

# Über die Bewegung der Nostocaceen.

Von

Richard Harder.

Mit 8 Abbildungen im Text.

---

## Einleitung.

Eine Nostocpflanze bildet während des größten Teiles ihres Lebens eine unbeweglich am Orte liegende Kolonie. In gewissen Entwicklungsstadien löst sie sich aber in kriechende Fäden — Hormogonien — auf, welche, analog den Zoosporen der Algen, zur Verbreitung der Art dienen. Diese Hormogonien können wiederholt im Lebenszyklus eines Nostoc auftreten. Bei der Keimung der Spore entwickelt sich ein Keimling, der je nach den Außenbedingungen einen kompakten, ruhenden Fadenknäuel, oder einen geraden, alsbald auskriechenden Faden darstellt. Auch aus den kompakten Knäueln gehen früher oder später kriechende Fäden hervor. Diese primären Hormogonien setzen sich in späteren Lebensstadien fest und bilden eine Kolonie. Aus dieser entwickeln sich sekundäre Hormogonien, welche wiederum Kolonien bilden, aus denen tertiäre Hormogonien auskriechen und so fort, bis durch Sporenbildung der Kreis geschlossen wird.

So liegen die Dinge bei Nostoc. Etwas andere Verhältnisse findet man bei den Gattungen Anabaena und Cylandrospermum. Bei Anabaena kommen kriechende primäre Hormogonien vor, deren Beweglichkeit aber sehr bald erlischt. Alle oder fast alle Fadenzellen werden frühzeitig in Sporen umgewandelt, so daß es nicht zur Bildung von sekundären Hormogonien kommt. Nur die Spitze der Fäden vergrößert die Kolonie durch vegetatives Wachstum. Bei Cylandrospermum fehlen eigentliche Hormo-

gonien, weil die Fäden während ihres ganzen Lebens kriechfähig sind. Die Sporenbildung erfolgt lokal beschränkt und hebt die Bewegungsfähigkeit nicht auf. Die gebildeten Sporen werden unter günstigen Bedingungen abgeworfen und durch neue ersetzt. Es gibt bei *Cylindrospermum* demnach nur eine Aufeinanderfolge sporentragender und sporenfreier kriechfähiger Fäden, aber keinen Wechsel zwischen Hormogonien und ruhenden Kolonien.

Die drei Gattungen stimmen also darin überein, daß ihre Keimfäden beweglich sind.

Diese Beobachtungen wurden an Reinkulturen von *Nostoc punctiforme*, *Anabaena variabilis* und *Cylindrospermum muscicola* gemacht (Harder 1917). Ob sie für die ganzen Gattungen Gültigkeit haben, muß dahingestellt bleiben, doch dürfte das nach zerstreuten Literaturangaben wenigstens bei der Mehrzahl der *Nostoc*- und *Cylindrospermum*-Arten der Fall sein.

In der vorliegenden Untersuchung habe ich mir zur Aufgabe gestellt, die Physiologie dieser Bewegungserscheinungen näher zu untersuchen und dabei auch nach Möglichkeit Rückschlüsse auf die Mechanik ihres Zustandekommens zu machen.

---

Die Untersuchungen wurden nicht auf dem Objektträger, sondern direkt in der Kultur vorgenommen.

Die Algen wurden auf einem Mineralsalzagar (0,1%  $K_2HPO_4$ , 0,1%  $MgSO_4$ , 0,5%  $Ca(NO_3)_2$ , 1% Agar) gezogen, der sich in kleinen Esmarschalen in einer Dicke von ungefähr einem halben Zentimeter befand. Der Agar wurde vor dem Platten-guß wiederholt im Dampftopf verflüssigt und langsam erkalten gelassen, so daß alle flockigen Teilchen sich am Boden absetzen konnten. Nur der klare, überstehende Teil wurde für die vorliegenden Zwecke verwendet. Die davon gegossenen Platten waren sehr gleichmäßig durchsichtig und nur ganz leicht getrübt. Die Kulturen wurden längere Zeit vor Beobachtungsbeginn mit einem Deckgläschen bedeckt und konnten so sehr bequem mikroskopiert werden. Gelegentlich wurden auch Kieselgallerte-Platten benutzt, die zwar ein wenig klarer waren als der Agar, dafür aber bedeutend schlechtere Entwicklung der Pflanzen bedingten.

## I. Bewegungserscheinungen an den Keimfäden.

Bei oberflächlicher Beobachtung erhält man den Eindruck, als ob die Keimfäden stets erst eine gewisse Länge erreichen müßten, bevor sie bewegungsfähig werden und fortkriechen können. Tatsächlich beginnt aber die Bewegung schon viel früher als mit dem Ausschwärmen der primären Hormogonien. Schon bevor ein eigentliches Verlassen des Ortes stattfindet, sind die Fäden beweglich. Bereits an Keimlingen von nur 2 Zellen Länge kann man gelegentlich Bewegungen beobachten. Sicher vorhanden sind sie aber fast stets an nicht zu üppig ernährten Keimlingen von 4 oder mehr Zellen.

Das eine Ende des Fadens steckt dabei meistens in der derben Sporenhaut, das andere ragt hervor. Der Faden liegt eine Zeitlang ruhig da, kriecht dann aber plötzlich gradlinig ein Stück weit aus der Sporenhülle heraus. Häufig erlischt die Bewegung schon, bevor das hintere Ende den Sporenhals erreicht hat, also bevor der Faden die Spore ganz verlassen hat. Nach einiger Zeit setzt sie wieder ein, aber in umgekehrter Richtung. Der Faden kriecht wieder in die Sporenhülle zurück.

Ein Beispiel für diese Art der Bewegung gibt Tabelle 1 an einem sechzehnzelligen Faden von *Anabaena variabilis*. Die Beobachtung der Bewegung geschah mit Hilfe eines Okularmikrometers<sup>1</sup>. Der jeweilige Ort (ausgedrückt in Teilstrichen) an dem das Fadenende, und zwar das der Sporenbasis zugekehrte, sich befand, ist in der ersten Längsreihe der Tabelle 1 enthalten. Daneben steht die Zeit, zu welcher das Fadenende, dort lag. Aus der Zeitdifferenz der beiden letzten Ablesungen (Reihe 3) ergibt sich die Geschwindigkeit des Fadens, die in Abteilung 4 in der Anzahl Sekunden, die für die Zurücklegung eines  $\mu$  nötig war, berechnet ist. In der folgenden Spalte ist unter »Ruhe« verzeichnet, ob die Bewegung bei einem bestimmten Zeitpunkt zum Stillstand kam, und wie lange die Ruhe dauerte. Ein Blick auf die nächste Längsreihe zeigt, daß die Ruhe stets mit einem Richtungswechsel zusammenfiel. Der Halbkreis soll die Spore andeuten, in deren geöffnetem Ende

<sup>1</sup>) 1 Teilstrich = 1,333  $\mu$ .



Tabelle 1.

Kriechbewegung eines jungen *Anabaena Hormogoniums* am Sporeneingang.  
Fadenlänge 16 Zellen<sup>1</sup>.

Ort in Teil- strichen <sup>2</sup>	Zeit	Zeit für 5 Teil- striche	Zeit für 1 $\mu$	Ruhe	Rich- tung	Sporen- basis	Sporen- spitze	Bemerkungen
I	2	3	4	5	6	7	8	9
1 {	0 4 h 45' 55"			ja	—			
	5 46' 20"	25"	4"		(→)	0	15	
	10 46' 55"	35"	5"		(→)			
	15 47' 55"	60"	9"		(→)			
	20 48' 30"	35"	5"		(→)	13	25	
	23 51' 00"		39"		—	15	30	Spore mitgeschleift, also Faden kriecht nicht ganz aus Spore heraus, nur 8 Teilstr. von Basis entfernt.
2 {	20 51' 15"		4"		(←)			
	15 51' 45"	30"	5"		(←)			
	10 52' 15"	30"	5"		(←)	10		
	5 53' 05"	50"	8"		(←)	5		
	0 54' 25"	80"	12"		(←)	0		
	— 5 56' 20"	115"	18"		(←)	— 5	+ 10	
	— 7 57' 40"		31"		(←)	— 7		
	— 7 57' 55"		$\infty$	15"	—	— 7	+ 8	Spore über Anfangsstellung zurückgeschoben.
3 {	0 59' 10"		9"		(→)	0		Spore geht mit.
	5 59' 45"	35"	5"		(→)	4		Spore bleibt etwas zurück.
	10 5 h 1' 05"	50"	8"		(→)	5		Spore bleibt fast liegen.
	15 3' 00"	115"	18"		(→)	6		
	15 3' 15"		$\infty$	15"	—	6	21	
4 {	10 3' 35"	20"	3"		(←)	4		Spore bewegt sich auch, aber langsamer als der Faden.
	5 4' 35"	60"	9"		(←)	2		
	0 5' 55"	80"	12"		(←)	0		Jetzt Sporenbasis vom Faden erreicht
	— 5 7' 35"	100"	15"		(←)	— 5		
	— 7,5 8' 50"		23"		(←)	— 7,5	+ 7,5	
5 {	0 9' 60"		7"		(→)	0	15	Spore bis jetzt mitgenommen, bleibt nun aber zurück.
	5 11' 30"	90"	14"		(→)	2,5		
	7,5 12' 50"		25"		(→)	3		

<sup>1</sup>) Auch kürzere Fäden führten gleiche Bewegungen aus.

<sup>2</sup>) Des Fadenendes, das der Spore zugekehrt ist.

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Ort a Teil- strichen	Zeit	Zeit für 5 Teil- striche	Zeit für 1 $\mu$	Ruhe	Rich- tung	Sporen basis	Sporen- spitze	Bemerkungen
1	2	3	4	5	6	7	8	9
5	13' 05''		5''		(←	3	18	Spore bleibt zunächst noch liegen, geht dann mit.
0	13' 40''	35''	5''		(←	0		
— 5	14' 30''	50''	8''		(←	— 5		
— 10	16' 10''	100''	15''		(←	— 10		
— 11	16' 60''		39''		(←	— 11		
— 11	17' 15''		$\infty$	15''	—	— 11	+ 4	
— 5	17' 55''		5''		(→	— 5	+ 10	Spore bis jetzt mitgezogen. Spore bleibt zurück.
0	19' 05''	70''	10''		(→	— 3		
5	20' 50''	105''	16''		(→	— 2		
10	22' 20''	90''	14''		(→	3		
11	23' 20''		46''		(→			
11	23' 45''		$\infty$	35''	—	3	18	
10	23' 50''		4''		(←			
5	24' 25''	35''	5''		(←			
0	24' 50''	25''	4''		(←			
— 5	25' 35''	45''	7''		(←	— 5	+ 10	

der Faden sich in der Pfeilrichtung bewegte. Ein einfacher Strich in dieser Abteilung bedeutet, daß der Faden ruhte. Die Lage der Sporenbasis und ihrer Spitze (offenes Ende) ist in den beiden nächsten Reihen protokolliert.

Der Versuch zeigt folgendes: Der Faden lag ruhig im Gesichtsfeld, sein hinteres Ende berührte den Grund der Sporenhülle, der bei Teilstrich 0 der Mikrometerskala lag, während ihr offenes Ende sich bei Teilstrich 15 befand. Um 4 Uhr 45 Min. 55 Sek. begann der Faden aus der Spore heraus zu kriechen, um 4 h 46' 20'' war sein hinteres Ende bei Teilstrich 5 angelangt, 35'' später bei 10 usw. Die Zeit, die er brauchte, um 1  $\mu$  zurückzulegen, wurde rasch größer, die Anfangsgeschwindigkeit von 4'' war bald weniger als die Hälfte und schließlich blieb der Faden ganz liegen (4 h 51' 00'' bei Teilstrich 23). Dann setzte er sich plötzlich wieder rasch in Bewegung, nun aber in umgekehrter Richtung. Die Anfangsgeschwindigkeit war wieder relativ hoch und flaute langsam ab, nach 6' 25'' (4 h 57' 40'') brauchte der Faden zur Zurücklegung eines  $\mu$  die

achtfache Zeit wie beim Beginn der Bewegung. Dann blieb er 15'' völlig bewegungslos liegen. Er setzte sich darauf wieder mit erhöhter Anfangsgeschwindigkeit in Gang, dieses Mal wieder in der Richtung aus der Spore heraus, kam nach langsamer werdender Bewegung zur Ruhe, verharrte darin einige Zeit und kroch wieder in die Spore zurück. Der gleiche Vorgang, für den die Tabelle nur noch einige weitere Belege enthält, wiederholte sich noch unzählige Male. Stets war dabei die Geschwindigkeit bei Beginn der Bewegung (größte Geschwindigkeit =  $1 \mu$  in 3'') bedeutend größer als am Ende (langsamste Bewegung  $1 \mu$  in 46'').

Die Bewegung des Fadens hatte bei Teilstrich 0 begonnen und war bei Teilstrich 23 zur Ruhe gekommen. Als der Faden sich dann in umgekehrter Richtung wieder davon machte, hätte man erwarten können, daß seine Bewegung wieder bei Teilstrich 0 aufhören würde. Das trat aber nicht ein, sondern der Faden kroch noch bis Teilstrich — 7 weiter, legte also einen 7 Teilstriche größeren Weg zurück, als auf dem Herausweg aus der Spore. Auf dem nun folgenden Herausweg wurden 22 Teilstriche zurückgelegt, auf dem zugehörigen Rückweg 22,5, dann aber nur 15 Teilstriche usw. Der zurückgelegte Weg war also nicht immer genau der gleiche, sondern hatte verschiedene, wenn auch nicht übermäßig stark wechselnde Länge. Die für die Wege gebrauchte Zeit war der Entfernung entsprechend auch verschieden. Die Durchschnittsgeschwindigkeit für je  $1 \mu$  schwankte aber in nur geringem Maße.

Dagegen ist ein auffallender Unterschied in der Bewegungsgeschwindigkeit des Fadens auf dem Heraus- beziehungsweise Hineinweg zur Sporenhülle vorhanden. Auf dem Wege aus der Spore heraus war die Anfangsgeschwindigkeit im Mittel 6'', d. h. daß der Faden im Durchschnitt 6'' brauchte, um  $1 \mu$  zurückzulegen. Auf dem umgekehrten Wege war seine Geschwindigkeit dagegen während der Zurücklegung der ersten Teilstriche größer, er brauchte im Mittel nur 4''. Die Anfangsgeschwindigkeit auf dem Wege aus der Spore heraus war also kleiner als auf dem Rückwege. Ebenso verhält es sich mit der Gesamtgeschwindigkeit auf dem ganzen Wege. Im Durchschnitt



waren zum Durchkriechen eines  $\mu$  beim Herausweg 12'', beim Hineinweg 10'', nötig. Bei anderen Fäden, die hier im Einzelprotokoll nicht wiedergegeben sind, wurden ähnliche, z. T. noch kontrastreichere Werte gefunden, z. B. Anfangsgeschwindigkeit auf dem Wege aus der Spore heraus 8,1'', auf dem Rückweg 2,4''.

Ob dieser verschiedenen Geschwindigkeit auf den entgegengesetzten Wegen eine Bedeutung beizumessen ist, können erst weitere Beobachtungen zeigen. An älteren Fäden habe ich diesen Unterschied nicht beobachtet. Die älteren Keimfäden kriechen aber auch nicht in die Sporenhülle zurück, sondern bewegen sich außerhalb derselben in einer der beschriebenen im übrigen völlig analogen Weise hin und her. Der Geschwindigkeitsunterschied scheint demnach seinen Grund in der Lage des Fadens in der leeren Sporenhülle zu haben. Wie später gezeigt werden soll, kommt die Bewegung der Fäden durch Verquellung von Schleim zustande, und es ist vielleicht anzunehmen, daß derselbe bald die Sporenhülle ausfüllt und dann keine günstigen Quellungsbedingungen in ihr findet, so daß die Bewegung aus der Spore heraus langsamer erfolgt als umgekehrt.

Wir haben festgestellt, daß der Faden bei Beginn der Beobachtung mit seinem Ende bei Teilstrich 0 den Boden der Sporenhülle berührte, bei der Rückbewegung in dieselbe kroch er aber bis Teilstrich — 7 weiter. Daraus geht hervor, daß die Sporenhülle nicht ruhig am Platze liegen geblieben sein konnte. Beim Zurückkriechen des Fadens in die Sporenhülle schob er diese nämlich ein Stück weit vorwärts, ehe er seine Bewegung einstellte. Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß die Vorwärtsbewegung der Sporenhülle bereits begann, bevor der Faden ihren Grund erreicht hatte. Offenbar war die Sporenhülle stark mit Schleimmassen ausgefüllt, und der auf diese ausgeübte Druck des vorwärtskriechenden Fadens genügte schon, um die Hülle in Bewegung zu setzen.

In einigen Fällen rutschte die Sporenhülle auch ein kurzes Stück hinter dem aus ihr herauskriechenden Faden her. Neben anderen Gründen, die hier nicht diskutiert werden sollen, da sie hypothetischer Natur sind, mag auch hierfür der Schleim in irgend einer Weise wirksam gewesen sein.

Da der Faden fähig ist, die leere Sporenhülle ein Stück weit zu verschieben, muß die Bewegung mit einer gewissen Kraft erfolgen, die nicht vor jedem Hindernis gleich Halt macht. Ähnliches beobachtete ich auch bei jungen Fäden von *Cylindrospermum muscicola*, wenn sie in die Sporenhülle zurückkrochen. In einem Falle war die Hülle durch irgendein Hindernis festgelegt. Als nun der Faden mit seiner Spitze die Basis der Sporenhülle erreicht hatte, die sich nicht fortschieben ließ, krümmte er sich in derselben zusammen. Es war also auch hier eine Kraft bei der Vorwärtsbewegung nicht unerheblich tätig, die nicht allein am Vorderende des Fadens liegen kann, sondern auch in der Mitte oder am hinteren Ende wirken muß, da sonst ein Umbiegen der Spitze bei Hemmung unmöglich wäre.

Mit zunehmendem Alter wurde der Aktionsradius der Fäden größer. Während bei der der Tabelle 1 zugrunde liegenden Beobachtung der Faden bei seinen Bewegungen mit dem einen Ende überhaupt nicht aus der Sporenhülle herauskam, entfernten sich ältere Fäden ein beträchtliches Stück von der Sporenhülle, kamen dann aber wiederum zur Ruhe, kehrten um und krochen mit erhöhter Anfangsgeschwindigkeit auf genau der gleichen Bahn, auf der sie die Spore verlassen hatten, wieder in die Hülle zurück.

Je älter die Fäden wurden, desto gleichmäßiger wurde sein Tempo, die Gegensätze in der Geschwindigkeit an den verschiedenen Stellen des Weges wurden geringer. Der Faden kroch auch nicht immer in die Sporenhülle zurück, sondern kehrte oft schon vor derselben wieder um, oder auch das der Hülle zugewandte Ende drang nicht in dieselbe ein, sondern schob sich seitlich an ihr vorbei, und die Umkehr kam erst zustande, wenn der Faden sich schon ein Stück jenseits der Sporenbasis befand.

Einen Beleg für diese Art der Bewegung enthält Tabelle 2, in der die Beobachtungen über die Bewegungen eines älteren, 32 zelligen Keimlings von *Cylindrospermum muscicola* wiedergegeben sind. Die Art der Bewegung ist im übrigen nicht wesentlich von der von *Anabaena variabilis* (Tabelle 1) verschieden. Auf rasches Ankriechen folgt Verlangsamung, dann Ruhe und Umkehr mit gleichem Tempo. Die Stelle, an der die Umkehr



Tabelle 2.

Kriechbewegung eines 32zelligen Hormogoniums von *Cylindrospermum muscicola*.

Lage der Spore: Basis bei Teilstrich 40, offenes Ende (Hals) bei 60.

