

Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen.

Von

Wilhelm Nienburg.

Mit 8 Diagrammen im Text.

A. Einleitung.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat R. Fechner¹ gezeigt, daß bei den Oscillarien die Perzeption eines chemischen Reizes an einer Spitze des Fadens erfolgt und daß dieser Reiz dann zu dem anderen Ende geleitet wird, wo er eine vermehrte Schleimausscheidung und dadurch die Reizbewegung des Fadens hervorruft. Da Pieper, der die Phototaxis der Oscillarien untersuchte², mit seiner Arbeit schon abgeschlossen hatte, ehe die Fechnerschen Beobachtungen vorlagen, so hat er nicht festgestellt, ob für den Lichtreiz die Perzeption vielleicht auch auf bestimmte Stellen des Fadens beschränkt ist, und eine Leitung des Reizes zu einer von der Perzeptions- getrennten Reaktionszone stattfindet. Ich bin deshalb gern der Anregung von Herrn Prof. W. Magnus gefolgt, diese Fragen zu beantworten. Da sich bei der Gelegenheit herausstellte, daß die Oscillarien für Intensitätsschwankungen des Lichtes viel empfindlicher sind, als man bisher gewußt hatte, so wurden auch hierüber eingehendere Versuche angestellt. Herr Prof. Magnus hat mich in freundlicher Weise unterstützt. Die Arbeit wurde im botanischen Institut der Berliner Landwirtschaftlichen Hochschule ausgeführt.

¹) Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot. 1915. 7, 289—362.

²) Pieper, A., Die Phototaxis der Oscillarien. Dissert. Berlin. 1915.
Zeitschrift f. Botanik. VIII.

B. Die Perzeption des Lichtreizes.

1. Methodisches.

Die Gewinnung des Versuchsmaterials machte keine Schwierigkeiten, da mir die von Schindler¹, Pieper und Fechner benutzten Kulturen zur Verfügung standen, von denen ich hauptsächlich die von Fechner als *Oscillatoria Cortiana* Meneghini bezeichnete Spezies benutzte. Für die Versuche war es nötig, isolierte Fäden beobachten zu können, die auf einem festen und durchsichtigen Substrat ohne starke Krümmungen dahinkrochen. Dies war dank der Bemühungen der verschiedenen Autoren, die sich in den letzten Jahren mit der Physiologie der Cyanophyceen beschäftigt haben, leicht zu erreichen. Da die Methodik besonders in den Arbeiten von Pieper und Fechner eingehend beschrieben ist, brauche ich darauf nicht näher einzugehen. Von den Gipsplattenkulturen wurde das Material auf Petrischalen mit Kieselgallerte geimpft, und wenn sich die Fäden am nächsten Tage genügend ausgebreitet hatten, wurde eine zur Beobachtung geeignete Stelle der ca. 1½ mm dicken Gallerte entnommen. Das geschah in der Weise, daß mittels eines 4 mm hohen und 12 mm breiten Glasringes das Gallertstück ausgestochen und dann mitsamt dem Ringe auf einen Objektträger gebracht wurde. Gegen zu schnelles Austrocknen wurde das Präparat durch ein darübergelegtes Deckglas geschützt. Das lästige Beschlagen des Deckglases wurde durch Überziehen der Unterseite mit einer dünnen Wasserschicht (nach vorhergehender Einreibung mit Eiweiß) verhindert.

Um nun der Fragestellung entsprechend den Lichtreiz auf eine scharf umschriebene Stelle des Fadens einwirken zu lassen, wurde zunächst versucht, mit Hilfe eines Abbeschen Kondensors einen Lichtpunkt auf die Oberfläche des Substrats zu projizieren. Es stellte sich aber heraus, daß es wegen der kurzen Brennweite des Kondensors nicht möglich ist, ein scharfes Bild auf der mehrere Millimeter über der Objektischebene befindlichen Gallertoberfläche zu erzeugen. Deshalb ließ ich mir durch die Firma Leppin und Masche, Berlin S.O., einen Kondensor mit längerer Brennweite anfertigen, der genau in den Klemmring

¹) Schindler, B., Über den Farbenwechsel der Oscillarien. Zeitschr. f. Bot. 1913. 5, 497—575.

des Abbeschen Kondensors paßte, und mit dem ich sehr befriedigende Ergebnisse erzielte. Da durch den gewöhnlichen Mikroskopspiegel mehrere störende Nebenbilder erzeugt werden, wurde er durch einen — ebenfalls von Leppin und Masche angefertigten — Oberflächenspiegel ersetzt, der mittels eines einfachen Klemmringes auf den gewöhnlichen Spiegel gesetzt werden konnte, so daß er sich wie dieser in jeder Richtung drehen ließ¹. Als Lichtquelle diente eine Nernstlampe von 100 Kerzen, deren Licht durch den Spaltkopf eines Spektroskops fiel. Das Nebenlicht wurde durch eine Pappscheibe abgeblendet, in die der Spaltkopf eingesetzt war. Die Scheibe mit dem Spaltkopf war an einem langarmigen Lupenstativ befestigt, das durch groben Trieb verstellbar war. Auf diese Weise konnte der Spaltkopf immer genau auf den Leuchtfaden der Lampe eingestellt werden, was zur Erzielung eines Lichtfleckes von möglichst hoher und gleichmäßiger Intensität nötig war. Wenn mit dieser Apparatur im Dunkelzimmer gearbeitet wurde, und der Objektisch des Mikroskops noch verdunkelt war, damit das Licht nur von unten in das Präparat fiel, so konnte ich eine beliebig große Stelle eines Oscillarienfadens belichten, während der übrige Teil im Dunkeln lag. Um eine scharfe Grenze zwischen der hellen und dunkeln Region zu erhalten, ist es allerdings noch nötig, die Gallertschicht möglichst dünn zu nehmen, weil sonst in diesem etwas trüben Medium die Lichtzerstreuung störend wirkt. Es zeigte sich, daß bei der oben angegebenen Dicke von ca. 1 $\frac{1}{2}$ mm einerseits eine ausreichend scharfe Begrenzung des Lichtfleckes erzielt wird, und daß die Schicht andererseits noch dick genug ist, um aus der Petrischale herausgehoben werden zu können.

Für das Einstellen der Fäden bei Beginn jeden Versuches mußte noch eine zweite Lampe vorhanden sein. Weil ihre Strahlen die Fäden möglichst wenig beeinflussen sollten, wurden sie nicht direkt auf den Mikroskopspiegel geleitet, sondern erst nach Passieren eines ziemlich dichten blauen Filters, da blaues Licht nach Pieper auf die Oscillarien nicht positiv phototak-

¹) Eine ganz ähnliche Versuchsanordnung hat kürzlich B u d e r in seiner Arbeit: »Zur Kenntnis des Thiospirillum jenense und seiner Reaktionen auf Lichtreize«, Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56, 529—584, beschrieben.

tisch einwirkt. Diese zweite Lampe wurde, nachdem die Einstellung fertig war, wieder ausgeschaltet. Auch die Anfertigung der Versuchspräparate erfolgte bei blauem Licht im Dunkelmzimmer, nachdem die Gallertplatten, denen die Präparate entnommen wurden vorher 20 bis 24 Stunden dunkel gestanden hatten. Auf diese Weise sollte eine Nachwirkung früherer Reize ausgeschaltet werden.

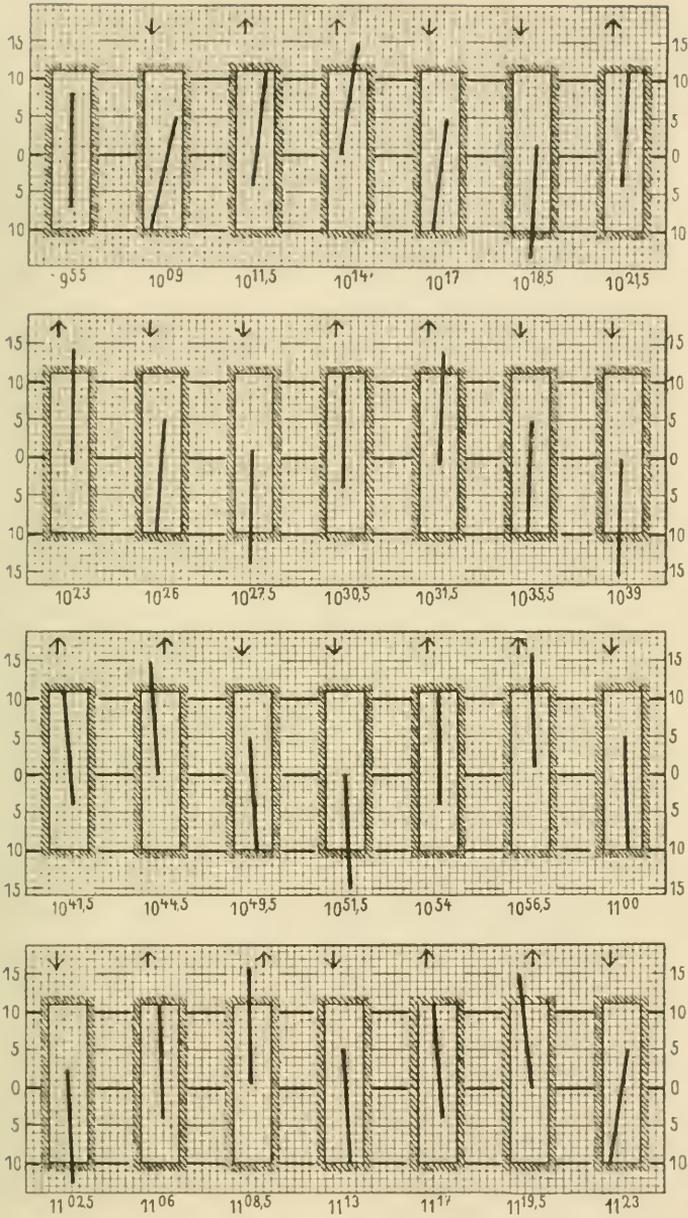
Um den Bewegungen des Fadens mit dem Lichtfleck folgen zu können, wurde das Mikroskop mit dem großen Kreuztisch ausgerüstet, so daß das Präparat in jeder Richtung verschiebbar war.

