eine Zeitlang die Kolonie in der Jalousiestellung verharren und dann erst die Bewegung ausführen. War die Rückkehrbewegung bereits begonnen, und es erfolgten da eine oder mehrere neue Erschütterungen, so konnte damit nicht sofort die Umkehr der Bewegung veranlaßt werden. Zuerst streckte sich die Kolonie oder ein Teil derselben, der sich gerade in Bewegung befand, wieder völlig gerade, kehrte dann die Bewegungsrichtung um und führte so eine Reihe hin- und rückläufiger Bewegungen aus. Durch fortgesetzte Erschütterungen konnte eine Kolonie andauernd in solcher Gleitbewegung erhalten werden. Entsprechende Versuche während der Nachtstunden lasse ich hier außer acht, da ich vorläufig nicht weiß, inwieweit die bei Erschütterung beobachteten Bewegungen Reaktionen auf mechanische oder Lichtreize darstellen.

Auffallender waren diese Reizbewegungen, wenn mehrere Kolonien zugleich sie ausführten. Wurde z. B. eine der oben beschriebenen Ketten zusammenhängender Kolonien in der Weise gereizt, daß ihr Substrat mit einer Pinzette erfaßt und in einem kurzen Ruck erschüttert wurde, so konnte man die aktive Stellungsänderung mit bloßem Auge verfolgen und die lockere Kette (ausgestreckter) gelblicher Kolonien zu einem Knäuel nunmehr dunkelbraun erscheinender Kolonien (in Jalousieform) zusammenschrumpfen sehen (Fig. 2). Wurde die ganze Küvette durch Aufstoßen auf die Unterlage erschüttert, so verliefen im ganzen Gefäß die Reizbewegungen gleichzeitig, überall ballten sich die Kolonien zu dunkelbraunen Knäueln zusammen Dieser Zustand herrschte etwa 5—10 Minuten nach erfolgter Reizung, dann entwirrten sich die Knäuel allmählich, und die größte Mehrzahl der Kolonien nahm die ausgestreckte Ruhestellung wieder ein, die nach 10—20 Minuten annähernd völlig erreicht war (Fig. 3). Das Überbringen einer ausgestreckten Kolonienkette in ein anderes Gefäß oder gar auf einen Objektträger war wegen der dabei entstehenden Wasserbewegung, auch wenn alles noch so vorsichtig ausgeführt wurde, unmöglich; stets ballten sich die Kolonien infolge ihrer energischen Reizbewegungen dabei zu dunkelbraunen Knäueln zusammen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auf dem Objektträger oder in einer Uhrschale konnte ich niemals Kolonien in ausgestreckter Ruhelage beobachten wie in der Küvette, offenbar weil die ungünstigen Verhältnisse in so kleinen Wassermengen auf die Diatomee dauernd als Reiz wirkten, worauf sie durch ihre hin- und hergehenden Gleitbewegungen reagierte. Somit liegt es nahe, die Bewegungen von *Bacillaria paradoxa*, soweit sie in kleinen Wassermengen, die keine günstigen Daseinsbedingungen bieten, beobachtet werden, vornehmlich als Reizbewegungen aufzufassen. Damit ist nicht gesagt, daß bei *Bacillaria paradoxa* keine aus inneren Ursachen erfolgende, also autonomen Bewegungen vorkommen. Auch in den Tagesstunden ist bei Vermeidung jeglicher Reizursache stets ein kleiner Prozentsatz der Kolonien in Bewegung zu sehen, und solange wir hierfür keine äußeren Einflüsse verantwortlich machen können, müssen wir diese Bewegungen als autonom betrachten.

