Beobachtungen und Betrachtungen über tactische Reizerscheinungen.

Von
W. Rothert.

Inhaltsverzeichniss.

I. Phototaxis bei einem farblosen Organismus.
II. Ueber Chemotaxis und Chemokinesis der Zoosporen von *Saprolegnia*.
III. Ein Fall von Apaërotaxis.
IV. Proschemotaxis gegen Aether.
V. Verschiedenheit der chemotactischen Empfindlichkeit gegen verschiedene Reizstoffe.
VI. Die Art und Weise der chemotactischen Reaction der Bacterien.
VII. Allgemeines über die tactischen Reizerscheinungen.
VIII. Ueber Osmotaxis.
IX. Die Inconstanz der tactischen Eigenschaften.
Litteraturverzeichniss.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer war mir die Möglichkeit gegeben, im Leipziger Botanischen Institut während eines Theils des Jahres 1900 eine Untersuchung über den Einfluss der Anästhese auf einige Reizerscheinungen pflanzlicher Mikroorganismen auszuführen. Bei dieser Untersuchung, über deren Ergebnisse ich bald zu berichten hoffe, habe ich gelegentlich einige Beobachtungen gemacht, die nicht zu meinem eigentlichen Thema gehörten; der besseren Uebersichtlichkeit halber empfiehlt es sich, diese Beobachtungen nebst einigen sich daran knüpfenden Erörterungen gesondert darzulegen, was ich in vorstehendem Artikel zu thun gedenke. Die Lückenhaftigkeit der mitzutheilenden Beobachtungen bitte ich den kritischen Leser damit entschuldigen zu wollen, dass es, wie gesagt, nur Nebenergebnisse einer auf andere Ziele gerichteten Arbeit sind; zu einer befriedigenden Vervollständigung dieser Ergebnisse fehlte mir und fehlt mir auch jetzt noch die Zeit und zum Theil auch die Möglichkeit.

I. Phototaxis bei einem farblosen Organismus.

Es sind meines Wissens bisher nur zwei Fälle von phototactischer Reizbarkeit bei farblosen schwimmenden Mikroorganismen bekannt geworden, und beide betreffen Schwärmer von *Chytridiaceen*, welche auf chlorophyllhaltigen, beweglichen Organismen schmarotzen; durch die phototactische Reizbarkeit ihrer Schwärmer werden diese Parasiten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0389-8

in den Stand gesetzt, den Ortsveränderungen ihrer ebenfalls phototactischen Wirthe zu folgen und so dieselben sicher zu erreichen. Der eine dieser Fälle wurde von Nowakowski bei *Polyphagus Euglenae* constatirt, der andere von Strasburger bei *Chytridium vorax*, einem Parasiten des *Haematococcus lacustris* (vgl. Strasburger, XXXI pag. 18/19).

Diesen beiden Fällen kann ich einen dritten anreihen, und zwar aus einer ganz anderen Klasse von Organismen, nämlich aus der der Flagellaten. Es ist eine nicht näher bestimmte (möglicher Weise unbeschriebene) *Bodo*-Art, welche neben verschiedenen grünen *Volvocineen* im Warmhausbassin des Leiziger Botanischen Gartens auftrat. Sie nährte sich von *Chlamydomonas multifilis*, indem sie die Zellen derselben ansaugte und den Inhalt in ihren Körper aufnahm, grosse Verheerungen unter ihren Opfern anrichtend. Die *Chlamydomonas* waren unter den herrschenden Bedingungen prosphototactisch [1]); die noch nicht festgesaugten, lebhaft beweglichen Exemplare des *Bodo* waren es gleichfalls, und zwar in noch höherem Grade. Im Hängetropfen der Feuchtkammer wanderten sie fast geradlinig dem Fensterrande zu und reagierten sehr präcise auf jede Drehung des Präparats, wobei sie den *Chlamydomonaden* und anderen prosphototactischen *Volvocineen* vorauseilten.

Es liegt hier eine Anpassungserscheinung mit dem gleichen offenkundigen Nutzen für den Parasiten vor, wie bei den erwähnten *Chytridiaceen*, und es ist nicht uninteressant, dass die nämliche Anpassung, dem gleichen Bedürfniss entsprechend, in zwei weit verschiedenen Verwandtschaftskreisen unabhängig von einander aufgetreten ist.

II. Ueber Chemotaxis und Chemokinesis der Zoosporen von Saprolegnia.

Ich benutzte eine *Saprolegnia*-Species, welche, da sie nicht zur Oogonienbildung zu bringen war, nicht bestimmt werden konnte. Die Zoosporen derselben (wie wohl aller *Saprolegnien*) sind gegen neutralisirten Fleischextract in höchstem Grade proschemotactisch, so dass sie als eines der besten Demonstrationsobjecte empfohlen werden können, zumal da *Saprolegnien* so leicht zu erhalten, zu cultiviren und zu reichlicher Zoosporenbildung zu veranlassen sind. Capillaren mit 10proc. und mit 1proc. Fleischextractlösung bewirken eine sehr starke Attraction und gleichzeitig eine deutliche Repulsion, es entsteht

1) Prosphototaxis ist gleichbedeutend mit positiver, Apophototaxis mit negativer Phototaxis, und entsprechend auch in anderen Fällen. Vgl. über diese bezeichnungsweise Rothert, XXVIII pag. 4/5, Anmerkung.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0390-2

eine massenhafte Ansammlung vor dem Capillarmund, während in diesen keine Spore eindringt. Entsprechend der bedeutenden Schnelligkeit der Bewegung der Zoosporen erfolgt die Ansammlung sehr schnell, und in kurzer Zeit können die sämmtlichen Schwärmer eines grofsen, reichhaltigen Tropfens vor der Capillare gefangen sein, da bei dem blitzartigen Durchlaufen des Tropfens in allen Richtungen jeder Schwärmer bald in die Diffussionssphäre gelangt und folglich angelockt wird.

0,1proc. Fleischextract wirkt ebenfalls stark attractiv, während die Repulsion geringer ist — die Schwärmer dringen bis zu einer gewissen Tiefe in die Capillare selbst ein. Eine schwache Attractivwirkung äussert auch noch eine 0,01proc. Lösung; hier erfolgt erst nach einiger Zeit eine mässige Ansammlung in der Capillare; wahrscheinlich werden durch diese Lösung nur noch einzelne besonders empfindliche Individuen gereizt.

In ganz ähnlicher Weise attractiv wie die stärkeren Fleischextractlösungen wirken auch frische Wundflächen von Fliegenbeinen; es bilden sich an ihnen massenhafte Ansammlungen von Sporen.

Die Bewegung der Schwärmer ist so rapid, dass es nicht möglich ist, direct zu sehen, auf welche Weise die Ansammlungen zu Stande kommen. Ist aber die Schnelligkeit der Bewegung durch einen geringen Zusatz von Aetherwasser herabgesetzt, so kann man beobachten, dass die Schwärmer, deren Bahn sie zufällig in die Diffussionssphäre führt, plötzlich für einen Augenblick anhalten und dann unter event. Aenderung ihrer bisherigen Richtung direct auf die Capillarmündung resp. die Wundfläche des Fliegenbeins losschwimmen.

Bemerkenswerth ist, dass die Schwärmer vor der Mündung der Capillaren mit 10proc. und 1proc. Fleischextract und ebenso an den Fliegenbeinwunden sofort zur Ruhe kommen [1]); es bildet sich hier alsbald ein dichter Haufen unbeweglicher Sporen, an den sich von aussen immer neue Ankömmlinge anheften. Auch in Capillaren mit 0,1proc. Fleischextract erfolgt das Zurruhekommen zwar nicht momentan, aber doch bald, während mir in der 0,01proc. Lösung diese Erscheinung nicht aufgefallen ist. Ich habe constatirt, dass die zur Ruhe gekommenen Sporen auch alsbald keimen.

---

1) Das Zurruhekommen der Zoosporen an Fliegenbeinwunden hat schon Pfeffer (XXVI pag. 467) beobachtet, und Stange erwähnt (XXX pag. 125), dass in mit Phosphorsäure gefüllten Capillaren die Zoosporen stets zur Ruhe kommen, während dies in Essigsäure und Weinsäure nicht der Fall ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0391-8

Die ‚Reizstoffe des Fleischextractes und der Fliegenbeine (nach Stange's Untersuchungen sind es Phosphorsäure und Phosphate) üben also auf die Zoosporen eine zweifache Wirkung aus (von der Repulsivwirkung abgesehen): erstens wirken sie proschemotactisch durch Aenderung der Bewegungsrichtung, zweitens bringen sie die Sporen, welche sonst noch längere Zeit geschwärmt hätten, mehr oder weniger schnell zur Ruhe. Diese zweite Wirkung hat mit der Chemotaxis nichts zu schaffen, sondern ist eine Reizwirkung für sich, wie man schon daraus schliessen kann, dass andere chemotactisch reizbare Organismen in der Lösung des Reizstoffes (sofern dieselbe nicht plasmolysirend oder giftig wirkt) ihre Beweglichkeit vollkommen beibehalten.

Eine Reizbarkeit, welche sich, je nach den Umständen, in einer Hemmung oder Verlangsamung resp. in einer Erweckung oder Beschleunigung der Bewegung (allgemein gesagt in einer Beeinflussung des Grades der Beweglichkeit) durch bestimmte Reizmittel äussert, ist bei beweglichen Mikroorganismen vielleicht sehr verbreitet, aber meist kaum beachtet oder doch nicht näher untersucht worden.[1]) Man könnte diese Art von Reizbarkeit im Anschluss an Engelmann als Kinesis (im Gegensatz zu Taxis) bezeichnen, und demgemäss im vorliegenden Fall von Chemokinesis reden. Die kinetischen Reizerscheinungen werden voraussichtlich oft durch die gleichen Reizmittel veranlasst werden, wie tactische Reizerscheinungen, und sich mit diesen in mannigfaltiger Weise combiniren.

Um auf *Saprolegnia* zurückzukommen, möchte ich bemerken, dass die hier vorliegende Combination von Chemotaxis und Chemokinesis für sie nützlich ist, indem dasselbe Reizmittel, welches die Zoosporen nach für die Entwickelung des Pilzes günstigen Orten hinlockt, sie auch zur Ruhe bringt und so endgiltig an diesen Orten festhält.

Die *Saprolegnia*-Zoosporen sind bekanntlich diplanetisch, d. h. nach einer ersten Schwärmperiode encystiren sie sich für einige Zeit, dann schlüpft der Protoplasmakörper aus der Cyste wieder aus und beginnt, in anderer Gestalt und mit grösserer Bewegungsschnelligkeit

1) Ein schönes Beispiel derartiger Reizbarkeit, und zwar durch Licht, bieten die Untersuchungen Engelmann's an den Purpurbacterien (V pag. 103/9, VI pag. 663/5); Licht ist für die Bewegung dieser Bacterien Bedingung, andererseits wird aber die Bewegung derselben durch starke und gleichmässige Beleuchtung sistirt; sowohl eine Verminderung als eine Steigerung der Lichtintensität ruft die sistirte Bewegung wieder hervor. Engelmann bezeichnet diese Reizbarkeit der Purpurbacterien als Photokinesis. Daneben hat das Licht auch hier noch eine andere, nämlich eine phototactische Wirkung (in dem weiteren aus Kap. VII dieses Aufsatzes zu ersehenden Sinn).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0392-4

als vorhin, seine zweite Schwärmperiode; auf diese folgt die definitive Encystirung und das Austreiben eines Keimschlauches. Es ist nun eine sehr merkwürdige Thatsache, dass die oben beschriebene chemotactische Reizbarkeit den Zoosporen nur im zweiten Schwärmstadium eigenthümlich ist; das erste Schwärmstadium ist völlig unempfindlich. Ich habe Zoosporen im ersten Schwärmstadium wiederholt auf Chemotaxis geprüft, wobei ich Fliegenbeine und Capillaren mit 10proc., 1proc. und 0,1proc. Fleischextract verwandte: die Sporen blieben völlig indifferent, auch wenn sie dicht an der Wunde resp. an der Capillarmündung vorbeigingen. Die nämlichen Sporen reagirten vorzüglich einige Stunden später, nachdem sie in das zweite Schwärmstadium übergegangen waren.

Durch das verschiedene Verhalten der beiden Schwärmstadien ist es sicherlich zu erklären, dass in Pfeffer's Versuchen (XXVI pag. 467/8) die chemotactische Reizbarkeit der Zoosporen sich inconstant erwies. Zoosporen, welche bei niederer Temperatur entwickelt waren, oder welche sich unter Deckglas befanden, fand Pfeffer so gut wie indifferent. Pfeffer selbst lässt die Frage nach der wahren Ursache dieses Verhaltens offen. Ich vermuthe, dass in beiden Fällen zufällig Zoosporen ersten Schwärmstadiums vorlagen; Pfeffer hat den Diplanetismus nämlich unbeachtet gelassen. Dass unter einem (durch Deckglassplitter unterstützten) Deckglas die Zoosporen zweiten Schwärmstadiums ihre chemotactische Reizbarkeit nicht einbüssen, kann ich bestimmt angeben; sie reagiren gegen Fleischextract zwar merklich schwächer als in offenem Tropfen, aber immer noch sehr stark.

Ich habe nachträglich gefunden, dass meine Beobachtungen über das verschiedene Verhalten der beiden Schwärmstadien nicht neu sind; schon Stange hat constatirt (XXX pag. 124), dass Zoosporen im ersten Schwärmstadium gegen eine Capillare mit 2proc. Fleischextract sich indifferent verhielten. Er erwähnt jedoch diese Beobachtung nur ganz kurz, ohne irgend welche Bemerkungen daran zu knüpfen. Indessen scheint mir die Thatsache in mehrfacher Hinsicht interessant. Vom biologischen Gesichtspunkt ist sie durchaus rationell, denn im ersten Schwärmstadium, dem noch ein zweites Schwärmen zu folgen hat, wären proschemotactische Eigenschaften ganz unnütz für den Organismus.[1]) Besonders bemerkenswerth scheint mir aber die uns

1) Der Nutzen des Diplanetismus erscheint, nebenbei bemerkt, überhaupt ganz problematisch, es werden sich aber vielleicht noch besondere Eigenschaften der Zoosporen ersten Stadiums aufdecken lassen, welche uns diese Einrichtung vortheilhaft erscheinen lassen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0393-0

beschäftigende Erscheinung in physiologischer Hinsicht, als ein höchst prägnanter Fall plötzlichen Auftretens einer neuen physiologischen Eigenschaft in bestimmtem Entwickelungsstadium des Organismus, und zwar ohne Dazwischenkommen von Ernährung, Wachsthum oder irgend welchen äusseren Einflüssen, denen die eintretende Aenderung etwa zugeschrieben werden könnte, sondern ausschliesslich infolge der inneren spontanen Umlagerungen oder Strukturänderungen, welche während des kurzen Cystenstadiums in dem anscheinend ruhenden Protoplasma der Spore vor sich gehen. Ich kann mich nicht entsinnen, dass derartige Fälle anderweitig bekannt wären. Zwar ist es eine häufige Erscheinung, dass die physiologischen Eigenschaften eines Organismus sich mit dem Entwickelungsstadium mehr oder weniger ändern; aber meist erfolgt die Aenderung allmählich und wird von Ernährungs- und Wachsthumserscheinungen begleitet, durch die sie vielleicht bedingt ist, oder, wenn die Aenderung plötzlich ist, so lässt sie sich auf das Eingreifen bestimmter äusserer Einflüsse zurückführen; in manchen Fällen endlich, wie bei der Bildung von mit neuen Eigenschaften begabten Schwärmzuständen, sind wir wenigstens nicht im Stande, uns zu überzeugen, ob nicht die scheinbar neue Eigenschaft schon vorher vorhanden und nur durch äussere Umstände an der Bethätigung verhindert war. Bei den *Saprolegnia*-Zoosporen ist es hingegen vollkommen klar, dass die chemotactische Empfindlichkeit vor der ersten Encystirung auch nicht in potentia vorhanden ist.