2. Versuche.

Die ersten Versuche wurden so angestellt, daß ein im Verhältnis zum Faden sehr kleiner Lichtfleck auf bestimmte Stellen einwirkte. Diese Versuche verliefen durchaus negativ. Ob ich die Fäden am vorderen oder hinteren Ende oder in der Mitte reizte, ob die Belichtung kurz oder lang erfolgte, ob die Intensität schwächer oder stärker war, niemals zeigten sich die Bewegungen der Fäden von der Belichtung deutlich beeinflußt. Gewöhnlich krochen die Fäden ohne Änderung ihrer Richtung oder ihrer Geschwindigkeit durch den Lichtfleck hindurch.

Ganz anders wurde dagegen das Bild, als ich dazu überging, den Lichtfleck so groß zu nehmen, daß kleinere Fäden in ihrer ganzen Länge beleuchtet werden konnten. Dann wirkte der helle Fleck als Lichtfalle, die die Fäden nicht verlassen konnten. Zur Veranschaulichung ihres Verhaltens unter diesen Bedingungen ist im Diagramm Nr. 1 eins von den Versuchsprotokollen wiedergegeben. Der Maßstab entspricht der Teilung eines Okularmikrometers (ein Teilstrich ist gleich $14,75 \mu$). Die Ablesungen wurden sofort auf Millimeterpapier übertragen. Das weiße Rechteck stellt den Lichtfleck dar, während die umgebende Dunkelheit durch Schraffierung angedeutet ist. Die Stellung und Länge des Oscillarienfadens ist durch einen dicken Strich zur Anschauung gebracht. Die über den hellen Rechtecken stehenden Pfeile geben die Bewegungsrichtung in der Zeit von der vorletzten bis zur letzten Ablesung an.

Bei dem dargestellten Versuch begann die Beobachtung



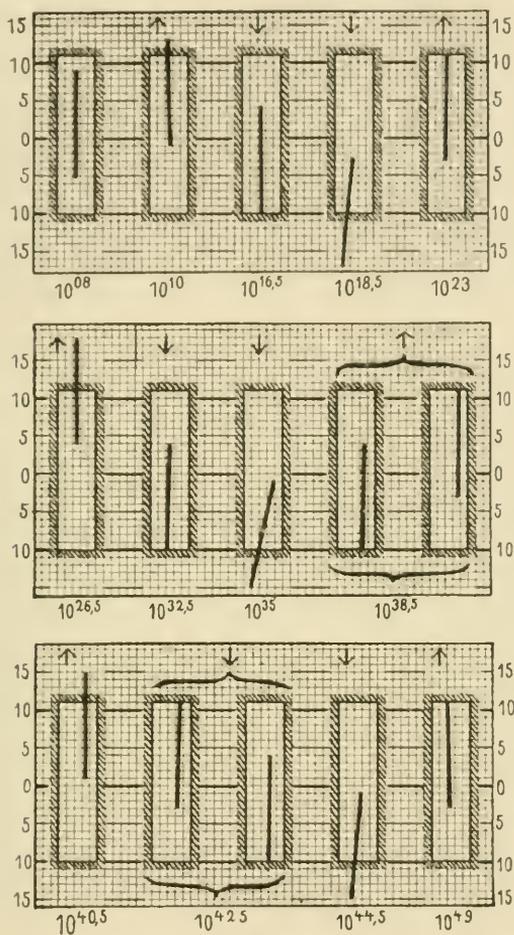
Nr. 1.

um 9^{55} . Der Faden lag zunächst ruhig, erst 10^{02} begann er sich langsam zu bewegen und zwar, wie der Pfeil andeutet, nach unten («unten« und »oben« bezieht sich natürlich nur auf die Abbildung). Um 10^{09} ist der Faden am unteren Rande des Lichtflecks angekommen. Hier wird die Bewegung sistiert und fast unmittelbar darauf setzt eine Bewegung in entgegengesetzter Richtung ein, wobei die Geschwindigkeit bedeutend erhöht wird, so daß der Faden schon $10^{11,5}$ am entgegengesetzten Ende des Lichtfleckes angekommen ist. Diesmal macht er hier nicht halt, sondern stößt noch vier Teilstriche weit in die Dunkelheit hinein, dann aber erfolgt wieder die Umkehr. Dieses Spiel kann sich nun sehr oft wiederholen, im vorliegenden Fall ist der Faden z. B. während der Zeit von 9^{55} bis 11^{23} 13 mal umgekehrt.

Unter sonst gleichbleibenden Verhältnissen würde es so wahrscheinlich bis zum Aufhören der Beweglichkeit des Fadens weitergehen. Da aber die Hin- und Herbewegungen nicht immer in genau derselben Richtung erfolgen, sondern — wie auch aus den Diagrammen zu entnehmen ist — fast immer geringe Abweichungen vorkommen, so würde der Faden sehr bald einen mehr oder weniger großen Winkel zu dem schmalen Lichtrechteck bilden. Dann wäre nur ein kleiner Teil des Fadens beleuchtet, und die Lichtfalle würde, wie oben auseinandergesetzt ist, nicht mehr wirken. Deshalb muß man die kleinen seitlichen Abweichungen durch leichte Drehbewegungen des Kreuztisches oder des Lichtspaltes korrigieren. Diese kleinen Korrekturen sind in den Diagrammen nicht zum Ausdruck gebracht.

Man sieht, daß der Faden fast jedesmal bis zu einem Drittel seiner Länge in die Dunkelheit eingedrungen ist. Nur zweimal um 10^{09} und um 11^{13} , ist er schon wieder umgekehrt, als die Spitze erst an den dunkeln Rand gekommen war. Das typische Verhalten ist, daß der Faden umkehrt, wenn er mit ein Drittel bis zur Hälfte seiner Länge aus der Lichtfalle herausgekrochen ist. Die Fälle, daß der Faden schon früher umkehrt, sind seltener, ebenso, daß er fast ganz herauskriecht und dann erst umkehrt. Sehr selten kommt es vor, daß ein Faden aus der Lichtfalle entwischt, wenn er einmal mit seiner ganzen Länge darin gewesen ist. Im ganzen habe ich 185 Umkehrungen

beobachtet und nur 16mal gesehen, daß die Fäden nicht umkehrten, wenn sie aus dem Hellen ins Dunkle krochen.



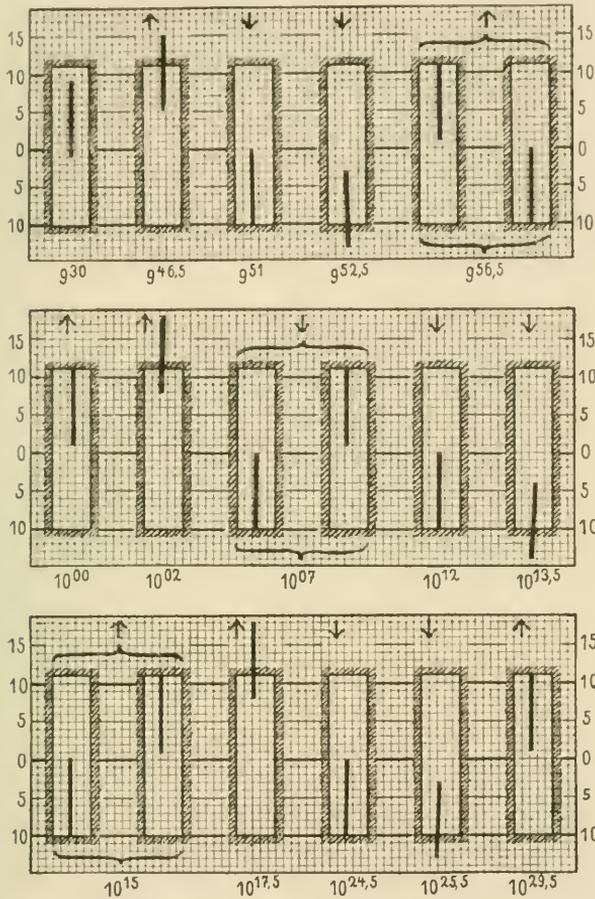
Nr. 2.

In Nr. 1 wurde ein sehr kurzer Faden als Versuchsobjekt benutzt. Daß aber auch längere ebenso reagieren, wenn sie nur ganz in den Lichtfleck hineinpassen, zeigt das später näher zu besprechende Diagramm Nr. 7, wo der Faden doppelt so groß ist. Hier war der Lichtfleck durch Näherrücken des Spaltkopfes entsprechend vergrößert.

Da die Oscillarien auch ohne äußerlich erkennbare Ursachen öfters regelmäßig hin und herkriechen, so schien es notwendig, noch deutlicher zu zeigen, daß die Pendelbewegung in unseren Fällen nur von dem Übergang vom Hellen ins Dunkle abhängen. Ich habe deshalb eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen die Fäden durch Verkürzen oder Verlängern des Lichtfleckes gezwungen wurden, auch ihren Weg entsprechend zu verändern. Da es technische Schwierigkeiten machte, die hierfür notwendigen Maßnahmen am Lichtspalt selbst vorzunehmen, so half ich mir durch Vor- oder Zurückschieben des Fadens mittels der Mikrometerschraube des Kreuztisches. In Nr. 2 (s. S. 167) wurde ein Faden gezwungen seine Bahn zu verkürzen. In der Zeit von 10^{08} bis $10^{32,5}$ ließ ich ihn, um die Regelmäßigkeit seiner Reaktionen zu prüfen, erst dreimal in der normalen Weise umkehren. Als er dann 10^{35} wieder umgekehrt war und $10^{38,5}$ mit seiner ganzen Länge sich im Lichtfleck befand, schob ich ihn mit dem vorangehenden Ende sofort an den entgegengesetzten Rand des Lichtfleckes. Das mußte auf den Faden ebenso wirken, als ob ich die Lichtfalle um 7 Teilstriche verkürzt hätte. Der Weg, den der Faden in der Umkehrperiode von 10^{35} bis $10^{40,5}$ zurücklegte, war denn auch nur 9 Teilstriche (16 — 7 Teilstriche passive Bewegung) lang, während in den drei vorhergehenden Perioden durchschnittlich 18 Teilstriche durchmessen waren. Auch die Zeit ist entsprechend verkürzt: Der Durchschnitt in den ersten drei normalen Perioden ist 8,3, in der verkürzten Periode von 10^{35} bis $10^{40,5}$ nur 5,5 Minuten. Der Versuch wurde dann von $10^{40,5}$ bis $10^{44,5}$ noch einmal wiederholt, dabei war die zurückgelegte Bahn wieder auf 9 Teilstriche verkürzt und die zur Durchmessung dieser Strecke nötige Zeit betrug 4,5 Minuten. Das Ergebnis entsprach also ganz den Erwartungen.