II. Homoiocladia Martiana Ag.

Ähnlich wie *Bacillaria* verhält sich *Homoiocladia Martiana* hinsichtlich der mechanischen Reizbarkeit, nur sind hier die auf mechanischen Reiz erfolgenden Bewegungen der Kolonie noch deutlicher makroskopisch zu verfolgen. Die in Rede stehende Schlauchdiatomee[1] fand ich mehrmals in kleinen Rasen an der Nordseite von Ischia im Frühjahr 1913. Sie bildete etwa 3—5 cm lange flutende hellgelbbraune Büschel, die zwischen andern koloniebildenden Diatomeen und *Ectocarpus*-Rasen schwierig zu erkennen waren. Sie standen in einer Tiefe von mindestens 1—2 m an flachen Felsen, auf *Udotea*, *Peyssonnelia* oder andern Algen, auch Schwämmen, festgewachsen. Beim Heraufholen des Materials mit dem Netze fiel sofort eine starke Veränderung der Fäden auf; denn unmittelbar nach dem Überbringen ins Transportglas erschienen die Fäden nur noch etwa halb so lang wie an ihrem ungestörten Standort, ihr Aussehen als flutende Büschel war insofern verändert, als sie nunmehr einem Bündel spitziger Borsten glichen, die nur noch in geringem Maße der Strömung

---

[1]) Die Bestimmung des Materials erfolgte auf Grund der Abbildungen, die sich bei Smith, Synopsis of the British Diatomaceae. Vol. II. (1856.) Taf. 55, Fig. 347 und C. A. Agardh, Icones Algarum europaearum, Leipzig 1828/1855, Taf. V, finden. Nach Kützing, F. T., Die kieselschaligen Bacillariaceen oder Diatomeen (1844), Taf. 23, Fig. 1, paßt die vorliegende Form am besten auf *Homoicladia dilatata*, wenigstens was die Gestalt der Schläuche anlangt. Indessen ersehe ich aus de Toni's Sylloge Algarum, Bacillariaceae, S. 555, daß diese Kützing'sche Form als Varietät von *Homoicladia Martiana* aufgefaßt wird, und da die Frusteln nicht die Schläuche die ausschlaggebenden Merkmale bieten, nehme ich an, daß es sich bei der vorliegenden Pflanze um *Homoicladia Martiana* handelt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Wassers nachgaben (Fig. 4). Dazu war ihre Farbe dunkelbraun geworden. So erschien es zunächst, als ob nur Bruchstücke des gewünschten flutenden Rasens gefischt worden seien. Nach einiger Zeit jedoch hatte das Material vollständig sein Aussehen wie am natürlichen Standorte wiedererlangt (Fig. 5). Die Fäden waren wieder bedeutend länger geworden, fluteten leicht im Wasser und hatten sich nach allen Seiten aufgelockert, während auch die ursprüngliche hellgelbbraune Färbung zurückgekehrt war. Im Laboratorium wurden die besten Rasen in flache Glasschalen gebracht und mit frischem von ihrem Standort entnommenem Seewasser versehen, und so hielten sie sich, ohne daß Wasserwechsel notwendig gewesen wäre, mehrere Tage lang in voller Gesundheit.

Die schon beim Sammeln des Materials gewonnene Vermutung, daß *Homoiocladia* auf mechanische Reizung durch Kontraktion ihrer Kolonien reagiere, wurde nun nachgeprüft (Fig. 6—10). Im ungestörten Zustand waren die einzelnen Schläuche in sanften Bogen lang ausgestreckt und erschienen infolge der damit bedingten lockeren Verteilung der Zellen im Schlauche hellgelbbraun. Wurde jetzt das Substrat vorsichtig mit einer Pinzette erfaßt und so der Rasen in kurzem Ruck etwa 2 cm durch das Wasser gezogen, so begann der Rasen nach etwa 15 Sekunden eine makroskopisch zu verfolgende aktive Bewegung. Zunächst streckten sich die Schläuche gerade, um sich dann in sehr energischem Tempo zu verkürzen. Diese Bewegung, deren Erfolg eine auf die Hälfte oder ein Drittel sich vollziehende Verkürzung der Schläuche bei gleichzeitiger Anschwellung derselben und Umschlag ihrer Färbung in dunkelbraun infolge engerer Zusammendrängung der Zellen war, hatte nach spätestens 2 Minuten ihr Ende erreicht. Nachdem die Schläuche etwa 1 Minute lang in dieser Stellung verharrt hatten, streckten sie sich langsam wieder, und nach weiteren 8—10 Minuten hatten sie vollständig die ursprüngliche Ruhelage wieder eingenommen. Damit war auch die Empfänglichkeit für neuen Reiz zurückgekehrt. Versuche über die Wirkung eines neuen Reizes noch während der Gegenreaktion habe ich damals nicht angestellt.