III. Ein Fall von Apaërotaxis.

Ausser der sehr verbreiteten Prosaërotaxis sind auch bereits ziemlich zahlreiche Fälle bekannt, in denen Prosaërotaxis und Apaërotaxis gleichzeitig auftreten. Es pflegt das bei solchen Organismen der Fall zu sein, für welche das Optimum des Sauerstoffgehals relativ niedrig liegt; diese Organismen sammeln sich an den Orten des für sie optimalen Sauerstoffgehalts, sie verhalten sich also bei infraoptimaler Sauerstoffspannung positiv, bei supraoptimaler negativ aërotactisch. Solche Fälle wurden nachgewiesen zuerst durch Engelmann (IV pag. 541/3) für Spirillen, Flagellaten und Infusorien, dann durch Winogradsky (XXXIII pag. 515/6) für *Beggiatoa,* durch Massart (XX pag. 157) ebenfalls für Spirillen und Infusorien; dasselbe hatte auch ich Gelegenheit bei verschiedenen Sumpfwasserbacterien (Spirillen und Bacillen) und Flagellaten zu beobachten.

Hingegen ist meines Wissens bisher noch kein Organismus bekannt, welcher apaërotactisch wäre, ohne zugleich prosaërotactisch zu

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0394-6

sein. Solche können unter den sog. obligaten Anaëroben[1]) erwartet werden, d. i. unter denjenigen Organismen, welche ihr Optimum bei völligem Sauerstoffmangel finden; solche Organismen scheinen aber bisher noch nicht auf etwaige aërotactische Reizbarkeit geprüft worden zu sein.

Ich bin nun zufällig auf einen solchen nur negativ aërotactischen Organismus gestossen. Es ist ein Bacillus aus der *Amylobacter*-Gruppe, charakterisirt durch Endosporenbildung in spindelförmig anschwellenden Stäbchen, Beweglichkeit auch im sporentragenden Zustande und Gehalt an durch Jod sich bläuender Granulose (in jungen, cylindrischen Stäbchen bildet diese Substanz nur einzelne Ansammlungen; die bereits spindelförmig angeschwollenen Individuen sind ganz mit ihr vollgepfropft und erhalten durch sie einen eigenthümlichen homogenen Glanz). Es war mir nicht möglich, den Organismus zu isoliren und näher zu untersuchen, und ich kann daher nicht angeben, wodurch er sich von den anscheinend zahlreichen beschriebenen und noch unbeschriebenen Formen derselben Gruppe unterscheidet; ich will ihn im Folgenden kurz *Amylobacter* nennen. Er trat reichlich auf in einem Kölbchen, in dem sich einige in Leitungswasser gekochte Erbsen befanden, und entwickelte sich hier gut in Gesellschaft eines kleinen *Termo*-ähnlichen Bacteriums; vermuthlich war der anaërobe *Amylobacter* aus Sporen erwachsen, welche der Erbse anhafteten und das Kochen überlebten, während das aërobe *Termo* wohl zufällig aus der Luft hinein gelangte und durch seine Vegetation das Wachsthum des Anaëroben

1) Der Name „obligate Anaëroben“ hat seine Berechtigung verloren, seitdem durch die Untersuchungen von Chudiakow (II) nachgewiesen worden ist, dass auch die strengsten Anaëroben einen gewissen, specifisch verschiedenen Partialdruck des Sauerstoffs vertragen und sich bei ihm normal entwickeln, und dass das für die Species zulässige Sauerstoffmaximum durch allmähliche Gewöhnung noch ganz erheblich gesteigert werden kann. Alle Anaëroben sind demnach nur facultativ; sie unterscheiden sich von einander durch die Lage ihrer Optima und Maxima in Bezug auf Sauerstoffgehalt, von den obligaten Aëroben überdies durch den Mangel eines Minimums, also durch die Fähigkeit, auch bei völligem Sauerstoffmangel dauernd oder zeitweilig lebensthätig zu sein und die Oxydationsvorgänge durch andere Quellen actueller Energie zu ersetzen. Als extreme Anaëroben könnte man diejenigen Organismen unterscheiden, welche bei völligem Sauerstoffmangel ihr Optimum haben, hierbei dauernd zu leben und ihren ganzen Entwickelungscyclus zu durchlaufen vermögen; dabei kann sehr wohl ein gewisses (vielleicht auch bei derselben Species mit der Beschaffenheit des Substrates variirendes) Sauerstoffquantum ohne Schädigung vertragen werden, und es ist nicht unmöglich, dass extreme Anaëroben in obigem Sinne existiren, die auch bei vollem Luftzutritt zu vegetiren vermögen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0395-2

ermöglichte, obgleich der Luftzutritt nicht abgeschlossen war.[1]) Dass der *Amylobacter* anaërob ist, schliesse ich daraus, dass er beim Isolirungsversuch auf Gelatine bei Luftzutritt absolut nicht wuchs; indirect sprechen dafür auch seine gleich zu besprechenden aërotactischen Eigenschaften. Noch sei erwähnt, dass besagter *Amylobacter* auch ausgezeichnet proschemotactisch gegen neutralisirten Fleischextract ist. Geprüft wurden 10proc., 1proc. und 0,1proc. Lösungen — alle wirken anlockend, am stärksten die erstere; sowohl die cylindrischen, als auch die spindelförmigen und sporentragenden Individuen werden angelockt. Bei seiner relativ bedeutenden Grösse und den massenhaften Ansammlungen, die es binnen wenigen Minuten bildet, dürfte dieses Bacterium als eines der günstigsten chemotactischen Objecte gelten, wenn es nur leicht zu haben wäre. Auch um Bacterienzoogloeen bildete *Amylobacter* starke chemotactische Anhäufungen.

Bringt man einen an *Amylobacter* sehr reichen Tropfen auf einen Objectträger und lässt ihn offen stehen, so bemerkt man nach einiger Zeit, dass sich die anfänglich gleichmässig vertheilten beweglichen Stäbchen von der Oberfläche und Peripherie des Tropfens völlig zurückgezogen und sich in dessen centralem Theil zu einem dichten Haufen zusammengedrängt haben. Diese Erscheinung ist durch die Apaërotaxis verursacht: Alles zieht sich nach der Stelle im Tropfen zusammen, wo am wenigsten Sauerstoff vorhanden ist. Noch besser lässt sich die gleiche Erscheinung in mit Deckglas bedecktem Tropfen beobachten. Hier zieht sich *Amylobacter* allmählich vom Deckglas-

---

1) Ich möchte bei dieser Gelegenheit die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf die höchst merkwürdigen Angaben von Kedrowsky (XIII) lenken, die den Botanikern bisher kaum bekannt geworden zu sein scheinen. Kedrowsky suchte zu entscheiden, woher es kommt, dass anaërobe Bacterien in Mischcultur mit aëroben auch bei vollem Luftzutritt sich entwickeln. Nach seinen Ergebnissen geschieht das nicht deshalb, weil (wie man gewöhnlich glaubt) die Aëroben allen Sauerstoff verbrauchen und so die Anaëroben vor dessen tödtlicher Wirkung schützen, sondern dadurch, dass erstere eine Art Enzym produciren, dessen Gegenwart es den letzteren ermöglicht, auch in sauerstoffhaltiger Flüssigkeit zu wachsen. Der entscheidende Versuch ist folgender: In einem geeigneten Nährsubstrat wurde ein aërobes Bacterium zu starker Vermehrung gebracht und darauf durch Chloroform abgetödtet; nach Verflüchtigung des Chloroforms wurde sodann ein anaërobes Bacterium eingesät, und es gelangte in dem mit den Stoffwechselprodukten des Aëroben beladenen Nährsubstrat zu guter Entwickelung, während es sonst bei Luftzutritt nicht wuchs. Durch Kochen wird das wirksame Stoffwechselprodukt zerstört, durch Thonfilter geht es nicht durch. — Es wäre sehr erwünscht, wenn diese sensationellen Angaben von competenter botanischer Seite nachgeprüft würden; bis dahin wird skeptisches Verhalten ihnen gegenüber angezeigt sein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0396-8

rande zurück, so dass sich dem Rande entlang eine regelmässige, an den Ecken verbreiterte, völlig bacterienfreie Zone bildet (von dem begleitenden aëroben *Termo*, welches übrigens in relativ geringer Menge vorhanden war, sehe ich hier ab). Ebenso ziehen sich die Bacterien von (nicht allzu kleinen) Luftblasen zurück, wenn solche im Präparat vorhanden sind. Die um Luftblasen entstandenen bacterienfreien Zonen verschwinden allmählich wieder, sobald der Sauerstoffvorrat der Blase erschöpft ist, was bei kleineren Blasen bald, bei grösseren erst nach längerer Zeit eintritt. Am Deckglasrande hingegen erhält sich die bacterienfreie Zone dauernd und behält eine constante Breite. Diese Breite ist natürlich um so grösser, je dicker die Flüssigkeitsschicht und je reichlicher folglich der Luftzutritt ist; war das Deckglas mit Deckglasbruchstützen unterstützt, so war die Zone ca. 1,5 mm breit. Abgesehen von den lufthaltigen Zonen sind die Stäbchen im Präparat völlig gleichmässig vertheilt; von dichteren Bacterienzonen in einiger Entfernung von der Luftgrenze, wie solche von Spirillen gebildet werden, ist keine Spur; dies zeigt, dass Prosaërotaxis unserem *Amylobacter* vollständig abgeht. Je kleiner man das Deckglas wählt, und je mehr Luftblasen das Präparat enthält, auf einen desto kleineren Raum müssen sich die Bacterien zusammendrängen. War die Flüssigkeit genügend reich an ihnen, so wird die Ansammlung so dicht, dass sie schon makroskopisch vorzüglich zu sehen ist und sich ganz scharf gegen die helleren, bacterienfreien Zonen abhebt.

Der Rückzug der Bacterien von den Sauerstoffquellen beginnt natürlich nicht sofort nach Herstellung des Präparats, sondern erst dann, wenn in dessen innerer Partie der gelöste Sauerstoff zum Theil verbraucht worden ist; denn so lange die Flüssigkeit überall mit Sauerstoff gesätigt ist, liegt kein Grund zu ungleichmässiger Vertheilung der Bacterien vor. Demgemäss macht sich die Apaërotaxis um so schneller geltend, je zahlreicher die Bacterien im Präparat sind; in meinen Versuchen begann die Erscheinung schon nach einigen Minuten und wurde nach ca. 6—10 Minuten sehr prägnant.

Der Sauerstoffconsum muss wesentlich durch *Amylobacter* selber bewirkt werden [1]), denn das beigemengte *Termo* war viel zu spärlich, um in so kurzer Zeit etwas Erhebliches in dieser Richtung leisten zu können. Unser *Amylobacter* vermag anscheinend ziemlich viel Sauerstoff zu vertragen, ohne in seiner Beweglichkeit geschmälert zu werden;

1) Die Möglichkeit des Sauerstoffconsums auch durch extreme Anaëroben ist durch Chudiakow (II) bewiesen worden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0397-4

denn in der Randzone der Deckglaspräparate, ja auch im unbedeckten Tropfen, bewegt er sich ganz normal umher, bevor er sich apaërotactisch zurückzieht. Manchmal wird er auch zu dauerndem Aufenthalt in den lufthaltigen Zonen veranlasst; befindet sich nämlich ein attractiv wirkendes Zoogloeaklümpchen in der Nähe des Deckglasrandes oder einer Luftblase und treten folglich Apaërotaxis und Proschemotaxis in Conflict mit einander, so siegt, soweit gesehen, die letztere; die um das Klümpchen angesammelten Bacterien ziehen sich also nicht wie die übrigen von der Sauerstoffquelle zurück, bleiben aber trotzdem beliebig lange Zeit normal beweglich. Möglicherweise erklären sich diese Thatsachen auf Grund der oben angeführten Beobachtungen Kedrowsky's.

IV. Proschemotaxis gegen Aether.

Der im vorigen Abschnitt behandelte *Amylobacter* und das ihn begleitende *Termo*-artige Bacterium sind ferner noch dadurch interessant, dass beide sich gegen Lösungen von Aethyläther ausgesprochen proschemotactisch verhalten. Es sei gleich erwähnt, dass bei einer Reihe anderer Organismen (*Bacillus Solmsii*, zwei Formen von *Bacterium Termo* und der Flagellate *Trepomonas agilis*), welche gegen Fleischextract stark proschemotactisch sind, weder eine anlockende, noch eine abstossende Wirkung des Aethers beobachtet wurde, und dass Chloroform auch auf beide zuerst erwähnten Bacterien nicht chemotactisch wirkt.

Die Versuche wurden in der gewöhnlichen Weise mit Capillaren angestellt. Will man aber mit Aetherlösungen von annähernd bekannter Concentration arbeiten, so ist in Anbetracht der ausserordentlichen Flüchtigkeit des Aethers das gewöhnliche Verfahren zur Füllung der Capillaren (durch Evacuiren, oder Erwärmen in der Lösung) nicht anwendbar. Ich verfuhr daher folgendermaassen: Aus Glasröhren von ca. 3 mm Weite verfertigte ich mir kleine, etwa 1—1½ cm lange Gefässchen von Reagensglasform; diese wurden mittelst Capillarpipette mit der Aetherlösung etwa zur Hälfte gefüllt, und es wurden um einige Millimeter längere offene Capillaren hineingestellt, welche sich natürlich sofort füllten; darauf wurde das vorragende Ende der Capillaren durch momentanes Hineinhalten in eine kleine Gasflamme zugeschmolzen, die Capillaren in Wasser abgeschwenkt und mit dem offenen Ende in das Präparat geschoben.[1]) Die Aetherlösungen wurden

1) In gleicher Weise bewerkstelligte ich auch die Füllung von Capillaren mit den später zu erwähnenden Gemischen von Aetherwasser und Fleischextract. Die Herstellung der Gemische geschah in den kleinen Gefässchen selbst.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0398-9

frisch hergestellt durch Verdünnung einer gesättigten wässerigen Aetherlösung mit Leitungswasser. Die bei Zimmertemperatur gesättigte Lösung enthält ungefähr 8 % Aether.

0,8proc. Aether übte auf *Amylobacter* eine deutliche, aber nur mässig starke Anlockung aus, die Stäbchen drangen eine Strecke weit in die Capillare ein. Bei 1,6proc. Anlockung stärker, Eindringen weniger tief. 3,2proc.: starke Anlockung, die Ansammlung erfolgt vor dem Capillarmund, in die Capillare dringen die Stäbchen (wenigstens zunächst) nicht ein. Bei noch stärkeren Lösungen, bis zu gesättigtem Aetherwasser, ändert sich die Erscheinung nicht mehr wesentlich.

Wie man sieht, besteht neben der Attraction auch eine deutliche Repulsion.[1]) Da Aether leicht diffundirt, so sinkt die Concentration in der Capillare und damit auch die Repulsionswirkung relativ schnell, und daher dringt *Amylobacter* nach längerer Zeit auch in solche Capillaren reichlich ein, die ursprünglich gesättigtes Aetherwasser enthielten. Verwendet man beiderseits offene Capillaren, aus denen die Diffusion noch viel schneller erfolgt, so erzielt man noch stärkere (aber kürzer dauernde) Repulsionserscheinungen; so erhielt ich mit 4,8proc. Aether einen schönen Ring von Bacterien in einiger Entfernung vor dem Capillarmund.

Es sei bemerkt, dass 1,6proc. Aetherwasser bei allseitiger Wirkung die Bewegung des *Amylobacter* noch kaum afficirt, 3,2proc. aber sie bei den meisten Individuen gänzlich sistirt. In die letztere Lösung dringen die Bacterien, wie wir sahen, auch nicht mehr ein.