Ebenso war es, wenn ich den Faden zwang, eine längere Strecke als vorher zurückzulegen. In Nr. 3 lag der Faden erst still, erst 9^{39} begann die Bewegung. Als er $9^{56,5}$ nach der zweiten Umkehr die Lichtfalle durchkrochen hatte und eben in die Dunkelheit eintauchen wollte, schob ich ihn an den entgegengesetzten Rand zurück, so daß er jetzt noch einmal den Lichtfleck durchwandern mußte. Um 10^{00} war er wieder an

der Stelle, an der er schon $g^{56,5}$ gewesen war. Um 10^{02} konnte er dann erst umkehren. Während der Faden also in der normalen Umkehrperiode von $g^{16,5}$ bis $g^{52,5}$ 18 Teilstriche zurück-



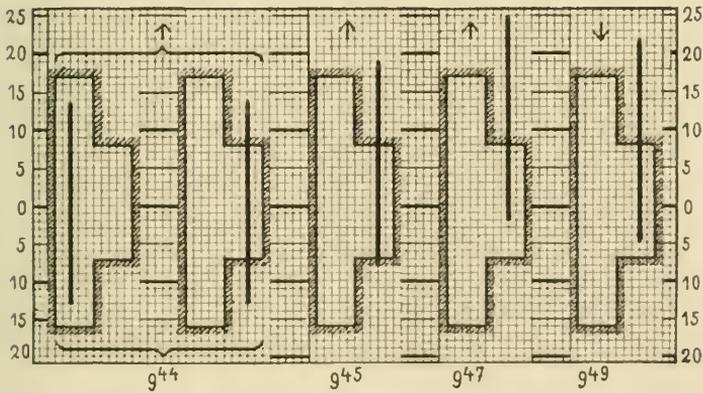
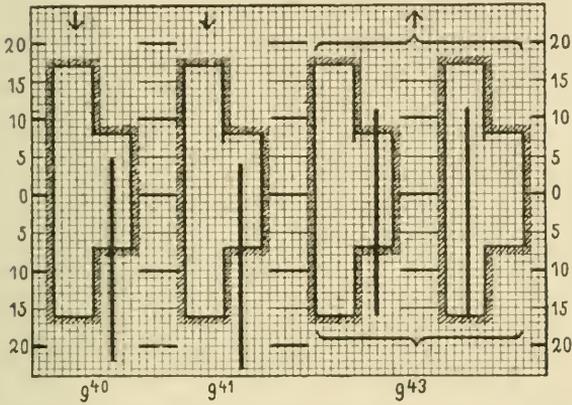
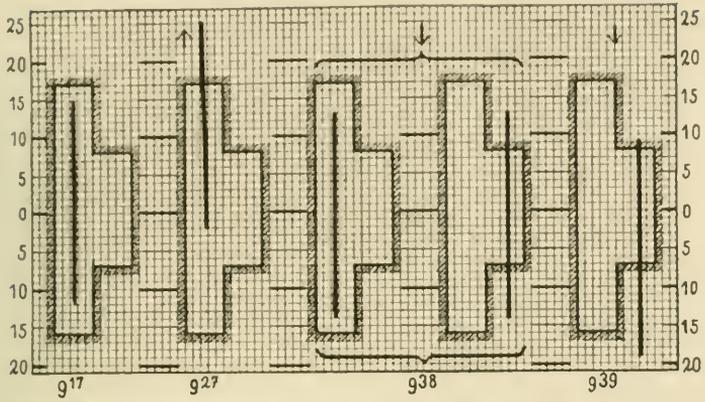
Nr. 3.

gelegt und dafür 6 Minuten gebraucht hatte, wurde er dann von $g^{52,5}$ bis 10^{02} gezwungen, einen 32 Teilstrich (21 + 11 Teilstrich passive Bewegung) langen Weg zurückzulegen, zu dem er 9,5 Minuten brauchte. Eine Wiederholung des Versuches erfolgte von 10^{02} bis $10^{13,5}$. Die Bahn betrug diesmal 33 Teilstriche und die dafür nötige Zeit 11,5 Minuten. Darauf wurde

noch von $10^{13,5}$ bis $10^{17,5}$ eine Verkürzung der Bahn vorgenommen, mit dem Ergebnis, daß jetzt für 11 Teilstriche (22 — 11 Teilstriche passive Bewegung) 4 Minuten gebraucht wurden. Zum Schluß ließ ich den Faden noch einmal in der normalen Weise hin- und herkriechen, wobei er 21 Teilstriche zurücklegte, was 7 Minuten dauerte.

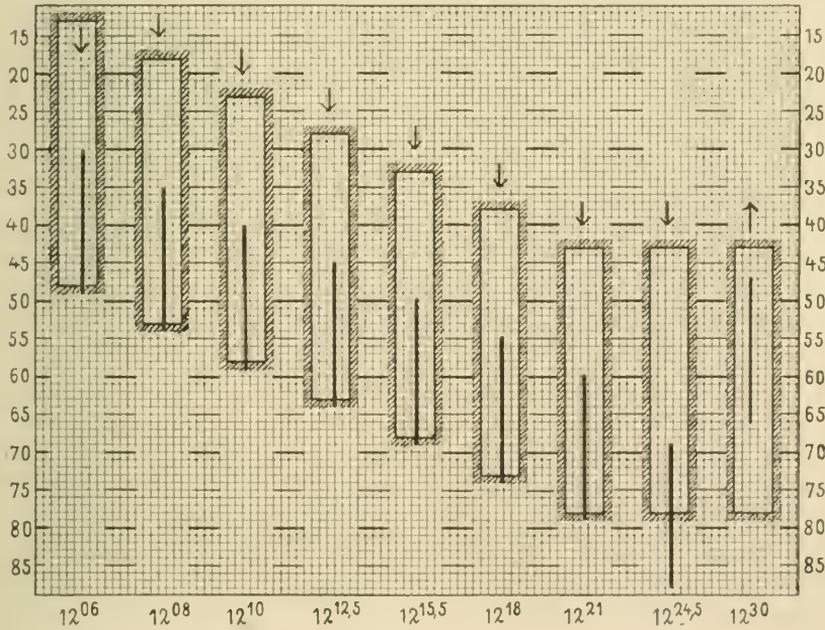
Aus diesen Versuchen geht also deutlich hervor, daß die beschriebenen Pendelbewegungen der Oscillarien einzig und allein auf die Helligkeitsverhältnisse zurückzuführen sind. Solange sich die Fäden im gleichmäßig hellen Licht befanden, krochen sie in diesen Versuchen in ein und derselben Richtung weiter. Wenn sie aus der hellen in eine dunkle Region geraten, wird die Bewegung sistiert, sobald ein kleinerer oder größerer Teil des Fadens verdunkelt ist. Darauf setzt eine Bewegung in umgekehrter Richtung ein, die den Faden in die helle Region zurückbringt.

Die Feststellung, daß die Fäden fast immer mit einem beträchtlichen Teil ihres Körpers ins Dunkle kriechen müssen, ehe eine Reaktion eintritt, zeigte schon deutlich, daß die Perception des Lichtreizes in anderer Weise erfolgen muß, als die des chemischen Reizes. Denn wenn, wie dort die Spitzen besonders empfindlich wären, sollte man erwarten, daß die Fäden schon umkehren, wenn sie mit einem Ende gerade an die Grenze zwischen der hellen und dunklen Region kommen. Damit war ich der Lösung meiner Hauptaufgabe schon näher gekommen, aber es war nötig, die Verhältnisse noch genauer zu analysieren. Wenn die Spitzen stärker lichtempfindlich sind als der übrige Teil des Fadens, so ist anzunehmen, daß eine Reaktion sofort oder schneller eintritt, wenn beide Enden gleichzeitig verdunkelt werden. Das ließ sich leicht dadurch erreichen, daß ich den Spalt zunächst breiter machte und dann über zwei Ecken einer Längsseite kleine schwarze Papierstückchen klebte, so daß der Lichtfleck nun die Form eines liegenden kurzen \perp hatte. Der zu untersuchende Faden wurde zunächst mit seiner ganzen Länge in den weiten Raum des Lichtfleckes gebracht (S. Nr. 4, 9¹⁷). Wenn er dann seine Reaktionsfähigkeit gezeigt hatte (S. die Umkehr nach 9²⁷), wurde er in dem Augenblick, wo er sich mit seiner ganzen Länge im Licht-



fleck befand, seitlich in den engen Raum verschoben, so daß jetzt plötzlich beide Enden gleichzeitig verdunkelt waren (S. 9³⁸). Wie man an dem Diagramm sieht, hat das gar keinen Einfluß auf die Bewegung des Fadens. Er kriecht noch 9 Teilstriche weiter und kehrt erst um, wenn das hintere Ende schon wieder in dem Lichtfleck sich befindet (9⁴¹). 9⁴³ wurde der Faden dann wieder in die Erweiterung des Lichtfleckes gebracht und 9⁴⁴ wurde die Spitzenverdunkelung noch einmal ausgeführt. Eine Beeinflussung blieb wie 9³⁸ aus. Derartige Versuche habe ich eine ganze Reihe mit demselben Erfolg durchgeführt. Bedingung dabei war nur, daß der beleuchtete Teil des Fadens im Verhältnis zu dem verdunkelten nicht zu klein war. Genaue Werte lassen sich dafür nicht angeben, da ja, wie wir sahen, selbst ein und derselbe Faden in verschiedenen Fällen ganz verschieden weit verdunkelt werden muß, um eine Reaktion bei ihm auszulösen.