Ort in Teil- strichen	Zeit	Zeit für 1 $\mu$	Rich- tung	Bemerkungen
1	2	3	4	5
1	25	33' 25''	2''	Faden läuft hart neben der Spore. Sein hinteres Ende liegt links von der Spore, seine Spitze rechts.
	30	40''	4''	
	35	55''	4''	
	40	34' 15''	5''	
	45	40''	6''	
	50	60''	5''	Hinteres Fadenende jetzt auf der Höhe des Sporenhalses. Faden entfernt sich nun von der Spore.
	55	35' 20''	5''	
	60	45''	6''	
	65	36' 05''	5''	
	70	35''	8''	
	75	37' 00''	6''	
	80	30''	8''	
	85	38' 05''	9''	
	90	38' 40''	9''	
	95	39' 20''	6''	
	100	40' 10''	13''	
	107	41' 00''	13''	Hinteres Fadenende weit nach rechts von der Spore entfernt. Umkehr.
2	100	41' 10''	1,8''	Spitze des Fadens neben dem Sporenhals.
	95	25''	4''	
	90	45''	8''	
	85	42' 05''	5''	
	80	25''	5''	
	75	45''	5''	
	70	43' 05''	5''	
	65	30''	6''	
	60	55''	6''	
	55	44' 15''	5''	
	50	40''	6''	
	45	45' 00''	5''	
	40	30''	8''	
	?	?	?	Der Faden kehrt um, während seine Spitze neben der Basis der Spore ankommt. Vorher war er weit darüber hinausgekrochen.

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Ort in Teil- strichen	Zeit	Zeit für 1 $\mu$	Rich- tung	Bemerkungen
1	2	3	4	5
3 {	45	45' 50''	?	(→)
	50	60''	2,5''	
	55	46' 20''	5''	
	60	35''	4''	
	65	60''	6''	
	70	?	?	
	75	47' 40''	5''	
	80	48' 10''	8''	
	85	35''	6''	
	90	49' 00''	6''	
	95	30''	8''	
	100	50' 15''	11''	
4 {	110	51' 50''	12''	(←)
	100	?	?	
	95	52' 20''	4''	
	90	35''	4''	
	85	45''	2,5''	
	80	55''	2,5''	
	75	53' 05''	2,5''	
	70	20''	4''	
	65	45''	6''	
	60	54' 00''	4''	
	55	15''	4''	
	50	35''	5''	
	45	50''	4''	
	40	55' 10''	5''	
	35	55' 25''	4''	
	30	40''	4''	
	25	60''	5''	
	20	56' 15''	4''	
	15	35''	5''	
	10	50''	4''	
	5	57' 10''	5''	
	0	30''	5''	
				Ende weit von der Spore nach rechts entfernt. Umkehr.
				Jetzt an der Stelle angelangt, wo vorher Um- kehr stattfand. Bewegung geht aber weiter.
				Faden ist jetzt schon 40 Teilstriche nach links über die Basis der Spore hinausgekrochen, trotzdem geht die Bewegung noch weiter. Genaue Messung nicht mehr möglich, da die Skala überschritten ist.

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Ort in Teil- strichen	Zeit	Zeit für 1 $\mu$	Rich- tung	Bemerkungen
I	2	3	4	5
4 {	— 20	0' 0''		
	?	20''		Rand des Gesichtsfeldes.
	?	2' 0''		Bewegung wird langsam.
	?	40''	(←	Umkehr weit links von der Spore.
5 {	?	3' 40''	(→	Rand des Gesichtsfeldes.
	0	5' 40''		
	5	6' 00''	5''	
	10	20''	5''	
	15	40''	5''	
	20	7' 00''	5''	
	25	20''	5''	
	30	45''	6''	
	35	8' 05''	6''	
	40	30''	6''	
	45	55''	6''	
	50	9' 20''	6''	
	55	4'	5''	
	60	10' 05''	6''	
	65	35''	8''	
	70	11' 05''	8''	
	75	40''	9''	
	80	12' 25''	11''	
	85	60''	9''	
	89	13' 20''	6'' (→	Umkehr
	85	30''	(←	
	80	45''		
	75	14' 00''	4''	

erfolgte, war durchaus nicht immer die gleiche, am Ende des zweiten Weges z. B. lag sie direkt neben der Spore, nach dem vierten Weg aber weit außerhalb des Gesichtsfeldes, mindestens 100 Teilstriche von der Spore entfernt, eine in der Tabelle 2 nicht mehr aufgenommene weitere Umkehr lag ebenfalls außerhalb des Gesichtsfeldes; auch die Umkehrungen auf der anderen Seite der Spore waren an unregelmäßigen Stellen, nämlich bei Teilstrich 107, 89, 110 und 89.

Eine größere Reihe weiterer Beobachtungen ergab im wesent-



lichen wieder dasselbe. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich die Keimfäden von *Cylindrospermum muscicola* und *Anabaena variabilis* — und nach hier in Tabellenform nicht wiedergegebenen Feststellungen auch die von *Nostoc punctiforme* — in dauernder Hin- und Herbewegung im Sporeneingang oder seiner Nähe befinden. Besonders bei sehr jungen Stadien ist die Bewegung sehr ruckweise, d. h. auf eine Ruheperiode folgt plötzlich heftiges Vorwärtskriechen, das bald langsam wird und zum Stillstand kommt. Dann beginnt die Bewegung wieder in umgekehrter Richtung. Bei älteren Hormogonien ist die Bewegung gleichmäßiger und ihre Reichweite größer.

## II. Bewegungserscheinungen an den Hormogonien<sup>1</sup>.

### A. Umkehr ohne sichtbaren äußeren Anlaß.

Das geschilderte Hin- und Herbewegen der Fäden in der Nähe der Spore ist nur in den allerfrühesten Lebensstadien zu beobachten. Später entfernen sich die Hormogonien vollständig von der Sporenhülle. Sie kriechen dann meistens völlig ohne Bewegungsumkehr in unveränderter Richtung fort.

Den direkten Übergang vom »pendelnden« Zustand zum freibeweglichen habe ich nicht beobachten können. Er wird sehr stark gefördert durch einseitig einfallendes Licht. Die Fäden verhalten sich gegen Licht von wenigen bis mehreren Hundert Kerzen positiv phototaktisch, der einseitige Lichtreiz unterdrückt also die im vorigen Kapitel beschriebenen Umkehrbestrebungen. Schon zwei bis vierzellige Keimlinge, die in diffusem Lichte »pendeln«, kriechen bei einseitiger Beleuchtung in gerader Linie ohne Umkehrungen auf die Lichtquelle hin. Die Fäden sind also auch schon auf dieser Entwicklungsstufe, auf der sie normalerweise noch keine weite Strecke zurücklegen, zu einseitig gerichtetem Kriechen befähigt.

Vollkommen fehlen nun allerdings die bisher beschriebenen, anscheinend »autonomen« Umkehrungen auch den älteren Fäden nicht, sie sind aber bei ihnen nur sehr selten und nur unter gewissen Bedingungen zu beobachten.

<sup>1</sup>) Die folgenden Beobachtungen wurden, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, an *Nostoc punctiforme* gemacht.

Sie treten z. B. zuweilen in sehr alten Kulturen auf, in denen die Zellen der Fäden gelegentlich Hypertrophien aufweisen. Öfter findet man sie an sekundären<sup>1</sup> oder noch später entstandenen Hormogonien. Es besteht also eine gewisse Übereinstimmung mit dem Aufheben des Richtungswechsels bei den Oscillarien, bei denen Fechner (S. 356) ein Häufigerwerden mit zunehmendem Alter feststellte. Durch ungünstige Außenbedingungen wird der Vorgang stark gefördert. Als solche sind unter anderem sehr schwaches und sehr intensives Licht zu betrachten. Z. B. wechselte ein Faden, der bei einer Beleuchtung mit 50 Kerzen eine Stunde unverändert kroch, seine Richtung bei 3 Kerzen Beleuchtung in 20 Minuten dreimal, bei 16000 Kerzen in gleicher Zeit fünfmal.

Bei der »autonomen« Umkehr älterer Fäden hört der Faden nicht plötzlich auf sich zu bewegen, sondern es tritt, wie bei den Keimlingen, eine Verminderung der Geschwindigkeit ein, meistens folgt dann eine mehr oder weniger lange Ruhe und darauf die Umkehr. Während aber die Keimlinge sofort maximale Geschwindigkeit haben und dann ziemlich rasch wieder langsam werden, kriechen die freien Hormogonien ganz langsam an und erreichen erst allmählich ihre normale Geschwindigkeit (vgl. Tabelle 3, Beispiel 1), die so lange ziemlich konstant bleibt, bis die nächste Umkehr wieder eintritt.

Ziemlich häufig wurde auch beobachtet, daß im Anschluß an die Umkehr die allmähliche Geschwindigkeitserhöhung über die normale Durchschnittsgeschwindigkeit hinaus bis zu einem Maximum stieg und dann nach längerer oder kürzerer, niemals jedoch mehr als einige Minuten während der Zeit, wieder zur Durchschnittsgeschwindigkeit sank (Tabelle 3, Beispiel 2 und 3).

Umkehrungen ohne äußere Veranlassung habe ich niemals an gut ernährten, primären Hormogonien, von denen Tausende in nicht zu alten Kulturen anlässlich reizphysiologischer Untersuchungen beobachtet wurden, gefunden.

Sehr gut und bequem kann man das an Fäden konstatieren, die in kreisförmiger Bahn kriechen. Bewegung in einer Kreisbahn (Harder 1917, Fig. 45) tritt besonders in alten Kulturen ohne sichtbare äußere Ursache auf. Vermutlich spielt Anhäufung

<sup>1</sup>) Über den Begriff vergleiche die Einleitung.

Tabelle 3.

Zeitliche Verteilung der Geschwindigkeit sekundärer Hormogonien von *Nostoc punctiforme* bei autonomer Umkehr der Bewegung.

Bei- spiel Nr.	1	2	3
Geschwindigkeits-Anzahl Sekunden für einen Weg von 6,665 $\mu$ .	10 } normale Ge- 10 } schwindigkeit. 10 }	14 } Normale Ge- 15 } schwindig- 14 } keit. 14 }	$\infty$ Ruhe, autonome Umkehr.
	14,5 } 66,5'' Ver- 22 } langsamung. 30 }	14,5 }	39 } 61'' Beschleunigung. 22 }
	$\infty$ 7'' Ruhe, au- tonome Umkehr	16,5 } 18 } 19 } 99,5'' Ver- 22 } langsamung. 24 }	17 } 35'' Beschleunigung über die 15 } Durchschnittsgeschwindigkeit 14 } hinaus.
	25 } 37'' Beschleu- 12 } nigung.	$\infty$ 33'' Ruhe, au- tonome Umkehr	13 13'' maximale Geschwindigkeit.
	10 } Normale Ge- 10 } schwindigkeit. 10 }	20 } 37'' Be- 17 } schleunigung.	16 } 17 } 71'' Abfall zur normalen Ge- 18 } schwindigkeit. 20 }
		11,5 } 11 } 57'' maxi- 11,5 } male Ge- 11,5 } schwindig- 11,5 } keit.	19 } 18 } 18 } 18,5 } Normale Geschwindigkeit. 19 } 19 } 18 } 18,5 } 19 }
		12 } 25'' Abfall zur 13 } normalen Ge- schwindigkeit.	
		14 } 13 } 14 } normale Ge- 14 } schwindigkeit. 15 } 14 } 14 }	

von Stoffwechselprodukten für ihre Entstehung eine Rolle. Frisch ausgeschlüpfte Hormogonien sind im allgemeinen vollkommen gerade, nach einigen Tagen beginnen die Fäden, in ähnlicher Weise wie es Fechner für Oscillarien beschrieben hat, bogenförmige Bewegungen auszuführen. Die Bogen haben



anfangs einen großen Radius, der aber später kleiner wird, so daß die Kultur ein lockiges Aussehen erhält. Einzelne Fäden beschreiben schließlich vollkommene Kreise, so daß sich das Vorderende und das Hinterende des Fadens berühren. Bei langen Fäden kann der Faden sogar mehrmals um sich selbst geringelt sein. Die Bildung solcher »Drehfäden« wird durch senkrecht von oben oder von unten auf die Kultur fallendes Licht gefördert. Durch das senkrechte Licht wird das Bestreben der Fäden, sich phototaktisch einseitig auf der Agaroberfläche vom Orte zu entfernen, aufgehoben, während stark von einer Seite einwirkendes Licht die Hormogonien in eine bestimmte Richtung lockt und die Bildung der Kreise verhindert.

Solche Fäden sind für Dauerbeobachtungen natürlich sehr geeignet, weil sie den Ort, an dem sie liegen, nicht verlassen. Ihre Bewegung hält bei schwacher Beleuchtung tagelang an. Ich habe sie häufig im Mikroskop eingestellt und bei Dauerbeleuchtung am Tage in Abständen von ungefähr einer Viertelstunde und gelegentlich auch nachts in größeren Zeitabständen beobachtet. Stets bewegten sich die Fäden tagelang in unveränderter Richtung.

## B. Umkehr durch Außenfaktoren.

### 1. Umkehr des ganzen Fadens.

Außer durch anscheinend »autonome« Faktoren kann eine Umkehr der Bewegung der Nostoc-Hormogonien durch Einflüsse, die von der Außenwelt ausgehen, hervorgerufen werden. Dauernde mechanische Hemmung wirkt in diesem Sinne ein. Stößt ein kriechender Faden z. B. auf eine leere Sporenhaut oder ähnliches, so sucht er zunächst, das Hindernis bei Seite zu schieben. Gelingt ihm das nicht, so schiebt er sich meistens durch den Druck der hinteren Zellen zu einem schwach gebeulten, schlangenähnlichen Gebilde zusammen. Wenn trotz aller Kraftanstrengung ein Vorwärtskommen unmöglich bleibt, schaltet der Faden seine Bewegungsrichtung um und kriecht rückwärts davon. Diese Richtung wird nun dauernd beibehalten, bis ein neuer Reiz abermalige Umkehr bewirkt.

Als Anlaß zur Umkehr kommen auch Lichtreize in Betracht, wie z. B. plötzliche längere Verdunkelung eines Fadens im Gesichtsfeld des Mikroskopes. Nach Wiederherstellung des Lichtes sieht man dann, daß der Faden in umgekehrter Richtung kriecht.

Die Geschwindigkeitsverteilung ist dabei folgende: Der Faden kriecht mit einer bestimmten Geschwindigkeit. Nun wird er verdunkelt. In den ersten Augenblicken kriecht er unverändert weiter, nach einigen Sekunden wird seine Bewegung aber langsam und hört allmählich ganz auf. Bis dahin vergehen ungefähr 10 bis 20 Sekunden. Er kriecht nun nicht sofort in umgekehrter Richtung zurück, sondern bleibt zunächst am Orte liegen. Erst nach 1 bis 2 Minuten — die Zeit ist bei Wiederholung des Versuches mit dem gleichen Hormogonium unter gleichen Bedingungen stets fast auf die Sekunde genau die gleiche — setzt er sich dann langsam rückwärts wieder in Bewegung<sup>1</sup>.

## 2. Umkehr einzelner Teile eines Fadens.

### a) Nach mechanischer Hemmung.

Die Umkehr der Bewegung verläuft nicht immer so einfach wie es eben geschildert wurde. Sowohl bei mechanischer Hemmung als auch bei Reizung durch Lichtwechsel kommt es vor, daß nicht das ganze Hormogonium, sondern nur ein Teil davon umkehrt. Das ist besonders bei langen Exemplaren der Fall.

Trifft ein solcher Faden beim Kriechen auf ein Hindernis, so bleibt oft die Umkehr der Bewegung vorübergehend oder dauernd auf die vorderen Zellen beschränkt.

In einem bestimmten Fall wurde folgendes beobachtet. Ein 44 Zellen langes Hormogonium von *Nostoc punctiforme* kroch in gleichmäßiger Weise gerade aus. Das wurde ungefähr 10 Minuten lang verfolgt. Darauf geriet der Faden mit seiner Spitze in eine leere Sporenhülle, die sich nicht wegschieben

<sup>1</sup>) Diese sich im Dunkeln abspielenden Vorgänge wurden durch vorzeitige Unterbrechung der Dunkelheit mit völliger Sicherheit in mehreren Tausenden von Versuchen, die zu anderen Zwecken ausgeführt wurden, festgestellt.

ließ. (Vgl. die schematische Darstellung in Abb. 1) Der Faden arbeitete dem Widerstand entgegen, da seine Spitze aber nicht vorwärts kam, so bildete sich 8 Zellen hinter ihr eine seitliche Ausbeulung, die immer größer wurde. Das hintere Ende schob, die vorderen 8 Zellen lagen ruhig, der Beulungspunkt an der neunten Zelle wurde seitwärts vorwärts geschoben, so daß er schließlich auf der Höhe der Spore lag. Die vorderen 8 Zellen waren dabei allmählich wie ein Hebel, dessen Drehpunkt die Berührungsstelle mit der (im Schema rechten) Kante der Sporenhülle bildete, mit ihrem Vorderteil aus der Spore herausgedrückt worden. Damit war die Spitze wieder frei und hätte nun ungehindert vorwärts kriechen können. Das trat aber gegen Erwarten nicht ein. Die gemeinsame Bewegungsrichtung aller Zellen des

ganzen Fadens war aufgehoben, nur die 36 Zellen hinter der Beule hatten noch ihre alte Richtung, die vorderen 8 befanden sich in Rückwärtsbewegung. In Folge des durch die Beulung entstandenen Winkels trat eine kombinierte Seitwärtsbewegung des ganzen Fadens ein, die senkrecht auf der ursprünglichen Richtung stand. Die Beulungsstelle bildete jetzt die Spitze des Fadens, die beiden Enden legten sich langsam parallel zueinander und bildeten die nachschleifenden »Schwänze«. Als der Faden durch Verdunkelung zur Umkehr gebracht wurde, schaltete jeder Teil seine Bewegung um, so daß nun zwei parallele Vorderenden mit der Beulungsstelle als Hinterende resultierten. Diese Bewegungsart behielt der Faden in der nächsten Viertelstunde, während der er noch beobachtet wurde, bei.

Durch die mechanische Hemmung war also der vordere Teil des Fadens zur Umkehr veranlaßt worden, während das Hinterende dadurch unbeeinflußt blieb.

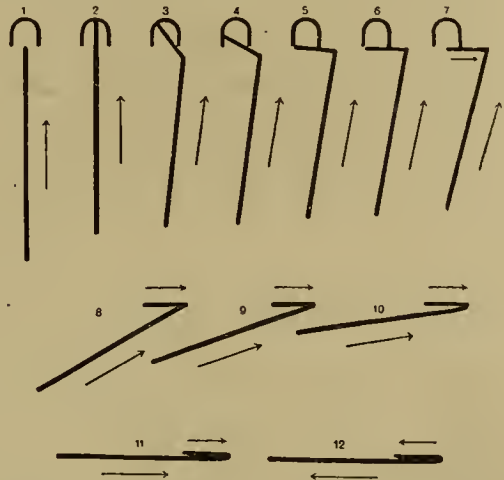


Abb. 1. Schematische Darstellung teilweiser Umkehr eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei mechanischer Hemmung der Spitze.



Nicht immer behielt das Hinterende seine selbständige Richtung bei, sondern zuweilen kroch es zunächst in der alten Weise vorwärts, schaltete aber später seine Bewegung ebenfalls noch um, so daß wieder alle Teile des Fadens gleichgerichtetes Bewegungsbestreben hatten.

In Tabelle 4 ist eine Anzahl solcher Umkehrungen durch mechanische Hemmung wiedergegeben. Bei den mit { versehenen Aufzeichnungen gelang es, den Faden wiederholt gegen das Hindernis zu jagen, die Beobachtungen wurden also am gleichen Exemplar gemacht. In der Tabelle sind auch die Zeiten mitgeteilt, die zwischen den einzelnen Phasen der Umkehr verstrichen (Reihe 4 und 6).

Tabelle 4.

Umkehr von Hormogonien von *Nostoc punctiforme* nach mechanischer Hemmung ihrer Bewegung.