Das kleine *Termo*-ähnliche Bacterium, das nur nebenher beachtet wurde, verhält sich ungefähr ebenso wie *Amylobacter*, dringt aber besser in die Capillaren ein, es ist also für die Repulsivwirkung weniger empfindlich.

Die Thatsache der proschemotactischen Empfindlichkeit gegen Aether bei den erwähnten Bacterien beansprucht insofern allgemeineres Interesse, weil sie ein schlagendes Beispiel für die Existenz von Eigenschaften ist, welche von keinerlei absehbarem Nutzen für den Organismus sind. Aether wirkt auf die Bacterien in stärkeren Concentrationen

---

1) Diese Repulsion ist zweifellos nicht osmotactischer, sondern apochemotactischer Natur, denn *Amylobacter* ist, wie sein Verhalten gegen Fleischextract zeigt, osmotactisch nur sehr wenig empfindlich: in Capillaren mit 10proc. Fleischextract dringt er noch bis zu einer gewissen Tiefe ein. Vgl. auch Cap. VIII über die voraussichtliche Unfähigkeit des Aethers, eine osmotactische Wirkung auszuüben.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0399-7

schädigend, in schwächeren ist er, soweit bekannt, indifferent, und irgend ein Vortheil, welcher den Bacterien aus der Anlockung durch Aetherlösungen erwachsen könnte, ist nicht abzusehen. Selbst wenn sich aber irgend ein solcher sollte nachweisen lassen, so würde er doch unter normalen Verhältnissen nicht nutzbringend sein, da in der Natur die Bacterien wohl sicher nie mit Aethyläther in Berührung kommen.

Es ist ja bekannt, dass die Reizbarkeit auch der niederen Organismen nicht in jeder Hinsicht „zweckmässig" zu sein braucht. Pfeffer (XXVI pag. 388, XXVII pag. 628) hat z. B. gezeigt, dass Farnspermatozoen und Bacterien in Capillaren einschwärmen, welche neben dem specifischen anlockenden Reizstoff einen tödtlich wirkenden Zusatz von Strychninnitrat oder Quecksilberchlorid enthalten; eine Reizbarkeit, welche die Organismen vor diesen giftigen Substanzen schützen würde, ist also nicht vorhanden, während doch durch andere schädliche Substanzen, wie Säuren, Alkalien, Alkohol, dieselben Organismen abgestossen werden. Zur Erklärung dieser Fälle ist nun freilich angeführt worden, dass in der Natur die Bacterien mit Strychninsalzen und Sublimat nicht in Berührung kommen und daher nicht die Möglichkeit hatten, durch Anpassung eine schützende Empfindlichkeit gegen dieselben zu erwerben. Unser Beispiel zeigt nun aber, dass sehr wohl Reizbarkeiten existiren können, die nicht durch Anpassung erworben sind.

Andererseits sind auch Fälle positiver, aller Wahrscheinlichkeit nach nutzloser Reizbarkeit bekannt. So sind nach Pfeffer (XXVII pag. 602/3) Bacterien proschematisch gegen Rubidium-, Caesium-, Lithium-, Strontium- und Bariumsalze; Farnspermatozoen werden nach Pfeffer ausser durch Aepfelsäure auch noch durch die im Pflanzenreich nicht vorkommende Maleinsäure (XXVI pag. 412), und nach den neuesten Untersuchungen Buller's (I) auch durch diverse anorganische Salze, darunter Rubidiumchlorid, angelockt. Diese Fälle lassen sich durch die recht wahrscheinliche Annahme erklären, dass sie die nothwendige Folge der Reizbarkeit durch andere Stoffe sind (vgl. Pfeffer, XXVII pag. 649, und das folgende Kapitel dieser Mittheilung); wenn wir uns vorstellen, dass beispielsweise die Empfindlichkeit für Aepfelsäure bedingt ist durch eine bestimmte Struktur der activen Eiweissmolekeln des Protoplasmas, welche dieselben befähigt, gerade mit Aepfelsäure etwa in eine bestimmte chemische Reaction zu treten, so ist es sehr wohl denkbar, dass dadurch eo ipso auch die Befähigung zu einer gleichen Reaction mit der nahe verwandten Maleinsäure ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0400-4

geben ist; ebenso kann die nützliche Empfindlichkeit für Kaliumsalze eo ipso die nutzlose Empfindlichkeit für Salze des Rubidiums und anderer nahestehender Metalle zur Folge haben.[1])

Die Reizbarkeit unserer Bacterien durch Aether dürfte sich nun aber schwerlich in solcher Weise als nothwendige Folge irgend einer anderen, nutzbringenden Reizbarkeit erklären lassen; es ist bisher noch kein auch nur entfernt dem Aethyläther verwandter Stoff bekannt, welcher auf Bacterien oder andere Organismen anlockend wirkte.

V. Verschiedenheit der chemotactischen Empfindlichkeit gegen verschiedene Reizstoffe.

Wenn ein und derselbe Organismus durch verschiedene Stoffe chemotactisch reizbar ist, so fragt es sich, ob die Empfindlichkeit für alle diese Stoffe auf der gleichen oder auf ungleichen Eigenschaften des Protoplasmas beruht, mit anderen Worten, ob die Perception der verschiedenen Stoffe in qualitativ gleichen oder qualitativ ungleichen Veränderungen im Protoplasma besteht. Wäre letzteres der Fall, so würde der Begriff Chemotaxis ein Sammelbegriff sein, er würde mehrere distincte Reizbarkeiten umfassen, die von einander ebenso verschieden wären, wie etwa Geotropismus, Phototropismus und Hydrotropismus.

Diese Möglichkeit wurde von Pfeffer (XXVII pag. 648/9) bereits in Betracht gezogen, aber im Allgemeinen offen gelassen. Nur über die Aërotaxis (die ja mit zur Chemotaxis im allgemeinen Sinne gerechnet werden kann) spricht Pfeffer eine bestimmte Ansicht aus, indem er es für unwahrscheinlich erklärt, dass „der Auslösungsvorgang durch einseitigen Angriff von Sauerstoff mit anderen chemotactischen Reizen gänzlich übereinstimmt. Denn z. B. auch die durch Kalisalze u. s. w. nicht anlockbaren Infusorien erweisen sich gegenüber Sauerstoff in hohem Grade chemotactisch, und da demgemäss die Fähigkeit für Perception des Sauerstoffreizes unabhängig von der Existenz der Reizbarkeit durch Kalisalze ist, so muss irgend ein Unterschied, mindestens in dem unmittelbaren Acte der Reizung, bestehen". Man braucht bei dieser Argumentation sich gar nicht einmal auf die fernstehenden Infusorien zu berufen, denn auch unter den Bacterien gibt es solche, welche wohl aërotactisch, nicht aber chemo-

1) Buller (I pag. 572) will in ähnlicher Weise die Reizbarkeit der Farnspermatozoen durch Rubidiumchlorid aus ihrer Reizbarkeit durch Aepfelsäure ableiten. Das scheint mir etwas kühn, denn diese beiden Stoffe haben doch gar zu wenig Aehnlichkeit mit einander.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0401-9

tactisch sind (z. B. *Beggiatoa*), und allem Anschein nach auch solche, die sich umgekehrt verhalten; so habe ich bei *Bacillus Solmsii*, der durch Fleischextract stark angelockt wird, keine aërotactische Reizbarkeit bemerken können. Auch schon die Thatsache, dass die einen Bacterien stark chemotactisch gegen bestimmte Reizstoffe und nur schwach aërotactisch sind, während andere sich umgekehrt verhalten, lässt darauf schliessen, dass der Act der Perception bei Chemo- und Aërotaxis verschieden sein muss.

Auf Grund der gleichen Argumentation, welche Pfeffer in dem citirten Passus anwendet, kann man aber auch folgern, dass auch bei der chemotactischen Reizung durch verschiedene Stoffe (mit Ausschluss des Sauerstoffs) der Perceptionsact nicht immer gleich sein kann. So wird durch Dextrin *Bacterium termo* stark, *Spirillum undula* gar nicht angelockt (Pfeffer, XXVII pag. 604, 606); Aether wirkt chemotactisch auf unseren *Amylobacter,* nicht aber auf diverse andere Bacterien; Schwefelwasserstoff wirkt stark chemotactisch auf *Chromatium Weissii* (Miyoshi, XXIII pag. 160—166), wohl sicherlich im Gegensatz zu allen Bacterien, welche Schwefelwasserstoff nicht oxydiren. Alle die genannten Bacterien sind aber proschemotactisch gegen Fleischextract, und so kann gefolgert werden, dass die Empfindlichkeit für die Stoffe des Fleischextracts unabhängig sein muss von derjenigen für Dextrin, Aether und Schwefelwasserstoff, ebenso wie auch die Empfindlichkeiten gegen diese unter einander. Solche specifische Differenzen in Bezug auf die Reizbarkeit durch verschiedene Stoffe werden sich gewiss als noch viel häufiger erweisen, sobald einmal zahlreichere Bacterien auf ihr chemotactisches Verhalten gegenüber einer Reihe chemischer Substanzen geprüft sein werden. Beschränken wir uns nicht auf die Vergleichung von Bacterien unter einander, so können wir die Beispiele noch mehren. Um nur noch eines anzuführen, sind gegen einige anorganische Salze sowohl Bacterien (nach Pfeffer) als auch Farnspermatozoen (nach Buller) proschemotactisch, dabei wirkt aber eine ganze Reihe von organischen und anorganischen Verbindungen nur auf die ersteren, Aepfelsäure hinwiederum anscheinend nur auf die letzteren anlockend; während gegen freie Säuren und Alkalien beide apochemotactisch sind, wirkt Alkohol zwar auf Bacterien, nicht aber auf Farnspermatozoen abstossend (letzteres wurde von Buller constatirt, I pag. 559).

Ich möchte es für wahrscheinlich halten, dass einander chemisch mehr oder weniger nahestehende Stoffe (also z. B. Aepfelsäure und Maleinsäure und deren Salze — die Salze der Alkalimetalle, die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0402-5

Kohlehydrate, verschiedene Amide u. s. w.) qualitativ die gleiche Wirkung im Protoplasma hervorrufen, dass jedoch die Chemotaxis gegen Stoffe aus verschiedenen Gruppen (also z. B. gegen Chlorkalium, Dextrin, Pepton, Aether, Schwefelwasserstoff) besondere, von einander unabhängige Empfindlichkeiten voraussetzt.

Die oben angeführten Argumente sind nun aber eigentlich nur Wahrscheinlichkeitsgründe, die keine völlig zwingende Kraft haben. Dass der eine Organismus von mehreren Stoffen, der andere nur von einem derselben angelockt wird, könnte ja möglicher Weise auch darin seinen Grund haben, dass das Protoplasma des letzteren Organismus nur für den einen Stoff, das des ersteren Organismus aber auch für die übrigen Stoffe hinreichend permeabel wäre; der Perceptionsact könnte dabei sehr wohl für alle Stoffe derselbe sein. Es ist das eine Möglichkeit, die ich nicht weiter ausmalen will, da ich selber nicht daran glaube; ausgeschlossen ist sie aber a priori nicht.

Es gibt jedoch ein Verfahren, welches gestattet, auf experimentellem Wege die Frage für jeden einzelnen Fall zu lösen.[1]) Dasselbe basirt auf der durch Pfeffer bekannten Thatsache, dass eine den Organismus umgebende homogene Lösung des Reizmittels die chemotactische Empfindlichkeit für denselben Stoff gemäss dem Weberschen Gesetz abschwächt; die Concentration des Reizmittels in der Capillare muss um ein gewisses Vielfaches grösser sein als dessen Concentration in der Aussenflüssigkeit, damit die Reizschwelle erreicht wird. Es erklärt sich das dadurch, dass das Reizmittel auch in homogener Vertheilung einen Reizzustand in dem Organismus hervorruft; zwar wirkt der Reiz, da er allseitig gleich ist, nicht richtend, doch nimmt derselbe sozusagen den Perceptionsapparat des Organismus für das betreffende Reizmittel in Anspruch und macht ihn für einen neu hinzutretenden gleichartigen Reiz unempfänglich, wofern dieser nicht um ein bestimmtes Vielfaches stärker ist. — Nehmen wir nun an, ein Organismus sei gegen zwei Stoffe A und B in gleichem Grade proschemotactisch und die Perception beider beruhe auf dem nämlichen Vorgang im Protoplasma, so dass also beide Stoffe nicht unterschieden werden; es wird alsdann ein Zusatz von B zu der Aussenflüssigkeit, in der sich der Organismus befindet, dessen Empfindlichkeit gegen die Reizwirkung einer mit A gefüllten Capillare ganz ebenso abschwächen resp. aufheben, wie ein gleicher Zusatz von A selbst, und ebenso umgekehrt. Ist die anlockende Wirkung der beiden Stoffe nicht

1) Die Idee dieses Verfahrens stammt von Herrn Geheimrat Pfeffer, welcher sie mir gesprächsweise mittheilte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0403-1

gleich stark, so wird das offenbar nur von quantitativem Einfluss sein, und jedenfalls wird sich die anlockende Wirkung von A in der Capillare durch Zusatz einer geeigneten Menge von B zur Aussenflüssigkeit völlig aufheben lassen. Anders, wenn der Perceptionsact für beide Stoffe verschieden ist; in diesem Falle wird voraussichtlich die Empfindlichkeit für A durch einen noch so starken Zusatz von B nicht alterirt werden. Nur ist zu beachten, dass eine Anlockung trotzdem nicht zu Tage treten wird, wenn zwei verschiedene, aber gleich starke Reize einander entgegenwirken; um solche antagonistische Wirkung zu eliminiren, ist es erforderlich, dass die Capillarflüssigkeit ausser A auch noch ebenso viel von B enthalte wie die Aussenflüssigkeit, es muss sich also in der Capillare A + B, draussen nur B befinden. Lässt sich bei solcher Versuchsanstellung die anlockende Wirkung von A nicht aufheben, so ist bewiesen, dass die chemotactische Empfindlichkeit gegen die gegebenen beiden Stoffe bei dem gegebenen Organismus qualitativ verschieden ist.

Zwei derartige Versuche finden wir bereits bei Pfeffer, obgleich Pfeffer dieselben zu einem anderen Zwecke anstellte und keine Schlussfolgerungen bezüglich der obigen Frage aus ihnen zog. In dem einen Versuch (XXVI pag. 399) fand er, dass 0,05proc. Maleinsäure in der Aussenflüssigkeit das Einschwärmen von Farnspermatozoen in eine Capillare mit 0,04proc. Aepfelsäure verhinderte. Der andere Versuch (XXVII pag. 635) wurde mit *Bacterium termo* angestellt, welches (XXVII pag. 604/5) gegen Fleischextract und Dextrin ungefähr in gleichem Grade prochemotactisch ist; in der Capillare befand sich Dextrin, in der Aussenflüssigkeit Fleischextract, und es ergab sich, dass eine Attraction durch die Capillare ausblieb, wenn der Dextringehalt in derselben zwei Mal so gross war wie der Gehalt an Fleischextract draussen; eine Anlockung fand hingegen statt, wenn das Verhältniss der beiderseitigen Concentrationen 5 : 1 betrug, d. i. dasselbe Verhältniss, welches auch für Fleischextract selbst die Reizschwelle bildet. Diese Versuche sind indess vom Standpunkt unserer Fragestellung aus mit einem Fehler behaftet; die Capillare enthielt nämlich nicht auch denselben Stoff wie die Aussenflüssigkeit, der Mangel einer Anlockung durch die Capillarflüssigkeit kann also dadurch bedingt gewesen sein, dass die proschemotactischen Wirkungen beider Flüssigkeiten sich gegenseitig compensirten. Im ersten Versuch ist diese Möglichkeit freilich ausgeschlossen, denn die Maleinsäure wirkt bei gleicher Concentration sehr viel schwächer anlockend als die Aepfelsäure; eine Compensation war also nicht möglich, und das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0404-7

negative Resultat des Versuchs ist nur dadurch erklärbar, dass die homogene Maleinsäurelösung die Empfindlichkeit der Spermatozoen für Aepfelsäure herabdrückte. Im zweiten Versuch ist aber ein gleicher Schluss unzulässig, da die proschemotactischen Wirkungen einer Fleischextractlösung und einer nur doppelt stärkeren Dextrinlösung sich kaum in merklichem Grade unterscheiden dürften — es kann hier also sehr wohl nur eine Compensation zweier entgegengesetzt gerichteter Attractionen stattgefunden haben. Dass anderweitig Grund vorhanden ist, die Identität der Reizwirkung von Fleischextract und Dextrin zu bezweifeln, wurde schon oben hervorgehoben (pag. 384/85).