Zur mikroskopischen Beobachtung wurden kleine, etwa $^1/_2$ cm lange Kolonien mit noch geringer Schlauchverzweigung vorsichtig vom Substrat gelöst und im hängenden Tropfen untergebracht. Dabei erfolgte stets eine Kontraktion, worauf die einzelnen Kolonien langsam wieder die reizempfängliche Ruhestellung einnahmen. Eine Erschütterung des hängenden Tropfens wurde in der Weise erreicht, daß der Objektträger mit der Hand in kurzem Ruck ein wenig aus der Horizontallage und wieder in dieselbe zurück bewegt wurde. Leichtes Klopfen auf den Objekttisch hatte nicht die erwünschte Wirkung. Die Reaktion der Kolonien auf diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Reizung erfolgte dann nach wenigen Sekunden. Alle Zellen im Innern des Schlauches gerieten in lebhafte Gleitbewegung vorzugsweise basalwärts, indessen konnte man sonderbarerweise dabei stets einige Zellen spitzenwärts gleiten sehen. Nach etwa 2 Minuten hatte sich die Zahl der Zellen im Schlauchquerschnitt nach der Basis hin schätzungsweise verdoppelt. Der Schlauch selbst verkürzte sich in auffallender Geschwindigkeit und erweiterte sich nach der Basis zu infolge der dort stattfindenden Anhäufung von Zellen. An solchen Stellen des Schlauches, die infolge äußerlich anhaftender Fremdkörper oder kleiner epiphytischer Algen leicht im Auge behalten werden konnten, war bei der Kontraktion eine Vermehrung und Vertiefung der der Gallerthülle eigentümlichen Querrunzeln (siehe Smith, Synopsis, Vol. II, Taf. 55, Fig. 347) zu erkennen, die bisweilen auf eine gewisse Strecke ruckweise erfolgte. Das obere Schlauchende war während der Bewegung gewöhnlich leer von Zellen und wurde so gewissermaßen nachgezogen. Nach einer kurzen mehr oder weniger gut erkennbaren Ruhepause begann die Gegenreaktion. Die Zellen glitten wiederum lebhaft nebeneinander her und bewegten sich vorzugsweise nach der Spitze des Schlauches zu, wobei sich der Schlauch anscheinend mit etwas geringerer Geschwindigkeit verlängerte. Bei jeder Kolonie befanden sich ein oder mehrere Schläuche, die durch die Erschütterung eine Knickung erfahren hatten, so daß ein Teil der Zellen bei der Reizreaktion die geknickte Stelle des Schlauches nicht hatte passieren können und oberhalb derselben verbleiben mußte. In solchen Fällen konnte man oft beobachten, daß bei der Gegenreaktion die von der Basis hergleitenden Zellen derartig gegen die geknickte Stelle drängten, daß der obere geknickte Teil des Schlauches sich fast momentan gerade richtete. Dieser Vorgang legte Zeugnis davon ab, mit welcher Energie die Bewegung der Zellen im Innern des Schlauches erfolgen mußte, damit das Schlauchende den Widerstand des umgebenden Wassers überwinden konnte. Hatten im übrigen die Schläuche ihre ursprüngliche Länge wiedergewonnen, so gab es innerhalb derselben keine völlige Bewegungslosigkeit, sondern stets glitt ein kleiner Teil der Zellen entweder vorwärts oder rückwärts, ohne daß dabei eine merkliche Veränderung in Länge und Lage des Schlauches eintrat.

Tagesperiodische Veränderungen konnte ich an den Kolonien von *Homoiocladia* nicht beobachten, auch während der Dunkelheit waren die einzelnen Schläuche lang ausgestreckt, und reagierten in der Ruhestellung auf die oben geschilderte mechanische Reizung.