Zellenzahl des Fadens	Anzahl der Zellen, welche nach der Hemmung		Anzahl Sekunden, nach denen die unter 2 ge- nannten Zellen umkehren	Kehren die unter 3 ge- nannten Zellen später um?	Zahl der Sekunden, welche die unter 3 genannten Zellen später umkehren als die unter 2
	umkehren	zunächst nicht umkehren			
1	2	3	4	5	6
16	16	0	105	—	—
{ 17	8	9	85	ja	40
	8	9	85	ja	35
17	17	0	430	—	—
17	8	9	100	?	?
18	9	9	140	ja	300
25	6	19	100	nein	—
{ 37	17	20	130	ja	?
	17	20	115	ja	145
40	20	20	120	nein	—
50	12	48	145	nein	—
70	13	57	85	nein	—
94	10	84	35	nein	—

In einem Fall trat die Umkehr der voraufkriechenden Spitze des Fadens schon nach 35" ein, bei den anderen Beobachtungen war diese Zeit aber länger. Selten war sie kürzer als 1 Minute, meist schwankte sie um ungefähr 2 Minuten, konnte aber auch noch länger sein (430"). Der hintere Teil des Fadens, der

seine alte Richtung zunächst noch beibehalten hatte, schaltete bei manchen Beispielen seine Bewegung gar nicht um, in anderen Fällen nach ganz verschiedenen Zeiten (zwischen 35'' und 300''). Teilweise kehrten auch alle Zellen sofort um. Die Anzahl der an der Spitze zuerst umkehrenden Zellen war immer kleiner als die der zunächst noch weiter vorwärts kriechenden hinteren. Sie schwankt in der Tabelle zwischen 6 und 20. Eine Beziehung zwischen der Länge der Fäden und der Zahl der umkehrenden Zellen des Vorderendes sowie der Zeit, welche verstreicht bis ihre Spitze umkehrt, scheint nicht zu bestehen. Es ist dagegen ein Verhältnis in der Art der Reaktion zur Fadenlänge zu erkennen. Kurze Fäden kehren meistens völlig um; bei solchen mit einigen Dutzend Zellen reagiert das Vorderende zunächst selbständig, der Rest der Zellen, deren Zahl meist nur unwesentlich größer ist als die der umgekehrten Spitzenzellen, ändert nach mehr oder weniger langer Zeit seine Bewegung ebenfalls. Bei langen Fäden bleibt dagegen die Umkehr häufig auf die Spitzenzellen beschränkt, der Hauptteil des Fadens kriecht in der alten Richtung unverändert vorwärts, wobei das kurze Vorderende in der in Abb. 1 schematisch dargestellten Weise an den Hauptteil anklappt.

#### b) Durch Lichtreize.

Ähnliche Verhältnisse wie bei der mechanischen Hemmung findet man häufig auch bei der Reaktion auf Verdunkelung.

Ein Faden kriecht z. B. in einer bestimmten Richtung und wird darauf verdunkelt. Bei Aufhebung der Dunkelheit sieht man dann, daß nicht der ganze Faden umgekehrt ist, sondern nur ein Teil desselben. Der Rest, es kann das größere oder kleinere, das vordere oder hintere Ende sein, hat aber seine alte Bewegung beibehalten. Die beiden Fadenenden bewegen sich also nun in entgegengesetzter Richtung. Befindet sich das ehemalige Vorderende in Rückwärtsbewegung, das hintere nicht, so kriechen die beiden Teile gegeneinander. Die Folge davon ist ein Druck auf die Mitte, der zu einer seitlichen Ausbeulung des Fadens an der Stelle führt, an der die beiden verschiedenen Bewegungen aufeinander stoßen.

Ähnlich wie bei dem schon beschriebenen Fall bei der mechanischen Hemmung legen sich die beiden Teile dann schließlich parallel aneinander und die Beulungsstelle wird zur Spitze.

Anders wird das Bild, wenn der ursprünglich vorankriechende Fadenteil seine alte Bewegung beibehält, aber der hintere Teil umkehrt. Die beiden verschieden reagierenden Enden suchen sich dann voneinander zu entfernen, und es entsteht ein entgegengesetzt gerichteter zentrifugaler Zug im Faden. Sind die beiden Teile ungleich groß, so wird im allgemeinen das längere Ende ausschlaggebend für die schließlich einzuschlagende Richtung des ganzen Fadens. Das kürzere Ende gibt nach längerer oder kürzerer Zeit seine selbständige Bewegungsbestrebung auf, es kehrt seine Richtung um, und der Faden ist nun wieder in allen seinen Teilen von der gleichen Bewegungsbestrebung erfüllt. Sind aber die beiden entgegengesetzt arbeitenden Fadenteile gleich groß, so entsteht ein oft lange anhaltender Kampf zwischen ihnen. Der Faden liegt dann gestreckt am Ort und führt sehr kurze, ruckweise Bewegungen bald in der einen, bald in der anderen Richtung aus. Die Reichweite dieser Bewegungen ist nur außerordentlich kurz, sie beträgt meist nur Bruchteile eines  $\mu$ . Es wurde beobachtet, daß solche Fäden, statt wie es normalerweise der Fall ist, 1 bis 2 Minuten nach Beginn der Verdunkelung ihre Bewegung fortzusetzen, bis zu 10 Minuten leicht ruckend am Orte liegen können. Schließlich »erlahmt« dann doch meistens eine Hälfte und nimmt die gleiche Bewegung wie die andere an.

Es kann aber auch zuweilen — besonders ist es bei langen Fäden so — ein Zerreißen des Fadens eintreten. Jeder Bruchteil ist dann ein sofort selbständiges Hormogonium, das völlig normal kriecht und reagiert. Ein Zerreißen ist natürlich hauptsächlich dann zu erwarten, wenn die entgegengesetzt gerichtete Bewegung auf gleichgroße Teile des Fadens verteilt ist. Es kommt aber auch vor, wenn der eine Teil bedeutend größer ist als der andere. So wurde ein etwa 12 Zellen langes Hormogonium beobachtet, das auf Verdunkelung stets seine Bewegungsrichtung umkehrte; an seinem einen Ende traten zu Beginn der Bewegung aber häufig eigenartige Zuckungen auf,



die nicht recht erklärbar waren. Das trat längere Zeit bei jeder erneuten Reizung ein, bis sich plötzlich an dem abnormen Ende zwei Zellen lösteten und davonkrochen und zwar in entgegengesetzter Richtung wie der größere Teil des Fadens. Offenbar war das Bewegungsbestreben in diesen beiden Zellen schon dauernd ein anderes gewesen als das im Hauptteil, hatte aber nicht zur freien Entfaltung kommen können. Der Zweizellfaden verhielt sich bei allen folgenden Reizungen normal wie jedes andere, längere Hormogonium.

Ein Nostoc-Hormogonium ist danach nicht als ein unter allen Umständen einheitliches, in allen seinen Teilen gleichmäßig reagierendes Gebilde aufzufassen.

Das selbständige Verhalten der beiden Enden kann sich bei wiederholten Lichtreizungen in der verschiedensten Weise äußern. Es können die beiden Enden, wenn sie einmal entgegengesetztes Bewegungsbestreben haben, bei jeder Reizung ihre Bewegungsrichtung umkehren, oder sie können sich unregelmäßig verhalten, indem bald der eine, bald der andere Teil durch Umkehr reagiert. Dadurch kommt dann zeitweise wieder eine gleichgerichtete Bewegung im ganzen Faden zustande. Schließlich kann aber auch nur der eine Teil des Hormogoniums dauernd oder unregelmäßig seine Richtung wechseln, der andere aber unverändert in alter Richtung kriechen. Es kann also ein Teil eines Fadens durch Umkehr auf Reize reagieren, die für den anderen Teil völlig ohne Wirkung sind!

### c) Zeit und Ort des Beginns der Bewegung.

Die Bewegung beginnt in einem gut und einheitlich reagierenden Faden in allen Teilen gleichzeitig, bei den eben geschilderten, örtlich verschieden gestimmten Hormogonien ist das aber nicht immer der Fall. Es ließ sich wiederholt feststellen, daß der zeitliche Beginn der Bewegung in den beiden Enden verschieden war. Die Zeitdifferenz war, wenn sie überhaupt auftrat, im allgemeinen gering — Bruchteile einer Sekunde bis einige Sekunden — deshalb war sie auch nicht immer mit Sicherheit zu erkennen. Sehr augenfällig war der Unterschied im Reaktionsbeginn jedoch nach einigen Reizungen

bei denen das eine Ende nach Aufhebung der Verdunkelung schon in Bewegung war, während das andere noch ruhte und erst später zu kriechen begann. Die Bewegung ging dabei teils vom einen, teils vom anderen Fadenende aus. Der Beginn der Bewegung ist also nicht an ein bestimmtes Fadenende geknüpft und steht auch nicht in Beziehung zur zuletzt innegehabten Bewegungsrichtung.

Bei den bisher mitgeteilten Beobachtungen war die Reaktion nur an den Enden des Hormogoniums verschieden. Der physiologische — nicht morphologische! — Zerfall des Fadens in selbständig sich bewegend Abschnitte kann aber noch weiter gehen. Auch die mittlere Region kann sich selbständig gegenüber den Enden verhalten.

Bei dem in Tabelle 5 protokollierten Hormogonium wurde nach den ersten 4 Verdunkelungen das schon bekannte Verhalten festgestellt: verschiedene Reaktion an den beiden Enden a und b. Nach Reizung 5 ruhte nach Aufhebung der Verdunkelung der ganze Faden. Nach etwa 10'' begann deutliche

Tabelle 5.

Verschiedene Reaktion an drei verschiedenen Teilen eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* auf Verdunkelung.

Reizung Nr.	Umkehr erfolgt im Teile			Bewegungsbeginn durch
	a	b	c	
1				
2	nein	nein	?	a
3	nein	ja	?	a
4	ja	ja	?	?
5	ja	ja	nein	c
6	ja	ja	nein	?
7	ja	nein	nein	?
8	ja	ja	nein	a
9	ja	nein	ja	b und c

Bewegung, aber nicht an einem der beiden Enden des Fadens, sondern in seiner Mitte. Der mittlere Teil, der in der Tabelle 5 und Abb. 2 mit c bezeichnet ist, setzte sich selbständig in Bewegung und zwar in der Richtung, die der ganze Faden vor der Verdunkelung hatte (Abb. 2, 5a). Die beiden Enden des Fadens blieben dadurch völlig unbeeinflusst, sie ruhten. Erst

nach mehr als einer vollen Minute begann auch bei ihnen die Bewegung und zwar in umgekehrter Richtung wie vor der Verdunkelung, also auch in entgegengesetzter Richtung wie die Mitte. Während der nächsten drei Reizungen behielt die Mitte ihre Bewegungsrichtung bei, während das Fadenende a jedesmal, das Ende b zweimal seine Richtung änderte. Der Ort des Beginns der Bewegung konnte dabei nicht jedesmal festgestellt werden, in einem Fall lag er am

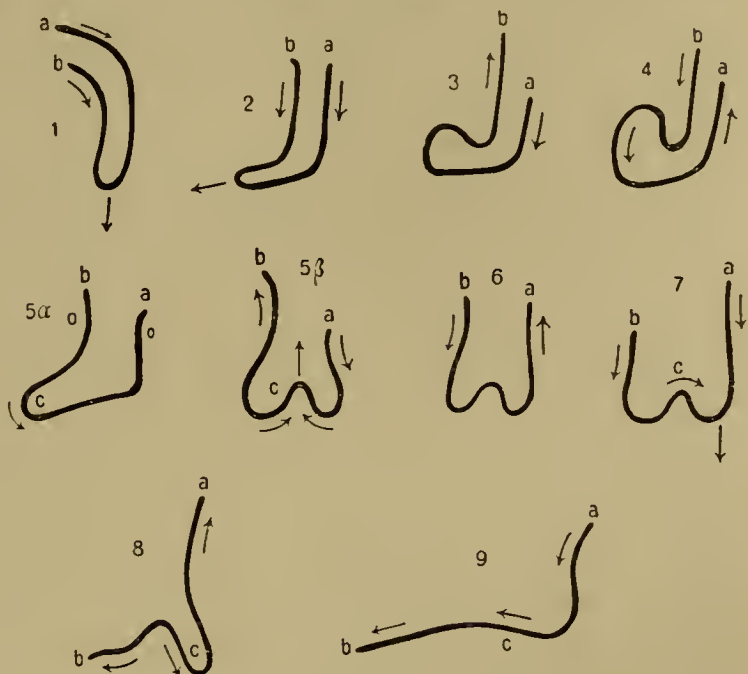


Abb. 2. Schematische Darstellung der Bewegung eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* im Anschluß an Verdunkelungsreize.

Ende a. Nach der neunten Verdunkelung änderte die Mitte des Fadens ihre Richtung und begann ihre Bewegung gleichzeitig mit dem Ende b, das nicht umkehrte, während a später mit Umkehr folgte. Nach Abb. 2, 9 führten jetzt alle 3 Teile die gleiche Bewegung aus.

Drei verschiedene Regionen des Fadens verhielten sich also sowohl bezüglich des Eintritts der Umkehr als des zeitlichen Beginnes der Bewegung verschieden.

Die Schlüsse, die aus der Gesamtheit dieser Beobachtungen zu ziehen sind, sollen erst im allgemeinen Teil besprochen werden.

#### d) Versuche, die Bewegungsweise der Hormogonien künstlich sichtbar zu machen.

Zur besseren Erkenntnis der Bewegung von Oscillarien hat Fechner seine Untersuchungen teils in Burritusche angestellt,



teils — im Anschluß an Correns, Siebold u. a. — das Verhalten kleiner, künstlich auf den Faden aufgetragener Fremdkörperchen beobachtet, welche mit dem Schleim des Fadens verklebt waren.

Eine Wiederholung, derartige Versuche mit Nostoc-Hormogonien, die ich zur näheren Aufklärung ihrer Bewegungsweise anstellte, führten zu keinem Ziel.

In der Burritusche konnte das Vorhandensein von Schleim — den man übrigens bei günstiger Beleuchtung auch gelegentlich in Präparaten ohne Tusche sieht — deutlich festgestellt werden, die Menge des von den relativ dünnen (2,5 bis 3  $\mu$ ) Hormogonien ausgeschiedenen Schleims war aber zu gering, um Gegensätze in den verschiedenen Teilen der Fäden klar hervortreten zu lassen. Die »Körnchenmethode«, für die Fechner eine Aufschwemmung von feinst zerriebenem Indigo benutzte, ergab bei Nostoc deshalb keine Resultate, weil die Indigokörner überhaupt nicht am Schleim hafteten. Verschiedene Variationen, unter anderem auch das Bestreuen mit trockenem Indigopulver waren ebenfalls ergebnislos. Auch andere Farbstoffe und Zigarrenaschepulver klebten nicht.

#### D. Einfluß der Außenbedingungen auf die Geschwindigkeit.

Die Nostoc-Hormogonien kriechen im allgemeinen mit ziemlich gleichmäßiger Geschwindigkeit. Wenigstens sind die Schwankungen nicht so stark, daß sie für das mikroskopierende Auge direkt sichtbar sind. Bei genauer Messung findet man jedoch, daß die Geschwindigkeit stets etwas wechselnd ist, wie aus den weiter unten mitgeteilten Tabellen hervorgeht.

Jedes einzelne Hormogonium macht bezüglich der Geschwindigkeit im Laufe seiner Entwicklung eine gewisse Periode durch. Die eben frei gewordenen Fäden kriechen noch relativ langsam, sie werden allmählich schneller, bewegen sich dann längere Zeit mit maximaler Geschwindigkeit und gehen mit zunehmender Verdickung ihrer Zellen wieder in langsames Tempo über, um schließlich ganz zur Ruhe zu kommen.

Die Kriechgeschwindigkeit wird deutlich beeinflußt durch die Außenbedingungen, von denen die Einwirkung des Lichtes und der Temperatur genauer untersucht wurde.



## a) Einfluß des Lichtes.

Zur Untersuchung des Lichteinflusses auf die Geschwindigkeit der Hormogonien wurden die Mineralsalzagarkulturen auf dem Mikroskoptisch in der gewohnten Weise von unten her beleuchtet. Alle Blenden und Kondensoren wurden entfernt und nicht der Hohl-, sondern der Planspiegel des Beleuchtungsapparates benutzt. Dadurch war eine hinreichend genaue Berechnung der Lichtintensität möglich, welche die auf der Oberfläche des Agars befindlichen Fäden traf. Der Lichtverlust durch den ganz leicht trüben Agar blieb unberücksichtigt, ebenso die Strahlenabsorption durch ein parallelwandiges Kühlgefäß mit Wasser, das stets zwischen Lichtquelle und Mikroskop aufgestellt war. Diese Verluste sind auch gleichgültig, da bei jedem Versuch immer nur die Beobachtungen an der gleichen Kultur bei unveränderter Stellung des Kühlgefäßes benutzt wurden. Selbstverständlich wurde für einen Versuch der gleiche Algenfaden verwendet. Beobachtet wurde mit starker Vergrößerung, wobei die Geschwindigkeit des Fadens an einer Okularskala ( $1 \text{ Teilstrich} = 1,333 \mu$ ) abgelesen wurde.

Die Änderung der Lichtintensität geschah auf zweierlei Weise.

Die Lichtquelle befand sich in einem lichtdichten schwarzen Pappkasten, welcher an einer Seite einen Ausschnitt hatte. Hinter der Öffnung war eine kreisförmige Metallscheibe angebracht, deren vier rechtwinklige Sektoren beweglich waren, so daß in der Scheibe verschieden große Ausschnitte herstellbar waren, durch die das Licht hindurchgehen konnte. Durch einen Elektromotor wurde die Scheibe in Rotation versetzt, so daß sie ungefähr 2000 Umdrehungen in der Minute machte. Nach dem Talbotschen Gesetz kann man durch Verstellung der Ausschnitte in der rotierenden Scheibe verschiedene, genau bestimmbare Lichtintensitäten herstellen.

Diese Methode war nur für mittlere Lichtstärken verwendbar, weil starkkerzige Lampen zu groß waren, um in dem Kasten untergebracht zu werden. Bei ihnen mußte deshalb der Abstand zwischen der Lampe und dem Mikroskop verändert werden, um verschiedene Intensitäten zu erzielen.

Als Lichtquelle dienten eine 80 kerzige Wotan-Centra-Lampe, sowie eine 1250 kerzige Halbwatt-Projektionslampe. Bei beiden

Tabelle 6.

Geschwindigkeit primärer Hormogonien von *Nostoc punctiforme* bei Beleuchtung von verschiedenen Lichtintensitäten.

Licht- intensität M.-K.	Versuch Nr.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
20000								5,1	5,6
16000							6,7		
11834						6,3			6,2
10000									
5000									
2500									
2000					8,9				
1250									
1000	9,6	11,4			9,3				
840				8,8		8,0			
806,2			13,3						
500		10,7			9,5				
250									
201,5			13,9						
190				9,0		8,4		5,7	
125		12,2			10,1				
117							6,8		
100,8			14,4						
62,5		16,0							
44,8			19,8						
34					12,2				
31				10,0		9,0	8,8	7,3	7,4
22,4			25,0						
20	15,2								
17					19,1				
15,6		20,1							
8,9			35,4						
7,8									
5									8,7
3							22,8	9,6	9,5
	R	R	R	R	E	E	E	E	E

Anzahl Sekunden, die zur Zurücklegung eines Weges von 6,665  $\mu$  nötig sind.

Lampen liegt die leuchtende Fläche in einer Ebene und ist relativ klein.

Die Kulturen wurden vor dem Versuche 24 Stunden lang verdunkelt.