Ich habe nun solche Versuche mit dem in Cap. III und IV besprochenen *Amylobacter* ausgeführt, welcher sich als proschemotactisch gegen Fleischextract und gegen Aether erwiesen hatte. In die bacterienhaltige Flüssigkeit, welche mit einem gleichen Volumen 3,2proc. Aetherwasser vermischt worden war, so dass sie 1,6proc. Aether enthielt, wurde eine Capillare mit 1proc. Fleischextract + 1,6proc. Aether (hergestellt durch Vermischen gleicher Volumina 2proc. Fleischextract und 3,2proc. Aetherwasser) gebracht, daneben eine andere Capillare mit 1proc. Fleichextract allein. In beiden Capillaren fand schnelle und starke Ansammlung statt, während eine zur Controlle mit hineingebrachte, mit 1,6proc. Aether allein gefüllte Capillare natürlich keine Anlockung bewirkte. Dieser Versuch wurde zweimal mit gleichem Resultat ausgeführt. In einem anderen Versuch wurden Capillaren mit nur 0,1proc. Fleischextract zu Bacterien gebracht, die sich a) in unvermischter Culturflüssigkeit, b) in solcher mit 1,6proc. Aether befanden; in beiden Fällen fand gleich starke Attraction statt.[1])

Diese Versuche zeigen zweifellos, dass die Empfindlichkeit des *Amylobacter* für Fleischextract durch Aether nicht aufgehoben und nicht abgestumpft wird. Also muss die Proschemotaxis gegen Aether von derjenigen gegen Fleischextract verschieden sein, und damit ist wenigstens für einen concreten Fall der Beweis erbracht, dass es qualitativ verschiedene chemotactische Empfindlichkeiten gibt. Es wäre freilich erwünscht gewesen, obige Versuche auch in umgekehrtem Sinne auszuführen, d. h. festzustellen, dass auch die proschemotactische Wirkung des Aethers durch Fleischextract nicht aufgehoben wird, was ich leider zu thun versäumt habe; doch ist auch ohne diesen Gegenversuch die Beweisführung stichhaltig.

1) In letzterem Versuch fehlte zwar eine entsprechende Beimengung von Aether in der Capillare, doch würde dieser Umstand nur im Falle eines negativen Resultats die Beweiskraft des Versuches vernichten können.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0405-3

VI. Die Art und Weise der chemotactischen Reaction der Bacterien.

Es ist wohl die allgemein acceptirte Ansicht, dass auf die schwimmenden pflanzlichen Mikroorganismen die verschiedenen einseitigen Reize in der Weise wirken, dass sie eine bestimmte Richtung ihres Körpers verursachen, wodurch der Organismus gezwungen wird, je nach den Umständen nach der Reizquelle hin oder von ihr weg zu steuern; war die Bewegungsrichtung vor der Reizung eine andere, so besteht also die Reaction auf die Reizung in einer Drehung der Körperachse und folglich in einer Ablenkung der Bewegungsrichtung um einen grösseren oder kleineren Winkel. Für die phototactischen Erscheinungen ist das lange bekannt und leicht zu constatiren. Dass dasselbe auch für alle chemotactischen Erscheinungen gilt, hat Pfeffer an zahlreichen Stellen seiner beiden Arbeiten über die Chemotaxis betont (z. B. XXVI pag. 462, 481, XXVII pag. 631, 661). Ich selber konnte mich bei Farn-Spermatozoen, *Saprolegnia*-Schwärmsporen und der Flagellate *Trepomonas agilis* überzeugen, dass in der That diese Organismen, wenn sie in die Nähe der Mündung der proschemotactisch wirkenden Capillare gelangen, eine deutliche Richtungsänderung erfahren und direct auf den Capillarmund zusteuern.

Wesentlich anders verhält sich aber die Sache bei der chemotactischen Anlockung der Bacterien, wie ich ganz gegen meine Erwartung fand. Das abweichende Verhalten fiel mir zuerst bei *Bacillus Solmsii*[1]) auf, dessen Grösse und relativ langsame Bewegung es sehr leicht machen, einzelne Individuen im Auge zu behalten und ihr Verhalten in der Nähe des Capillarmundes zu verfolgen. Gelangt ein Bacillus bei seinem ungefähr geradlinigen Schwimmen in die Diffusionssphäre, so erfährt er keine Richtungsänderung, vielmehr geht er in der früheren Richtung vor der Capillarmündung (event. ganz dicht vor ihr) vorbei, ganz als ob er gar nicht gereizt würde; aber in einiger Entfernung von dem Capillarmund hält er an und kehrt alsbald um, wobei das frühere Hinterende vorangeht; er geht nun wiederum am

1) Dieser Bacillus trat wiederholt reichlich auf in Wasser mit etwas Schlamm aus dem Freilandbassin des Leipziger Botanischen Gartens sowie aus Gräben und Tümpeln der Umgebung Leipzigs, wenn in dem Wasser gekochte Erbsen, Lupinen, Stengelstücke oder faulende Algen sich befanden; er scheint also in stehendem Wasser mit schlammigem Grund verbreitet zu sein. Er stimmt mit Klein's Beschreibung des *Bacillus Solmsii* (XV) gut überein, konnte jedoch nicht mit voller Sicherheit identificirt werden, da er in meinen Culturen keine Sporen bildete. Er ist gut proschemotactisch gegen neutralisirten Fleischextract, namentlich gegen stärkere Lösungen. Gegen Sauerstoff scheint der Bacillus unempfindlich zu sein. Merkliche osmotactische Repulsion wurde durch 10proc. Fleischextract nicht bewirkt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0406-8

Capillarmund ganz unbeeinflusst vorbei, kehrt etwa in derselben Entfernung von ihm wie das erste Mal um, und fährt fort in dieser Weise innerhalb einer begrenzten Sphäre, deren Mittelpunkt die Capillarmündung bildet, hin- und her zu gehen, ohne sie verlassen zu können. Ist die Anlockung schwach oder das Individuum wenig empfindlich, so hält es zwar wohl ebenfalls nach dem ersten Passiren des Capillarmundes für einen Augenblick an, kehrt aber nicht um, sondern fährt alsbald fort, sich von der Capillare zu entfernen. In dem Umkehren in einer bestimmten Zone der Diffusionssphäre äussert sich somit die Reaction des Bacillus auf die chemotactische Reizung.

In welcher Entfernung vom Capillarmund das Umkehren erfolgt, mit anderen Worten, wie gross der Radius der wirksamen Sphäre ist, habe ich nicht näher bestimmt; zur ungefähren Orientirung sei aber gesagt, dass er nicht viel kleiner ist als der Radius des Gesichtsfeldes bei der von mir benutzten mittelstarken Vergrösserung, und somit ein Vielfaches der Länge des Bacillus beträgt.

Die „wirksame Sphäre" wirkt nach Obigem wie eine Falle; die zufällig hineingelangenden Bacillen können nicht wieder hinaus. Mit der Zeit entsteht eine Ansammlung vor dem Capillarmund, die natürlich um so schneller zu Stande kommt, je zahlreicher die Bacillen im Präparat und je beweglicher sie sind. In die Capillare selbst dringen die Bacillen zunächst, allenfalls mit einzelnen Ausnahmen, nicht ein, was aber nicht etwa auf eine Repulsion zurückzuführen ist, sondern sich in anderer Weise erklärt. Da nämlich, wie gesagt, eine Ablenkung nach der Capillare hin nicht erfolgt, so kann ein Bacillus offenbar nur dann in die Capillare gelangen, wenn er sich zufällig genau auf ihre Mündung zu bewegt, und das wird natürlich nur selten der Fall sein. Da nun aber die Bewegung des Bacillus keine absolut geradlinige ist, und auch beim Umkehren an der Grenze der wirksamen Sphäre die frühere Bewegungsrichtung nicht genau eingehalten zu werden braucht, so ändert sich die Bahn der Bacillen fortwährend, und es ist somit für jedes Individuum eine grosse Wahrscheinlichkeit vorhanden, früher oder später einmal direct in die Capillare hineinzugehen, aus der es alsdann nicht wieder hinausgelangt. Daher geht allmählich ein immer zunehmender Theil der Ansammlung in die Capillare selbst über, und nach hinreichend langer Zeit können sämmtliche Bacillen in ihr versammelt sein.

Ich habe zu wiederholten Malen sehr zahlreiche Individuen von *Bacillus Solmsii* beobachtet und stets die beschriebene Art der chemotactischen Reaction constatirt; eine Ablenkung durch die chemische

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0407-4

Reizung findet niemals statt. Ich richtete ferner meine Aufmerksamkeit auf das Verhalten anderer Bacterien und fand die gleiche Reactionsweise bei sämmtlichen proschemotactischen Bacterien, welche mir begegneten. Durch directe Verfolgung einzelner Individuen überzeugte ich mich hiervon bei dem oben besprochenen *Amylobacter* (bei seiner Chemotaxis gegen Fleischextract und gegen Aether), bei *Spirillum tenue* und *undula,* einer *Chromatium*-Art, und noch einigen anderen. Bei sehr kleinen und schnell beweglichen Formen, wie den *Termo*-artigen Bacterien, ist eine directe Beobachtung des Verhaltens einzelner Individuen unthunlich; dass aber auch bei ihnen die Art der Reaction die gleiche ist, wie bei den grösseren Bacterien, ergibt sich indirect aus der Beobachtung ihrer chemotactischen Ansammlungen. In diesen herrscht eine ausgesprochen wimmelnde Bewegung, welche nur dadurch zu erklären ist, dass die einzelnen Individuen sich in den verschiedensten Richtungen hin- und herbewegen. Auch entsteht die Ansammlung, ebenso wie bei *Bacillus Solmsii,* stets zunächst vor der Capillarmündung (auch wo keinerlei Repulsivwirkung vorliegt) und dringt erst nach einiger Zeit in die Capillare selbst ein; natürlich erfolgt dieses Eindringen um so schneller, je rapider die Bewegung der Bacterien und je kleiner ihr Durchmesser im Verhältniss zur Capillaröffnung — bei *Termo*-Arten findet also der Uebergang schon sehr bald statt. — Es leuchtet ein, dass, wenn die Bacterien eine Richtungsablenkung erführen und infolge derselben sämmtlich nach der Capillarmündung steuerten, die Erscheinung einen ganz anderen Charakter haben müsste. Auch müsste die Ansammlung, wofern Repulsivwirkung fehlt, von Anfang an in und nicht vor der Capillare zu Stande kommen, wie es bei Farn-Spermatozoen, *Saprolegnia*-Zoosporen und *Trepomonas* auch thatsächlich zutrifft.

In gleicher Weise kann man aus dem wimmelnden Charakter der Bewegung in aërotactischen Ansammlungen mit Sicherheit schliessen, dass auch die Reaction auf Sauerstoffreiz von den Bacterien ebenso ausgeführt wird, wie diejenige auf Reizung durch andere Substanzen.

Ich habe nicht speciell darauf geachtet und kann daher nicht mit Bestimmtheit angeben, ob nicht die verschiedenen Bacterien secundäre Differenzen in ihrer chemotactischen Reaction aufweisen, etwa im Zusammenhang mit der Art der Begeisselung. Bei *Bacillus Solmsii* und *Amylobacter* (*Clostridium*), welche nach Fischer (VII) peritrich, d. h. auf dem ganzen Körper gleichmässig mit Geisseln besetzt sind, existirt kein Unterschied zwischen Vorder- und Hinterende, jedes der beiden Enden kann bei der Bewegung vorangehen. Die *Spirillum-*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0408-0

Arten hingegen sowie *Bacterium Termo* sind lophotrich, die *Chromatium*-Arten monotrich, d. h. sie sind mit einem Geisselbüschel resp. einer einzelnen Geissel am einen Ende versehen; diese Bacterien sind somit polar organisirt, ihr Vorder- und Hinterende sind verschieden. Nun sind mir zwar keine allgemeinen Angaben hierüber in der Litteratur bekannt, es ist aber jedenfalls nach Analogie mit anderen polaren Organismen anzunehmen, dass solche polare Bacterien bei ihrer normalen Bewegung stets mit dem Vorderende vorangehen und ein Rückwärtsschwimmen nur momentan infolge von Reizen möglich ist, wie das Pfeffer (XXVI pag. 445) für *Chlamydomonas* und Engelmann (V) für sein *Bacterium photometricum* (in Wirklichkeit ein *Chromatium*) beschreiben. Es müsste alsdann auch die chemotactische Reaction bei den polaren Bacterien etwas anders erfolgen, als bei *Bacillus Solmsii*; die Rückwärtsbewegung müsste bei ihnen nicht dauernd (bis zum neuen Reiz), sondern nur momentan sein. Dies gilt jedoch nur für die einzelligen Zustände; bei den zwei- und mehrzelligen Zuständen der Spirillen und bei den in Theilung begriffenen Individuen von *Bacterium Termo* sind beide Enden begeisselt und daher sicherlich auch für die Bewegung gleichwerthig. Solche nicht polare Zustände können sich ebenso verhalten wie *Bacillus Solmsii*, und die Häufigkeit derselben mag vielleicht der Grund sein, dass mir Differenzen im Verhalten der verschiedenen Bacterien nicht aufgefallen sind.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, was die proschemotactischen Bacterien veranlasst, nach dem Passiren der Capillarmündung zurückzugehen, so wird die Antwort nicht zweifelhaft sein. Der Anlass kann nur in der stattfindenden Concentrationsänderung des Reizstoffes liegen. Und zwar wirkt bei der Proschemotaxis der Bacterien nur ein Concentrationsabfall, nicht aber eine Concentrationssteigerung als Reizanlass, denn eine Reaction findet erst statt, wenn das Bacterium aus den Zonen steigender in Zonen sinkender Concentration gelangt ist. Der Concentrationsabfall des Reizstoffes veranlasst die Bacterien umzukehren, er wirkt auf sie repulsiv. Die Proschemotaxis der Bacterien stellt sich demnach als das Resultat einer Repulsionswirkung dar — die anlockende Wirkung des Reizstoffes ist nur scheinbar.

Es könnte auffallend erscheinen, dass die Bacterien nicht sofort umkehren, nachdem sie das Concentrationsmaximum vor dem Capillarmund passirt haben, sondern erst nachdem sie eine ziemliche Strecke weiter in Zonen allmählich abnehmender Concentration gedrungen sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0409-8

Das ist jedenfalls dadurch zu erklären, dass der Concentrationsabfall eine gewisse Grösse (die Reizschwelle) erreichen muss, um die Reaction auslösen zu können. Könnten wir den Concentrationsabfall plötzlicher machen, so würde sich sicherlich auch der Radius der Schwärmsphäre vor dem Capillarmunde erheblich verringern lassen.

Wenn es eine bestimmte Concentrationsverminderung ist, welche den Reizanlass bildet, so wird natürlich die absolute Concentration der repulsiv wirkenden Zone nicht constant sein, sondern von der höchsten Concentration, welche vorher auf den Organismus einwirkte, abhängen müssen — mit dieser wird auch jene steigen. Daher kommt es, dass die einmal in die Capillare eingedrungenen Bacterien nicht wieder aus ihr hinausgelangen; die repulsiv wirkende Concentrationsgrenze ist durch die Einwirkung der stärkeren Lösung in der Capillare erhöht worden.