In ihrer Intensität waren die Reizbewegungen stark von der Temperatur abhängig. Wurden die Glasschalen mit dem Material in ein Zimmer von etwa 13° C verbracht, so nahmen die Kolonien dauernd

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine mittlere Lage bzw. Länge der Schläuche an und reagierten auf mechanische Reize fast nicht. Bei 19—21° C waren die Reaktionen sehr intensiv, während bei 23° C die völlig gestreckten Kolonien mit nur einer ganz geringen Kontraktion reagierten.

Ich will noch erwähnen, daß ich außerdem ein paar kleine Kolonien vor mir hatte, die neben *Homoiocladia*-Zellen auch solche von einer *Navicula*- und ein andres Mal von einer kleinen *Nitzschia*-Art in den Schläuchen enthielten. Ähnliches ist bereits von Castracane[1] und Möbius[2] beobachtet worden. Hinsichtlich ihrer Reizempfindlichkeit standen solche Kolonien nach Menge der beigemischten *Navicula*-Zellen hinter reinen *Homoiocladia*-Kolonien wesentlich zurück, während die *Homoiocladia-Nitzschia*-Kolonien gerade so wie reine *Homoiocladia*-Kolonien reagierten.

Die eben besprochenen Kontraktionen der Kolonien von *Homoiocladia* hat bereits Castracane[3] beobachtet. Die betreffende Abhandlung war mir nicht im Original zugänglich, soweit ich indessen aus den Referaten[4] darüber ersehe, ist Castracane der Ansicht, daß die Schläuche »die Fähigkeit besitzen, sich durch Querrunzelung zu verkürzen«, und daß »diese Verkürzung durch vorübergehenden Aufenthalt an der Luft« bedingt sei. Vermutlich hat also Castracane den Vorgang nur beobachtet, als er sein Material sammelte und bei dieser Gelegenheit dasselbe aus dem Wasser nahm. Die so zu beobachtenden Kontraktionen werden aber, wie ich gezeigt habe, als Reizbewegungen angesehen werden müssen. Die Ansicht Castracanes ist insofern leicht als irrig zu beweisen, als es gelingt bei Vermeidung jeglicher Erschütterung mit Hilfe eines langsam fließenden Hebers das Wasser aus einer Glasschale, die *Homoiocladia*-Rasen enthält, völlig abzusaugen, ohne daß sich die Schläuche kontrahieren. Dann liegen dieselben zunächst noch vollständig ausgestreckt auf dem Boden des Gefäßes, freilich mit einer geringen Menge kapillar daran haftenden Wassers bedeckt, so daß man nicht sagen kann, die Schläuche seien mit der Luft in Berührung. Wenn bei weiterer Austrocknung sich die Schläuche dennoch kontrahieren, so mag das einesteils daran liegen, daß der Verlust der günstigen Daseinsbedingungen auf die

---

[1] Osservazioni sui generi *Homoeocladia* e *Schizonema*. (Att. Acad. pontif. nuov. Linc. Sess. VI. Tom. XXXIII. Roma 1880.)

[2] Möbius, M., Notiz über schlauchbildende Diatomeen mit zwei verschiedenen Arten. (Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXV. 1907. S. 247 und in »Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Javas«. Ebendort Bd. XI. 1893. S. 130.)

[3] l. c.

[4] Bot. Centralbl. VI. (1881.) S. 181 und Journ. Roy. Micr. Soc. London. Ser. II. Vol. I. (1881.) S. 931f.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zellen als Reiz wirkt, auf den hin sie nach dem basalen Schlauchende zu wandern, andernteils aber werden bei noch stärkerer Austrocknung rein physikalische Schrumpfungen infolge des Wasserverlustes an den Schläuchen eintreten. Weitere Versuche hierüber habe ich indessen nicht angestellt.

Auch bei *Homoiocladia* müssen wir also, wie meine Beobachtungen lehren, scharf zwischen autonomen und Reizbewegungen unterscheiden. Als erstere sind die Ortsbewegungen einzelner Zellen einer in Ruhestellung befindlichen ungereizten Kolonie anzusehen, als letztere die von sämtlichen Zellen einer Kolonie zugleich ausgeführten Ortsbewegungen nach einem erfolgten mechanischen Reiz.