Bei einem Vorversuch vor der rotierenden Scheibe brauchte ein Faden bei voller Beleuchtung mit 1000 M.-K. zur Zurücklegung

von 5 Teilstrichen ( $= 6,665 \mu$ ) durchschnittlich<sup>1</sup> 9,6 Sekunden. Das Licht wurde darauf auf  $\frac{1}{50}$ , also 20 M.-K. abgedrosselt, die Geschwindigkeit war jetzt 15,2'' für 5 Teilstriche. (Bei allen folgenden Angaben, wie auch in den Tabellen, wird der Zusatz »für 5 Teilstriche« weggelassen werden; die als Maß für die Geschwindigkeit angegebene Zeit bedeutet aber stets die für Zurücklegung von 5 Teilstrichen erforderliche.)<sup>2</sup> Es war also bei schwächerem Licht die Bewegung des Fadens wesentlich langsamer. Nun wurde ein anderer Faden untersucht, bei dem noch einige Zwischenintensitäten eingeschaltet wurden (Vers. No. 2 der Tabelle 6). Die Anfangsgeschwindigkeit bei 1000 Kerzen betrug 11,4''. Bei Herabsetzung der Lichtstärke auf  $\frac{1}{8}$  (125 M.-K.) war sie 12,2'', die Zeit war also um 0,8'' verlängert; bei Verminderung auf  $\frac{1}{16}$  (62,5 M.-K.) war sie 16,0'', also um weitere 3,8'' verlängert, und bei  $\frac{1}{64}$  Vollicht (15,6 M.-K.) war die Geschwindigkeit um weitere 4,1'' gesunken, so daß die Zeit jetzt 20,1'' betrug. Die Geschwindigkeit des Fadens nahm also nicht proportional der Lichtstärke ab, sondern bei schwachem Lichte rascher als bei starkem.

Das zeigt besonders deutlich der Versuch 3, der in Abb. 3 graphisch dargestellt ist. Auf der Abscisse sind die Lichtintensitäten abgetragen, auf der Ordinate die Sekundenzahl, die zur Zurücklegung von 5 Teilstrichen nötig war. Bei Abfall des Lichtes von 806 auf 201 M.-K., also um  $\frac{3}{4}$ , war die Geschwindigkeit kaum verändert. Sie sank nur von 13,3 auf 13,9''. Bei der nun folgenden Erniedrigung der Lichtstärke um die Hälfte (auf 100 M.-K.) betrug die Abnahme 0,5'', sie ist also schon relativ größer als bei dem stärkeren Licht, aber doch nur mäßig. Nun wurde der Faden bei weiterer Abnahme des Lichtes rasch langsam. Bei 45 M.-K. war seine Geschwindigkeit nur noch 19,8'', die Zeit war also bei weiterem Sinken der Lichtintensität um etwas mehr als die Hälfte um 5,4'' verlängert, bei abermaliger Halbierung der Lichtstärke um 5,2'' auf 25'' und schließlich bei Verminderung des Lichtes um weitere  $\frac{3}{5}$  auf 9 M.-K. sank die Zeit um 10,4'' auf 35,4''. In Prozenten

<sup>1</sup>) D. h. als Mittel aus mindestens 10, meist mehr als 20 Ablesungen.

<sup>2</sup>) Es ist also hier »Geschwindigkeit« nicht im üblichen Sinne gemeint: zurückgelegte Wegstrecke pro Zeiteinheit —, sondern: pro Wegeinheit gebrauchte Zeit.

ausgedrückt verringerte sich die Geschwindigkeit bei Herabsetzung der Intensität um 75% bei starkem Licht (806—201 M.-K.) um nur 4,5%, dagegen bei 59,1% Lichtveränderung bei schwacher Beleuchtung (22—9 M.-K.) um 29,5%. Während der Faden den Intensitätsunterschied zwischen 800 und 200 Kerzen (im Hinblick auf die Geschwindigkeit) kaum zu empfinden schien,

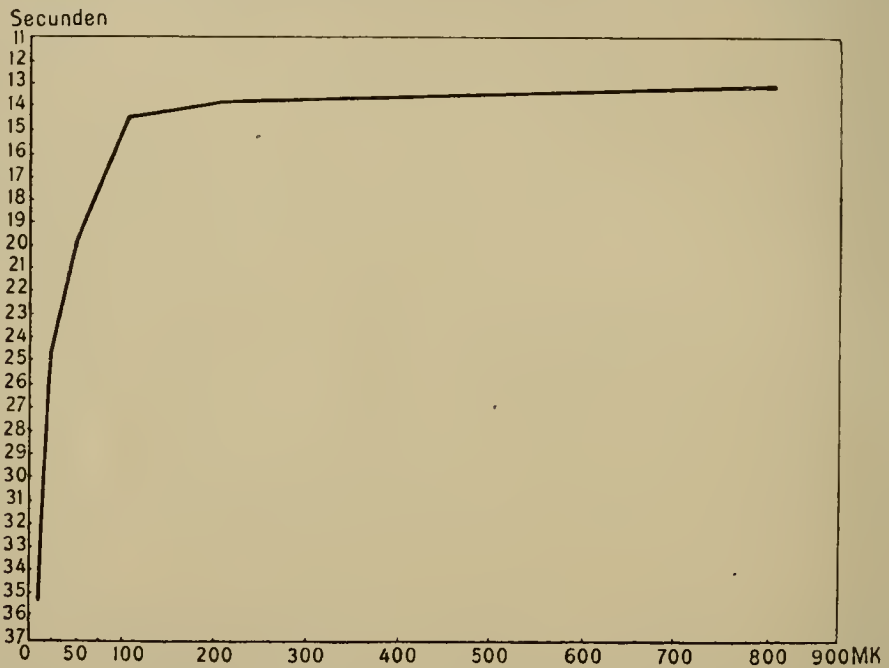


Abb. 3. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei verschiedenen Lichtintensitäten.

wurde er durch den sowohl absolut wie prozentual geringeren Abstand zwischen 22 und 9 Kerzen sehr stark beeinflusst.

Bei noch schwächerem Licht war ebenfalls noch eine starke Verringerung der Geschwindigkeit der Fäden zu beobachten. Versuch 9 ist ein Beispiel dafür. Bei Verminderung der Lichtstärke von 5 auf 3 Kerzen war noch eine deutliche Verlangsamung des an sich rasch kriechenden und wenig empfindlichen Fadens feststellbar. Bei einigen 100 Kerzen würde die schwache Differenz von 2 Kerzen überhaupt nicht mehr bemerkbar sein. Tiefer als 3 Kerzen konnte mit der Lichtintensität nicht herabgegangen werden, weil bei noch schwächerem Licht das Mikroskopieren mit starker Vergrößerung unmöglich ist. Schon bei 3 M.-K. war es für das Auge so anstrengend, daß eine längere Beobachtung ausgeschlossen war.



Bei den bisher besprochenen Versuchen war die größte Lichtintensität 1000 M.-K. Weitere Verstärkung des Lichtes bedingte, wie zu erwarten war, nur sehr langsam ansteigende Geschwindigkeitserhöhung. Bei Versuch 5 stieg durch Verdoppelung der Lichtstärke von 1000 auf 2000 M.-K. die Geschwindigkeit nur um  $0,4'' = 4,4\%$ , während der gleiche Faden bei schwachem Licht bei 100%iger Zunahme des Lichtes von 17 auf 34 M.-K. um  $6,9'' = 56,7\%$  rascher wurde. Noch stärker tritt der geringe Einfluß sehr starken Lichtes in den Versuchen 7 und 8 hervor, in denen die Erhöhung der Lichtstärke von 117 auf 16000 M.-K. (13575%) beziehungsweise von 190 auf 20000 M.-K. (10427%) nur geringe Steigerung der Schnelligkeit der Fäden (nämlich 1,5 bzw. 11,7%) hervorrief (Abb. 4).

Die Versuche wurden nicht in der Weise angestellt, daß mit starkem oder schwachem Licht begonnen wurde und dann in gleichmäßig an- oder absteigender Linie zum stärkeren oder schwächeren Licht fortgeschritten wurde, sondern es wurde völlig regellos irgend eine Intensität herausgegriffen, darauf eine beliebige höhere oder niedrigere gewählt, dann wieder die Schnelligkeit bei der Anfangsintensität nachgeprüft und in ähnlicher Weise weiter, so daß der Versuchsfaden völlig regellos nacheinander den verschiedensten Intensitäten ausgesetzt wurde. Dabei mußte sich dann mit Sicherheit ergeben, daß nicht »autonome« Schnelligkeitsänderungen der Fäden, Erschlaffungen oder ähnliches die gefundenen Beziehungen vortäuschten.

Tabelle 7.

Geschwindigkeit eines primären Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei verschiedenen Lichtintensitäten.

	Lichtintensität			
	3 M.-K.	31 M.-K.	117 M.-K.	16000 M.-K.
Geschwindigkeit		1) 7,9''		
	2) 19,9''	3) 8,2''		
	4) 25,3''	5) 8,5''		6) 7,0''
		8) 7,7''	7) 6,8''	10) 6,7''
		11) 11,4''	9) 6,8''	12) 6,9''
				13) 6,7''
				14) 6,2''
Mittelwert	22,6''	8,8''	6,8''	6,7''

Zum Beleg lasse ich in Tabelle 7 das Protokoll der einzelnen Durchschnittswerte des Versuches 7 folgen. Die erste Beobachtung fand bei 31 M.-K. statt, die zweite bei 19,9 usw. in der Reihenfolge der in jedem Fach oben links angegebenen kleinen Ziffer.

Die Schwankungen in den Einzelwerten sind darauf zurückzuführen, daß die Fäden überhaupt nicht mit vollkommen gleichmäßiger Geschwindigkeit krochen, sondern ihr Tempo dauernd etwas wechselten. Solche Unregelmäßigkeiten waren vor allem bei schwachem Licht sehr groß. Tabelle 8 zeigt das genauer. Sie gibt einen kleinen Teil der Einzelbeobachtungen des Versuches 3 wieder.

Tabelle 8.

Geschwindigkeit eines primären Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei verschieden starkem Licht.

	Lichtintensität 806,2 Mk.-K.	Lichtintensität 22,4 Mk. K.
Anzahl Sekunden für 5 Teilstücke (6,665 p.)	<u>14</u>	21
	<u>14</u>	44
	<u>13</u>	<u>52,5</u>
	12	40,5
	12	35
	12,5	36
	12,5	29
	<u>11</u>	35
	<u>12</u>	29
	12	31
	12	26
	13	29
	<u>14</u>	28
	<u>11</u>	<u>20</u>
	<u>14</u>	<u>26</u>
	12,5	24
	12	30
	Mittel 12,6	Mittel 31,5

Bei intensivem Licht kroch der Faden ziemlich regelmäßig, seine Schnelligkeit schwankte aber immerhin um 27 % des Wertes, Minimum und Maximum (in der Tabelle unterstrichen) traten aber wiederholt innerhalb der zugrunde liegenden Beobachtungszeit auf. Bei schwachem Licht betrug die Schwan-

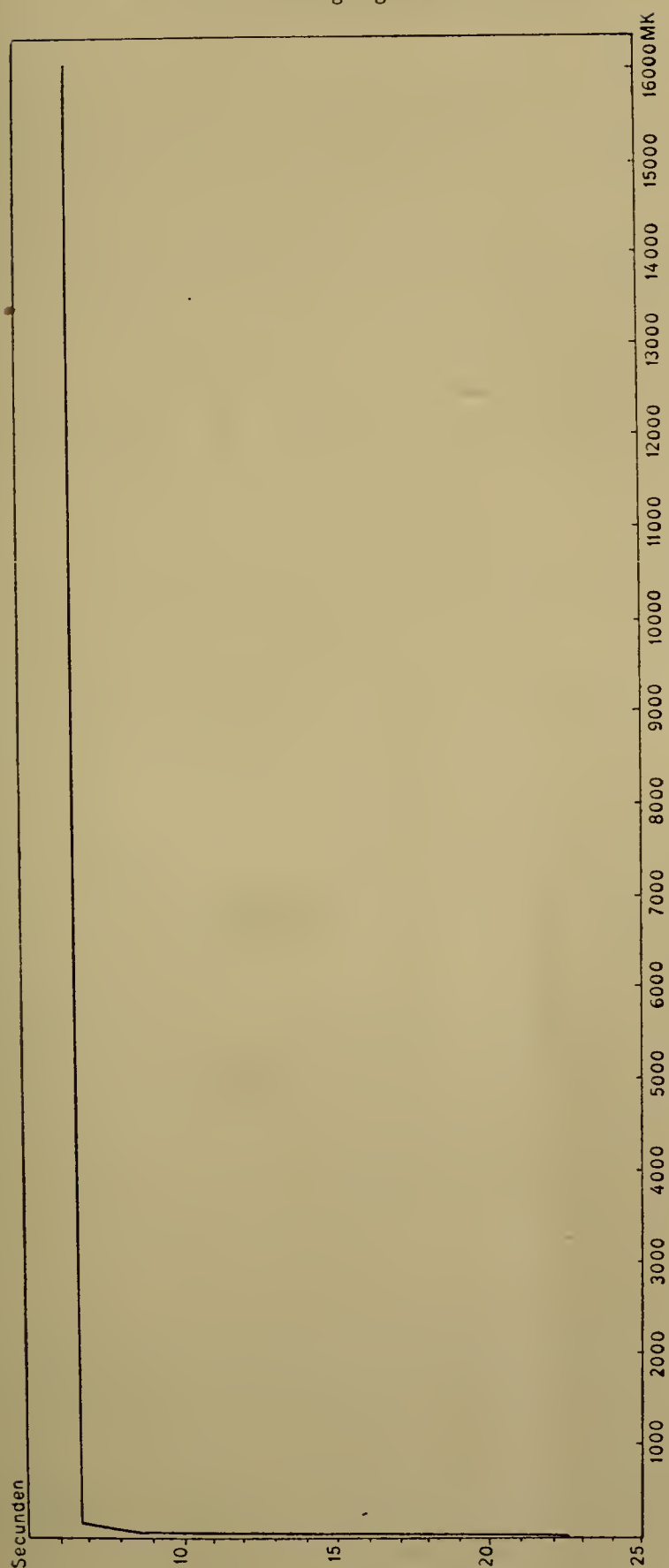


Abb. 4. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei verschiedenen Lichtintensitäten.



kung dagegen 162% des Minimums. Maximum und Minimum stellen nur einmal erreichte Extreme dar. Um bei diesen starken Unterschieden zu brauchbaren Mittelwerten zu gelangen, waren natürlich sehr viele Einzelbeobachtungen nötig. In anfänglicher Unkenntnis dieser Verhältnisse hat sich bei Versuch 2 daher ein zweifellos falscher Wert für die Intensität 500 M.-K. eingeschlichen, der wohl auf zu geringe Anzahl von Einzelmessungen zurückzuführen ist.

Der hier wiedergegebene Einzelauszug stellt gleichzeitig unter allen Versuchen den extremsten der beobachteten Fälle dar. Meistens waren die Schwankungen geringer. Besonders bei hellem Licht liefen die Fäden oft mit fast völlig konstanter Geschwindigkeit, bei geringem Licht waren aber stets mehr oder weniger große Gegensätze in den Augenblickswerten vorhanden.

Die Tabelle 6 zeigt, daß übereinstimmend bei allen Fäden die Kriechgeschwindigkeit bei starkem Licht in geringerem Maße von Intensitätsveränderungen beeinflußt wurde, als bei schwachem Licht. Die einzelnen Fäden waren aber deutlich verschieden empfindlich. Während z. B. der Faden des Versuches 7 bei Verminderung des Lichtes von 16000 auf 3 M.-K. seine Geschwindigkeit um ungefähr das Dreifache des Anfangswertes verringerte, variierte die Schnelligkeit des Fadens im Versuch 9 zwischen 20000 und 3 M.-K. noch nicht einmal um das Doppelte.

Der bisher geschilderte Unterschied in der Schnelligkeit bei starkem und schwachem Licht war überhaupt nicht bei allen Fäden vorhanden. Nur die jungen, primären Hormogonien, die direkt aus Keimlingen entstanden waren, reagierten sicher auf Intensitätsunterschiede, die sekundären oder älteren Hormogonien waren dagegen oft indifferent. Wurden Sporen von *Nostoc punctiforme* aus einer alten Flüssigkeitskultur ausgesät, so bildeten sich in allen beobachteten Fällen empfindliche Hormogonien, wurde dagegen ein Haufen vegetativer Fäden aus einer noch sporenfreien Flüssigkeitskultur ausgeimpft, so krochen daraus in 1 bis 3 Tagen Hormogonien hervor, die größtenteils unempfindlich waren. Nur selten fand ich auch unter letzteren einmal einen Faden, der seine Geschwindigkeit bei Intensitätsänderung wechselte.

Tabelle 9 enthält einige Beispiele solcher Fäden, bei denen eine Beziehung zwischen der Geschwindigkeit der Bewegung und der Intensität der Beleuchtung nicht zu erkennen ist.

Tabelle 9.

Geschwindigkeit sekundärer oder älterer Hormogonien von *Nostoc punctiforme* bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Licht- Intensität	Geschwindigkeit von Faden Nr.			
	1	2	3	4
2222	10,15	12,8	13,0	
800	11,25	17,6		12,0
200				12,3
45	11,19	16,0	12,9	12,0
5	10,6	13,0	13,0	

Oben wurde mitgeteilt, daß die Lichtintensitätsveränderungen bei diesen Versuchen teilweise durch die rotierende Scheibe, teilweise durch Änderung des Abstandes zwischen Lampe und Objekt erreicht wurde. Das Resultat war bei beiden Methoden vollkommen übereinstimmend. In Tabelle 6 ist bei jedem Versuche der Buchstabe E oder R angebracht. E bedeutet, daß die Intensitätsänderung durch Entfernungswechsel zwischen Lampe und Objekt erreicht wurde, während bei den mit R bezeichneten Versuchen das Licht durch Spaltänderung in der rotierenden Scheibe abgeschwächt wurde. Die Gleichartigkeit des Ergebnisses bei den Methoden beweist, daß das Talbotsche Gesetz, das ja ursprünglich für das menschliche Auge aufgestellt (vgl. z. B. Marbe) und dessen Gültigkeit erst für wenige Fälle in der Pflanzenphysiologie nachgewiesen worden ist (Nathansohn und Pringsheim, Plaetzer), für die Lichtperzeption der *Nostoc*-Hormogonien zutrifft.

#### b) Einfluß der Temperatur.

Bei der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Bewegungsgeschwindigkeit der *Nostoc*-Hormogonien bot die Methodik einige Schwierigkeiten. Ein heizbarer Objektisch stand mir nicht zur Verfügung, er wäre außerdem wohl kaum von besonderem Nutzen gewesen, da es sich nicht um die Erwärmung eines Objektträgerpräparates, sondern um ganze Kul-

turen handelte. Erwärmen der Schälchen im Thermostaten und rasche Beobachtung außerhalb desselben war natürlich auch nicht anwendbar, weil dabei eine zu schnelle Änderung der Temperatur eintritt. Vielmehr mußte das ganze Mikroskop mit der darauf stehenden Kultur gleichzeitig die gewünschte Temperatur haben. Das wurde durch 2 verschiedene Methoden erreicht.

Zwei Tische wurden so nahe aneinander geschoben, daß sich zwischen ihnen ein Spalt befand, der so breit war, daß gerade noch ein sicheres Aufstellen des Mikroskopstatives auf den beiden Tischkanten über dem Spalt möglich war. Unter dem Spalt befand sich ein transportabler elektrischer Heizapparat, wie er zur Erwärmung von Wohnräumen benutzt wird. Als Lichtquelle diente ein mit einem vorgeschalteten Gasdruckregulator versehener Auerbrenner, dessen Wärmestrahlen durch ein Kühlgefäß absorbiert wurden. Der Abstand zwischen Lampe und Kultur betrug stets 70 cm. Wenn der elektrische Heizapparat eingeschaltet wurde, stieg die warme Luft in die Höhe und erwärmte langsam das Mikroskop mitsamt der auf seinem Objektisch stehenden Kulturschale. Die Messung der Temperatur in der Kultur selbst wäre aus vielerlei Gründen schwierig auszuführen gewesen, ich bediente mich deshalb dafür eines Kontrollgefäßes, das Wasser enthielt und neben der Kultur auf dem Objektisch stand. Das Kontrollgefäß hatte gleiche Größe wie die Kulturschale. Ich arbeitete bei diesen Versuchen stets mit der kleinsten Zylinderblende, um zu verhindern, daß durch die Blendenöffnung eine stärkere Erwärmung in dem Kulturgefäß stattfand, als in dem ohne eine solche Öffnung direkt auf dem Objektisch stehenden Kontrollgefäß. Es ließ sich auf diese Weise innerhalb 1 bis  $1\frac{1}{2}$  Stunden bequem eine Steigerung von Zimmertemperatur bis etwa  $33^{\circ}\text{C}$  erreichen. Darüber hinaus versagte die Heizung aber. Die ganze Versuchsanordnung bot natürlich überhaupt nur eine relativ grobe Kontrollmöglichkeit.