VII. Allgemeines über die tactischen Reizerscheinungen.

Wir sahen im vorigen Abschnitt, dass die proschemotactische Ansammlung in der einen Reizstoff enthaltenden Capillare bei den untersuchten Bacterien in wesentlich anderer Weise zu Stande kommt, als bei anderen pflanzlichen Mikroorganismen; es ist das ein instructives Beispiel, wie der gleiche Endeffect auf ganz verschiedenen Wegen erreicht werden kann. Genauere Betrachtung zeigt, dass in beiden Fällen ausser dem Endeffect nur noch das Reizmittel [1]) selbst gleich ist; verschieden ist hingegen sowohl die Reaction als auch der Reizanlass [1]), und folglich muss auch die Empfindlichkeit eine verschiedene

1) Unter Reizmittel verstehe ich allgemein dasjenige Agens (Stoff, Kraft oder Vorgang), welches eine Reizerscheinung hervorruft, also z. B. einen specifisch reizenden Stoff (Reizstoff) bei Chemotaxis, Chemotropismus, den durch chemische Substanzen bewirkten Reizerscheinungen der Insectivoren u. s. w. — ferner Licht, Wärme, den galvanischen Strom u. s. w. bei verschiedenen anderen Reizerscheinungen. Reizanlass nenne ich denjenigen (in vielen Fällen noch unbekannten) äusseren Umstand, welcher unmittelbar auf den Organismus (resp. die Zelle oder den Zellbestandtheil) einwirkt und als der nächste äussere Anlass der Reizerscheinung betrachtet werden muss, also z. B. eine Differenz der Concentration oder des Druckes an verschiedenen Punkten der Körperoberfläche, eine Schwankung der Lichtintensität oder der Temperatur etc. Von dem äusseren Reizanlass wird man als inneren Reizanlass denjenigen ersten Vorgang im Protoplasma unterscheiden können, welcher die directe Folge jenes ist, also beispielsweise die Aufnahme eines Stoffes ins Protoplasma infolge der Steigerung seiner Concentration in der Aussenflüssigkeit oder in der Nachbarzelle; und an diesen ersten Vorgang kann sich noch eine ganze Kette von inneren Vorgängen schliessen, welche dem Perceptionsact vorausgehen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0410-9

sein. Es sind, mit einem Wort, zwei nur äusserlich ähnliche, aber im Grunde ganz differente Reizerscheinungen, und es wird nothwendig sein, ihre Verschiedenheit auch in der Benennung zum Ausdruck zu bringen. Wir wollen, je nachdem ob die Reaction in einer Drehung des Körpers oder in einer Rückzugsbewegung besteht, strophische und apobatische[1]) Chemotaxis unterscheiden.

Die Verschiedenheit des Reizanlasses bei diesen beiden Arten der Chemotaxis bedarf einer näheren Erörterung. Vorher wollen wir indess noch zusehen, was sich aus den bisher in der Litteratur vorliegenden Daten über die Verbreitung apobatischer Taxieen überhaupt entnehmen lässt.

Da fällt vor Allem in die Augen die vollkommene Analogie der apobatischen Proschemotaxis der Bacterien mit der bekannten Reizbarkeit des *Bacterium photometricum* Engelmann's und der beweglichen Purpurbacterien überhaupt durch Licht[2]) (Engelmann, V pag. 111, VI pag. 667/8). Die Reizbarkeit dieser Organismen verhält sich zur Prosphototaxis der Schwärmsporen etc. genau so, wie die apobatische Proschemotaxis der Bacterien zu der strophischen Proschemotaxis anderer Organismen, sie kann daher als apobatische Prosphototaxis bezeichnet werden. Die Purpurbacterien erfahren nämlich keine Richtungsablenkung durch einseitiges Licht, werden aber durch Schwankung der Lichtintensität gereizt, und zwar nur durch Intensitätsabnahme, nicht durch Zunahme derselben; die Reaction besteht auch hier in einer Rückwärtsbewegung. Infolge dieser Eigenschaften wirkt eine erleuchtete Stelle im verdunkelten Präparat auf die Purpurbacterien wie eine Falle, in ganz derselben Weise wie die vor der Capillare gebildete Diffusionssphäre eines Reizstoffes auf die proschemotactischen Bacterien wirkt. Die vorhandenen Differenzen sind nur secundärer Natur. So ist die Reaction bei den Purpurbacterien weit heftiger („Schreckbewegung"), als bei den chemotactischen Bacterien; das erklärt sich ohne Weiteres dadurch, dass in Engelmann's Versuchen der Abfall der Lichtintensität ein ganz plötzlicher und sehr starker war, während der Concentrationsabfall in der Diffusionssphäre von innen nach aussen allmählich erfolgt; dazu kommt noch, speciell beim Vergleich mit *Bacillus Solmsii*, dass dessen Bewegung viel lang-

1) Von στρέφειν — drehen, wenden, und ἀποβαίνειν — weggehen, sich zurückziehen.

2) Man könnte bei den Purpurbacterien eigentlich auch von Reizbarkeit durch Wärme (also von Thermotaxis) reden, da auch bestimmte ultrarothe Strahlen (und zwar in besonders hohem Grade) Reizmittel sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0411-5

samer ist als die der Engelmann'schen Objecte. Die weitere Differenz gegenüber *Bacillus Solmsii,* dass nämlich die Purpurbacterien nicht dauernd (bis zu neuer Reizung) zurückgehen, sondern nur momentan und auf eine kurze Strecke (das 10—20fache ihrer Länge) rückwärts schiessen, wurde schon oben (pag. 390/91) besprochen und auf die verschiedene Begeisselung zurückgeführt.

Ob die Apochemotaxis und die Osmotaxis [1]) der Bacterien strophisch oder apobatisch sind, ist nicht mit Sicherheit zu sagen, da Beobachtungen hierüber nicht vorliegen und ich selber versäumt habe, darauf speciell zu achten. Die Entscheidung, ob die Reaction in einer einfachen Rückwärtsbewegung resp. Zurückprallen ohne wesentliche Richtungsänderung oder in einer durch Drehung des Körpers bewirkten Abwendung von der Reizquelle besteht, dürfte bei nicht zu kleinen Bacterien leicht fallen; die Drehung (die bis zu 90°, event. selbst bis zu 180° betragen müsste) würde sogar, wenn sie stattfände, sehr auffallend sein müssen. Ich habe jedoch bei geeigneten Objecten (*Spirillum*-Arten, *Amylobacter)* nichts Derartiges bemerkt und möchte es daher bis auf Weiteres für sehr wahrscheinlich halten, dass auch die Apochemotaxis und Osmotaxis der Bacterien apobatisch sind.

Es scheint demnach, dass den Bacterien überhaupt apobatische Taxieen zukommen; soweit bekannt ist oder vermuthet werden kann, werden sie durch Intensitätsschwankungen ihrer verschiedenen Reizmittel gereizt und reagiren durch Rückzugsbewegung.[2])

Diese Art von Reizbarkeit ist aber keineswegs den Bacterien allein eigenthümlich. Aus zerstreuten Angaben in der Litteratur lässt sich vielmehr entnehmen, dass apobatische Taxieen auch bei verschiedenen anderen Mikroorganismen vorkommen. Nach Pfeffer (XXVI pag. 444/5) prallt *Chlamydomonas pulvisculus* bei schnellem Uebergang in Lösungen von höherem osmotischem Druck zurück (apobatische Osmotaxis). Massart (XIX pag. 559/60) beobachtete dasselbe bei allen von ihm untersuchten osmotactisch empfindlichen Organismen (*Volvocineen*, Flagellaten und Infusorien), und hebt die Analogie der beobachteten Reaction mit der „Schreckbewegung" der Purpurbacterien ausdrücklich hervor. Nach Verworn (XXXII pag. 439/41) wird *Amoeba limax* durch plötzliches Auftreffen auf eine

1) Osmotaxis ist die Eigenschaft der beweglichen Organismen, durch den osmotischen Druck der Flüssigkeit gereizt zu werden und durch eine Aenderung der Bewegungsrichtung zu reagiren. Näheres hierüber im folgenden Capitel.

2) Ob das auch für die von Massart (XXI) bei einigen Spirillen constatirte Geotaxis gelten dürfte, ist freilich sehr fraglich.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0412-1

erwärmte Stelle im Präparat veranlasst, rückwärts zu kriechen (apobatische Thermotaxis). Besonders zahlreiche Fälle von apobatischen Taxieen sind in der jüngsten Zeit durch die bemerkenswerthen Untersuchungen bekannt geworden, welche Jennings an *Paramaecium* (VIII, IX) und später (X, XI)[1]) auch an zahlreichen anderen Infusorien und einigen Flagellaten angestellt hat. *Paramaecium* reagirt bei allen von Jennings untersuchten Reizerscheinungen (Proschemotaxis gegen verdünnte Säuren, Apochemotaxis gegen Alkalien, weniger verdünnte Säuren und eine Reihe von Salzen und organischen Stoffen, Aposmotaxis, Pros- und Apothermotaxis, Apothigmotaxis, d. i. Reizbarkeit durch Berührung mit einem festen Körper) stets in der gleichen Weise, nämlich durch Rückwärtsschwimmen (mit dem Hinterende voran), welches durch zeitweilige Reversion des Cilienschlages vermittelt wird und je nach der Intensität des Reizes kürzer oder länger dauert.[2]) In gleicher Weise reagiren auch die anderen Infusorien und die Flagellate *Chilomonas* auf mechanische Reize und auf Reizung durch NaCl und durch Methylgrün (andere Reizmittel wurden hier nicht verwandt); nur die *Euglenideu* schwimmen unter keinen Umständen rückwärts. Besonders schlagend geht aus Jennings' Angaben (VIII pag. 268/70, 317) die völlige Analogie der Proschemotaxis von *Paramaecium* mit derjenigen der Bacterien hervor: In eine den Reizstoff enthaltende Sphäre im Präparat gehen die *Paramaecien* ungereizt hinein, sie kommen aber nicht wieder hinaus, da sie an der Grenze derselben gegen das Wasser jedes Mal zurückprallen; es ist klar, dass auch hier die Concentrationsabnahme des Reizstoffes den Reizanlass bildet. In ganz entsprechender Weise findet auch die prosthermotactische Ansammlung der *Paramaecien* in einem Tropfen warmen Wassers statt — hier ist es der

---

1) Die Arbeiten IX, X und XI wurden mir — durch die Freundlichkeit des Verfassers — erst zugänglich, als ich im Begriff stand, mein Manuscript abzuschliessen.

2) Bei allen von Jennings untersuchten Infusorien und auch bei *Chilomonas* wird übrigens die Reaction dadurch complicirt, dass auf das Rückwärtsschwimmen noch eine Seitwärtsdrehung des Körpers um einen gewissen Winkel folgt; die Drehung geschieht nach einer morphologisch bestimmten Seite des Körpers, unabhängig von der Angriffsrichtung des Reizmittels. Diese Complication des Reactionsactes hängt wahrscheinlich mit dem unsymmetrischen Bau aller dieser Organismen zusammen; bei den symmetrisch organisirten Bacterien und *Volvocineen* wird sie voraussichtlich fehlen, doch ist etwas Bestimmtes darüber nicht bekannt. — Jennings unterscheidet auch noch einen dritten Schritt des Reactionsactes, nämlich den Wiederbeginn des Vorwärtsschwimmens; dieses gehört aber in Wirklichkeit nicht mehr mit zur Reizreaction, sondern ist einfach eine Folge der Rückkehr zum ungereizten Zustand.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0413-7

Uebergang in das kältere Wasser, welcher die Paramaecien zurückprallen macht (IX pag. 315, vgl. auch pag. 334/5).

Strophische und apobatische Taxieen brauchen einander nicht auszuschliessen; derselbe Organismus kann sehr wohl gegen ein Reizmittel die erstere, gegen ein anderes die letztere Art von Reizbarkeit aufweisen. So ist bei den grünen *Volvocineen* und Flagellaten, denen nach Obigem apobatische Osmotaxis zukommt, die Phototaxis sicher eine strophische. Bei *Paramaecium* finden wir neben all den apobatischen Taxieen die Galvanotaxis, welche in klarster Weise strophisch ist. Ebenso ist es wohl möglich, dass bei Organismen, deren Proschemotaxis strophisch ist, die Osmotaxis oder die Apochemotaxis gegen bestimmte Substanzen apobatischer Natur wäre.

Es scheint mir auch sehr wohl denkbar, dass ein und dasselbe Reizmittel den nämlichen Organismus sowohl durch einseitige Wirkung strophisch als auch durch Intensitätsschwankung apobatisch reizen könnte; es wäre in jedem einzelnen Fall zu untersuchen, ob neben einer strophischen Taxis nicht auch die entsprechende apobatische Taxis vorhanden ist, resp. umgekehrt. Bei den Bacterien und Infusorien scheint das allerdings nicht der Fall zu sein; wir sahen bereits, dass strophische Proschemotaxis den Bacterien abgeht, da sie durch den einseitigen Zutritt des Reizstoffes keine Richtungsablenkung erfahren; ebenso hat Engelmann (V pag. 121/2) bei seinem *Bacterium photometricum* eine richtende Wirkung des Lichts nicht constatiren können, und Jennings stellt eine richtende Wirkung einseitiger Reize auf Infusorien und *Chilomonas* in den von ihm untersuchten Fällen mit aller Entschiedenheit in Abrede (VIII pag. 320/1, und an verschiedenen anderen Stellen der Schriften IX, X, XI).

Für die Farnspermatozoen hat Pfeffer im Hinblick auf das Verhalten von Engelmann's *Bacterium photometricum* gegen Licht die Frage aufgeworfen, ob nicht neben der richtenden Wirkung der Aepfelsäure auch noch der Uebergang von der dichteren zur verdünnteren Lösung einen besonderen Reiz ausübt, d. i. mit anderen Worten, ob nicht neben der strophischen auch noch eine apobatische Proschemotaxis besteht. Er hat diese Frage verneint (XXVI pag. 378). Aber an einer anderen Stelle derselben Arbeit finde ich eine Beobachtung, welche mir durchaus zu Gunsten der obigen Annahme zu sprechen scheint; es heisst da (XXVI pag. 376, unten): „Dabei prallen aber die Samenfäden zurück, wenn sie in der Diffusionszone nach aussen fortschreitend in verdünntere Lösung geraten."

Ob neben strophischer Phototaxis gleichzeitig apobatische vor-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0414-2

kommt, lässt sich aus den vorliegenden Untersuchungen nicht entnehmen. Strasburger hat zwar bei den Schwärmsporen von *Botrydium* (nicht bei verschiedenen anderen) infolge plötzlicher Beschattung eine „Erschütterung" beobachtet, welche darin bestand, dass die geradlinig der Lichtquelle zueilenden Schwärmer plötzlich für einen Augenblick zur Seite abschwenken oder sich im Kreise drehen (XXXI pag. 25), ein Verhalten, welches theilweise an die „Schreckbewegung" der Purpurbacterien und noch mehr an die Reactionsweise der Infusorien erinnert. Andererseits beobachtete aber derselbe Forscher (l. c. pag. 28, 29), dass der Lichtquelle entgegeneilende Schwärmer durch einen quer zu ihrem Lauf gerichteten Schatten nicht aufgehalten werden. Um die Frage zu entscheiden, müsste man die Organismen unter möglichstem Ausschluss richtender Lichtwirkung speciell auf das Vorhandensein von apobatischer Phototaxis prüfen, wozu wohl das von Engelmann bei den Purpurbacterien angewandte Verfahren am geeignetsten sein dürfte.[1]) Es sind Erscheinungen bekannt — ich meine vor allem die von Cohn und Strasburger beobachteten Ansammlungen phototactischer Schwärmer in parallel zu dem Lichteinfall gerichteten Schattenstreifen (XXXI pag. 31, 34, 35) —, welche sich durch richtende Wirkung des Lichtes kaum befriedigend erklären lassen, wohl aber vielleicht in apobatischen Eigenschaften der Schwärmsporen ihren Grund haben könnten.