Noch einige Worte über die Fragen nach der Reizleitung und der Mechanik der Verkürzung des Schlauches. Bei der oben geschilderten primitiven Versuchsanstellung, bei der durch Erfassen des Substrates und darauf folgende ruckartige Erschütterung desselben die darauf sitzende *Homoiocladia*-Kolonie zur Ausführung ihrer Reizbewegung veranlaßt wurde, müssen wir uns vorstellen, daß die Gallertschläuche bei dieser Behandlung infolge der Reibung an dem umgebenden Wasser einen, wenn auch geringen, Zug erlitten. Dabei wird sich der Schlauch etwas in die Länge gedehnt und gleichzeitig seinen Querschnitt verringert haben. Bei letzterem Vorgang muß die innere Schlauchwand einen Druck auf die *Homoiocladia*-Zellen selbst bzw. deren extramembranöses Protoplasma ausüben, und darin vermute ich die eigentliche Reizursache. Dieser Druck wird auf sämtliche peripherischen Zellen zugleich ausgeübt, diese werden ihn an die central gelegenen weitergeben, und so ist es verständlich, daß die Reaktion von allen Zellen zugleich erfolgt. Folgende Beobachtung spricht dafür, daß keine Reizleitung durch alle Zellen der Kolonie stattfindet. Schneidet man, solange die Kolonie in ausgestreckter Ruhelage ist, mit einer feinen Schere bei möglichster Vermeidung von Erschütterung ein Zellen enthaltendes Ende des Schlauches ab, dann gleiten die der verletzten Stelle benachbarten Zellen eine Strecke weit basalwärts, und der Schlauch kontrahiert sich auch soweit, aber eine energische Kontraktion der ganzen Kolonie wie bei der ruck- oder zugartigen Erschütterung tritt nicht ein. Ähnliches müssen wir auch für *Bacillaria* vermuten. Wir sahen, daß ein schwacher Reiz an irgendeiner Stelle der Kolonie nur einige Zellen zum verübergehenden Nebeneinandergleiten bringt, während die übrigen wahrscheinlich nicht erschütterten Zellen ruhig in auseinandergezogener Stellung verharren. Erst eine starke Erschütterung, bei der sicherlich auch alle Zellen der Kolonie erschüttert werden, läßt alle Individuen gegeneinander zu gleiten. Für die Annahme einer Reiz-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leitung von Zelle zu Zelle nach solchen äußeren Einflüssen liegt nach meiner Ansicht kein Grund vor.

Die Verkürzung und Wiederstreckung des Gallertschlauches können wir uns nur als passive Bewegung denken und folgendermaßen erklären. Entweder wird der Schlauch durch die Reibung der an der inneren Schlauchwand entlanggleitenden Individuen mitgezogen, oder die Verkürzung ist die unmittelbare Folge der nach der Basis zu stattfindenden Aufblähung durch die sich dort zusammendrängenden Zellen. Nehmen wir ferner an, daß der Schlauch seiner Gallertnatur entsprechend stark elastisch ist, — und dafür sprechen auch gewisse Beobachtungen Castracanes [1] — so wird entweder bei vollständiger Kontraktion oder bei vollständiger Streckung der Schlauch sich in einer Spannung befinden. Diese ist als Resultat der Arbeitsleistung sämtlicher Zellen zu betrachten, und die so aufgespeicherte Energie mag bei der gegenläufigen Bewegung wieder frei werden und dabei bis zu gewissem Maße die Ortsbewegung der Zellen unterstützen.