Ich baute deshalb bei anderen Versuchen das ganze Mikroskop in einen kleinen Thermostaten ein. Dafür benutzte ich einen würfelförmigen Blechkasten von 16 cm äußerer Seitenlänge. Der Kasten war oben offen und besaß an der Vorderseite einen



Ausschnitt von 8 mal 10 cm. Der Ausschnitt konnte durch 2 hintereinanderliegende Glasscheiben, die ungefähr 1 cm weit voneinander entfernt waren, verschlossen werden. Der ganze Kasten war doppelwandig, der Hohlraum zwischen den Wänden konnte mit Wasser gefüllt werden. Sein Innenraum war gerade so groß, daß das Stativ eines Mikroskopes darin stehen konnte. Der obere Teil des Mikroskoptubus mit der Mikrometerschraube ragte aus dem Kasten heraus. Der oben offene Thermostat wurde mit kräftiger Pappe verschlossen, die so zugeschnitten war, daß sie sich dem Mikroskopstativ und dem Blechkasten überall möglichst fest anschloß. Durch zwei Löcher im Pappdeckel waren Thermometer gesteckt, von denen eines die Lufttemperatur im Kasten, das andere die Temperatur in dem bereits bei der vorigen Methodik erwähnten auf dem Objektisch stehenden Kontrollgefäß anzeigte.

In diesem Apparat konnte die Temperatur beliebig hoch gehalten werden; es war auch die Erzeugung von Kälte durch Eiswasser möglich. Da während eines Versuches die Temperatur im Thermostaten durch Anheizen stets variiert wurde, beschlugen die verschiedenen darin befindlichen Teile mit Wasserdampf. Die sich daraus ergebende Störung wurde dadurch wirkungslos gemacht, daß die Linse des Mikroskopes, das Deckglas auf der Kultur, der Spiegel und die Verschlussscheiben des Kastens mit einer sehr dünnen Glyzerinschicht überzogen wurden. Anfangs beobachtete ich mit Wasserimmersion, wodurch ja auch das in erster Linie störend wirkende Beschlagen von Deckglas und Linse verhindert wird, es stellte sich aber heraus, daß dabei bei extremen Versuchstemperaturen zu viel Kälte bzw. Wärme durch den Tubus gerade auf die beobachtete Stelle in der Kultur geleitet wird, und die Temperaturverhältnisse dort dann nicht denen im Kontrollgefäß entsprechen.

Diese Methode hat nun den sehr großen Nachteil, daß ein einmal eingestelltes Präparat nicht mehr verschoben werden kann, ohne daß man den Deckel des Kastens öffnet und damit die Temperatur im Thermostaten ändert. Da die Hormogonien aber fortwährend aus dem Gesichtsfeld herauskriechen, würde der ganze Apparat unbrauchbar gewesen sein, wenn nicht die schon oben erwähnten »Drehfäden« in den Kulturen vorkämen.

Bei Versuchen über den Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit hatte ich mich überzeugt, daß die »Drehfäden« und die geraden gleichartig reagieren, sie boten deshalb ein sehr bequemes Objekt für die Temperaturversuche. Natürlich konnten die Wegmessungen bei ihnen nicht in  $\mu$  ausgedrückt werden, sondern es ließ sich stets nur die Dauer für eine volle Umdrehung des Kreises feststellen.

Die nach beiden Methoden ausgeführten Versuche gaben übereinstimmende Resultate.

Bei den ersten Versuchen begnügte ich mich mit Temperaturvariationen zwischen Zimmertemperatur und etwas über  $30^{\circ}\text{C}$ .

Der als No I wiedergegebene Versuch begann bei einer Temperatur von  $28,5^{\circ}\text{C}$ . Es wurde 10 mal hintereinander die Zeit abgelesen, die der Faden brauchte, um 5 Teilstriche der Okularskala ( $1,666\ \mu$ )<sup>1</sup> zurückzulegen. Als Mittel ergaben sich  $5,5''$ . Da die Heizung angestellt war, war die Temperatur 5 Minuten später auf  $29,5^{\circ}\text{C}$  gestiegen, die Geschwindigkeit war jetzt  $5,1''$  (vgl. Tabelle 10). Sie hatte sich also mit steigender Temperatur vergrößert. Nun wurde die Heizung abgestellt und nach 35 Minuten bei einer Temperatur von  $23,5^{\circ}\text{C}$  die Geschwindigkeit  $8,7''$  gefunden. Verringerung der Temperatur bedingte also bedeutende Verlangsamung der Kriechgeschwindigkeit. Bei weiterer Abkühlung ergab sich nach 32 Minuten der Wert  $10,9''$  bei  $20,4^{\circ}\text{C}$ . Jetzt wurde wieder geheizt. Nach 27 Minuten war die Temperatur auf  $26,4^{\circ}\text{C}$  gestiegen, die Geschwindigkeit betrug  $6,7''$  und nach weiteren 17 Minuten war sie bei  $29,5^{\circ}\text{C}$   $5,9''$ . Nun wurde die Geschwindigkeit bei fortgesetzter Temperatursteigerung aber nicht mehr wesentlich größer, denn nach 12 Minuten war sie bei  $30,5^{\circ}\text{C}$   $6,3''$  und nach abermals 40 Minuten bei  $31,6^{\circ}\text{C}$   $5,7''$ . Nach Abstellung der Heizung trat in 50 Minuten Abkühlung auf  $23,1^{\circ}\text{C}$  ein, die Geschwindigkeit sank dabei wieder auf  $7,8''$ .

Es ergibt sich also eine Beschleunigung des Fadens mit steigender Temperatur (Tabelle 10).

<sup>1</sup>) Bei allen Temperaturversuchen wurde ein anderes Mikroskop benutzt, als zu den anderen Versuchen. Ein Teilstrich der Okularskala ist bei allen Temperaturversuchen  $1,666\ \mu$ , bei allen übrigen  $1,33\ \mu$ .

Tabelle 10.

## Temperaturversuch I.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturen zwischen 20 und 30°C.

Temperatur	Geschwindigkeit <sup>1</sup>	Beobachtungs- folge
20,4	10,9	4
23,1	7,8	9
23,5	8,7	3
26,4	6,7	5
28,5	5,5	1
29,5	5,1	2
29,5	5,9	6
30,5	6,3	7
31,6	5,7	8

Bei einer Temperaturerhöhung um ungefähr 10° C war die Geschwindigkeit des Hormogoniums ungefähr verdoppelt.

Entsprechend war das Ergebnis weiterer Versuche, von denen hier nur noch einer in Form der Tabelle 11 erwähnt sein

Tabelle 11.

## Temperaturversuch II.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturen zwischen 20 und 30°C.

Temperatur	Geschwindigkeit <sup>2</sup>
18,5	3' 0''
20,2	2' 50''
21,0	2' 37''
21,75	2' 40''
22,5	2' 19''
23,0	2' 21''
24,8	2' 16''
25,1	2' 04''
28,0	1' 49''
28,3	1' 47''
28,7	1' 46''
29,2	1' 53''

<sup>1</sup>) Anzahl Sekunden für 5 Teilstriche (8,33  $\mu$ ).

<sup>2</sup>) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

möge. Er wurde im Gegensatz zu Versuch I nicht mit einem gerade kriechenden Faden über der elektrischen Heizung, sondern mit einem »Drehfaden« im Thermostat gemacht. Der Versuch dauerte bei rasch steigender Temperatur 59 Minuten.

Den gleichen Anstieg der Geschwindigkeit bei Temperaturerhöhung findet man auch zwischen 10 und 20° C. Das zeigt Versuch III (Tabelle 12).

Der Faden befand sich bei Zimmertemperatur (18,5° C) im ungeheizten Thermostaten und brauchte für die Zurücklegung einer vollen Kreisbahn 2' 08''. Im Laufe von 2 Stunden wurde die Temperatur durch Eiswasser im Kontrollgefäß auf 10,6° erniedrigt. Dadurch ging die Umlaufszeit auf 4' 07'' herauf. Als darauf der Thermostat angeheizt wurde, stieg die Temperatur innerhalb 10 Minuten auf 11,0° C, und die Geschwindigkeit, die vorher in stetigem Fallen begriffen war, stieg sofort auf 3' 58''.

Tabelle 12.

## Temperaturversuch III.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturen zwischen 10 und 20° C.

Temperatur	Geschwindigkeit <sup>1</sup>
18,5	2' 08''
16,75	2' 39''
16,0	2' 45''
15,5	2' 50''
14,5	3' 12''
13,5	3' 24''
11,25	3' 50''
11,0	4' 00''
10,8	4' 04''
10,6	4' 07''

Die graphische Darstellung in Abb. 5 zeigt, wie außerordentlich regelmäßig die Abnahme der Geschwindigkeit stattfand. Das Temperaturintervall von 10° bedingt auch hier wieder ungefähre Verdoppelung der Geschwindigkeit.

Je niedriger die Temperatur war, desto geringer wurde die Geschwindigkeit. In Versuch IV (Tabelle 13) wurde das Ver-

<sup>1</sup>) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.



halten eines Hormogoniums zwischen 0 und 10° C geprüft. Die Umlaufgeschwindigkeit des Fadens betrug bei 20° C 3'30'', im mit Kältemischung auf nahe an 0° abgekühlten Thermostaten war sie 83'50''.

Die Zurücklegung der Kreisbahn dauerte also fast 1½ Stunden. Während dieser Zeit war die Temperatur nun allerdings nicht konstant. Sie sank von 3,1 auf 0,2° C und ging dann wieder auf 2,5° C in die Höhe. Im Mittel war die Temperatur also 1 bis 2° C. Bei dieser äußerst langsamen Bewegung konnte natürlich für Zwischenwerte der Temperatur nicht immer ein ganzer Kreisumlauf abgewartet werden, es wurde die Zeit für das Durchkriechen kürzerer Teile der Kreisbahn bestimmt, welche an unregelmäßig über das Deckglas verteilten Staubteilchen

gemessen werden konnten. Auf diese Weise wurden 3 verschieden lange Kreisstücke festgelegt, die der Faden während einer Volldrehung durchlief. Bei dem nächsten Durchlaufen der Kreisbahn wurden die 3 Wege natürlich wieder zurückgelegt, so daß also die Geschwindigkeit auf den einzelnen Wegen bei verschiedener Temperatur abgelesen werden konnte. Das Resultat ist in Tabelle 13 und Abb. 6 (für Weg 3) enthalten. Die Temperaturangaben sind in diesem Fall nur Mittelwerte zwischen der Temperatur am Anfang und am Ende des Weges.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, ist hervorzuheben, daß bis ungefähr 5° C der Geschwindigkeitsabfall normal war. Bei tieferer Temperatur, besonders unterhalb 3° C, trat dann eine sehr starke Verlangsamung ein, die um ein Vielfaches die vorhergehende zwischen 10 und 5° C übertrifft. Zu vollkommenem Stillstand kam die Bewegung aber auch bei 0,6° C noch nicht,



Abb. 5. Geschwindigkeitssteigerung eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturerhöhung von 10 auf 20° C.

Tabelle 13.

## Temperaturversuch IV.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme*  
bei Temperaturen zwischen 0 und 10°C.

Weg 1		Weg 2		Weg 3	
Temperatur	Geschwindigkeit	Temperatur	Geschwindigkeit	Temperatur	Geschwindigkeit
11,5°	4' 20''	9,4°	3' 30''	8,0°	1' 15''
5,5°	7' 20''	4,5°	5' 45''	3,2°	4' 10''
0,6	33' 25''	2,5°	21' 40''	1,1°	28' 35''

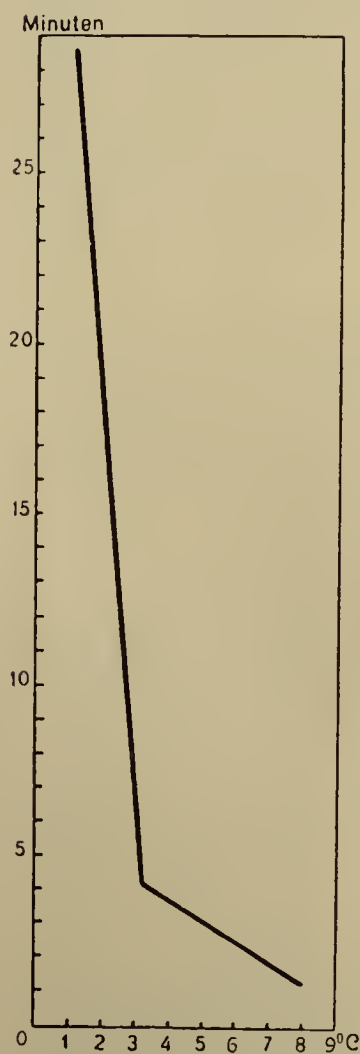


Abb. 6. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturen zwischen 0 und 10°C.

sie war nur äußerst langsam. Bei nachträglicher Erhöhung der Temperatur auf 20° C wurde wieder die vorher bei dieser Temperatur beobachtete Geschwindigkeit festgestellt. Während der Temperatursteigerung zeigte die niedrige Temperatur eine Nachwirkung. Die Verzögerung in der Bewegung hielt längere Zeit auch noch bei der allmählich höher werdenden Temperatur an, erst nach ungefähr einer Stunde wurde die Geschwindigkeit wieder normal.

Die Beschleunigung der Bewegung, die in den bisher mitgeteilten Versuchen bei Erhöhung der Temperatur zu beobachten war, schritt von ungefähr 30° C aufwärts nicht mehr im selben Maße fort.

In Versuch V (Tabelle 14) wurde die Temperatur im Thermostaten langsam von Zimmertemperatur aus gesteigert. Die Geschwindigkeit des beobachteten Hormogoniums stieg normal bis 27° C. Dann trat — ebenso wie es bei den Versuchen I und II bei der Temperatur um 30° C herum

Tabelle 14.  
Temperaturversuch V.  
Geschwindigkeit eines Hormogoniums von Nostoc  
punctiforme bei Temperaturen über  $30^{\circ}\text{C}$ .

Temperatur	Geschwindigkeit <sup>1</sup>
$20,5^{\circ}$	99
$21,75^{\circ}$	94
$22,0^{\circ}$	90,5
$24,5^{\circ}$	83
	79,5
$27,0^{\circ}$	62
$27,5^{\circ}$	61
$32,5^{\circ}$	60
	59
	63
$35,75^{\circ}$	70
	78
	77
$37,25^{\circ}$	82
	112
$39,5^{\circ}$	121
$40,75^{\circ}$	140
$42,0^{\circ}$	199
$43,4^{\circ}$	250
$44,1^{\circ}$	+ <sup>2</sup>

der Fall war — eine Verringerung in der Beschleunigung ein. Bei  $27^{\circ}\text{C}$  war die Umlaufszeit für eine Kreisbahn  $62''$ , bei  $27,5^{\circ}\text{C}$  erst  $61''$ , während zu erwarten wäre, daß sie unter  $60''$  läge, und bei der nächsten Beobachtung bei  $32,5^{\circ}\text{C}$  war sie fast gar nicht kleiner geworden, sondern betrug  $60''$ . Nun schwankte sie etwas hin und her, ohne eine weitere Steigerung zu erfahren. Bei  $35,75^{\circ}\text{C}$  war eine deutliche Verlangsamung feststellbar, die anfangs allmählich, später rasch zunahm. Bei  $43,4^{\circ}$  war der Faden schon fast unbeweglich — er brauchte für einen Umlauf  $250''$  — und bei  $44,1^{\circ}$  war er ganz zur Ruhe gekommen.

In Abb. 7 ist dieses Verhalten graphisch dargestellt.

<sup>1</sup>) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

<sup>2</sup>) Wärmestarre.

Eine Steigerung der Temperatur über  $30^{\circ}\text{C}$  hinaus bewirkt also keine Beschleunigung der Bewegung. Das Optimum liegt bei ungefähr  $30^{\circ}\text{C}$ , führt aber nicht sofort über zu einer Verringerung der Geschwindigkeit, die in gleichem Maße sich ab-



Abb. 7. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* zwischen 20 und  $45^{\circ}\text{C}$ .

spielt, wie die Beschleunigung unterhalb  $30^{\circ}\text{C}$ , sondern die Temperatursteigerung bleibt zunächst ohne wesentlichen Einfluß auf die Geschwindigkeit. Erst bei ungefähr  $35^{\circ}\text{C}$  wird die Verlangsamung deutlich und führt innerhalb weniger als  $10^0$  zum vollkommenen Stillstand der Bewegung.

Dieser Zustand ist irreparabel. Sofortige Abkühlung der Kultur führte — auch in anderen Versuchen — nicht zur Wiederaufnahme der Bewegung. Deshalb waren die Fäden aber nicht abgestorben, sondern wuchsen später ganz normal weiter

und bildeten sich an dem Orte, an dem sie liegen geblieben waren, zu Kolonien aus.

Einzelbeobachtungen innerhalb bestimmter Temperaturgruppen wurden mit gleichem Erfolg noch mehr ausgeführt als wiedergegeben sind. Zum Schluß soll nur noch ein Versuch (VI) mitgeteilt werden, bei dem die Temperaturskala von  $10^{\circ}\text{C}$  aufwärts bis zur Wärmestarre am gleichen Hormogonium überprüft wurde.

Der Versuch ist in Tabelle 15 zusammengestellt. Das



Tabelle 15.

## Temperaturversuch VI.

Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* bei Temperaturen zwischen 10 und 45°C.

Zeit	Temperatur		Geschwindigkeit <sup>1</sup>
	des Wassers	der Luft	
3 h 26'	19,5 <sup>0</sup>	19,5 <sup>0</sup>	234
3 h 54'	12,8 <sup>0</sup>		415
4 h 05'	<u>10,5<sup>0</sup></u>	7,5 <sup>0</sup>	<u>492</u>
5 h 22'	21,6	25,0	162
5 h 32'	24,1	28,5	138
5 h 59'	29,0	33,5	85
6 h 04'	<u>30,6</u>	35,25	<u>84</u>
6 h 08'	31,4	36,0	94
6 h 10'	31,75	36,25	89
6 h 12'	32,25	36,9	90
6 h 15'	32,75	37,4	92
6 h 16'	33,15	37,75	88
6 h 18'	33,4	38,1	90
6 h 28'	35,8	40,8	86
6 h 30'	36,2	41,1	89
6 h 36'	<u>37,8</u>	43,0	<u>91</u>
6 h 45'	41,5	45,2	130
6 h 48'	<u>41,8</u>	46,2	<u>200</u>
6 h 59'	<u>42,5</u>	47,5	<u>+<sup>2</sup></u>

Protokoll ist etwas ausführlicher gehalten als die bisherigen; neben der Stundenzahl der Beobachtungen ist nicht nur — wie es bisher der Fall war — die Temperatur des Wassers im Kontrollgefäß, sondern auch die der Luft unmittelbar neben der Kultur angegeben. Man sieht, daß da ein Unterschied um mehrere Grad besteht, und zwar ist zu Anfang des Versuches, als die Temperatur durch Eiswasser im Thermostat von Zimmerwärme bis etwa 10° C sank, die Lufttemperatur, wie zu erwarten ist, niedriger als die des Wassers, später, bei steigender Temperatur ist es umgekehrt. Das kann nicht ohne Folge für die Temperatur im Versuchsgefäß sein. Der beobachtete Algenfaden lag auf der Agaroberfläche, durch ein Deckgläschen von

<sup>1</sup>) Umlaufszeit für eine volle Kreisbahn.