Wenden wir uns nunmehr zu einer näheren Betrachtung des Reizanlasses bei den tactischen Reizerscheinungen.

Bei den strophischen Taxieen ist die einseitige (resp. einseitig überwiegende) Einwirkung des Reizmittels unbedingte Voraussetzung. Wo der Reizanlass auf Intensitätsdifferenzen zurückführbar ist[2]), wie

1) Nachträglich finde ich, dass Engelmann selbst („Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen", Pflüger's Archiv Bd. 29, 1882, pag. 395/6) dieses Verfahren bereits auf *Euglena viridis* angewandt hat. Nach seinen Angaben scheint der *Euglena* thatsächlich auch apobatische Phototaxis zuzukommen, da ein begrenzter Lichtbezirk für sie eine ebensolche Falle bildet, wie für die Purpurbacterien. Doch scheint die Reactionsweise der *Euglena* eine etwas abweichende zu sein, da Engelmann nur Hemmung der Vorwärtsbewegung und Gestaltänderungen, aber kein Rückwärtsschwimmen als Folge des Ueberganges ins Dunkel angibt.

2) Für mehrere Reizerscheinungen ist dies mehr oder weniger zweifelhaft. Bezüglich der Phototaxis ist die alte Controverse, ob die Intensitätsdifferenz des Lichtes oder die „Lichtrichtung" massgebend ist, immer noch durchaus unentschieden, von den neueren Autoren plaidirt Oltmanns (XXIV) für das erstere, Loeb (XVII) und andere Thierphysiologen für das letztere; sämmtliche auf die Entscheidung dieser Frage gerichteten Experimente wurden nur an einzelnen und

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0415-8

bei der Chemotaxis u. a., kann derselbe, wie schon Pfeffer (XXVI pag. 475, 477) betonte, nur in einer ungleichen Intensität des Reizmittels auf beiden Flanken des Organismus bestehen. Im Fall der strophischen Chemotaxis beispielsweise bildet die ungleiche Concentration des Reizstoffes auf beiden Flanken den Reizanlass. Diese „Flankendifferenz" (resp. eine ihrer weiteren Folgen, die ebenfalls an beiden Flanken ungleich sein werden) wird von dem reizbaren Organismus percipirt, und als Reaction resultirt eine Drehung des Körpers, die so lange erfolgt, bis der Reizanlass in Wegfall kommt, d. h. bis die Intensität des Reizmittels auf beiden Flanken gleich geworden ist.

Bei den apobatischen Taxieen liegen a priori zwei Möglichkeiten vor. Entweder besteht der Reizanlass in einer Intensitätsdifferenz des Reizmittels (also z. B. im Falle der Chemotaxis in der ungleichen Concentration des Reizstoffes) am vorderen und hinteren Ende des Körpers. In diesem Falle wäre ebenfalls eine einseitige Wirkung des Reizmittels erforderlich, und der Unterschied gegenüber der entsprechenden strophischen Taxis würde darin liegen, dass eine Intensitätsdifferenz in der Längsrichtung und nicht in der Querrichtung Reizanlass wäre. Oder aber der Reizanlass besteht nicht in einer örtlichen Differenz, sondern in einer zeitlichen Schwankung der Intensität des Reizmittels, also z. B. im Fall der Chemotaxis in einer Abnahme (oder ev. Zunahme) der Concentration des Reizstoffes. Trifft diese Möglichkeit zu, so ist zur Reizung keine einseitige Einwirkung des Reizmittels erforderlich, vielmehr muss auch bei ringsum gleicher Intensität desselben eine geeignete allseitige Intensitäts-

---

zwar jedesmal anderen phototactischen Organismen angestellt, worin vielleicht z. Th. der Grund der bestehenden Widersprüche liegt. Die Geotaxis will Jensen (XII pag. 462/4, 470/6) auf Differenzen des hydrostatischen Druckes an verschiedenen Stellen des Organismus zurückführen; diese von Verworn (XXXII, pag. 433/4) freudig acceptirte Ansicht ist jedoch nur eine der zu berücksichtigenden Möglichkeiten; irgendwelche stichhaltigen Gründe hat Jensen zu Gunsten derselben nicht beigebracht. Die Galvanotaxis scheint auf den ersten Blick eine Reizerscheinung zu sein, bei der von Intensitätsdifferenzen gar nicht die Rede sein kann. Doch haben Loeb und Budgett (XVIII) es wahrscheinlich gemacht, dass durch den galvanischen Strom an der Anodenseite des Organismus freies Alkali gebildet wird; es muss also mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass hier diese einseitige Alkaliproduktion Reizanlass ist. — Die sog. Thigmotaxis (Wirkungen mechanischer Reizmittel) lasse ich absichtlich unbesprochen, da es mir scheint, dass unter diesem Namen heterogene, noch sehr ungenügend untersuchte Reizerscheinungen zusammengefasst werden; eine nähere Erörterung würde uns hier zu weit führen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0416-4

schwankung die charakteristische Reaction (Rückwärtsbewegung) veranlassen.

Das letztgenannte Postulat ist nun thatsächlich in vielen Fällen sicher realisirt. Engelmann (V pag. 110, VI pag. 666) hat gezeigt, dass die Purpurbacterien durch eine hinreichend plötzliche allseitige Lichtschwächung (z. B. durch Beschattung des Präparates) zu einer ebensolchen „Schreckbewegung" veranlasst werden, wie durch den räumlichen Uebergang von hell zu dunkel. Ferner gibt Engelmann an (V pag. 113), dass sein *Bacterium photometricum* auch bei plötzlichem Zuleiten von CO_2 (also bei plötzlicher Steigerung des CO_2-Gehalts im Hängetropfen) die „Schreckbewegung" ausführt, woraus folgt, dass es apobatische Apochemotaxis gegen CO_2 besitzt.[1]) Auch die verschiedenen mit apobatischen Taxieen ausgestatteten Organismen, welche Jennings untersucht hat, führen ihre charakteristische Reaction auch bei allseitiger Intensitätsänderung des Reizmittels aus; *Paramaecium* schwimmt rückwärts bei plötzlicher Uebertragung in verschiedene chemisch oder osmotisch reizende Lösungen, sowie in Wasser von 0° (Prosthermotaxis) und von 35° (Apothermotaxis) (VIII pag. 316, IX pag. 317/9); ebenso verhalten sich verschiedene andere Infusorien und *Chilomonas* bei allseitiger mechanischer Reizung durch Erschütterung des Präparates und bei Uebertragung in eine reizend wirkende Lösung (X pag. 378, 380, 385, XI pag. 232/3 u. a.).[2])

1) Engelmann selber hat zwar diese Folgerung nicht gezogen, sie liegt aber auf der Hand. Wenn das Bacterium bei plötzlicher Steigerung des CO_2-Gehalts zurückschreckt, so wird eine CO_2-haltige Stelle in CO_2-freier Flüssigkeit von demselben gemieden werden, und umgekehrt wird ein CO_2-freier Fleck im CO_2-haltigen Präparat ganz ebenso als Falle wirken müssen, wie ein erleuchteter Fleck im verdunkelten Präparat. Es ist das bisher der einzige sicher bekannte Fall chemotactischer Reizbarkeit von Bacterien durch CO_2; vgl. den Schluss der Anmerkung 2 auf pag. 402. — Auch in anderen Fällen folgt in gleicher Weise aus dem Eintreten einer Rückwärtsbewegung infolge der Intensitätsschwankung eines Reizmittels, dass den betreffenden Organismen eine apobatische Taxis gegen dieses Reizmittel zukommen muss.

2) (Nachträgliche Anmerkung). Diesen Fällen sind nach Beobachtungen Engelmann's (Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Pflüger's Archiv Bd. 29, 1882) noch zwei weitere hinzuzufügen. *Euglena viridis* reagirt auf plötzliche allseitige Verdunkelung ebenso wie bei Uebergang aus Hell in Dunkel (pag. 396). Das grüne Algen enthaltende Infusor *Paramaecium bursaria* schwimmt rückwärts, wenn die Sauerstoffspannung bedeutend gesteigert wird (apobatische Apaërotaxis) und ebenso, wenn es bei hoher Sauerstoffspannung plötzlich stark beleuchtet wird (pag. 394); das Licht wirkt übrigens bei diesem Object nach Engelmann's Meinung nur mittelbar, durch Beeinflussung der Sauerstoffspannung im Körper, was mir aber doch nicht ganz sicher scheint.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0417-0

In allen diesen Fällen beruhen also die apobatischen Taxieen auf einer Empfindlichkeit gegen allseitige Intensitätsschwankungen des Reizmittels, und dies lässt vermuthen, dass es auch bei der Chemotaxis unserer Bacterien sich ebenso verhalten wird. Auch sie müssten somit das Zeichen ihrer Bewegung plötzlich ändern, wenn sie sich in einer homogenen Lösung von Fleischextract oder eines anderen Reizstoffes befänden und dessen Concentration plötzlich hinreichend vermindert würde. Leider ist eine Verdünnung der Lösung im Präparat kaum ausführbar, ohne mechanische Strömungen und locale Concentrationsdifferenzen hervorzurufen, welche die Beweiskraft des Versuchsergebnisses in Frage stellen würden. Wohl aber dürfte es möglich sein, die Aërotaxis der Bacterien auf diesem Wege zu prüfen und die Natur des Reizanlasses festzustellen.

Ich habe bisher die Frage beiseite gelassen, worin die Differenz zwischen den positiven und negativen Taxieen besteht. Bei strophischen Taxieen besteht sie bekanntlich darin, dass die Drehung des Körpers in entgegengesetztem Sinne erfolgt; das Vorderende wird bei der Drehung entweder der Reizquelle zu oder von ihr bewegt; es findet bei positiver Reaction eine attractive, bei negativer eine repulsive Wirkung statt. Die Differenz des Zeichens (+ und —) liegt hier nur in der Reaction. Ganz anders verhält sich die Sache bei den apobatischen Taxieen. Hier ist die Reaction dem Sinne nach immer die gleiche (eine Rückzugsbewegung) und der Unterschied zwischen positiver und negativer Taxis besteht darin, dass bei positiver die Abnahme, bei negativer die Zunahme der Intensität des Reizmittels den Reizanlass bildet. Die Differenz des Zeichens liegt hier also schon in dem Reizanlass (positive oder negative Intensitätsschwankung).[1])

1) Man beachte, dass diejenige Art der apobatischen Taxieen, welche wir als positiv bezeichnen, durch eine Abnahme der Intensität des Reizmittels (also durch eine negative Intensitätsschwankung) veranlasst wird und umgekehrt. Man wird vielleicht darin einen Widerspruch sehen und es consequenter finden, die Bezeichnungsweise umzukehren. Da aber bei den apobatischen Taxieen Attractionswirkungen in keinem Falle vorliegen, so scheint es mir rein conventionell zu sein, was man bei ihnen positiv und negativ nennen soll, und aus praktischen Rücksichten empfiehlt es sich entschieden mehr, diejenige Form der apobatischen Taxieen als positiv zu bezeichnen, welche zu dem gleichen Endeffect führt wie die entsprechenden positiv strophischen Taxieen. Positive Chemotaxis (oder Proschemotaxis) nenne ich also z. B. diejenige Reizbarkeit, welche zu einer Ansammlung der Organismen in der Diffusionssphäre eines Reizstoffes führt, unabhängig davon, ob sie strophisch oder apobatisch ist, was ja erst für jeden Organismus durch besondere Untersuchung entschieden werden kann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0418-6

Ob die durch ein bestimmtes Reizmittel hervorgerufene apobatische Taxis positiv oder negativ ausfällt, ob also der Intensitätsabfall oder umgekehrt die Intensitätssteigerung reizend wirkt, hängt davon ab, wie gross die ursprünglich bestehende Intensität ist, von der aus die Schwankung stattfindet: übersteigt die ursprüngliche Intensität einen gewissen Grad — das Optimum [1]) —, so wirkt nur eine weitere Steigerung reizend; liegt sie hingegen unterhalb dieses Optimums, so reizt umgekehrt nur eine weitere Verminderung. Mit anderen Worten: nur die Entfernung der Intensität des Reizmittels vom Optimum, nicht aber die Annäherung an dasselbe, übt einen Reiz aus und veranlasst den Organismus, sich zurückzuziehen; mit diesem Satz ist der Reizanlass bei den apobatischen Taxieen einheitlich charakterisirt.

Bei den strophischen Taxieen, wo nicht der Reizanlass, sondern die Reaction verschieden gerichtet ist, kann man versuchen, die letztere in einheitliche Beziehung zum Optimum der Intensität des Reizmittels zu bringen. Es ist das allerdings zunächst nur für die Fälle möglich, wo eine Intensitätsdifferenz des Reizmittels an beiden Flanken des Organismus den Reizanlass bildet. Die gesuchte Beziehung lässt sich hier so ausdrücken: der gereizte Organismus wendet sich nach derjenigen Seite, auf welcher die Intensität des Reizmittels dem Optimum näher liegt.

In beiden Fällen wird, wenn auch auf wesentlich ungleichen Wegen, der gleiche Endeffect erzielt, nämlich es wird bei local ungleicher Intensität des Reizmittels der Organismus infolge der Reizung dem Optimum zugeführt. Befindet sich der Organismus bereits im Optimum, so wird die Wirkung der tactischen Reize nur seine Entfernung aus demselben verhindern.

1) Es ist vielleicht nicht überflüssig zu bemerken, dass das Optimum des Reizmittels in dem hier gemeinten Sinne, d. i. als Wendepunkt zwischen positiver und negativer Reizwirkung, nicht nothwendig ein Optimum für die Lebensthätigkeit des Organismus zu sein braucht. So gibt es z. B. ein Optimum der Concentration des Aethers in Bezug auf dessen chemotactische Wirkung auf *Amylobacter* (vgl. Cap. IV), während das Optimum des Aethergehalts für die Lebensthätigkeit wohl sicher = 0 sein dürfte. Es sei auch darauf hingewiesen, dass das Temperaturoptimum für das Wachsthum der Pflanzen und erst recht dasjenige für die Athmung bei Temperaturen liegen, welche auf die Dauer den Pflanzen nicht zuträglich sind. Insofern ist eigentlich der Ausdruck „Optimum" nicht gerade glücklich gewählt; es sind Fälle möglich, wo das „Optimum" eines Reizmittels geradezu tödtlich für den Organismus ist, also in gewisser Hinsicht eher ein „Pessimum" für denselben darstellt. Trotzdem dürfte sich der einmal eingebürgerte Ausdruck kaum verdrängen lassen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0419-4

Die Existenz des Optimums tritt sehr anschaulich zu Tage, wenn dasselbe eine solche Lage hat, dass in einem Präparat die Intensität des Reizmittels von der supraoptimalen bis zur infraoptimalen abgestuft werden kann; alsdann sammeln sich die reizbaren Organismen in einer mittleren Zone an, in welcher die optimale Intensität herrscht.[1]) Wir kennen solche Ansammlungen in der Zone optimaler Intensität folgender Reizmittel: des Sauerstoffes, bei verschiedenen auf niedere Sauerstoffspannungen gestimmten Organismen (vgl. die auf pag. 376 angeführten Fälle); der Kohlensäure bei *Paramaecium*[2])

1) Man pflegt sich in solchen Fällen wohl gewöhnlich vorzustellen, dass das Reizmittel gleichzeitig sowohl positive als negative Reizwirkung ausübt, die letztere aber mit zunehmender Intensität des Reizmittels schneller steigt. Nach der hier entwickelten Vorstellung verhält sich aber die Sache anders: Die Zonen infraoptimaler Intensität (z. B. die äusseren Zonen der Diffusionssphäre, die sich um die Mündung der einen Reizstoff enthaltenden Capillare bildet) wirken nur positiv, die Zonen supraoptimaler Intensität nur negativ reizend; eine gleichzeitige positive und negative Wirkung desselben Reizmittels ist ausgeschlossen; sie ist auch in Wirklichkeit kaum denkbar. — Wohl aber können positive und negative Reizung gleichzeitig bestehen, wenn dieselben durch verschiedene, obwohl coexistirende Reizmittel bewirkt werden, z. B. bei dem Conflict von Proschemotaxis und Aposmotaxis gegen dieselbe Lösung.