III. Andre Schlauchdiatomeen.

Außer *Homoiocladia Martiana* habe ich noch eine Reihe ähnlicher Schlauchdiatomeen beobachtet, welche genau dieselbe Reaktionsfähigkeit besaßen wie jene. Es waren indessen meist kleinere Formen, deren Artzugehörigkeit ich noch nicht feststellen konnte; möglicherweise handelt es sich auch um Jugendformen von *Homoiocladia Martiana* selbst. So fand ich im März 1913 oft auf *Gracilaria confervoides*, die vor der Mergellina aus etwa 5 m Tiefe gefischt war, etwa 1 cm hohe pinselförmige Schlauchkolonien, die mit gemeinsamem Stiel an der Alge festsaßen. Eine andre weniger verzweigte aber ebenso große Form bildete im April 1913 in einem Bassin des Schauaquariums der zoologischen Station auf Steinen kleine Polster. Endlich habe ich im November 1913 in dem schmalen Kanal zwischen der Gaiola und dem gegenüberliegenden Ufer in etwa 2 m Tiefe ebenfalls auf Steinen eine ganz ähnliche, möglicherweise dieselbe Form wie im Aquarium gefunden. Ich sammele weitere Beobachtungen über solche Formen und zur Frage nach ihren Reizbewegungen und möchte mir vorbehalten, dann Genaueres darüber mitzuteilen. Vorerst seien als gemeinsame morphologische Merkmale aller der Formen mit solchen Reizbewegungen die Querrunzeln des Schlauches und die nadelförmige Gestalt der Zellen hervorgehoben.

Auch *Schizonema* und *Berkeleya* habe ich hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit für mechanische Reize geprüft. Eine Form, die ich als *Berkeleya*

[1] Referat Bot. Ztg. l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rutilans (Trent.) Grun.[1] bestimmte, bildete im Februar und März 1913 auf Sand- und Schlammgrund bei Santa Lucia und Mergellina in 1 bis 2 m Tiefe Massenvegetation. Sie zeigte in keiner Weise Reizbewegungen wie *Homoiocladia*, sondern nur autonome Bewegungen einzelner Zellen oder Zellreihen und keine Kontraktion der Schläuche. Verschiedene *Schizonema*-Arten, die ich nicht bestimmte, mit mehreren nebeneinanderliegenden Zellreihen im Schlauche zeigten niemals merkliche Bewegungen bei mechanischer Reizung. Derartige Formen fanden sich ebenfalls auf *Gracilaria confervoides* von der Mergellina im Frühjahr 1913 und etwas später auf Felsen über dem Niveau im Außengolf bei Baia und Ischia. Als gemeinschaftliche morphologische Merkmale aller dieser Formen ohne Reizbewegungen fielen die glatte Beschaffenheit der Gallerthülle und die verhältnismäßig große Breite der Zellen auf, die infolge dieses Baues nicht so befähigt scheinen, rasch aneinander vorbeizugleiten wie die *Homoiocladia*- und *Bacillaria*-Zellen.

Zusammenfassung des Wichtigsten.

Die Kolonien von *Bacillaria paradoxa* und *Homoiocladia Martiana* nehmen unter gewissen Bedingungen Ruhestellungen ein, wobei die einzelnen Individuen so weit als möglich auseinandergezogen sind. Bei mechanischer Reizung einer in Ruhestellung befindlichen Kolonie nähern sich die einzelnen Individuen durch Nebeneinandergleiten. Die so zustandekommenden kontraktionsartigen Reizbewegungen der Kolonien sind in ihrer Stärke von der Stärke des Reizes und der Temperatur abhängig. Die Kolonie von *Bacillaria* geht nach entsprechender Reizung völlig aus der Reihenform in die Bandform über, während bei *Homoiocladia* die vollständige Reaktion in einer auf die Hälfte bis ein Drittel sich vollziehenden Verkürzung der Kolonie besteht. Die Reaktion erfolgt bei beiden Arten fast augenblicklich und ist bei *Bacillaria* nach wenigen Sekunden, bei *Homoiocladia* nach spätestens 2 Minuten vollendet. Nach kurzem Verharren in der gereizten (kontrahierten) Stellung erfolgt die Gegenreaktion, wobei durch Auseinandergleiten der Individuen die Kolonien ihre ursprüngliche reizempfängliche Ruhelage wieder einnehmen, falls kein neuer mechanischer Reiz stattfindet. Bei *Bacillaria* erfolgen gewöhnlich vor der endgültigen Einnahme der Ruhestellung mehrere hin- und rückläufige Gleitbewegungen der ganzen Kolonie, welche bei fortgesetzter Reizung auch dauernd ausgeführt werden. Die Umkehr der