<sup>2</sup>) Wärmestarre.

der Luft getrennt. Er wird daher etwas früher als die gesamte Agarmasse, also auch etwas früher als das Wasser im Kontrollgefäß, die Lufttemperatur angenommen haben. Seine Temperatur dürfte daher ungefähr in der Mitte zwischen der Lufttemperatur und der gleichzeitig abgelesenen Wassertemperatur liegen. Das hat natürlich nur geringe Bedeutung, weil ja die Regelmäßigkeit in der Temperatursteigerung dadurch nicht beeinflusst wird. Nur der absolute Temperaturwert, also die scharfe Lage des Optimums und des Maximums (das Minimum wurde in den Versuchen nicht bestimmt), wird dadurch um einige Grade verschoben.

Die genaue Kenntnis der Lage dieser Punkte ist aber ziemlich gleichgültig, weil sie bei den einzelnen Fäden individuell verschieden ist. Ich konnte einmal gleichzeitig im selben Gesichtsfeld zwei kreisende Hormogonien beobachten. Die Außenbedingungen waren also wohl für beide Fäden völlig gleich, trotzdem trat bei dem einen die Verlangsamung hinter dem Optimum bei  $36^{\circ}\text{C}$  ein, das Maximum war bei ihm mit  $42^{\circ}\text{C}$  erreicht, während der andere noch bei  $41^{\circ}\text{C}$  mit optimaler Geschwindigkeit kroch und erst bei  $45^{\circ}\text{C}$  zur Ruhe kam.

Der Vollständigkeit halber ist trotzdem in Abb. 8 sowohl die Geschwindigkeitskurve bei alleiniger Berücksichtigung der Lufttemperatur als auch der Wassertemperatur eingetragen. Die wahre Temperaturkurve wird ungefähr in der Mitte zwischen beiden liegen.

Der Verlauf der Geschwindigkeit ist der erwartete. Durch Senkung der Temperatur von Zimmerwärme um ungefähr  $10^{\circ}\text{C}$  trat Verlangsamung der Geschwindigkeit auf ungefähr den doppelten Wert ein, bei der folgenden Temperaturerhöhung wurde der Faden wieder rascher, die Geschwindigkeit stieg mit je  $10^{\circ}$  Temperaturerhöhung auf das Doppelte bis bei ungefähr  $30^{\circ}$  die Grenze der Steigerung auftrat. Die Beschleunigung von 29 auf  $30,6^{\circ}$  war schon gering, bei  $30,6^{\circ}$  wurde dann auch der kürzeste Wert des ganzen Versuches abgelesen. Hier liegt das Optimum, das sich aber bis ungefähr  $37^{\circ}\text{C}$  ausdehnte. Die Geschwindigkeit war zwar im ganzen geringer als bei  $30,6^{\circ}\text{C}$ , aber die Differenz — der im einzelnen schwankenden Werte — von der Schnelligkeit bei  $30,6^{\circ}$  war nur unbedeutend. Von

37,8° aufwärts fand dann eine deutliche Verlangsamung der Bewegung statt, die oberhalb 40° außerordentlich rasch zum Maximum führte. Bei 41,5° war die Geschwindigkeit des Fadens noch größer als bei 24° C, bereits bei 42,5° hatte Wärmerstarre der Bewegung dagegen ein Ende gesetzt.

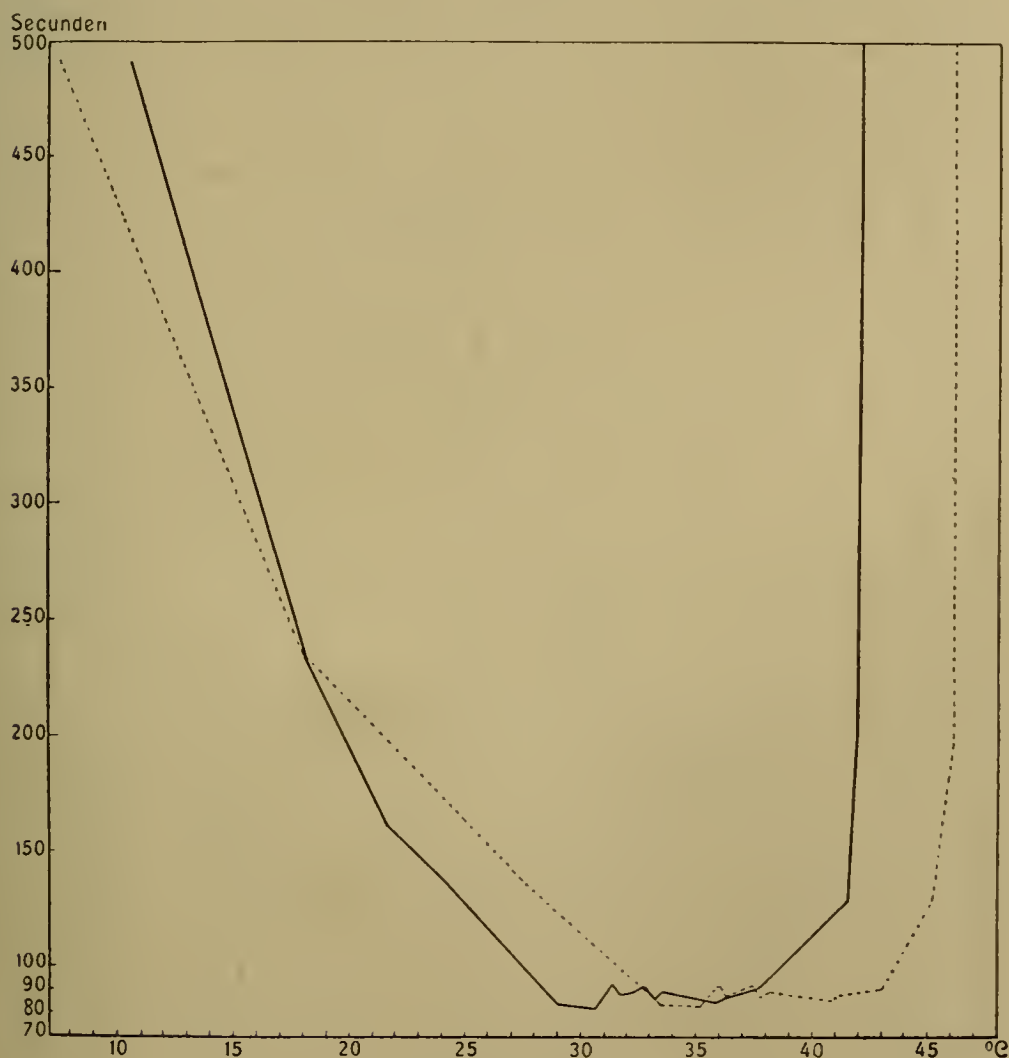


Abb. 8. Geschwindigkeit eines Hormogoniums von *Nostoc punctiforme* zwischen 10 und 45° C. Die ausgezogene Linie bezieht sich auf die Temperatur im Kontrollgefäß, die gestrichelte auf die gleichzeitig in der Luft des Thermostaten herrschende Temperatur.

Ob das rasche Aufhören der Bewegung auf die augenblickliche Einwirkung der Temperatur von 42° C zurückzuführen ist, oder ob man es der Nachwirkung der bereits länger ertragenen etwas tieferen Temperatur zuzuschreiben hat, ist durch

Tabelle 16.

Werte des Quotienten  $Q_{10}$  bei verschiedener Temperatur.

Temperatur	Versuch Nr.					
	I	II	III	IV	V	VI
0						
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						
16						
17						
18						
19						
20						
21						
22						
23						
24						
25						
26						
27						
28						
29						
30						
31						
32						
33						
34						
35						
36						
37						
38						
39						
40						
41						
42						
43						
44						
45						



diesen Versuch nicht entschieden. Die Frage scheint mir auch nicht von prinzipieller Bedeutung zu sein.

Die Bewegungsgeschwindigkeit der Nostoc-Hormogonien folgt also unter dem Einfluß der Temperatur dem »van't Hoff'schen Gesetz«, der »RGT-Regel« von Aristides Kanitz (S. 9).

Nach der Kanitzschen Formel  $Q_{10} = 10 \frac{10 (\log k_2 - \log k_1)}{t_2 - t_1}$

wurde der Quotient für die Erhöhung der Geschwindigkeit in bezug auf die Temperatur für die einzelnen Versuche berechnet.  $t_2 - t_1$  bedeutet in der Formel das Temperaturintervall, für welches der Quotient aufgestellt werden soll,  $k_2$  und  $k_1$  sind die zugehörigen Geschwindigkeitswerte. In Tabelle 16 sind die  $Q_{10}$ -werte zusammengestellt.

Der Quotient hat zwischen ungefähr 10 und 30° C etwa den Wert 2. Unterhalb 10° ist er etwas größer, um in der Nähe des Gefrierpunktes außerordentlich stark in die Höhe zu schnellen. Im Maximum beträgt er zwischen 1 und 3° C 977. Zwischen ungefähr 28 und ungefähr 36° C bedingt die nur unbedeutende Veränderung der Geschwindigkeit der Fäden, daß  $Q_{10}$  hier fast auf 1 sinkt. In der Nähe von 40° C werden die Fäden langsamer,  $Q_{10}$  steigt infolgedessen jedoch nicht so stark wie in der Nähe des Minimums der Bewegung und wird dann rasch  $\infty$ . Nur in Versuch VI ist es gelungen, eine noch berechenbare Ablesung direkt vor dem Eintritt der Wärmestarre zu machen. Dort hatte  $Q_{10}$  zwischen 37,8 und 41,5° C den Wert 2,6 und steigt nun enorm in die Höhe, zwischen 41,5 und 41,8 ist der Quotient 172 500.

## Allgemeines.

### A. Die „pendelnde“ Bewegung der Keimfäden.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich, daß die jungen Keimfäden von Nostocaceen zur Ausführung von bisher noch nicht beschriebenen Bewegungen befähigt sind. Die Reichweite derselben erstreckt sich auf sehr engbegrenzten Raum in der nächsten Nähe der Keimungsstelle. Die Fäden kriechen ein kurzes Stück aus der Sporenhülle hervor, werden

langsam, bleiben ganz liegen und gleiten nach einer gewissen Ruhezeit mit einem deutlichen Ruck wieder in die Sporenhülle zurück. Keimlinge von erst 2 Zellen Länge sah ich schon diese Bewegung ausführen. Der Weg, den die Fäden dabei zurücklegen, wird mit zunehmendem Alter immer länger. Sie kriechen schließlich auch auf dem Rückweg nicht mehr in die Sporenhülle hinein, sondern schieben sich seitlich an ihr vorbei. Stets kriechen sie aber nur eine beschränkte Zeit in einer Richtung und bewegen sich dann auf der selben Bahn wieder rückwärts.

Die Umkehr der Bewegung wird sicher oft durch die Sporenhülle, in welche der Faden hineinkriecht, veranlaßt. Die Hülle wirkt dann als mechanisches Hemmnis. Einerseits sind nun aber die Fäden befähigt, die Sporenhülle eine Strecke weit vor sich herzuschieben und andererseits findet die Umkehr in der Hälfte der Fälle an einer Stelle der Kriechbahn statt, wo keine direkt sichtbaren Gründe zur Umkehr vorliegen. Einen Hinweis auf eine der mutmaßlichen Ursachen zur Umkehr an solchen Orten gibt eine Beobachtung an älteren, frei kriechenden Hormogonien. Geraten diese aus irgendwelchen Gründen einmal in eine Kreisbahn, so halten sie diese inne, auch wenn sie später Gelegenheit haben, wieder in anderer Richtung zu kriechen. Das ist, wie ich schon früher dargelegt habe (1917. S. 21), darauf zurückzuführen, daß die Fäden beim Kriechen Schleim absondern, und daß sie in der von ihnen selbst gebildeten Schleimstraße augenscheinlich günstigere Bewegungsbedingungen finden, als außerhalb derselben. Das gleiche muß auch bei den jungen Keimfäden der Fall sein und wird mit dazu beitragen, sie zu veranlassen, am Ende ihrer bisherigen Kriechbahn umzukehren und das noch nicht beschleimte Substrat zu meiden. Bei jedem Vorstoß auf das noch unbekrochene Gebiet wird dieses aber ein kurzes Stück mit Schleim bedeckt, so daß der Faden also das nächste Mal schon eine etwas längere Bahn zur Verfügung hat. Das dürfte mit einer der Hauptgründe dafür sein, daß die Kriechweite der Keimfäden mit zunehmendem Alter immer größer wird.

Wenn ältere Fäden nicht in die Sporenhülle zurückkriechen, sondern sich neben ihr bewegen, so liegt der Grund dafür

wohl ebenfalls in dem Schleim, der bei der dauernden Ausscheidung durch den Faden die leere Sporenhülle schließlich so stark ausfüllt, daß das Fadenende nicht mehr in sie eindringen kann, sondern neben sie rutscht.

Die Umkehr der Bewegung findet jedoch nicht stets erst am Ende des möglichen Weges statt, sondern oft schon früher, die Schleimverhältnisse können also nicht allein die Umkehr herbeiführen, sondern es müssen auch noch andere Faktoren mitwirken.

### B. Die freie Bewegung der Hormogonien.

Wenn die Keimlinge eine größere Länge erreicht haben, (meistens mehrere Dutzend Zellen) verschwindet unter normalen Bedingungen die häufige Umkehr und macht einem freien Fortkriechen Platz. Bei den so entstandenen Hormogonien muß die Behinderung, welche das unbekrochene Substrat der Bewegung der Keimlinge bietet, nicht mehr vorhanden sein. Eine mit der größeren Zellenzahl wahrscheinlich verbundene stärkere Schleimausscheidung kann jedoch nicht der allein maßgebende Grund für die Aufgabe der »Pendelbewegung« sein. Denn nur 2 Zellen lange Bruchstücke eines Hormogoniums kriechen ebenfalls ohne Richtungswechsel, und die jungen Keimlinge sind durch einseitig gerichteten Lichtreiz auch schon sehr frühzeitig zur Bewegung ohne Umkehr zu veranlassen. »Autonome« Ursachen scheinen danach für die häufige Umkehr eine Rolle zu spielen.

Vollkommen fehlen die Umkehrungen ohne äußeren Anlaß allerdings auch den frei kriechenden Hormogonien nicht, sie sind bei ihnen nur sehr viel seltener und nur unter bestimmten Bedingungen zu beobachten. In den günstigsten Entwicklungs- und Bewegungsstadien unter optimalen Außenbedingungen kann man tagelang einen Faden verfolgen und sich überzeugen, daß keine Änderung in der Bewegungsrichtung stattfindet. Hohes Alter fördert dagegen die Umkehr — ähnlich wie bei Fechners Oscillarien, — unverkennbar. Der Richtungswechsel ohne nachweislichen äußeren Anlaß tritt bei alten und ganz jungen Fäden am häufigsten auf. Darin kann man ein Zeichen dafür



erblicken, daß vielleicht die innere Organisation der Pflanze in den betreffenden Entwicklungszuständen nicht straff genug ist, um die verschiedenen Bewegungsbestrebungen zu beherrschen. Es überwiegt bald die eine, bald die andere, während in den Fäden im günstigen Alter die einseitig gerichtete Bewegung dominiert und entgegengesetzte Kräfte unterdrückt werden. Für diese Annahme spricht auch die Beobachtung, daß die Umkehrungen sich unter ungünstigen Außenbedingungen vermehren. Die Anschauung, daß es sich dabei — z. B. unter supra-beziehungsweise infraoptimaler Beleuchtung — um »Suchbewegungen« handele, wie sie Jennings und Oltmanns für phototaktische Algen unter ähnlichen Bedingungen annehmen, ist natürlich nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Exakte Beweise dafür oder dagegen sind aus meinen Versuchen nicht zu ziehen, im allgemeinen dürfte aber die scheinbare »Autonomie« im Richtungswechsel auf den noch nicht erreichten oder auch überschrittenen Höhepunkt der Entwicklung des Zusammenarbeitens der inneren Kräfte in der Pflanze, beziehungsweise eine Störung dieses Gleichgewichtes durch ungünstige Außenbedingungen zurückzuführen sein.

Abgesehen von den nicht auf eine deutliche Ursache zurückführbaren Umkehrungen wird Richtungswechsel bei den Hormogonien durch Einwirkung von Außenreizen hervorgerufen. Als solche wurden mechanische Hemmung und plötzliche Veränderung in den Beleuchtungsverhältnissen erkannt. Letztere wirken nach den Beobachtungen von Engelmann (III), Jennings, Buder (I und II), Oltmanns und Anderen ja auch auf andere frei bewegliche Organismen als Reiz zur Umkehr. Während bei den von diesen Autoren untersuchten Objekten wie Flagellaten, verschiedene Algenschwärmer, Volvox, Chloronium, Schwefelbakterien usw. aber stets, wie es auch wohl das zu erwartende ist, die ganze Pflanze einheitlich reagiert, kommen bei den Nostoc-Hormogonien Teilreaktionen vor. Nicht stets, aber häufig, sieht man, daß nur eine gewisse Anzahl von Zellen eines Fadens auf den Reiz durch Umkehr antwortet, die anderen kriechen in unveränderter Richtung weiter. Sogar in drei verschiedenen Regionen eines Hormogonimus konnten selbständige Bewegungsbestrebungen auftreten, wobei der zeit-



liche Beginn des Sichtbarwerdens der Reaktion an den einzelnen Stellen ebenfalls individuell verschieden war.

Ein Nostoc-Hormogonium stellt also keinen Organismus dar, der unter allen Umständen auf gemeinsames Zusammenarbeiten aller Zellen eingerichtet ist, sondern einzelne Teile verfügen über eine weitgehende Selbständigkeit.

### C. Die Mechanik der Bewegung.

Obgleich die Bewegung der Nostocaceen-Hormogonien bereits im Jahre 1803 durch Vaucher bekannt wurde und seitdem von einer — allerdings nicht sehr großen — Zahl von Forschern beobachtet worden ist (vgl. die Zusammenstellung bei Brand, S. 53), wurde über die Mechanik ihrer Bewegung bisher nichts bekannt. Dagegen liegt über die Bewegung einer anderen Cyanophyceenfamilie, die Oscillaren, eine reiche Literatur vor, die mit der verdienstvollen Arbeit Fechners, in der auch die ältere Literatur verarbeitet ist, abschließt.

Zwischen der Bewegung der Nostocaceen und der der Oscillarien besteht bekanntlich (vgl. z. B. Lemmermann, S. 17) ein durchgreifender Unterschied darin, daß die Oscillarien sich bei der Vorwärtsbewegung stets um ihre Längsachse drehen, also spiralg vorwärts schrauben, während den Nostocaceen diese Drehung fehlt. Trotzdem führe ich die Bewegungsmechanik bei beiden auf das gleiche Prinzip zurück.

Fechner kommt zu dem Schluß, daß die Bewegung der Oscillarien durch die Verquellung eines vom Faden ausgeschiedenen Schleimes zustande kommt. Die Mechanik der Bewegung stellt er sich folgendermaßen vor: Der am Ende eines jeden Fadens nach innen abgeschiedene Schleim ist stark quellbar und anisotrop. Die Hauptachse seines Quellungsellipsoids bildet mit der Längsachse des Fadens einen spitzen Winkel, und zwar sowohl in der Radial- wie in der Tangentialebene. Beim Aufquellen muß daher der Schleim, soweit er eine feste Grundlage und genügend Widerstand am Faden findet, diesen in der Richtung seiner Längsachse unter gleichzeitiger Rotation um dieselbe in Bewegung setzen.

Auch bei den Nostocaceen findet die Bewegung durch die

Verquellung eines von dem Faden ausgeschiedenen Schleimes statt. Die Lage der Hauptquellungsachse des Schleims muß aber bei *Nostoc* eine andere sein als bei den *Oscillarien*. Da die *Nostocaceen* nicht rotieren, muß bei ihnen die die Drehung hervorruufende Komponente bei der Schleimquellung fehlen. Die Hauptquellungsachse kann also nur in der Radialebene des Fadens mit seiner Längsachse einen Winkel bilden, während ihre Richtung in der Tangentialebene mit der Längsachse des Fadens zusammenfällt. Dann muß bei eintretender Quellung der Faden ohne Drehung vorwärts geschoben werden.