Aus den bisher geschilderten Versuchen ging hervor, daß die Verdunkelung der Spitzen keinen Einfluß auf die Bewegung ausübten, wenigstens wenn die Einwirkung der Dunkelheit nur einige Minuten dauert. Um auch zu prüfen, ob etwa eine längere Verdunkelung der Spitze allein einen anderen Erfolg hat, wurde der in Diagramm Nr. 5 wiedergegebene Versuch angestellt. Ich ließ den Faden einmal in der normalen Weise umkehren (11⁴⁰). Als er dann am entgegengesetzten Ende der Lichtfalle angekommen war (11⁵⁰), ließ ich ihn nur 1 bis 2 Teilstriche weit hinaus kriechen und folgte dann fortgesetzt seinen Bewegungen mit der Lichtfalle, so daß immer nur die Spitze in die Dunkelheit ragte. Dies wurde, da ich den Spalt nicht gut auf längere Strecken gleichmäßig verschieben konnte, in Wirklichkeit so gemacht, daß das Präparat immer der Vorwärtsbewegung des Fadens entsprechend zurückgeschoben wurde, während der Lichtfleck an seinem Platze blieb. Da die Wirkung auf den Faden dieselbe war, als wenn ich den Spalt verschoben hätte, so wählte ich für das Diagramm diese sehr viel anschaulichere Art der Darstellung. Der Versuch zeigt, daß man die Spitze des Fadens über eine halbe Stunde lang (11⁵⁰ bis 12²¹) verdunkeln kann, ohne daß eine Änderung der Bewegungsrichtung eintritt. Als dem Faden am Schluß dagegen erlaubt



Nr 5.

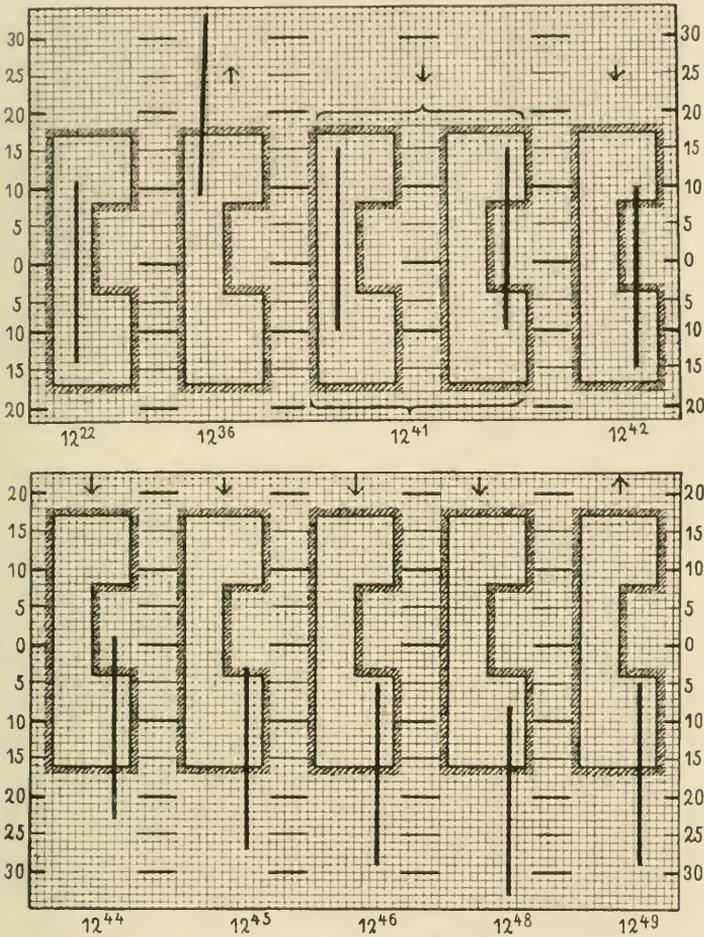
wurde, weiter in die Dunkelheit hineinzukriechen, kehrte er in der bekannten Weise um ($12^{2,4,5}$). Auch dieser Versuch wurde mehrfach mit dem gleichen Ergebnis wiederholt.

Es war also nunmehr klar, daß die Spitzen des Oscillarienfadens als besondere Perzeptionsstellen für den Lichtreiz nicht in Betracht kommen. Danach blieb nur noch die Möglichkeit, daß in der Mitte irgendwelche besonders lichtempfindliche Stellen vorhanden seien. Das wurde in ganz analoger Weise, wie bei den eben geschilderten Versuchen, durch alleinige Verdunkelung der Mitte geprüft. Zu diesem Zwecke wurde der verbreiterte Spalt in der Mitte der einen Längsseite mit einem vorspringenden schwarzen Papierstückchen versehen, so daß der Lichtfleck dann die Form eines liegenden \square hatte. Ich gebe hier das Diagramm Nr. 6 von einem Versuche wieder, das ich wohl nach der genauen Schilderung des Versuches Nr. 4 nicht näher zu erläutern brauche. Man sieht, daß auch die Verdunkelung der Mitte keinen Einfluß auf die Bewegung des Fadens ausübt. Er kehrte erst um, als 12^{48} die hintere Spitze bereits den mittleren dunklen Raum wieder verlassen hatte.

Damit war die Frage »Ist bei den Oscillarien die Lichtperzeption auf bestimmte Stellen beschränkt, oder sind wenigstens Stellen vorhanden, die für Lichtreize empfindlicher sind als andere?« im negativen Sinne gelöst. Es blieb nur übrig, anzunehmen, daß die Fäden für den Lichtreiz überall gleichmäßig reizbar sind.

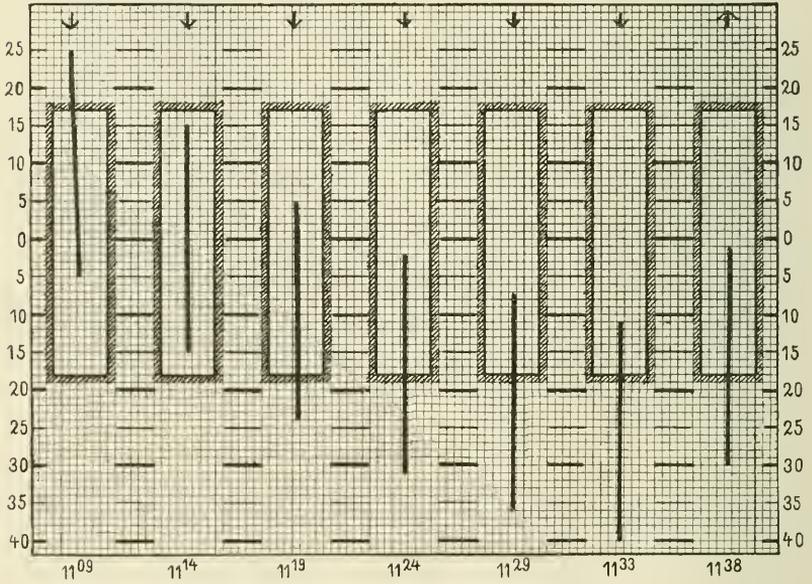
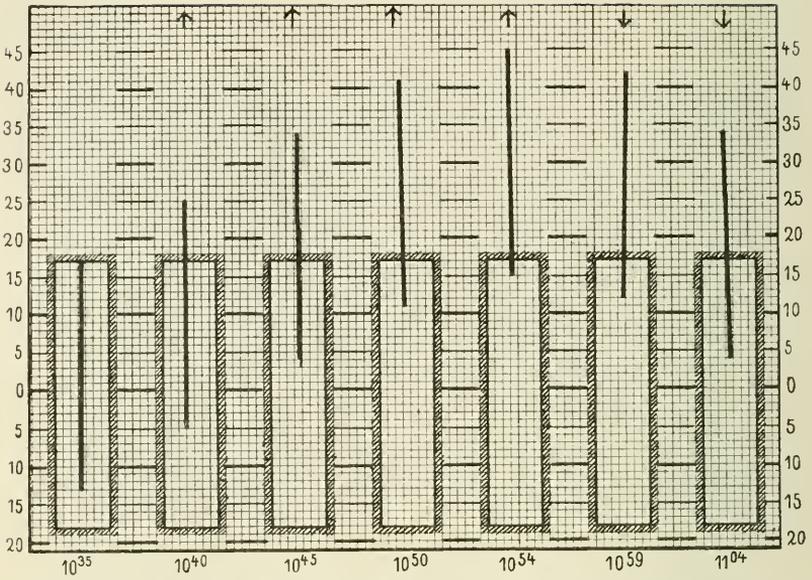
Dieser Schluß mußte noch zwingender werden, wenn sich nachweisen ließ, daß der Reizerfolg mit der Größe der gereizten Körperoberfläche zunimmt. Denn wenn der Faden in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig reizbar ist, so muß die auf ihn einwirkende Reizmenge — konstante Intensität vorausgesetzt — um so größer werden, je länger das Stück ist, das vom Reiz getroffen wird. Deshalb habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen ich den Reizerfolg bei teilweiser mit dem bei totaler Verdunkelung verglich. Im Diagramm Nr. 7 (s. S. 176 u. 178) ist ein solcher wiedergegeben. In diesem Falle brauchte der Faden, wenn er aus der Lichtfalle herauskroch und so teilweise verdunkelt wurde (10^{35} bis 10^{54} , 10^{16} bis 10^{33} , 11^{50} bis 12^{01}), durchschnittlich 16 Minuten ehe die Umkehrreaktion ein-

trat. Wenn der Faden aber durch Verschieben des Lichtfleckes total verdunkelt wurde, (11^{41} und 12^{16}), so trat die Um-



Nr. 6.

kehr einmal nach 2 Minuten ein (11^{46}). Das andere Mal (12^{16}) kam es sofort zum Stillstand, dem nach zwei Minuten die Umkehr folgte. Die Reaktion vollzog sich also achtmal so schnell bei totaler wie bei teilweiser Verdunkelung. Die Reaktionszeit bei der totalen Verdunkelung beträgt ziemlich konstant 1 bis



Nr. 7. Fortsetzung auf S. 178.