[1] Vgl. DE TONI, Syll. Alg. II. (1891.) S. 297. Demnach: *Schizonema Dillwynii* Grev. KÜTZING, Diatom. (1844.) Taf. 26. III.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bewegungsrichtung tritt nicht unmittelbar nach einem mechanischen Reiz ein, sondern erfolgt nach Einnahme der extremen Stellungen durch innere Ursachen. In ungestörtem Zustande führen die Kolonien von *Bacillaria paradoxa* tagesperiodische Bewegungen aus, indem sie während der Tagesstunden vorzugsweise ausgestreckte, während der Nachtstunden dagegen vorzugsweise kontrahierte Stellung einnehmen. Außer diesen auf Reiz hin erfolgenden Bewegungen führen stets einzelne Kolonien von *Bacillaria* sowie einzelne Individuen innerhalb der Kolonien von *Homoiocladia* Ortsbewegungen aus, die anscheinend unabhängig von äußeren Reizen verlaufen und deshalb als autonome Bewegungen von den Reizbewegungen zu unterscheiden sind. *Schizonema* und *Berkeleya* besitzen nur autonome Bewegungen einzelner Individuen innerhalb der Kolonien; hier konnten keine Reaktionen der Individuen oder Kolonien auf mechanische Reize beobachtet werden.

Gemäß der Müller'schen Theorie können wir annehmen, daß das extramembranöse Plasma bei den oben beschriebenen Ruhelagen der Kolonien von *Bacillaria* und *Homoiocladia* keine Bewegung ausführt, diese erst nach einem mechanischen Reiz beginnt und nach vollendeter Gegenreaktion wieder endet. Dies möchte ich mit Reizerscheinungen bei höheren Pflanzen vergleichen. Blattzellen von *Elodea*, *Vallisneria* oder andern Wasserpflanzen zeigen unter normalen Verhältnissen keine Protoplasmabewegung. Erst nach einem Reiz infolge Verwundung oder Druck kommt die Bewegung in Gang. Soweit es sich also um die Reaktion der Zelle handelt, bieten beide Erscheinungen große Ähnlichkeit, während sie natürlich in andern Punkten wesentlich voneinander abweichen. Auch mit den seismonastischen Bewegungen der *Mimosa pudica* haben die Reizbewegungen unsrer Diatomeenkolonien im Effekt manche Ähnlichkeit. Sie sind unter dieselben Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich zu zählen, wenn sie auch hinsichtlich ihrer Mechanik nicht miteinander zu vergleichen sind; denn jene sind Reizbewegungen eines einzelnen Organs, diese die sich zur Reizkontraktion der ganzen Kolonie summierenden Ortsbewegungen vieler Individuen. Weitere Unterschiede zwischen *Mimosa* und unseren Diatomeenkolonien liegen im Reaktionsmodus, denn dort haben wir eine »Alles-oder-Nichts«-Reaktion, hier entspricht die Stärke der Reaktion der Stärke des Reizes.

Neapel, Zoologische Station, im Dezember 1913.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1.

Fig. 1—3. *Bacillaria paradoxa.* Eine Kette vieler Kolonien in ausgestreckter Ruhestellung in der Beobachtungsküvette. Nat. Gr. 6. Okt. 1913, um 3.45 nachm. (Unten als Substrat: *Valonia*-Polster. Die wenigen stärkeren Fäden darüber sind *Derbesia*-Sprosse, an denen die *Bacillaria*-Kolonien festhängen.) Dies Objekt wurde um 3.48 durch Aufstoßen des Substrates erschüttert.

Fig. 2. Um 3.49 haben die Kolonien Bandform angenommen und sich dabei zu einem dichten Knäuel zusammengeballt. Im weiteren Verlaufe des Versuches löste sich leider ein kleiner oberer Teil der Kolonien los und stieg an die Oberfläche.