Auf gewisse morphologische Erscheinungen, welche die Annahme solcher Quellungsrichtungen stützen, hat Fechner (S. 348) aufmerksam gemacht und auch auf die diesbezügliche Beobachtung Fischers (S. 8) hingewiesen. Auch Klebs Feststellungen (S. 392) über radiale Strahlungen in der Gallerte von *Sphaerozyga* sind in diesem Zusammenhang zu nennen.

Ein weiterer Unterschied zwischen *Oscillarien* und *Nostocaceen* besteht in der Angriffsweise der bewegenden Kraft. Dieselbe ist nach Fechner bei den *Oscillarien* hauptsächlich auf das jeweilige Vorderende des Fadens lokalisiert, die Spitze zieht den Faden also gewissermaßen vorwärts. Anders bei den *Nostocaceen* hormogonien. Bei ihnen kann die Hauptkraft nicht auf die vorankriechende Spitze des Fadens beschränkt sein, weil die Fäden, wenn sie auf ein Hindernis stoßen, sich zusammenschieben und seitlich ausbeulen. Es muß also entweder lediglich, oder doch wenigstens neben einer Zugwirkung, ein Schieben vom hinteren Teil des Fadens vorliegen. Zum gleichen Schluß führt die Beobachtung, daß bei entgegengesetzter Bewegung in den Fadenenden ein Zusammenschieben des Fadens und Ausbeulen in der Mitte stattfindet, das schließlich zur parallelen Nebeneinanderlagerung der Fadenhälften führt, wobei die Mitte des Fadens zur vorankriechenden Spitze wird. Hier ist eine Zugwirkung von der Spitze aus völlig ausgeschlossen. Bei *Oscillarien* kommen ähnliche Bildungen vor, die aber ganz andere mechanische Ursachen haben. Wenn dort die Fadenhälften in verschiedener Richtung reagieren, können dafür nach Fechners Darstellung (S. 319 ff. und S. 337 ff.) nur an beiden Enden gleichzeitig wirkende Zugkräfte in Be-

tracht kommen. Durch die Quellungsrichtung des Schleimes wird der Faden am Vorderende in Rotation versetzt und vorwärts getrieben. Wenn der gleiche Vorgang gleichzeitig auch am entgegengesetzten Ende stattfindet, rotiert dieses Ende in entgegengesetzter Richtung wie das andere. Dadurch findet ein zopfiges Aufdrehen des Fadens, von der Mitte beginnend, statt. Trotz einer an beiden Enden herrschenden Zugkraft muß durch die Aufdrehung eine Rückwärtsbewegung der Enden gegen die Mitte stattfinden unter Voranschieben der Fadenmitte.

Bei *Nostoc* kommt ein zopfiges Aufdrehen niemals vor, weil die Fäden durch den Schleim nicht in Rotation versetzt werden. Wenn eine Bewegung von den Enden gegen die Mitte bei ihnen eintritt, kann man sie nicht mit einer Zugwirkung von den Enden erklären, sondern muß eine Druckwirkung annehmen.

#### D. Der Ort der Schleimausscheidung und die Umkehr der Bewegung.

Die einseitig gerichtete Vorwärtsbewegung der Fäden wurde im vorigen Abschnitt durch eine Druckwirkung des verquellenden Schleimes erklärt. Wie haben wir aber das Zustandekommen der Umkehr aufzufassen? Bei den *Oscillarien* ist der Richtungswechsel nach Fechners Beobachtungen leicht vorstellbar. Dort findet an beiden Enden eines Fadens eine nach innen — also entgegengesetzt — gerichtete Schleimabsonderung statt. Durch Betätigung derselben am einen Ende und Einschränkung oder völligen Stillstand der Abscheidung am anderen kommt die einseitig gerichtete Bewegung zustande. Einschränkung der Absonderung am bisherigen Vorderende und gleichzeitige Verstärkung an dem bis jetzt hinteren Teil muß natürlich zur Umkehr führen.

Zu diesem Resultat kommt Fechner durch künstliche Sichtbarmachung der Schleimbewegung mittels Indigoteilchen und Tuschelösung. Gleiche Versuche führte ich an *Nostoc-Hormogonien* aus, sie schlugen aber fehl. Jedoch auch ohne diese Hilfsmittel läßt sich aus dem vorliegenden Beobachtungsmaterial der Schluß ziehen, daß die Schleimausscheidung bei den *Nostoc-Hormogonien* nicht auf die Enden der Fäden beschränkt sein kann



Das zeigen folgende Tatsachen:

1. Es steht fest, daß bei der Bewegung ein Druck von dem hinteren Fadenteil auf den vorderen ausgeübt wird. Das Verhalten der Fäden (sowohl Keimlinge wie Hormogonien) bei mechanischer Hemmung der Spitze zeigt das. Dieser Druck kann sicher nicht nur von den Zellen am hinteren Ende allein ausgeübt werden, denn ein gerades Vorwärtskriechen der leicht verbiegbaren Fäden ist unmöglich ohne gleichzeitige aktive Bewegung seines vorderen Teils.

2. Abgesehen von den Enden sind bestimmt auch andere Punkte eines Fadens zu gerichteter Schleimausscheidung fähig. Das beweist die gleichzeitige, verschieden gerichtete Bewegung an mehreren Stellen eines Fadens.

3. Bereits ein Komplex von nur 2 Zellen ist in der Lage vollständig selbständig die Umkehrreaktion auszuführen. Das ist ohne weiteres ersichtlich aus dem Verhalten von Fadenbruchstücken, die von einem längeren Faden abgerissen sind.

Auf Grund dieser Tatsachen darf man sich mit einer gewissen Berechtigung vorstellen, daß überhaupt jede Zelle eines Fadenverbandes an der aktiven Bewegung teilnimmt, und daß sie auch fähig ist, die Richtung der Bewegung umzuschalten.

Dabei ist es nicht nötig, daß die Schleimausscheidung immer unter allen Umständen durch alle Zellen gleichzeitig stattfindet, sie kann zeitweilig an den Enden stärker sein als in der Mitte oder umgekehrt, oder es kann die Ausscheidung an einem Ende über die am anderen überwiegen, ohne daß dadurch die Reaktionsfähigkeit beeinträchtigt wird.

Die Umkehr der Fäden käme also nicht durch Übertragung der Bewegung von einem Ende des Fadens zum antagonistisch wirkenden anderen zustande, sondern durch Umschaltung der Bewegung in jeder einzelnen Zelle.

Wie nun allerdings in der Zelle die Umkehr der Bewegung bewerkstelligt wird, bleibt unaufgeklärt. Ob die Zelle aktiv der Schleimausscheidung eine andere Richtung zu geben vermag, so daß die Angriffsrichtung der Hauptquellungsachse des Schleims geändert wird, ob sie über die Ausscheidung von zwei verschiedenen Schleimen verfügt, deren Quellungsrichtung ent-



gegengesetzt ist, oder was sie sonst noch für Mittel zur Verfügung hat, das ist einstweilen noch vollkommen unklar.

Auf die gleiche Schwierigkeit stößt übrigens auch die Fechnersche Theorie über die Bewegung bei den Oscillarien. Durch die Lage der antagonistisch wirkenden Schleimausscheidung an den beiden Enden des Fadens scheinen die Verhältnisse bei ihnen einfacher zu sein. Tatsächlich tritt aber auch bei den Oscillarien in gewissen Zeitpunkten der Entwicklung die gleiche Schwierigkeit auf. Nach Zerreißen eines Fadens sind die Teilstücke wieder reaktionsfähig, die Schleimausscheidungszellen müssen sich also aus den mittleren Zellen des ursprünglichen Fadens neu ausgebildet haben. Und zwar so, daß an den entgegengesetzten Enden auch entgegengesetztgerichtete Schleimverquellung herrscht. Wenn Fechner (S. 348) »vielleicht schon besonders dazu prädestinierte« Zellen annimmt, so ist er damit der Lösung der Frage natürlich noch nicht wesentlich näher gekommen, denn es bleibt dadurch noch unerklärt, welche Faktoren es bewirken, daß die Hauptquellungsachse des Schleims die erforderliche Richtung erhält. Außerdem geht aber auch aus Fechners Versuch No. XXX, 3 vom 13. XI. 1914 (S. 339) — wenn ich ihn recht verstehe — hervor, daß die Drehungsrichtung des Schleims an den Enden des Fadens umschlagen kann. Fechner schreibt: »Ein langsam positiv kriechender Faden zeigte an seiner ganzen vorderen Hälfte eine Schraubenbewegung der Körnchen von links oben nach rechts unten. Während der Faden seine positive Bewegung fortsetzte, bemerkte ich am hinteren Ende jetzt ein Körnchen, welches gleichfalls von links nach rechts drehte. Ganz plötzlich kehrte es aber um und bewegte sich in einer Schraubenlinie von rechts unten nach links oben. Zugleich bewegte sich der ganze Faden rasch negativ. An der positiven Seite sah ich nun eine Bewegung der Körnchen von rechts nach links, welche aber kurz darauf wieder in eine Schraubenbewegung von links oben nach rechts unten überging...« Auch bei Oscillarien kommt also eine Veränderung in der Quellungsrichtung des Schleims auf eng begrenzten Gebieten vor. Das legt die Vermutung nahe, daß also auch bei ihnen wenigstens unter Umständen die Zellen fähig sind, verschieden

gerichtete Schleimverquellung zu erzeugen. Die Erklärung des Zustandekommens der Umkehr stößt also bei den Oscillarien auf dieselben Schwierigkeiten wie bei den Nostoc-Hormogonien. Bei beiden Organismen steckt im Zustandekommen der Quellungsrichtung des Schleims ein noch ungeöstes Problem.

Über die Entstehung des Schleimes bei den Nostoc-Hormogonien läßt sich vorläufig nichts Sicheres angeben. Es besteht die Möglichkeit, daß er durch eine Metamorphose aus der Zellwand hervorgeht, oder daß er von dem Protoplasma aus dem Inneren der Zelle durch die Membran hindurch nach außen abgeschieden wird. Der zweite Typus ist nach Klebs bei den Algen ziemlich häufig, ob er auch bei Spaltalgen vorkommt, ist jedoch unsicher (S. 393). Correns (S. 140) nimmt es zwar vermutungsweise an, nach Strasburger (II, S. 190) ist es dagegen nicht unwahrscheinlich, daß bei manchen Cyanophyceen Gallerte durch Umwandlung der Zellhaut gebildet wird. Bei Oscillarien beobachtete Fechner (S. 348) mit dem Polarisationsmikroskop gleiche Erscheinungen am Schleim wie an der Zellwand und hält deshalb den einen für aus der anderen hervorgegangen. Ob der gleiche Ursprung auch bei den Nostocaceen anzunehmen ist, bleibt unentschieden. Nach Klebs kommt bei den Schizophyten eine Reihe von Verschiedenheiten im Verhalten der Gallerte vor, so daß auch die Entstehung des Schleims bei den verschiedenen Vertretern nicht auf die gleiche Ursache zurückgeführt zu werden braucht. Die ganze Physiologie der Bewegungserscheinungen bei den Nostocaceen (vgl. S. 56 ff.) scheint mir mehr für eine direkte Mitwirkung des Protoplasmas an der Bildung des Schleimes als für einen Metamorphoseprozeß der Membran zu sprechen. Die Eigenschaft der Anisotropie ist ja allerdings ohne weiteres verständlich, wenn man sich den Schleim als ein Produkt der Membran vorstellt, es bietet aber keine Schwierigkeit, auch einen vom Protoplasma direkt gebildeten Stoff mit gleichen Eigenschaften ausgerüstet zu denken. Auch die Möglichkeit des Durchtritts des Schleims aus dem Zellinneren durch die Membran ist nicht unvorstellbar. Correns (S. 140) hat für diesen Zweck gewisse Struktureigentümlichkeiten in den Membranen von Oscillaria

vermutungsweise als Tüpfel gedeutet. Dieser Anschauung ist jedoch von Kolkwitz (S. 465) widersprochen worden, dem dagegen die Membranen der Oscillarien »entsprechend der Struktur in bezug auf Permeabilität inhomogen zu sein« scheinen. Wie dem auch sei, selbst bei einer völlig homogenen Membran bleibt ein gleichmäßiger Durchtritt eines Stoffes aus dem Zellinneren immer noch möglich.

### E. Einfluß von Temperatur und Licht auf die Geschwindigkeit der Bewegung.

Die Geschwindigkeit der Bewegung der Nostoc-Hormogonien wird stark beeinflußt von der herrschenden Temperatur und Lichtintensität.

Bei Erhöhung der Temperatur um  $10^{\circ}$  C wird die Geschwindigkeit ungefähr verdoppelt. Das van't Hoff'sche Gesetz hat also für die Bewegung der Nostoc-Hormogonien Gültigkeit. Das trifft zu innerhalb der ungefähren Temperaturgrenzen  $5^{\circ}$  bis  $30^{\circ}$  C über Null. Unter  $5^{\circ}$  C ist die Bewegung wesentlich langsamer als nach dem Gesetz zu erwarten ist. Der nach der Kanitzschen RGT-Regel (Kanitz, S. 9) berechnete Temperaturquotient  $Q_{10}$  ist hier nicht wie zwischen 5 und  $30^{\circ}$  ungefähr 2, sondern größer. Er steigt in einem Maße, wie es bei anderen Erscheinungen, für welche die Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel Gültigkeit hat, wohl nur selten beobachtet worden ist. Wenigstens sind in der Kanitzschen Zusammenstellung keine Werte über 600 vorhanden, während  $Q_{10}$  bei den hier zugrunde liegenden Versuchen in der Nähe des Nullpunktes bis fast 1000 steigt, ohne daß die Bewegung im Anschluß daran aufhörte. Das Optimum für die Bewegung liegt bei ungefähr  $30^{\circ}$  C, hat also eine ähnliche Lage, wie das für die Bewegung von Algenschwärmern, das nach Strasburger (I, S. 62) zwischen  $30$ — $40^{\circ}$  C liegt. Es führt nicht rasch zum Maximum, sondern weitere Temperatursteigerung bis ungefähr zur Mitte der 30er Grade übt nur einen unbedeutenden Einfluß auf die Geschwindigkeit aus. Sie schwankt innerhalb dieser Grenzen etwas auf und ab und wird im ganzen allmählich etwas langsamer. Der Abfall ist jedoch so gering, daß man die



ganze Zone zwischen  $30^{\circ}$  und  $35^{\circ}$  C als Optimum bezeichnen darf. Darauf nimmt die Geschwindigkeit stärker ab, aber ebenfalls nur relativ langsam. Erst oberhalb  $40^{\circ}$  C tritt sehr plötzlich Wärmestarre ein.

Ähnliches Verhalten ist ja bereits für eine Reihe von Lebensvorgängen auf tierischem und pflanzlichem Gebiet konstatiert worden, die von Kanitz neuerdings zusammengestellt worden sind. Daß die Bewegungsgeschwindigkeit von Pflanzen sich mit der Temperatur dem van't Hoff'schen Gesetz entsprechend verändert, wurde bisher jedoch nur für einen einzigen Fall — und auch dort nur in beschränktem Umfang nachgewiesen. Nach Vouk (S. 669 ff.) kriechen die Plasmodien des Myxomyceten *Didymium nigripes* bei  $25^{\circ}$  mit der doppelten bis dreifachen Geschwindigkeit als bei  $15^{\circ}$ . Der Bewegungsvorgang bei den Myxomycetenplasmodien ist aber eine direkte Folge der Protoplasmaströmung und steht daher mit der Bewegung der Nostocaceen in gar keinem Zusammenhang, so daß in der vorliegenden Untersuchung zum erstenmal die Gültigkeit des van't Hoff'schen Gesetzes für eine nicht auf Protoplasmaströmung beruhende pflanzliche Ortsbewegung erwiesen ist.

Das Licht fördert ebenfalls die Bewegung. Bei schwachem Licht ist die Geschwindigkeit geringer als bei starkem — ein Vorgang, den Oltmanns (S. 314) an *Volvox* und Nienburg an Oscillarien (S. 186) ebenfalls konstatieren konnte. Nach den Nienburg'schen Untersuchungen waren allerdings viel größere Differenzen zu erwarten, als tatsächlich bei *Nostoc* beobachtet wurden. Die *Nostoc*-Hormogonien scheinen demnach unempfindlicher gegen Lichtintensitätsschwankungen zu sein, als die Oscillarien — vielleicht erklärt sich der Unterschied aber auch dadurch, daß die von Nienburg verwendeten Pauspapierabblendungen stärker wirkten, als aus seiner Darstellung hervorgeht, oder daß er mit schwachem Licht arbeitete, bei dem auch bei *Nostoc* die Wirkung ziemlich intensiv ist. Da nähere Angaben bei Nienburg fehlen, kann dieser — an sich ja nicht sehr wesentliche — Punkt nicht entschieden werden.

Die Versuche über den Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit wurden innerhalb der Grenzen 3 und 20 000



Meterkerzen ausgeführt. Weitere Steigerung der Lichtstärke war mir einstweilen in Ermangelung einer geeigneten Lichtquelle nicht möglich. Eine Prüfung der Geschwindigkeit bei noch hellerem Licht wäre jedoch erwünscht im Hinblick auf die Möglichkeit, daß dann die Geschwindigkeit wieder abnehmen könnte. Infolge der Tatsache, daß die Geschwindigkeitssteigerung bei intensivem Licht geringer ist als bei schwachem, ist dafür eine gewisse Wahrscheinlichkeit vorhanden. Auch die durch Famintzin zuerst beobachtete und zuletzt von Pieper wieder bestätigte Eigenschaft von Cyanophyceen (Oscillarien), sowohl schwaches wie sehr starkes Licht zu fliehen und sich am Orte »optimaler« Lichtintensität zu sammeln, legt die Vermutung nahe, daß auch in bezug auf die Geschwindigkeit ein Lichtoptimum besteht, in welchem die Bewegung am raschesten ist. Bei weiteren Untersuchungen würde sich dann vielleicht auch für die Geschwindigkeit der Bewegung ein Lichtminimum, Maximum und Optimum nachweisen lassen.

Einstweilen kennen wir keinen dieser Punkte. Auch das Lichtminimum nicht. Während nach Oltmanns eine Reihe von Algen im Dunkeln ruhen, ist es mir zweifelhaft, ob bei den Nostochormogonien das Fehlen von Licht immer zur vollkommenen Unbeweglichkeit führt. Schon Famintzin fand, daß Oscillarien im Dunkeln sehr schwach kriechen, und ich selbst sah auch stets in bis 24 Stunden verdunkelt gewesenen Kulturen mit Nostoc-Hormogonien, mindestens nach einigem Suchen, langsam bewegliche Fäden. Auch bei viele Wochen währender Aufzucht von Kulturen auf organischen Substraten unter vollkommenem Lichtabschluß war aus der Verteilung der frisch aus Hormogonien entstandenen Kolonien stets ein — wenn auch nur geringes — Ausschwärmen der Hormogonien ersichtlich. Zugegeben muß allerdings werden, daß diese Bewegungen im Dunkeln ganz außerordentlich schwach gegenüber denen im Licht sind, und daß die Bewegung auch immer nur bei einer ganz geringen Zahl von Fäden zu beobachten ist.