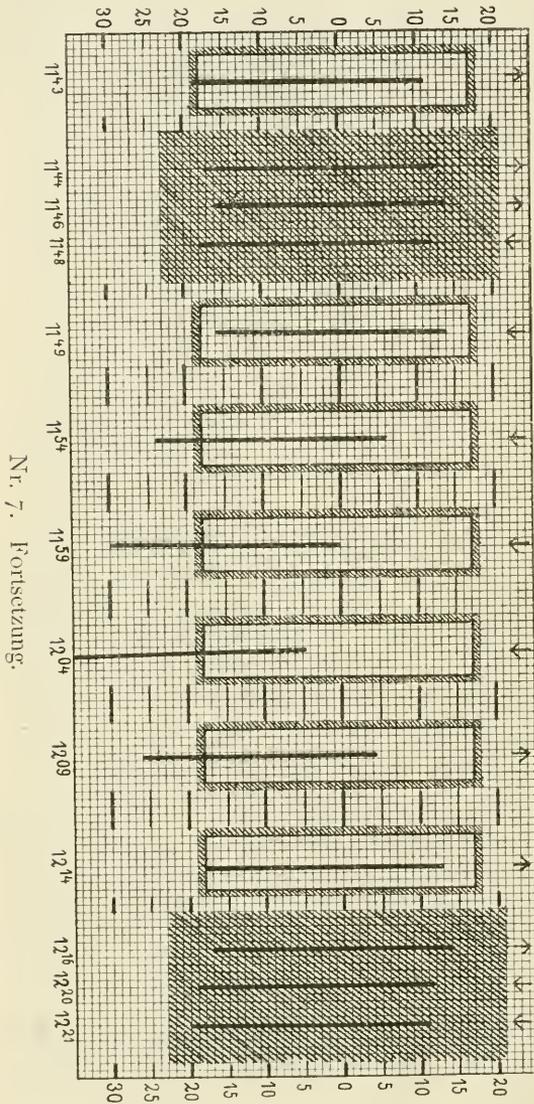
2 Minuten, bei der teilweisen Verdunkelung durch die Lichtfalle hängt sie natürlich davon ab, wie weit und wie schnell die Fäden hinauskrichen. Deshalb findet man selten so starke Unterschiede wie in dem eben geschilderten Versuch. Um zu zeigen, daß der Unterschied zwar schwankend, aber doch durchweg ziemlich erheblich ist, teile ich hier noch die Reaktionszeiten für einige Versuche mit:

Reaktionszeit bei					
Teilweiser Verdunkelung				Totaler Verdunkelung	
Nr. 1	4	Minuten	1	Minuten	
„ 2	7,5; 3,5; 4,5	„	1; 1; 1	„	
„ 3	2,5; 2,5; 2,5; 4,5	„	1; 1; 0,5	„	
„ 4	10	„	2	„	
„ 5	8; 3; 3	„	1	„	
„ 6	11,5; 12,5;	„	2	„	

Wenn man den Durchschnitt aus allen meinen Beobachtungen berechnet, so findet man, daß die Umkehr bei totaler Verdunkelung 4,8mal schneller eintritt, als bei teilweiser Verdunkelung.

Hierher gehört auch die Beobachtung, daß der Faden um so langsamer kriecht, je tiefer sein Körper in die Dunkelheit vordringt und um so schneller, je mehr nach der Umkehr wieder von ihm belichtet ist. Am Diagramm No. 7 läßt sich das leicht feststellen. Bei dem ersten Vorstoß in die Dunkelheit sind die Geschwindigkeiten $\left(\frac{\text{Teilstriche}}{\text{Minuten}}\right)$ folgende: $10^{40-45} = 1,8$; $10^{45-50} = 1,4$; $10^{50-54} = 1,0$ dann tritt die Umkehr ein, und die Bewegung ins Helle setzt zunächst langsam ein: $10^{54-59} = 0,6$, um sich dann schnell zu beschleunigen: 10^{59} bis $11^{04} = 1,6$; $11^{04-09} = 1,8$; $11^{09-14} = 2,0$. Jetzt kommt der Faden wieder über die Dunkelgrenze und sofort sinkt die Geschwindigkeit: $11^{14-19} = 1,8$; $11^{19-24} = 1,4$; $11^{24-29} = 1,0$; $11^{29-33} = 1,0$. Dann kommt es zur zweiten Umkehr und bei der folgenden Bewegung ins Helle steigt die Geschwindigkeit gleich sehr stark: $11^{33-38} = 2,0$; $11^{38-43} = 2,4$. Einen ähnlichen Geschwindigkeitswechsel habe ich bei den phototaktischen Bewegungen sehr häufig gesehen. Er wird aber natürlich nur deutlich, wenn die Fäden ziemlich lang sind und außerdem weit in die dunkle Region hineinkriechen.

Das alles, die Verringerung der Reaktionszeit bei totaler Verdunkelung und die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von



der Länge des verdunkelten Fadestückes, entspricht den oben geäußerten Vermutungen. Der Reizerfolg bei konstanter Intensität ist abhängig von der Größe der gereizten Körperoberfläche, und das ist, wie gesagt, ein Grund mehr, anzunehmen, daß die Perzeptionsfähigkeit für den Lichtreiz bei den Oscillarien auf der ganzen Oberfläche gleichmäßig verteilt ist. Die Verhältnisse liegen also ganz anders wie beim chemischen Reiz, für den nach Fechner die Perzeptionsfähigkeit ungleichmäßig verteilt und an den Spitzen jedenfalls am stärksten ist. Hiermit wäre zum ersten Male festgestellt, daß bei einem niederen Organismus

ein bestimmter Punkt für eine Reizform — in unserem Falle die chemische — als besondere Perzeptionsstelle dient,

während er für eine andere — die photische — nicht empfindlicher ist, als die übrige Körperoberfläche. Das ist uns von höheren Organismen ja ganz geläufig, war aber von niederen bisher noch nicht bekannt, (s. z. B. Jennings, H. S. Die niederen Organismen. Leipzig und Berlin. 1914. S. 409).

C. Die Leitung des Lichtreizes.

Es muß jetzt noch kurz auf den schwierigen Punkt der Reizleitung eingegangen werden. Dieser erledigt sich sehr einfach in allen den Fällen, wo eine von der Perzeptionszone deutlich getrennte Reaktionszone erkennbar ist. Deshalb konnte Fechner aus seiner Beobachtung, daß einerseits die Perception an der Spitze erfolgt, und daß andererseits die darauf einsetzende Rückwärtsbewegung an dem gegenüberliegenden Ende einsetzt, mit Sicherheit auf eine Leitung des chemischen Reizes schließen. Für den Lichtreiz ist das Problem schwerer zu entscheiden, weil keine besonderen Perzeptionsstellen vorhanden sind. Dadurch fehlt ein wesentliches Kriterium für den Nachweis einer Reizleitung. Dazu kommt, daß die Reaktion beim chemischen Reiz, wo eine Leitung nachgewiesen ist, ganz anders verläuft wie die beim Lichtreiz. Fechner schildert sie für den chemischen Reiz folgendermaßen¹: »Die Bewegungsumkehr der Spitze der Oscillarien tritt bei höheren Konzentrationen der Reizstoffe und bei stark repulsiv wirkenden Stoffen innerhalb der ersten 30 Sekunden, bei niedrigeren Konzentrationen aber selten später als nach 60 Sekunden ein. Im Zusammenhang mit der Rückwärtsbewegung erfolgt meist bald eine Gestaltsveränderung eines Teiles des Fadens, die je nach der Stärke des Reizes verschieden ist. In ihrer schwächsten Form besteht sie in einer kaum merklichen Wellung des Fadens, die ich als »Werbung« bezeichnet habe. Ist der Reiz stärker, so bildet sich direkt oder in kurzer Entfernung hinter der Spitze entweder ein Bogen, oder der Faden schlängelt sich in mehreren im wesentlichen gleich großen Windungen, welchen Zustand ich »Ringelung« genannt habe. Diese Ringelung geht öfters in einen einzigen größeren Bogen über, sie kann aber auch bestehen bleiben und sich verstärken. Mitunter wird aus dem

¹) L. c. S. 319.

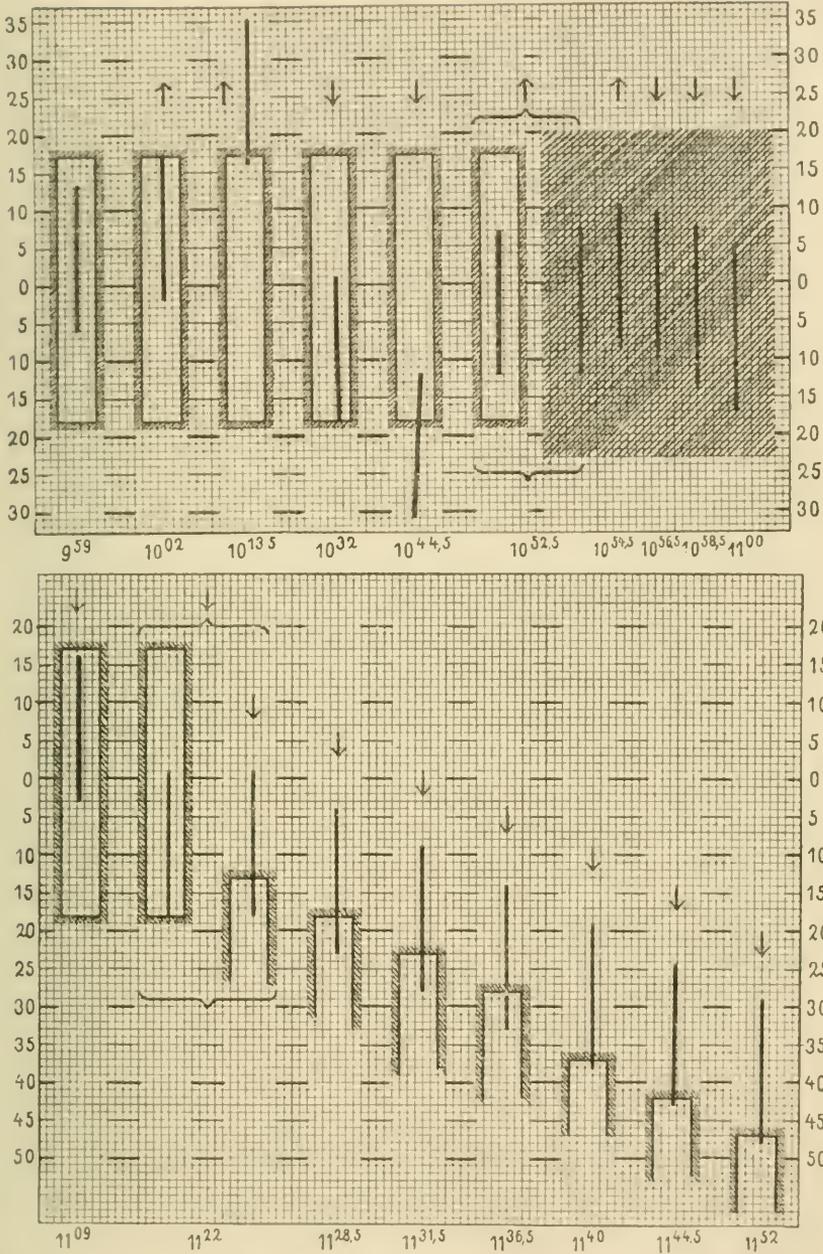
Bogen eine Schlinge, ja in seltenen Fällen sogar eine mehrfache Schlinge, ein Zopf.« Von solchen starken Krümmungen und Ringelungen ist, wie die Diagramme zeigen, beim Lichtreiz nichts zu beobachten. Unter im übrigen gleichmäßigen Bedingungen bleiben die Fäden im wesentlichen immer gerade, ob sie gereizt sind oder nicht. Außerdem ist der Unterschied in der Reaktionszeit auffallend. Sie beträgt beim Lichtreiz fast immer mehrere Minuten, d. h. jedenfalls das Mehrfache von der beim chemischen. Diese Differenzen im Reaktionsverlauf der beiden Reizformen deuten darauf hin, daß nicht nur die Perzeption, sondern auch die Leitung wesentlich verschieden vor sich geht.