2) Jennings (l. c. pag. 318) wundert sich darüber, dass *Paramaecium* proschemotactisch gegen CO_2 ist, da es sehr unwahrscheinlich sei, dass CO_2 ihm irgendwie nützlich sein könne. Dazu möchte ich bemerken, dass die Proschemotaxis gegen CO_2 indirect dem *Paramaecium* sehr wesentlichen Nutzen bringen dürfte, indem sie es in der Natur nach Orten führt, wo durch grössere Ansammlungen lebender Bacterien (von denen sich *Paramaecium* bekanntlich nährt) Kohlensäure producirt wird. Thatsächlich häufen sich *Paramaecien* um und in Bacterienmassen sehr energisch an. Dass auch die von den *Paramaecien* selbst producirte Kohlensäure anlockend wirkt und die Bildung dichter Schwärme veranlasst, ist ein schönes Beispiel dafür, dass eine biologisch wichtige Eigenschaft auch nutzlose Erscheinungen zur nothwendigen Folge haben kann. Der mögliche Schaden einer solchen Zusammenrottung der *Paramaecien* an Orten, wo es nichts zu essen gibt, wird dadurch eliminirt, dass die Kohlensäure bei zu starker Anhäufung apochemotactisch wirkt, so dass die Zusammenrottungen nur zeitweilig sein können. — Jennings' Erfahrungen an *Paramaecium* lassen vermuthen, dass Proschemotaxis gegen CO_2 eine weiter verbreitete Eigenschaft sein dürfte, speciell unter solchen chlorophyllfreien Organismen, welche sich von Bacterien oder deren Stoffwechselprodukten nähren. Es wäre danach zu suchen bei Organismen, welche zu spontaner Schwarmbildung geneigt sind (verschiedene Infusorien, aber auch manche Bacterien, sehr auffallend z. B. bei *Spirillum tenue*), sowie bei solchen, welche durch Bacterienmassen angelockt werden, wie unser *Amylobacter* (vgl. pag. 378) und anscheinend auch verschiedene Spirillen; natürlich können es aber in diesen Fällen ebenso gut andere Stoffwechselprodukte als CO_2 sein, welche proschemotactisch wirken.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0420-5

(Jennings, VIII pag. 289); der Aepfelsäure [1]) bei Farn-Spermatozoen (Pfeffer, XXVI pag. 387) und bei *Chromatium Weissii* (Miyoshi, XXIII pag. 166); der Phosphorsäure bei *Saprolegnia*-Zoosporen (Stange, XXX pag. 126); des Peptons bei *Spirillum undula* (Pfeffer, XXVII pag. 605, 623); sauer und alkalisch reagirender Kalisalze bei Bacterien und *Bodo saltans* (Pfeffer, XXVII pag. 601); des Aethers bei *Amylobacter* (vgl. Kap. IV); des Lichtes bei *Volvox* (Oltmanns, XXIV pag. 187); der Wärme bei *Paramaecium* (Mendelssohn, XXII; Jennings, IX pag. 334/6); des osmotischen Druckes [2])

---

1) Buller (I pag. 562—7) sucht wahrscheinlich zu machen, dass die chemotactische Wirkung verschiedener Substanzen auf die Farnspermatozoen auf bestimmte Ionen zurückzuführen ist; es sollen z. B. die K-Ionen der Kalisalze, das $C_4H_4O_5$-Ion der Malate und der freien Aepfelsäure proschemotactisch, das H-Ion der letzteren apochemotactisch wirken. Hiernach würden im Fall der freien Aepfelsäure die Pros- und Apochemotaxis nicht durch verschiedene Intensität desselben Reizmittels, sondern durch ungleiche Reizmittel bedingt sein; von einer optimalen Intensität des Reizmittels dürfte daher genau genommen nicht die Rede sein, es läge vielmehr eine ebensolche Compensation zweier antagonistischer Reizwirkungen vor, wie bei dem Conflict von Proschemotaxis und Aposmotaxis. — Es muss jedoch bemerkt werden, dass die Anschauung Buller's zwar recht bestechend, aber leider schlecht gestützt ist. Buller hat nicht einmal den zu fordernden Nachweis gebracht, dass verschiedene freie Säuren repulsiv wirken, und zwar proportional ihrer Molekularconcentration und ihrem Dissociationscoefficienten. Andererseits liegen Erfahrungen vor, welche dafür sprechen, dass nicht die Ionen, sondern die undissociirten Molekeln chemotactisch wirken (Pfeffer, XXVII pag. 607, Stange, XXX pag. 126/7). Die Frage würde eine specielle, genaue Untersuchung erfordern.

2) Dass es neben der negativen auch eine positive Osmotaxis gibt, dürfte nicht allgemein bekannt sein; ich will daher kurz die Resultate resumiren, welche Massart (XX) an Meerwassermikroorganismen erzielt hat. Zwei Spirillen, eine Flagellate und zwei ciliate Infusorien flohen in seinen Versuchen sowohl eine hyperosmotische Lösung (Meerwasser, dessen osmotischer Druck durch Zusatz von NaCl gesteigert war), als auch eine hyposmotische Lösung (verdünntes Meerwasser und destillirtes Wasser); im letzteren Fall suchten sie also Zonen höheren osmotischen Druckes auf — ein Verhalten, welches anderen positiven Taxieen vollkommen entspricht und als Prososmotaxis zu bezeichnen ist. Das Infusor *Anophrys sarcophaga* wurde auch in der Weise geprüft, dass es gleichzeitig der Einwirkung hyperosmotischer und hyposmotischer Lösungen von entgegengesetzten Seiten exponirt wurde: es zog sich in eine Zone mittleren (optimalen) osmotischen Druckes zurück; das Gleiche würden sicherlich bei entsprechender Versuchsanstellung auch die übrigen genannten Organismen thun. — Ein drittes *Spirillum* ermangelte ganz der osmotactischen Empfindlichkeit: es ging sowohl in die hyperosmotischen wie in die hyposmotischen Medien hinein. Das Infusor *Oxytricha gibba* ist wohl aposmotactisch, aber nicht prososmotactisch: es dringt auch in destillirtes Wasser ein, um darin alsbald seinen Tod zu finden. — Es darf vermuthet werden, dass die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0421-1

bei dem Infusorium *Anophrys sarcophaga* (Massart, XX pag. 155/6); und sie werden sich auch noch in zahlreichen anderen Fällen herstellen lassen, in denen Organismen sich gegenüber einem Reizmittel je nach dessen Intensität bald positiv, bald negativ tactisch verhalten.[1])

Es ist dabei zu berücksichtigen, dass das Optimum eines gegebenen Reizmittels für einen gegebenen Organismus durchaus keine constante Grösse zu sein braucht; es kann vielmehr für verschiedene Individuen ungleich sein, mit dem Entwickelungsstadium in weiten Grenzen variiren, durch Accomodation und durch verschiedene äussere Einwirkungen verschoben werden, und endlich spontanen periodischen Schwankungen unterliegen.

Es gibt nun ferner auch zahlreiche Fälle, wo ein Organismus einem bestimmten Reizmittel gegenüber sich bei allen geprüften Intensitäten entweder nur positiv oder nur negativ tactisch verhält. Auch diese Fälle lassen sich aber sehr wohl der oben ausgesprochenen Regel unterordnen, wonach der Organismus durch den Reiz einem Intensitätsoptimum des Reizmittels zugeführt wird.

Erstens kann nämlich das Intensitätsoptimum eines Reizmittels = O sein, und in solchem Fall wird das Reizmittel, sofern nur die Reizschwelle erreicht wird, stets negativ tactisch wirken. Derartiger Fälle sind bisher mit Sicherheit nur wenige constatirt. Dahin gehört das Verhalten von Bacterien und Flagellaten gegenüber Aethylalkohol (Pfeffer, XXVII pag. 604, 626), das Verhalten unseres *Amylobacter* gegenüber dem Sauerstoff (vgl. Cap. III), und, wenn wir auch nicht schwimmende Organismen heranziehen, das Verhalten der Myxomyceten-Plasmodien gegenüber dem Licht (Stahl, XXIX pag. 168).[2])

Prososmotaxis sich nicht auf Meerwasserorganismen beschränkt; sie wird sich wahrscheinlich u. a. auch bei Süsswasserbacterien auffinden lassen, wenn man ihr Verhalten gegen einseitigen Zutritt destillirten Wassers prüft. — Auch die Plasmodien von *Aethalium* fliehen nach Stahl (XXIX pag. 166) Lösungen sowohl höherer als geringerer Concentration, sind also negativ und positiv osmotactisch.

1) Die zahlreichen äusserlich ähnlichen Fälle, in denen die (wirkliche oder scheinbare) Attraction chemotactischer, die Repulsion aber höchst wahrscheinlich osmotactischer Natur ist, lasse ich als nicht hierhergehörig bei Seite.

2) Ob freie Säuren und Alkalien, gegenüber welchen Pfeffer (XXVI pag. 387, XXVII pag. 625/6) bei Farnspermatozoen, Bacterien und Flagellaten nur Apochemotaxis beobachtete, bei geringerer Concentration nicht auch proschemotactisch wirken, lässt sich aus seinen Versuchen nicht entnehmen, denn in diesen Versuchen wurden die betr. Stoffe in Mischung mit stark anlockenden Substanzen verwandt, so dass eine etwaige proschemotactische Wirkung der ersteren nicht hervortreten konnte. Die angedeutete Möglichkeit erscheint bezüglich der freien Säuren und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0422-7

Andererseits kann das Optimum so hoch liegen, dass supraoptimale Intensitäten in den bisherigen Versuchen nicht erreicht wurden. In manchen Fällen würden sie sich aber vielleicht erreichen lassen, wenn man speciell darauf ausginge. So kennen wir bisher bei den gewöhnlichen aëroben Bacterien nur die positive Aërotaxis, aber vielleicht nur desshalb, weil man nur ihr Verhalten gegen atmosphärische Luft oder gegen noch niedrigere Sauerstoffspannungen geprüft hat; es ist keineswegs unwahrscheinlich, dass gegen reinen Sauerstoff (von der Spannung einer Atmosphäre oder event. von noch höherer Spannung) diese Bacterien sich ebenso apaërotactisch zeigen werden, wie Spirillen gegen atmosphärische Luft. — Bei den Purpurbacterien hat Engelmann recht hohe Lichtintensitäten angewandt, ohne eine apophototactische Wirkung zu constatiren; ich finde bei ihm aber doch eine gelegentliche Angabe, welche die Möglichkeit einer solchen Wirkung vermuthen lässt: Bacterien, welche bei gleichmässiger starker Beleuchtung seit kurzem zur Ruhe gekommen waren, wurden „bei beträchtlicher Steigerung der Lichtstärke" wieder beweglich und „suchten dann weniger helle Orte auf" (V, pag. 109). — In manchen Fällen wird es schwer halten oder unmöglich sein, das supponirte Intensitätsoptimum des Reizmittels zu überschreiten, ohne störende Nebenerscheinungen einzuführen, welche die Erkenntniss des Optimums verhindern können. So liegt die Sache namentlich hinsichtlich der Chemotaxis gegen solche Stoffe, welche bei höherer Concentration gleichzeitig aposmotactisch wirken; tritt bei steigender Concentration des Reizstoffes dessen aposmotactische Wirkung früher ein, als die gesuchte apochemotactische, so kann die letztere nicht ohne Weiteres erkannt werden. Doch kann eventuell, wenn die Aposmotaxis nicht zu stark ist, das Hinzutreten der Apochemotaxis eine deutliche Steigerung der repulsiven Wirkung zur Folge haben, und an dieser Steigerung kann der Eintritt der Apochemotaxis erkannt werden. So hat Pfeffer (XXVI pag. 386) beobachtet, dass Farn-Spermatozoen durch 10 % Natriummalat stärker abgestossen wurden, als durch eine Lösung, die neben 0,5 % Aepfelsäure noch 15,5 % Salpeter enthielt, obgleich die letztere Lösung einen grösseren (nach meiner Berechnung ca. doppelt grösseren) osmotischen Druck hat; Pfeffer schliesst daraus,

---

Alkalien a priori um so weniger ausgeschlossen, als sauer und alkalisch reagirende Salze, wie Kaliummonophosphat und Kaliumcarbonat, nach Pfeffer's Untersuchungen (XXVII pag. 601) auf Bacterien sowohl negativ wie positiv chemotactisch wirken können.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0423-2

dass den Malaten in höherer Concentration eine specifisch abstossende (d. i. apochemotactische) Wirkung zukommt, während sie in geringeren Concentrationen bekanntlich stark proschemotactisch wirken. Diese Erfahrung lässt annehmen, dass auch in anderen Fällen ein Umschlag der positiven in negative Chemotaxis mit steigender Concentration des Reizstoffes stattfinden dürfte. Postulirt werden kann das freilich a priori nicht; es ist ebensogut möglich, dass ein Reizstoff in allen Concentrationen nur anlockend wirkt, und ein solcher Fall ist vielleicht in der Chemotaxis der Laubmoos-Spermatozoen gegen Rohrzucker realisirt, der nach Pfeffer (XXVI pag. 432) auch in 15 proc. Lösung nur Anlockung ohne Repulsion bewirkte.

VIII. Ueber Osmotaxis.

In den vorigen Kapiteln habe ich vielfach von Osmotaxis gesprochen und dieselbe als eine Reizerscheinung sui generis behandelt, welche der Phototaxis, Chemotaxis und anderen Taxieen coordinirt ist und ein besonderes Empfindungsvermögen zur Voraussetzung hat, nämlich ein Empfindungsvermögen für Schwankungen resp. für locale Differenzen des osmotischen Druckes (je nachdem die Osmotaxis apobatisch oder strophisch ist). Nun hat sich aber diese Reizerscheinung noch keineswegs ein allgemein anerkanntes Bürgerrecht in der Wissenschaft erworben; man begegnet ihr zwar (unter dem Namen Tonotaxis) in einigen neueren Specialarbeiten, aber in Lehrbüchern wird man vergeblich nach ihr suchen; auch in dem Lehrbuch von Verworn (XXXII, beide Auflagen), welches die Reizerscheinungen niederer Organismen recht eingehend behandelt, werden die osmotactischen Erscheinungen theils ignorirt, theils mit den chemotactischen Erscheinungen zusammengeworfen. In Anbetracht dessen wird es nicht überflüssig sein, wenn ich an dieser Stelle eine Uebersicht dessen zu geben versuche, was über die Osmotaxis bekannt ist, und ihr Verhältniss zu anderen Taxieen bespreche.

Pfeffer (1884) hat zuerst die repulsive Wirkung concentrirter Lösungen (Aposmotaxis) auf Farnspermatozoen und Bacterien erkannt und von der specifisch repulsiven Wirkung bestimmter chemischer Stoffe (Apochemotaxis) unterschieden (XXVI pag. 336, 388, 455). Er schreibt diesen Organismen Empfindlichkeit gegen die osmotische Wirkung der concentrirten Lösungen zu und nimmt an, dass die Lösungen verschiedener Stoffe „nach Maassgabe ihrer osmotischen Leistung“ abstossend wirken; ohne hierüber nähere Untersuchungen anzustellen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0424-8

hat Pfeffer doch constatirt, dass Kalisalpeter in 1proc. Lösung etwa eben so stark repulsiv wirkte, wie Rohrzucker in 6proc. Lösung (welche Lösungen nahezu isosmotisch sind).