Eine genau formulierbare, gesetzmäßige Beziehung zwischen der Zunahme der Geschwindigkeit und der Lichtintensität ist bei Nostoc einstweilen noch nicht zu erkennen. Sicher ist, daß bei schwachem Licht eine Verstärkung der Lichtintensität viel

intensiver beschleunigend wirkt, als bei starkem Licht. In einem bestimmten Fall (Versuch 9) bewirkte z. B. die Vermehrung der Intensität von 3 auf 5 Kerzen eine Erhöhung der Geschwindigkeit von 9,5 auf 8,7'' für den Weg von  $6,665 \mu$ . Der Faden legte also in 1'' 0,60 beziehungsweise  $0,78 \mu$  zurück. Würde die Vermehrung der Lichtintensität um 2 Kerzen stets eine ebenso starke Steigerung der Geschwindigkeit bewirken, so würde der Faden bei 20000 Kerzen in 1'' fast 2 mm zurücklegen, eine für einen kriechenden Mikroorganismus fabelhafte Geschwindigkeit. Die tatsächlich erreichte Geschwindigkeit bei 20000 Kerzen betrug aber nur  $1,19 \mu$ , also noch nicht einmal das doppelte von der Geschwindigkeit bei schwachem Licht. In anderen Fällen war die Steigerung der Geschwindigkeit bei geringer Lichtintensität nicht so extrem, stets war aber der Einfluß des Lichtes unterhalb etwa 100 Kerzen ziemlich erheblich, oberhalb davon jedoch nur außerordentlich gering.

Die Gültigkeit des van't Hoff'schen Gesetzes regt zur Diskussion der Frage an, ob der ganze Bewegungsvorgang nicht als ein rein chemisch-physikalischer Prozeß aufzufassen sei. Nach der in vorliegender Arbeit angenommenen Anschauung tritt bei den Cyanophyceen ein Verquellen der Schleimmassen ein, welche den Faden umgeben, und dadurch wird der Faden mechanisch vorwärtsgeschoben. Die Bewegung kommt also durch Wasseraufnahme, einen rein physikalischen Vorgang zustande. Daß dazu das Leben der Cyanophyceen nicht immer nötig ist, zeigen die Beobachtungen Lemmermanns (S. 18), der an Herbarmaterial von *Phormidium innundatum*, das sicher tot war, feststellte, daß die Fäden aus den Scheiden schnellten, als er sie in Wasser brachte.

Zum Verständnis der Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Temperatur kann man annehmen, daß bei der Bewegung der Nostoc-Hormogonien die Verquellung des Schleims mit steigender Temperatur immer stärker wird und dadurch eine immer weiter gehende Erhöhung der Geschwindigkeit eintritt. Der zur Verquellung gelangende Schleim muß aber stets ersetzt werden, und diesen Ersatz haben die lebenden Zellen zu leisten. Die Bewegung muß daher an der allgemeinen Temperaturgrenze der meisten Lebensvorgänge zum Stillstand

kommen. Während also der eine Prozeß, die Verquellung, dauernd fortschreitet mit Temperatursteigerung, ist das bei dem das Material dafür liefernden Vorgang nur begrenzt der Fall. Schon bei etwas unter  $30^{\circ}$  C macht sich die Wärme für die Lebensvorgänge unangenehm geltend — es ist das der Punkt, der für viele Prozesse das Optimum darstellt (vgl. Kanitz, Pfeffer, S. 78) — sie erfahren keine weitere Steigerung mehr, ohne jedoch schon eine starke Verzögerung zu erfahren. Da die Verquellung noch an Geschwindigkeit zunimmt, so halten sich beide Prozesse eine Zeitlang ungefähr die Wage, die Geschwindigkeit der Bewegung bleibt fast konstant. Erst bei stärkerer Schädigung der Lebensprozesse gewinnt die Verzögerung der Schleimausscheidung die Oberhand, und allmählich wird die Geschwindigkeit immer geringer, bis sie, wenn die Schleimausscheidung aufhört, ziemlich plötzlich zum Stillstand kommt.

Während sich in der Nähe des Maximums also die beiden Prozesse der Schleimbildung und der Quellung entgegenwirken und dadurch ein breites Optimum mit ziemlich plötzlich eintretendem Maximum hervorrufen, werden die beiden antagonistischen Vorgänge in der Gegend des Minimums im gleichen Sinne von der Temperatur beeinflußt. Die niedrige Temperatur verlangsamt sowohl die Abwicklung der Lebensprozesse wie die der Verquellung. Das muß dazu führen, daß die Verzögerung der Bewegungsgeschwindigkeit bei tiefer Temperatur größere Werte erreicht vor Eintritt der Kältestarre als vor der Wärmestarre. Die in Tabelle 16 wiedergegebenen Werte für  $Q_{10}$  stimmen mit dieser Folgerung überein.

Diese Darlegungen sollen nur einen Versuch zu einer Erklärung darstellen, welche Faktoren vielleicht den Verlauf der Reaktionsgeschwindigkeitstemperaturkurve beeinflussen. Vielleicht kommen die Verhältnisse auch in ganz anderer Weise zustande. Abgesehen von manchen anderen Erscheinungen der Pflanzenphysiologie, die Kanitz zusammengestellt hat, bei denen analoge Zustände herrschen, ohne daß man ohne weiteres die Wirkung zweier antagonistischer Faktoren hinzuziehen könnte, spricht auch die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Hormogonienbewegung vom Lichte dafür, daß den physikalischen



Quellungsvorgängen keine direkt ausschlaggebende Mitwirkung für das Zustandekommen der Geschwindigkeit zukommt.

Die Geschwindigkeit der Bewegung steigt nicht proportional der Lichtstärke, sondern hängt bei schwachen Lichtintensitäten in viel höherem Maße von einer Intensitätsveränderung ab, als bei starkem Licht. Der Einfluß des Lichtes auf die Bewegung kann also nicht als ein einfacher photochemischer Prozeß gedeutet werden, da bei einem solchen im allgemeinen die Reaktionsgeschwindigkeit proportional der auffallenden Lichtintensität ist (Weigert 1912).

Daß die Beziehungen zwischen Lichtstärke und Kriechgeschwindigkeit komplizierter Natur sind, zeigt auch sehr klar die Tatsache, daß es Fäden gibt, die zwar normal beweglich sind, aber gar keinen Einfluß der Lichtintensität auf die Geschwindigkeit der Bewegung erkennen lassen.

Für das Zustandekommen der Bewegung der Nostoc-Hormogonien kommen demnach nebeneinander zwei Prozesse in Betracht, ein mechanischer — die Quellung des Schleims, und ein komplizierter physiologischer — die Ausscheidung des Schleimes durch die lebende Zelle.

#### F. Der Ort der Reizaufnahme.

Die Annahme, das bezüglich der Bewegungsreaktion alle Zellen als vollwertige, selbständige Individuen zu betrachten sind, führt dazu, sie für ebenso selbständig für die Aufnahme von Außenreizen zu halten.

Diese Schlußfolgerung ist durch Nienburg für die Perzeption des Lichtreizes durch Oscillarien auch bereits experimentell bewiesen worden. Bei den Nostoc-Hormogonien lassen die oben geschilderten Teilreaktionen der Fäden nach Verdunkelung und nach mechanischer Hemmung eine andere Erklärung ebenfalls nicht zu.

Die Forderung einer gleichmäßig verteilten Sensibilität über alle Zellen steht in gewissem Gegensatz zu manchen Beobachtungen bei anderen niederen, phototaktischen Organismen, bei denen die Perception auf eine lokale Zone beschränkt ist. Auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und der Ergebnisse



von Forschern wie Cohn, Engelmann (I), Jennings, Francé, Buder (II) u. a. hält es Oltmanns für nicht ausgeschlossen, daß trotz der gegenteiligen Resultate Nienburgs sich auch bei Oscillarien bei weiteren Versuchen — besonders bei Anwendung stärkerer Lichtquellen — doch noch die Spitze der Fäden als empfindlich erweist.

Selbstverständlich kann eine Entscheidung über die Sensibilitätsverteilung bei den Cyanophyceenfäden nur durch das Experiment herbeigeführt werden, rein theoretische Erwägungen scheinen mir aber zu zeigen, daß ohne solche widerlegenden Versuche wenig Ursache besteht, die Perzeption des Lichtes bei den Oscillarien anders zu vermuten, als es Nienburgs Experimente ergeben haben.

Die Vermutung, daß auch bei *Oscillaria* für die phototaktische Reizaufnahme eine lokalisierte Spitzenempfindlichkeit bestehe, wird von Oltmanns auf die Verteilung der Sensibilität bei Organismen wie *Volvox*, *Euglena*, *Thiospirillum* u. a. zurückgeführt. Das sind Organismen, welche auch im morphologischen Bau eine Polarität aufweisen, Vorder- und Hinterende sind deutlich unterschieden, und die auf die Spitze beschränkte Empfindlichkeit ist bei ihnen dauernd festgelegt. Anders bei den in Frage stehenden Cyanophyceen. Eine morphologische Differenzierung von vorne und hinten fehlt ihnen, auch physiologisch ist sie nicht vorhanden, denn die Fäden kriechen mit gleicher Leichtigkeit und Ausdauer in der Richtung des einen wie des anderen Endes. Sie haben also 2 Spitzen. Man müßte also, um eine lokalisierte Perzeptionszone ähnlich wie bei den polaren Schwärmern zu konstruieren, 2 Perzeptionszonen annehmen — dann bestände aber die gewünschte Analogie mit den einseitig polaren Pflanzen auch nicht, weil bei denen das hintere Ende unempfindlich ist. Wollte man die volle Analogie herstellen, so könnte man annehmen, daß infolge von Korrelationswirkungen stets nur die vorankriechende Spitze sensibel sei, der andere Pol aber ausgeschaltet wäre — aber auch jetzt wäre die Übereinstimmung nicht vollständig, denn die feste Lage der Perzeptionszone wäre nicht gewahrt.

Es scheint mir demnach kein Grund zu bestehen, lediglich im Hinblick auf das Verhalten gewisser anderer phototaktischer

Organismen eine Spitzenempfindlichkeit für das Licht bei den Cyanophyceen — sowohl Oscillarien wie Nostoc-Hormogonien — zu vermuten.

Auf realerer Grundlage ruht die Annahme einer Spitzenperzeption dagegen bei Berücksichtigung der Fechnerschen Beobachtungen über die Aufnahme chemischer Reize bei den Oscillarien. »Die Reizaufnahme geschieht hauptsächlich<sup>1</sup> an den beiden Spitzen, die Reizreaktion stets an den entgegengesetzten Enden des Fadens; mithin findet eine Reizleitung statt« (S. 362). Es perzipieren also sowohl die Vorderspitze wie das Hinterende den Reiz, aber auch die übrigen Zellen, denn »traf der repulsiv wirkende Reizstoff nur die Mitte des Fadens, so fand zunächst eine bedeutende Verlangsamung, oder bei höherer Konzentration häufig auch eine völlige Sistierung der Bewegung statt« (S. 322). Also auch bei der Aufnahme des chemischen Reizes durch die Oscillarien besteht keine vollkommene Analogie mit der oben angeführten Gruppe von Organismen.

Auch auf Grund dieses Verhaltens liegt also keine Berechtigung vor, auf eine fest lokalisierte Verteilung der Lichtempfindlichkeit bei den Cyanophyceen zu schließen. Das ist für die Nostoc-Hormogonien um so weniger der Fall, als ihnen die Differenzierung fehlt, die bei den Oscillarien durch die hauptsächlichliche Beschränkung der die Bewegung auslösenden Schleimausscheidung auf die Fadenenden gegeben ist.

Ich bin daher der Ansicht, daß ebenso wie für die Bewegung auch bezüglich der Reizperzeption und Reaktion jede Zelle eines Nostoc-Hormogoniums als vollkommen selbständiges Individuum zu betrachten ist. Diese Vorstellung schließt natürlich nicht aus, daß ein an einer bestimmten Stelle des Fadens aufgenommener Reiz den übrigen Zellen zugeleitet wird.

Ich hoffe im übrigen auf diesen Punkt in anderem Zusammenhang in Bälde zurückzukommen.

### Zusammenfassung.

Die Keimlinge von Nostoc sind bei sehr üppiger organischer Ernährung unbeweglich, schlechter ernährte Keimfäden befinden

<sup>1</sup>) Von mir gesperrt.

sich dagegen in einer dauernden Hin- und Herbewegung in der Öffnung der Sporenhülle. Sie kriechen (ebenso wie die Keimlinge von *Anabaena* und *Cylindrospermum*) in der Längsrichtung des Fadens ein kurzes Stück vorwärts, ruhen einige Zeit und bewegen sich dann wieder in die Sporenhülle zurück.

In späteren Lebensstadien kriechen die Fäden ohne Umkehr frei über das Substrat weg. Nur unter besonderen Bedingungen sind an ihnen gelegentlich anscheinend »autonome« Umkehrungen der Bewegung zu beobachten.

Umkehr der Bewegung kommt durch Reize zustande. Sie tritt ein, wenn die Hormogonien auf ein mechanisches Hindernis stoßen, oder wenn sie plötzlich aus dem Lichte in Dunkelheit geraten.

Der Umkehr geht stets eine 1 bis 2 Minuten dauernde Ruhezeit voraus, in welcher der Faden unbeweglich ist.

Bei kurzen Fäden schalten meistens alle Zellen ihre Bewegung um, so daß sich der ganze Faden rückwärts bewegt. Diese Richtung wird solange beibehalten, bis ein neuer Reiz den Faden zur abermaligen Umkehr veranlaßt.

Bei längeren Hormogonien treten dagegen oft Teilreaktionen ein. Bei Anlauf gegen ein mechanisches Hindernis schaltet oft nur der vorankriechende Spitzenteil seine Bewegung um, das Hinterende kriecht aber unverändert weiter. Die alte Bewegung im hinteren Teil wird dann entweder nach kürzerer oder längerer Zeit auch umgeschaltet, oder sie bleibt dauernd bestehen.

Analoge Erscheinungen treten auch im Anschluß an Verdunkelung auf. Je nachdem, ob die Fadenenden gegeneinander gerichtete oder sich fliehende Bewegungsbestrebung haben, tritt ein gestaltsveränderndes Zusammenschieben und seitliches Ausbeulen der Fäden oder ein Zerreißen ein. Die Bruchstücke, die nicht immer gleiche Länge zu haben brauchen, sind sofort zu selbständiger Reaktion fähig. Außer in den beiden Enden eines Hormogoniums kann auch in seiner Mitte eine selbständige Bewegung einsetzen.

Die Selbständigkeit verschiedener Fadenteile äußert sich nicht nur in der Bewegungsrichtung, sondern auch im zeitlichen Beginn der Bewegung.



Die Geschwindigkeit der Bewegung ändert sich mit den Altersstadien der Fäden und ist auch individuellen Schwankungen unterworfen. Sie wird stark beeinflusst von der herrschenden Temperatur und der Lichtintensität.

Bei Erhöhung der Temperatur um je  $10^{\circ}$  C wird die Geschwindigkeit ungefähr verdoppelt. Das van't Hoffsche Gesetz hat also für die Bewegung Gültigkeit. Das Optimum der Geschwindigkeit liegt bei ungefähr  $30^{\circ}$  C, weitere Temperatursteigerung bleibt zunächst ohne Einfluß, oberhalb etwa  $35^{\circ}$  C tritt Verlangsamung, und bei ungefähr  $40^{\circ}$  C Wärmerstarre ein. In der Nähe von  $0^{\circ}$  ist die Bewegung unverhältnismäßig stark verlangsamt.

Bei intensivem Licht kriechen die Fäden schneller als bei schwachem. Helligkeitsabstufungen bei niedrigen Lichtintensitäten (unter 100 M.-K.) haben einen bedeutend stärkeren Einfluß auf die Änderung der Geschwindigkeit als Intensitätsvariationen bei starkem Licht. Manche Fäden sind ganz unempfindlich gegen Schwankungen der Beleuchtungsstärke.

Aus dem experimentellen Tatsachenmaterial wurde folgende theoretische Anschauung über die Mechanik der Bewegung gefolgert:

Die Bewegung kommt durch die Verquellung eines anisotropen Schleimes zustande, dessen Hauptquellungsachse in der Radialebene des Fadens mit der Fadenlängsachse einen spitzen Winkel bildet, so daß der Faden ohne Drehung vorwärts geschoben wird. Die wirksame Kraft ist nicht lediglich oder vorwiegend auf die Endzellen beschränkt, wie bei den Oscillarien sondern gleichmäßig über den ganzen Faden verteilt anzunehmen. Die Bewegung des Fadens beruht daher nicht auf einem von der Spitze ausgehenden Zug sondern auf einer Druckwirkung in der Richtung gegen die Spitze. Zur Ausscheidung des Schleims sind alle Teile des Fadens befähigt. Jede einzelne Zelle ist sowohl bezüglich der Reizaufnahme als auch bezüglich der dadurch bedingten Reaktion, der gerichteten Schleimausscheidung, als selbständiges, von den übrigen Zellen des Fadens unabhängiges Individuum zu betrachten. Jede Zelle ist in der Lage, den Winkel zwischen der Richtung der für die Bewegung wirksamen Hauptquellungsachse des Schleims und



der Längsachse des Fadens so zu ändern, daß die wirksame Kraft in entgegengesetzter Richtung zur Geltung kommt. Dadurch entsteht die Umkehr der Bewegung. Wie dieser Vorgang im einzelnen erfolgt, bleibt vorläufig noch unaufgeklärt.

Würzburg, Botanisches Institut.  
(z. Z. im Felde.)

---

### Literatur.

- Brand, F., Morphologisch-physiologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beih. z. botan. Centralbl. 1903. **15**, 31.
- Buder, J. (I), Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Botan. 1915. **56**, 529.
- , (II), Chloronium mirabile. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1914. **31**, (80).
- Cohn, F., Über die Gesetze der Bewegung mikroskopischer Tiere und Pflanzen unter Einfluß des Lichtes. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1864. **42**, 35.
- Correns, C., Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1903. **21**, 302.
- Engelmann, Th. W., (I), Über Licht und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Archiv f. Physiol. 1882. **29**, 387.
- , (II), Bacterium photometricum, ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns. Ebenda. 1883. **30**, 95.
- , (III), Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Bot. Ztg. 1888. **46**, 661.
- Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf die Bewegung von Chlamidomonas pulvisculus, Euglena viridis und Oscillatoria insignis. Mélanges biol. tirés du bull. de l'acad. imp. d. sc. de St. Petersburg. 1866. **6**, 73.
- Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot. 1915. **7**, 289.
- Fischer, L., Beiträge zur Kenntnis der Nostocaceen. Diss. Bern. 1853.
- Francé, R. H., Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen. Zeitschr. f. d. Ausbau d. Entwicklungslehre. 1908. **2**, 29.
- Harder, R., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 145.
- Jennings, H. L., Die niederen Organismen, ihre Reizphysiologie und Psychologie. Deutsch von E. Mangold. Leipzig und Berlin. 1914.
- Kanitz, A., Temperatur und Lebensvorgänge. Bd. 1 der Biochemie in Einzeldarstellungen. Berlin. 1915.

- Klebs, G., Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuch. a. d. botan. Institut zu Tübingen. 1888. **2**, 333.
- Kolkwitz, R., Über Krümmungen und Membran bei einigen Spaltalgen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1897. **15**, 460.
- Lemmermann, E., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. III. Algen I. Leipzig. 1910.
- Marbe, K., Tatsachen und Theorien des Talbotschen Gesetzes. Archiv f. d. ges. Physiol. (Pflüger). 1903. **97**, 335.
- Nathansohn, A., und Pringsheim, E., Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908. **45**, 180.
- Nienburg, W., Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktion auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot. 1916. **8**, 161.
- Oltmanns, F., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 1917. **9**, 257.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Bd. II. 2. Aufl. Leipzig. 1904.
- Pieper, A., Die Phototaxis der Oscillarien. Diss. Berlin. 1915.
- Plaetzer, H., Untersuchungen über die Assimilation und Atmung von Wasserpflanzen. Verhandl. d. physik. med. Ges. z. Würzburg. 1917. N. F. **45**, 31.
- Siebold, C. Th. von, Über einzellige Pflanzen und Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1849. **1**, 284.
- Strasburger, E., I, Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena. 1878.
- , II, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena. 1882.
- Vaucher, Histoire des conferves d'eau douce. Genève. 1803.
- Vouk, V., Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Teil: Studien über die Protoplasmaströmung. Denkschr. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-natw. Kl. 1913. **88**, 653.
- Weigert, F., Photochemie. Handwörterbuch d. Naturwiss. 1912. **7**, 734.
-