Um diese Frage entscheiden zu können, müßte man ganz sichere Vorstellungen von dem Funktionieren des Bewegungsmechanismus unter den verschiedenen Reizbedingungen haben. Da wir darüber aber gar nichts wissen und selbst über den Bewegungsmechanismus unter normalen Bedingungen nur Rückschlüsse aus sekundären Erscheinungen ziehen können, so müssen wir uns mit der Aufstellung einer Arbeitshypothese begnügen. Um diese verständlich zu machen, muß ich kurz daran erinnern, was wir von dem Bewegungsmechanismus der Oscillarien mit Bestimmtheit wissen: 1. Er ist hauptsächlich in den Spitzen der Fäden lokalisiert. 2. Beim Kriechen in einer Richtung tritt immer nur der Mechanismus an dem vorangehenden Ende in Funktion. 3. Die Umkehr der Bewegung wird dadurch hervorgerufen, daß der Mechanismus an dem bisher vorangehenden Ende, dem positiven, zum Stillstand kommt und dafür an dem negativen einsetzt. Diese drei Punkte ergeben sich ohne weiteres aus den Fechnerschen Beobachtungen. Weniger sicher ist ein vierter Punkt, wonach die oben erwähnten Gestaltsveränderungen beim negativ chemotaktischen Reiz durch mangelhafte Korrelation der Umschaltungsbewegung veranlaßt wird: der Mechanismus setzt an dem negativen Ende schon kräftig ein, ehe er an dem positiven zum Stillstand gekommen ist. Nehmen wir aber auch diesen Punkt einmal als Tatsache, so würde sich der verschiedene Reaktionsverlauf vielleicht folgendermaßen erklären lassen. Der chemische Reiz beeinflußt immer zunächst das negative Ende des Fadens, er setzt dort

sehr schnell den Bewegungsmechanismus in Funktion, und dieser bewirkt dann durch Korrelation erst nachträglich und ziemlich langsam, daß der Mechanismus am positiven Ende zum Stillstand kommt. Eine Zeit lang arbeiten also die Mechanismen gegen einander und dadurch kommen Krümmungen des Fadens zustande, die sich erst ausgleichen, wenn der Mechanismus am positiven Ende still steht. Der photische Reiz wirkt in erster Linie verlangsamer auf den Bewegungsmechanismus am positiven Ende ein, erst hiernach kommt auf korrelativem Wege die Beschleunigung am negativen Ende zustande. Es kann also niemals zu einem Antagonismus der beiden Mechanismen kommen, wodurch es sich erklärt, daß die Fäden beim Lichtreiz immer gerade bleiben. Diese Hypothese würde es auch verständlich machen, weshalb die Reaktionszeit beim Lichtreiz so erheblich viel länger dauert als beim chemischen. Denn wenn die Fechnersche Theorie richtig ist, daß das bewegende Agens in ausgeschiedenem Schleim besteht, muß dieser auch noch nach der Ausscheidung weiter quellen und den Faden solange in positiver Richtung vorwärts schieben, bis die durch Korrelation hervorgerufene Ausscheidung am negativen Ende so stark geworden ist, daß sie jene positive Bewegung überwindet. Erst in diesem Moment wird also beim Lichtreiz die Reaktion äußerlich erkennbar werden. Beim chemischen Reiz dagegen, wo die Reaktionen mit einer verstärkten Ausscheidung an dem negativen Ende beginnen, muß sich dies sofort, entweder durch Krümmung des Fadens oder eine negative Bewegung auch äußerlich zeigen. Ebenso stimmt es mit dieser Vorstellung gut überein, daß die Fäden so verschieden weit in die Dunkelheit vordringen. Wenn die Schleimausscheidung vor dem Reizeintritt stark war, wird es länger dauern, wenn sie schwach war, kürzer, bis die Quellung aufhört. Unter Umständen wird die Quellung so stark sein, daß der Faden aus der Lichtfalle ent schlüpft ist, ehe die Ausscheidung am negativen Ende wirksam einsetzen konnte. Auch dieser Fall wurde ja einige Male beobachtet.

Etwas tiefer kann man in das Problem der Leitung des Lichtreizes noch eindringen, wenn man versucht, eine Bewegungs-umkehr der Oscillarien dadurch zu erreichen, daß man den

größten Teil des Fadens von hinten beschattet und dabei die Spitze im Hellen läßt. Da festgestellt war, daß die Spitze nicht besonders reizempfindlich ist, und daß die Umkehrreaktion eintritt, wenn nur ein genügend großes Stück der Körperoberfläche gereizt wird, so konnte man bei diesem Versuch eine Änderung der Bewegungsrichtung erwarten. Tatsächlich verläuft er nun aber in der im Diagramm Nr. 8 wiedergegebenen Weise. Zunächst wurde festgestellt, wie viel schneller der betreffende Faden bei totaler als bei teilweiser Verdunkelung reagiert. Die normale Umkehr (10^{02} bis $10^{13,5}$ und 10^{32} bis $10^{44,5}$) dauerte 11,5 bzw. 12,5 Minuten, die Umkehr bei totaler Verdunkelung ($10^{54,5}$ bis $10^{56,5}$) erfolgte nach 2 Minuten, also 5 bis 6 mal schneller. Nachdem sich so gezeigt hatte, daß auch bei diesem speziellen Faden die Stärke der Reaktion in deutlicher Abhängigkeit von der Größe der gereizten Oberfläche stand, wurde der Faden wieder ganz beleuchtet (11^{09}) und nach einiger Zeit (11^{22}) wurden die hinteren drei Viertel des Fadens plötzlich verdunkelt. In der bei Besprechung des Diagrammes Nr. 5 geschilderten Weise folgte ich darauf mit dem Schatten den Bewegungen des Fadens, so daß bis $11^{36,5}$ immer nur ein Viertel des Vorderendes im Hellen, die übrigen drei Viertel im Dunkeln blieben. Dann wurde der Faden noch weiter verdunkelt, so daß nur die äußerste Spitze 1 bis 2 Teilstrich weit im Hellen blieb. Trotzdem dieser Versuch eine halbe Stunde lang, von 11^{22} bis 11^{52} , fortgesetzt wurde, änderte sich die Bewegungsrichtung nicht und auch in der Geschwindigkeit traten nur unwesentliche Schwankungen ein. Dieses Resultat, das bei Wiederholung des Versuches immer wieder eintrat, entsprach also nicht den Erwartungen, nach denen es ganz einerlei sein mußte, ob man den Faden vorn oder hinten verdunkelt. Da die Perzeptionsfähigkeit an allen Enden die gleiche ist, so läßt sich das verschiedene Ergebnis nur durch die Annahme erklären, daß die Leitung des Dunkelreizes in dem zuletzt geschilderten Versuche auf Schwierigkeiten stößt. Diese könnten nicht auftreten, wenn der Dunkelreiz nach dem Hinterende geleitet würde, denn auf diesem Wege sind die äußeren Bedingungen wegen der überall gleichmäßigen Beschattung des in Betracht kommenden Fadenstückes überall dieselben. Nur auf dem Wege



Nr. 8.

nach dem Vorderende sind Störungen in der Reizleitung denkbar, weil der Faden hier teils beschattet und teils beleuchtet ist, die äußeren Bedingungen also jedenfalls ungleichmäßig sind. Wir können also schließen, daß der Dunkelreiz nach dem Vorderende geleitet werden muß, um überhaupt wirksam zu werden. Das ist derselbe Schluß, den wir oben in hypothetischer Form aus dem verschiedenen Reaktionsverlauf beim chemischen und beim photischen Reize zogen, und der durch das Ergebnis des Versuches Nr. 8 sehr an Überzeugungskraft gewinnt.

Worin können nun die Schwierigkeiten der Leitung unter den im Versuch 8 gegebenen Bedingungen beruhen? Offenbar liegen sie darin, daß es nicht möglich ist, den Dunkelreiz über ein beleuchtetes Stück des Fadens hinzuleiten. Er kann also in vollkommen genügender Weise perzipiert sein und dennoch unwirksam bleiben, wenn zwischen der Stelle der Perzeption und der der Reaktion eine belichtete Strecke des Körpers liegt. Diese Feststellung scheint mir wichtig zu sein, weil es wohl möglich wäre, daß auch die Lichtreaktionen der Schwefelbakterien sich auf diese Weise erklären. Bekanntlich nimmt man seit Engelmann an, daß bei diesen die Lichtempfindlichkeit in der der Geißel zunächst gelegenen Partie des Körpers lokalisiert sei. Zuletzt hat Buder in seiner oben erwähnten Arbeit sehr anschauliche Belege für diese Ansicht beigebracht. Aber er hat auch verschiedene Beobachtungen gemacht, die mit der Engelmannschen Theorie nicht recht in Einklang zu bringen sind¹. Die Schwierigkeiten, die sich daraus ergeben, sind vielleicht aus dem Wege zu räumen, wenn man prüft, ob nicht auch bei den Schwefelbakterien die Empfindlichkeit für Lichtreize auf dem ganzen Körper gleichmäßig verteilt ist und nur ähnliche Störungen in der Reizleitung wie bei den Oscillarien für die verschiedenen Reaktionen bei Beschattung des Vorder- und Hinterendes verantwortlich zu machen sind.