Fig. 3. Um 4.02 haben die zurückgebliebenen Kolonien die ausgestreckte Ruhestellung wieder eingenommen.

Fig. 4—10. *Homoiocladia Martiana.* Fig. 4. Größerer Rasen in gereiztem Zustande (kontrahiert). 11. März 1913, 2.41 nachm. 21° C. (Substrat: *Champia parvula*, *Laurencia obtusa* u. a. Algen.) Das Objekt liegt in flacher Glasschale, der mitphotographierte Zentimetermaßstab unmittelbar unter der Glasschale; letzterer möge die Größe und Stellungsänderung des Objektes illustrieren.)

Fig. 5. Derselbe Rasen nach Vollendung der Gegenreaktion wieder in ausgestreckter reizempfänglicher Ruhestellung um 2.51.

Fig. 6—10. Kleiner Rasen auf Fragment von *Udotea* mit *Melobesia* in aufeinanderfolgenden Aufnahmen vor und nach einer Erschütterung. 14. Febr. 1913. Nat. Größe.

Fig. 6. Der Rasen in ausgestreckter Stellung um 1.58 nachm. (19° C). Erschütterung erfolgte um 2.01.

Fig. 7. Um 2.03 hat der Rasen seine Reizbewegung vollendet und ist jetzt kontrahiert.

Fig. 8. Um 2.06′ 30″ ist der Rasen während der Gegenreaktion wieder halb ausgestreckt.

Fig. 9. Um 2.13′ 15″ ist der Rasen fast völlig wieder ausgestreckt und reizempfänglich.

Fig. 10. Um 3.01, nach etwa dreiviertelstündiger Ruhepause also, haben sich die Schläuche noch langsam etwas weiter ausgestreckt und gelockert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1

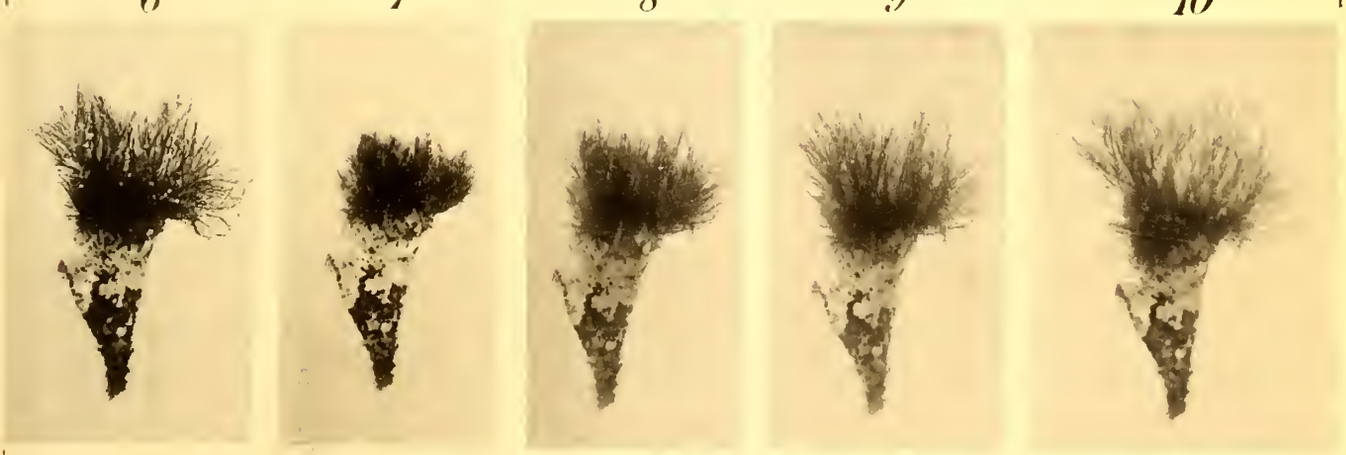
3

4

2

5

6 7 8 9 10



Verlag von R. Friedländer u. Sohn, Berlin. *Werner u. Winter, Frankfurt a. M.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1914-1921

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Funk Georg

Artikel/Article: Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen. 45-58