D. Die Wirkungen leichter Intensitätsschwankungen.

Somit war die Aufgabe, die ich mir zu Anfang gestellt hatte, gelöst, aber im Laufe der Untersuchung war eine neue

¹) l. c., S. 576—579.

oder vielmehr alte Frage aufgetaucht, die eine Antwort verlangte: Ist es die Richtungs- oder die Intensitätsempfindlichkeit, die die phototaktischen Bewegungen der Oscillarien hervorruft? Pieper war der Ansicht, daß sie in der Hauptsache als Reaktionen auf die Richtung des Lichtes aufzufassen sind. Da diese Vorstellung im Widerspruch steht mit der sich immer mehr einbürgernden Theorie, daß die Empfindung der Lichtintensität der alleinige Reizanlaß für die phototaktischen Bewegungen der niederen Organismen ist¹, und meine Versuche gezeigt hatten, daß die Unterschiede zwischen Hell und Dunkel von den Oscillarien deutlich perzipiert werden, so blieb es zu prüfen, ob sie nicht auch auf geringere Intensitätsunterschiede der Helligkeit reagieren.

Pieper hat seine Versuche im wesentlichen so angestellt, daß er eine kleine Portion Oscillarienfäden in eine mit Kieselgallerte beschickte Petrischale impfte und diese Kultur dann in eine heliotropische Kammer brachte, wo sie dem einseitigen Lichteinfall ausgesetzt wurde. Die Oscillarien breiteten sich zunächst radial gleichmäßig aus; erst nach etwa 2 Stunden wurde eine phototaktische Reaktion in der Weise bemerkbar, daß die Ausbreitung der Fäden auf der dem Licht zugekehrten Seite des Impffleckes stärker wird als auf der dem Licht abgekehrten. Ich konnte unter Benutzung der Pieperschen Apparatur feststellen, daß die Intensitätsunterschiede innerhalb der Petrischalen noch so groß sind, daß sie sich auf photographischem Papier, das in die Schalen gelegt wird, noch deutlich markieren. Natürlich sind aber diese Differenzen verhältnismäßig schwach und es fragt sich, ob solche geringen Helligkeitsunterschiede von den Oscillarien noch wahrgenommen werden können. Um das zu prüfen, verglich ich die Geschwindigkeit der Fäden bei heller Beleuchtung mit der bei ganz leichter Beschattung. Das Mikroskop stand dabei im Dunkelzimmer unter einem Pappzylinder, vor einer Lampe. Das Licht fiel durch eine Öffnung des Zylinders auf den Spiegel, so daß das Präparat von oben kein Licht bekam. Die Beschattung wurde mit dünnem Öl- oder Pauspapier vorgenommen, das ich zwischen

¹) S. z. B. Pringsheim E. G. die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin, 1912. S. 194—95.

Lampe und Spiegel schob. Um die Wärmewirkung der Lampe, die bei der vollen Beleuchtung des Spiegels ziemlich erheblich war, auszuschalten, wurde das Licht durch eine Kuvette mit kaltem Wasser geschickt, ehe es auf den Spiegel traf. Die Versuche konnten nie sehr lange ausgedehnt werden, weil nach einiger Zeit immer entweder eine Umkehr oder eine Krümmung eintrat, worauf der Versuch abgebrochen werden mußte. Bemerkenswert will ich noch, daß ich für diese Beobachtungen lange gerade Fäden benutzte, weil diese sich am schnellsten bewegen.

Ich will nun die Protokolle einiger Versuche hier mitteilen.

Versuch 1 bis 4 sind abwechselnd 6 Minuten hell beleuchtet und 6 Minuten mit einer 4fachen Lage Pauspapier beschattet.

Versuch 1		Versuch 2	
hell	0— 6 Min. = 30,0 Teilstr.	hell	0— 6 Min. = 24,5 Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 22,0 „	beschattet	6—12 „ = 19,0 „
hell	12—18 „ = 31,0 „	hell	12—18 „ = 25,0 „
beschattet	18—24 „ = 22,0 „	beschattet	18—24 „ = 19,0 „
hell	24—30 „ = 28,0 „	hell	24—30 „ = 26,5 „
Versuch 3		Versuch 4	
hell	0— 6 Min. = 28,5 Teilstr.	hell	0— 6 Min. = 24,0 Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 19,5 „	beschattet	6—12 „ = 16,0 „
		hell	12—18 „ = 23,0 „

Versuch 5 mit nur einem Blatt Pauspapier beschattet

hell	0— 6 Min. = 33,0 Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 25,0 „
hell	12—18 „ = 29,5 „
beschattet	18—24 „ = 27,5 „
hell	24—30 „ = 29,5 „
beschattet	30—36 „ = 27,5 „

Versuch 6 bis 13

abwechselnd 6 Minuten hell beleuchtet und mit einem ganz dünnen Ölpapier beschattet

Versuch 6		Versuch 7	
hell	0— 6 Min. = 31,5 Teilstr.	hell	0— 6 Min. = 38,0 Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 25,5 „	beschattet	6—12 „ = 33,0 „
hell	12—18 „ = 28,0 „	hell	12—18 „ = 37,0 „
beschattet	18—24 „ = 23,5 „	beschattet	18—24 „ = 33,0 „

Versuch 8

hell	0— 6 Min. = 32,5	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 30,5	„
hell	12—18 „ = 32,0	„
beschattet	18—24 „ = 29,5	„
hell	24—30 „ = 31,5	„
beschattet	30—36 „ = 29,0	„

Versuch 9

hell	0— 6 Min. = 38,0	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 30,0	„

Versuch 10

hell	0— 6 Min. = 30,0	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 28,0	„

Versuch 11

hell	0— 6 Min. = 33,0	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 30,0	„
hell	12—18 „ = 35,0	„

Versuch 12

hell	0— 6 Min. = 32,0	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 30,0	„

Versuch 14

hell	0— 6 Min. = 26,5	Teilstr.
beschattet	6—12 „ = 20,0	„

Versuch 14

Die erste und zweite Beschattung mit einem dünnen Ölpapier, die dritte und vierte Beschattung mit zwei Blatt Ölpapier.

hell	0— 6 Min. = 32,5	Teilstr.
beschattet mit 1 Blatt	6—12 „ = 31,0	„
hell	12—18 „ = 33,0	„
beschattet mit 1 Blatt	18—24 „ = 32,5	„
hell	24—30 „ = 35,0	„
beschattet mit 2 Blatt	30—36 „ = 31,5	„
hell	36—42 „ = 33,0	„
beschattet mit 2 Blatt	42—48 „ = 29,0	„

Es ist also tatsächlich nicht daran zu zweifeln, daß auch eine nur ganz leichte Beschattung schon von den Oscillarien wahrgenommen und von ihnen mit einer Verlangsamung ihrer Bewegung beantwortet wird. Wenn die Beschattung aufhört, steigert sich auch die Geschwindigkeit wieder, was bei allen Versuchen zu konstatieren war. Unter diesen Umständen wird man den Intensitätsunterschieden eine größere Bedeutung für die phototaktischen Reizbewegungen der Oscillarien zuschreiben dürfen. Man kann sich wohl vorstellen, daß die stärkere Ausbreitung der Fäden, die Pieper in seinen heliotropischen Kammern nach der Lichtseite hin beobachtete, dadurch zustande kommt, daß die in eine höhere Lichtintensität gelangenden Fäden ihre Geschwindigkeit steigern. Um über diese Frage absolute Gewißheit zu erlangen, müßte man die Lichtverhält-

nisse unter den Pieperschen Versuchsbedingungen genau photometrisch festlegen. Dann müßten die Fäden unter dem Mikroskop den in den Kulturschalen beobachteten Intensitätsunterschieden ausgesetzt werden. So ließe sich entscheiden, ob die Geschwindigkeitsdifferenzen genügen, um die verschieden starke Ausbreitung auf der positiven und negativen Seite zu erklären. Diese quantitative Analyse konnte ich aus technischen Gründen nicht durchführen, sondern mußte mich mit der Feststellung begnügen, daß die prinzipielle Möglichkeit vorliegt, die Verhältnisse in der erwähnten Weise zu deuten.

D. Der Einfluß der Lichtrichtung.

Nachdem ich hier habe zeigen können, daß das Empfindungsvermögen für auch nur sehr geringe Intensitätsunterschiede bei dem Zustandekommen einer phototaktischen Reaktion jedenfalls mitzuwirken imstande ist, bleibt die Frage zu untersuchen, ob sich alle phototaktischen Bewegungen durch dieses photometrische¹ Empfindungsvermögen erklären lassen.

Pieper hatte sich für die Mitwirkung der Richtung des Lichtes hauptsächlich auf Grund folgenden Versuches entschieden²: »Nach gehen wir zu der viel umstrittenen Frage über, ob im Sinne Strasburgers der Reizerfolg durch die Richtung des Lichtes oder nach Oltmanns durch Helligkeitsdifferenzen bedingt sei.

Die Versuchsanordnung war folgende: Im Dunkelzimmer befand sich 1,50 m weit von einer Tantallampe entfernt eine Oscillarienkolonie. Der hintere Teil der Schale wurde etwas erhöht, so daß auf diese Weise eine Neigung des Substrates gegen die Horizontale um zirka 35° erreicht wurde. Intensitätsmessungen mittelst photographischer Platten und Bromsilberpapier ergaben eine völlig gleiche Intensität über den ganzen Bezirk der Schale. Wäre nun der Reizerfolg lediglich von

¹) Oltmanns spricht in seiner bekannten Arbeit (Flora 1892, 183—266) von »photometrischen Bewegungen«, die die Organismen ausführen, um die Region optimaler Lichtintensität aufzusuchen. Das ist natürlich nicht genau dasselbe, wie die Geschwindigkeitsänderung der Oscillarien in verschiedenen Intensitäten. Da es sich aber offenbar prinzipiell um die gleichen Dinge handelt, glaubte ich den Ausdruck auch hier anwenden zu sollen.

²) l. c. S. 66.

Intensitätsdifferenzen abhängig, so müßte unter diesen Versuchsbedingungen nach allen Seiten vom Impffleck eine gleich starke Ausbreitung erfolgen; da jedoch die Mehrheit der Fäden nach der dem Licht zugekehrten Seite der Schale wanderte, so ist die oben gestellte Frage im Sinne Strasburgers zu beantworten, d. h. die Richtung ist für die Oscillarien der maßgebende Faktor.« Ich habe diesen Versuch mit demselben Ergebnis wiederholt und muß gestehen, daß er mich in meinem Urteil über die Natur der Lichtreizbarkeit der Oscillarien unsicher gemacht hat. Man muß ihnen schon eine außerordentlich große Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede zuschreiben, wenn man diesen Erfolg mit der Intensitätstheorie erklären will.

Ich versuchte deshalb, ob ich etwa bessere Resultate mit der mikroskopischen Beobachtung eines Richtungswechsels der Oscillarien bei plötzlicher Änderung der Lichtrichtung erlangen würde, bei der Pieper nur sehr unsichere Resultate erhalten hatte. Es hätte daran liegen können, daß, wie bekannt, sich die Lichtrichtung in gewöhnlichen Glasgefäßen wegen der zahlreichen Reflexe gar nicht feststellen läßt. Ich wählte deshalb folgende Versuchsanordnung. Es wurde im Dunkelzimmer gearbeitet, und als Lichtquelle diente eine Nernstlampe von 500 Kerzen Stärke. Ihr im übrigen abgeblendetes Licht fiel durch ein horizontal gestelltes Mikroskop, dessen Okularseite nach der Lampe zu gerichtet und dessen Spiegel entfernt war. Wenn ich an dem Mikroskop den Abbeschen Kondensator durch den oben geschilderten mit langer Brennweite ersetzte, so konnte ich auf diese Weise ein Lichtbündel von ziemlicher Intensität und praktisch fast paralleler Strahlenrichtung erzeugen. Um nun mit diesem Lichtbündel die Fäden tatsächlich in einer Richtung parallel zur Substratoberfläche zu treffen, unter möglichstem Ausschluß aller Reflexe, waren noch eine Reihe weiterer Maßregeln nötig. Die Ränder des Gallertblockes, auf dem sich die Fäden bewegen sollten, mußte ganz scharfkantig und seine Oberfläche absolut eben sein. Das ließ sich mit dem früher geschilderten Ausstechen nicht erreichen. Deshalb wurden große Petrischalen von ca. 25 cm Durchmesser mit Objektträgern ausgelegt und mit so viel Wasserglas-Salzsäure gefüllt, daß die Objektträger ca. 6 mm überschichtet waren. Nach dem Erstarren der Gallerte und

genügender Wässerung wurden die Schalen an verschiedenen Stellen mit Oscillarien geimpft und darauf dunkel gestellt. Wenn sich die Fäden am anderen Tage ausgebreitet hatten, wurden die Objektträger mit der Gallerte und den darauf vereinzelt sitzenden Fäden herausgeschnitten. Nachdem dann mit der Lupe die geeignetste Stelle des Objektträgers gefunden war, wurde die überflüssige Gallerte mit einem scharfen Messer abgeschnitten, so daß schließlich ein Block von etwa 15 mm Kantenlänge darauf sitzen blieb, auf dem sich die für den Versuch bestimmten Fäden befanden. Um das Präparat vor dem Austrocknen zu schützen, wurde ein viereckiges Glaskästchen von 20 mm Kantenlänge und 8 mm Höhe, das ohne Boden und ohne Deckel war, um den Gallertblock herumgestellt und ein Deckglas darüber gedeckt. Die Seite des Glaskästchens, durch die das Licht einfallen sollte, bestand aus dünnem Spiegelglas, die anderen drei Seiten waren von innen berußt. War das Präparat in dieser Weise hergerichtet, was beim Lichte einer blauen Lampe geschah, kam es auf den Kreutztisch eines zweiten Mikroskops, dessen Höhe in der Bahn des eben besprochenen Lichtbündels lag. Um auch die lichtzerstreuende Wirkung der Gallerte auszuschalten, war in der Bahn des Lichtbündels noch eine hoch und tief verstellbare Blending angebracht, die es ermöglichte, nur gerade den oberen Rand des Gallertblockes mit den Fäden seitlich zu beleuchten. Da dieses Licht zur Beobachtung, die mittels eines Okkularnetzmikrometers erfolgte, nicht genügte, mußte von unten noch stark gedämpftes blaues Licht aus einer zweiten Lichtquelle einfallen.

Das wirksame Licht fiel also in meinen Versuchen tatsächlich nur von einer Seite parallel ein und auch Reflexe waren durch die innere Berußung so gut wie ausgeschlossen. Trotzdem habe ich nun niemals gesehen, daß die Fäden phototropische Krümmungen ausführten. Ich glaube bestimmt behaupten zu können, daß die Oscillarien sich nicht durch zweckentsprechende Krümmungen in die Richtung der Lichtstrahlen einstellen.

Ich glaube auch, daß man aus einer anderen Orientierungsbewegung, die Pieper beschrieben hat, der Diaphototaxis, nicht ohne weiteres auf einen richtenden Einfluß der Lichtstrahlen

schließen kann. Bei gewisser Intensität des Lichtes — wie er annimmt, der optimalen — sollen die Oscillarien sich senkrecht zur Lichtrichtung einstellen und in dieser Stellung unter langsamen Hin- und Herkriechen verharren, bis ihre Beweglichkeit aufhört. Ich habe die Pieperschen Versuche unter verschiedenen Bedingungen nachgemacht, bin aber zu widerspruchsvollen Ergebnissen gekommen. Manchmal glaubte ich die Pieperschen Beobachtungen voll bestätigen zu können, manchmal zeigte sich aber unter den gleichen Bedingungen auch nichts von der Diaphototaxis. Bei den mikroskopischen Untersuchungen mit der oben beschriebenen Apparatur sah ich einige Male, daß sich die Fäden, die ursprünglich einen Winkel von 45° mit der Lichtrichtung gebildet hatten, nach 1 bis 2 Stunden eine Stellung senkrecht zum Lichteinfall eingenommen hatten. Wenn ich dann solche Fäden so beleuchtete, daß das Licht parallel zu ihrer Längsachse einfiel, in der Erwartung, daß sie sich nun wieder senkrecht einstellen würden, habe ich damit nie Erfolg gehabt. Andererseits habe ich auch gesehen, daß die Fäden, die sich erst senkrecht gestellt hatten, später wieder einen kleinen Winkel mit den Lichtstrahlen bildeten. Diese Richtungsänderungen kommen, wie ich noch einmal betonen will, nicht durch phototropische Krümmungen zustande. Die Fäden behalten ihre gerade Gestalt im wesentlichen immer bei und kriechen dauernd hin und her. Durch Summierung der hierbei auftretenden kleinen Winkelabweichungen kommt es aber, daß die Fäden nach einiger Zeit eine ganz andere Stellung zur Lichtrichtung einnehmen. Ich halte es deshalb nicht für unmöglich, daß die von Pieper beobachtete Querstellung mehr eine zufällige Erscheinung ist, die zur Lichtrichtung keine direkten Beziehungen hat. Zu einem endgültigen Urteil darüber bin ich aber nicht gekommen, dazu waren die makroskopischen wie die mikroskopischen Beobachtungen, die ich gemacht habe, nicht eindeutig genug. Jedenfalls braucht man meiner Meinung nach in der »Diaphototaxis« keinen Beweis dafür zu sehen, daß die Oscillarien phototropisch reizbar sind, denn es könnte sehr wohl sein, daß sich die Fäden deshalb quer zur Lichtrichtung stellen, weil das die einzige Stellung ist, in der beide Enden eines längeren Fadens genau die gleiche Intensität genießen.

Ganz ähnlich steht es mit den Klinostatenversuchen Piepers. Er hat hierbei die Geschwindigkeit von Fäden in einer heliotropischen Kammer mit solchen verglichen, die im diffusen Licht an der vertikalen Achse des Klinostaten gedreht wurden. Er konstatierte, daß sich die im heliotropischen Kasten in positiver Richtung kriechenden Fäden um etwa 23% schneller bewegten als die in den Klinostatenkulturen, und führte das darauf zurück, daß bei letzteren der einseitig richtende Einfluß des Lichtes fehlte. Ich habe diese Versuche nachgeprüft und mich von der Richtigkeit der Beobachtungen überzeugen können. Dagegen glaube ich, daß man die Tatsachen auch in diesem Falle anders deuten kann. Bei der Drehung auf dem Klinostaten kommen die Fäden abwechselnd in stärkere und in schwächere Intensitäten, während in der heliotropischen Kammer sich die Intensität für die Fäden von Stunde zu Stunde steigert. Dies könnte — ausreichende Intensitätsempfindlichkeit der Fäden vorausgesetzt — wohl genügen, um die Verringerung der Geschwindigkeit auf dem Klinostaten zu erklären.

Bin ich aus allen diesen Gründen, besonders aus dem Fehlen deutlicher tropistischer Krümmungen, auch geneigt, dem photometrischen Empfindungsvermögen die wichtigste Rolle bei den phototaktischen Bewegungen der Oscillarien zuzuschreiben, so bleibt doch die Möglichkeit der Beeinflussung durch die Richtung des einfallenden Lichtstrahls bestehen.

F. Zusammenfassung.

1. Der Lichtreiz wird bei den Oscillarien nicht mit bestimmten Stellen ihres Körpers perzipiert, sondern der ganze Faden ist in gleicher Weise reizempfindlich.

2. Ein Lichtreiz gleicher Intensität wird um so stärker empfunden, je größer die Körperoberfläche ist, die von dem Reiz getroffen wird.

3. Die Leitung des Lichtreizes scheint wesentlich anders vor sich zu gehen als die beim chemischen Reiz. Der durch Beschattung hervorgerufene Reiz kann über ein beleuchtetes Stück des Fadens nicht hinweggeleitet werden.

4. Auf Lichtreize wechselnder Intensität reagieren die Oscillarien durch Veränderung ihrer Geschwindigkeit. Bei Einwir-

kung schwächerer Intensität verlangsamt und bei Einwirkung stärkerer Intensität beschleunigt sich die Bewegung. Ein starker Intensitätswechsel von hell in dunkel bewirkt Umkehr der Bewegungsrichtung. Ein Wechsel von dunkel in hell dagegen hat keinen Einfluß auf die Richtung der Bewegung.

5. Phototropische Krümmungen sind an den Oscillarien nicht zu beobachten. Trotzdem muß die Frage unentschieden bleiben, ob die Phototaxis nur durch Helligkeitsdifferenzen bedingt wird, oder die Richtung des Lichtes bei ihrem Zustandekommen mitwirkt.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Nienburg Wilhelm

Artikel/Article: [Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. 161-193](#)