In demselben Jahr fand Stahl (XXIX pag. 166) osmotactische Erscheinungen an den *Aethalium*-Plasmodien. Die Plasmodien werden durch Traubenzuckerlösung abgestossen (Aposmotaxis), wenn sie sich aber an die Lösung accommodirt haben, so fliehen sie umgekehrt sowohl reines Wasser als auch eine weniger concentrirte Traubenzuckerlösung (Prososmotaxis). Stahl schreibt die repulsive Wirkung nicht dem Zucker als solchem zu, sondern der Steigerung resp. Verminderung der Concentration, welche vermuthlich durch Aenderung des Wassergehalts des Plasmodiums wirkt.

In einer späteren Arbeit (1888) nahm Pfeffer seine frühere Meinung zurück, da er gefunden hatte, dass bestimmte Stoffe, namentlich Glycerin, auch in Lösungen von sehr hohem osmotischem Druck keine Repulsivwirkung ausüben. Er erklärt jetzt, dass die repulsive Wirkung concentrirter Lösungen nicht durch „die allgemeinen physikalischen Eigenschaften" derselben zu stande kommt, sondern „von der specifischen Qualität des Stoffes abhängt" — d. h. mit anderen Worten, dass sie nicht aposmotactisch, sondern apochemotactisch ist (XXVII pag. 623, 624).

Massart (1889) hat dann den Nachweis erbracht, dass es thatsächlich eine Reizbarkeit durch den osmotischen Druck der Lösungen gibt. Er hat (XIX pag. 522—30) die repulsive Wirkung einer grossen Reihe von Salzen und mehrerer organischer Stoffe auf zwei Bacterien in der Weise geprüft, dass er für jede Substanz diejenige Concentration ermittelte, bei welcher die proschemotactische Wirkung eines stets gleichen geringen Zusatzes von K_2CO_3 gerade aufgewogen wurde, so dass die als Reagens benutzten Bacterien in eine mit dem Gemisch gefüllte Capillare nicht mehr eindrangen. Die repulsive Wirkung der geprüften Stoffe (mit einzelnen, bald zu besprechenden Ausnahmen) erwies sich als proportional ihrem isosmotischen Coefficienten und umgekehrt proportional ihrem Moleculargewicht (pag. 530). Kürzer und bezeichneter ausgedrückt würde das Ergebniss lauten: Die repulsive Wirkung der Lösungen ist proportional ihrem osmotischen Druck, oder: Isosmotische Lösungen verschiedener Stoffe wirken auf einen gegebenen Organismus in gleichem Grade repulsiv.

Es ist hiernach evident, dass bei der besagten Reizerscheinung der osmotische Druck der Lösungen, unabhängig von der Natur der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0425-4

gelösten Stoffe, das Reizmittel ist. Massart bezeichnet die Reizerscheinung als negative Tonotaxis[1]) („Tonotactisme").

Einen solchen stricten Beweis für die Existenz der Reizbarkeit durch den osmotischen Druck hat Massart freilich nur für die zwei untersuchten Bacterien beigebracht. Für die anderen von ihm in derselben Arbeit behandelten Organismen hat er diesen Beweis nicht geführt. Nachdem aber einmal ausser Zweifel gestellt ist, dass es überhaupt eine solche Reizbarkeit gibt, wird man berechtigt sein, auch die Repulsion anderer Organismen durch concentrirte Lösungen derselben Ursache zuzuschreiben, wofern nicht besondere Anhaltspunkte dafür vorliegen, dass die Repulsion chemotactischer Natur ist. Namentlich darf man den osmotischen Druck mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit für das Reizmittel halten in Fällen, wo ein Organismus notorisch durch Lösungen vieler verschiedener Stoffe gereizt wird. Dies trifft zu bei den von Massart (XIX pag. 558/60) untersuchten *Volvocineen*, Flagellaten und Infusorien, welche durch Lösungen einer ganzen Reihe von Salzen sowie von Harnstoff und Rohrzucker abgestossen werden.

In einer weiteren Arbeit (XX), deren Ergebnisse ich bereits angeführt habe (pag. 403 Anmerkung 2), zeigte dann Massart, dass es bei Mikroorganismen des Meerwassers neben der negativen auch eine positive Osmotaxis gibt. Leider hat Massart bezüglich dieser Organismen es nicht hinreichend sichergestellt, dass die beobachteten Reizwirkungen osmotactischer und nicht etwa chemotactischer Natur sind, da er nur mit Meerwasser und NaCl experimentirte; immerhin wird man, bis zum Beweis des Gegentheils, das erstere für wahrscheinlicher halten dürfen.

Wir sahen oben, dass es einzelne Substanzen gibt, welche sich der Regel nicht fügen, indem sie nicht nach Maassgabe ihres osmotischen Druckes repulsiv wirken. Die Ursache dieser Abweichungen wird uns verständlich werden, wenn wir nunmehr die Bedingungen betrachten, welche für das Zustandekommen einer osmotactischen Reizung und Reaction notwendig sind.

---

1) Ich ziehe den gleichbedeutenden Terminus Osmotaxis vor, da dieser direct auf den osmotischen Druck als das Reizmittel hinweist. Der Terminus Osmotaxis verdient in gleichem Grade den Vorzug, wie der Ausdruck isosmotisch (herrührend von Tamann, neuerdings auch von Pfeffer in der zweiten Auflage der Pflanzenphysiologie acceptirt) dem De Vries'schen Ausdruck isotonisch vorzuziehen ist, nach welchem offenbar Massart seinen Terminus Tonotaxis gebildet hat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0426-0

Erste Bedingung ist offenbar, dass der Organismus osmotactisch empfindlich sei. Wenn nun auch diese Eigenschaft unter den beweglichen Mikroorganismen weit verbreitet zu sein scheint, so gibt es doch auch nicht wenige, denen sie ganz oder doch fast ganz fehlt. Der Mangel osmotactischer Reizbarkeit ist daran zu erkennen, dass die Organismen (sei es zufällig, sei es infolge chemotactischer oder anderer Reizung) auch in Lösungen von so hohem osmotischem Druck hineingehen, dass sie in denselben sofort plasmolytisch schrumpfen und infolge der Wasserentziehung zur Ruhe kommen. So verhält sich nach meinen Erfahrungen die Flagellate *Trepomonas agilis,* welche in Capillaren mit 10 % Fleischextract direct hineinsteuert und sofort bis zur Unkenntlichkeit schrumpft. Eine Reihe anderer Fälle sind in der Litteratur angegeben. So gehört anscheinend hierher das *Bacterium termo* Pfeffer's, welches selbst in 19 % KCl, 20 % NaCl und 40 % $CaCl_2$ anstandslos hineingeht und hier sofort zur Ruhe kommt. Völlig unempfindlich ist nach Massart's Beschreibung (XIX pag. 531) die farblose Volvocinee *Polytoma uvella.* Ueberhaupt hat Massart unter den Volvocineen, Flagellaten und Infusorien neben osmotactisch empfindlichen Organismen auch zahlreiche unempfindliche gefunden (XIX pag. 558/60, 561, 566) und zwar zum Theil innerhalb derselben Gattung, z. B. in den Gattungen *Clamydomonas, Euglena* u. a. Ebenso ist unter den von Massart (XX) untersuchten Meerwasser-Spirillen die Form *B* ganz unempfindlich, während die Formen *A* und *C* empfindlich sind. Sehr geringe, aber doch merkliche osmotactische Empfindlichkeit besitzt nach Jennings (VIII pag. 283) *Paramaecium,* welches in 10 % Glycerin hineingeht und erst dann eine schwache Reaction ausführt, wenn die plasmolytische Schrumpfung bereits begonnen hat. Im Gegensatz hierzu reagiren empfindliche Organismen aposmotactisch schon auf Lösungen, deren osmotischer Druck weit unter dem plasmolytisch wirkenden Grenzwert liegt. So wird *Spirillum undula* durch eine Lösung, welche 0,005 Gramm-Molekeln NaCl pro 100 ccm (= 0,3 %) enthält, bereits merklich abgestossen, während eine 4fach stärkere Lösung es noch nicht plasmolysirt (Massart, XIX pag. 530). In besonders hohem Grade osmotactisch empfindlich sind nach Pfeffer (XXVII) und Massart (XIX) *Spirillum undula* und die Flagellaten *Bodo saltans* und *Chilomonas Paramaecium.*

Haben wir es mit osmotactisch empfindlichen Organismen zu thun, so werden die Lösungen nur dann dem Gesetz sich fügen, d. h. nach Massgabe ihres osmotischen Druckes repulsiv wirken, wenn keine

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0427-5

Störung durch anderweitige Reizung stattfindet. Eine solche tritt ein, wenn ein Stoff auch vermöge seiner specifischen Qualität (also apochemotactisch) repulsiv wirkt; wird die apochemotactische Repulsion schon durch eine so verdünnte Lösung des betr. Stoffes bewirkt, dass deren osmotischer Druck unterhalb der Reizschwelle für die Aposmotaxis liegt, so kann die osmotactische Wirkung der Lösungen dieses Stoffes überhaupt nicht zur Geltung kommen, weil die allmählich diffundirende Lösung bereits geflohen wird, bevor sie noch osmotactisch reizen kann. Dies war in Massart's Versuchen (XIX) pag. 525/6) der Fall mit den Lösungen von Cyankalium und Kaliumoxalat, welche schon in der schwächsten verwandten Molekularconcentration (0,001 Gramm-Molekel pro 100 ccm = 0,065 % KCy) stark repulsiv wirkten, während bei den anderen Stoffen sich erst bei 4—5fach stärkerer Molekularconcentration eine schwache Repulsivwirkung bemerkbar machte; geringer aber doch merklich war die Abweichung bei K_2CO_3 und Na_2CO_3. Solche Stoffe bilden scheinbare Ausnahmen vom Gesetz; in Wirklichkeit lehrt aber ihr abweichendes Verhalten eben nur, dass die durch ihre Lösungen bewirkte Repulsion nicht osmotactischer, sondern chemotactischer Natur ist.

Der innere Reizanlass bei der osmotactischen Reizung kann nicht wohl in etwas anderem bestehen, als in der durch den abweichenden osmotischen Druck der Aussenflüssigkeit bewirkten Aenderung des Wassergehaltes im Protoplasma; bei der Aposmotaxis bildet also, wie schon Massart (XIX pag. 530) andeutete, die Wasserentziehung (resp., bei strophischer Aposmotaxis, die einseitig überwiegende Wasserentziehung) den inneren Reizanlass. Wasserentziehend können nun aber bekanntlich nur die Lösungen solcher Stoffe wirken, für welche das Protoplasma nicht zu leicht permeabel ist; denn wenn der gelöste Stoff momentan in das Protoplasma eindringt, so kommt eine Differenz des osmotischen Druckes zwischen der Zelle und der Aussenflüssigkeit gar nicht zu stande. Wir wissen namentlich durch die ausgedehnten Untersuchungen Overton's, dass es eine ganze Reihe von Stoffen gibt, welche so schnell in das Protoplasma eindringen, dass ihre Lösungen trotz sehr hohen osmotischen Druckes keine Plasmolyse zu bewirken vermögen (XXV pag. 23/4); so u. a. Aethylalkohol und Aethyläther. Lösungen solcher Stoffe werden selbstverständlich auch nicht osmotactisch reizen können, da sie nicht wasserentziehend wirken; ihr osmotischer Druck existirt gewissermaassen für den Organismus nicht.

Wir sehen, dass der osmotactische Reiz nicht nur von der Em-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0428-1

pfindlichkeit des Organismus und von dem osmotischen Druck der Lösung, sondern auch noch von einem dritten Factor, nämlich von der Permeabilität des Protoplasmas für den gelösten Stoff abhängt. Die Permeabilität ist ihrerseits bedingt sowohl durch die specifischen Eigenschaften der Organismen, als auch durch diejenigen der gelösten Stoffe. Insofern ist man allerdings berechtigt zu sagen, dass die osmotactische Wirkung der Lösungen nicht bloss von ihrem osmotischen Druck, sondern auch von der Qualität der gelösten Stoffe abhängt.[1]) Die letztere Abhängigkeit ist aber nur indirect und steht nicht in Widerspruch mit der Thatsache, dass der osmotische Druck der Lösungen und nicht der gelöste Stoff als solcher reizend wirkt. Die Permeabilität des Plasmas für einen bestimmten Stoff schützt den Organismus vor der Wirkung des osmotischen Druckes seiner Lösung in analoger Weise, wie etwa ein undurchsichtiger Staniolüberzug ein Organ vor der heliotropischen Wirkung des Lichtes schützt.

Dass das Protoplasma für einen Stoff vollkommen permeabel ist, lässt sich bei Mikroorganismen ebenso wie bei höheren Pflanzen an dem Ausbleiben der Plasmolyse erkennen. Dringt ein Organismus in die Lösung eines Stoffes ein und bleibt darin unplasmolysirt und beweglich (bis er etwa durch die schädigende Wirkung des Stoffes getödtet wird), während isosmotische Lösungen anderer Stoffe ihn plasmolysiren, so zeigt das die vollkommene Permeabilität des betr. Organismus für den betr. Stoff an. Das Eindringen eines Organismus in Lösungen von hohem osmotischem Druck kann also durch zwei ganz verschiedene Umstände bedingt sein, nämlich 1. durch den Mangel osmotactischer Reizbarkeit, 2. durch die Permeabilität für den gelösten Stoff; im ersteren Fall wird aber der Organismus plasmolysirt, im zweiten nicht, und daran lassen sich die beiden Fälle unterscheiden. So müssen wir schliessen, dass Massart's *Bacterium Termo* (XIX pag. 523/4), welches in hochconcentrirte Lösungen (20 % KNO_3, 30 % Rohrzucker) eindringt und in denselben lebendig bleibt („vit parfaitement"), nicht osmotactisch unempfindlich, wie der Autor meint, sondern für die benutzten Stoffe sehr leicht permeabel ist. Ebenso muss die Flagellate *Tetramitus rostratus* für KNO_3 sehr leicht permeabel sein, da sie in 5 % Lösung lebend bleibt „sans en paraître incommodé" (XIX pag. 531).

Zu den in das Protoplasma vieler niederer Organismen momentan eindringenden Substanzen muss nun jedenfalls auch das Glycerin

1) Das gilt ja in gleichem Maasse auch für die plasmolytische Wirkung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0429-0

gehören, welches in den Versuchen Pfeffer's (XXVII pag. 604,626/7) und Massart's (XIX pag. 528) auch auf zweifellos stark osmotactische Bacterien und Flagellaten keine abstossende Wirkung ausübte, obgleich der erstere Autor bis zu 17,1proc. Lösungen (isosmotisch mit ca. 12proc. KNO_3) verwandte. Wenn diese Annahme zutrifft, so erledigt sich damit das Argument, welches Pfeffer zur Verwerfung der Osmotaxis veranlasste. Leider liegen noch keine Untersuchungen darüber vor, ob die hier in Betracht kommenden Organismen durch Glycerin plasmolysirt werden [1]); wir sind daher auf Wahrscheinlichkeitsschlüsse angewiesen. Klebs (XIV pag. 540/1), De Vries (III) und Overton (XXV pag. 26) haben gezeigt, dass das Glycerin in Zellen von Algen und Phanerogamen zwar nicht momentan, aber doch relativ leicht eindringt, so dass die anfänglich eintretende Plasmolyse in einer bis wenigen Stunden vollständig zurückgeht (selbst in 10proc. Lösung); aus der citirten Arbeit von De Vries ist zugleich zu ersehen, dass der Grad der Permeabilität für Glycerin schon innerhalb der Phanerogamen ein specifisch sehr ungleicher ist. Andererseits wissen wir aus den Untersuchungen A. Fischer's (VII pag. 8—19), dass das Protoplasma der Bacterien und speciell auch von *Spirillum undula* für Mineralsalze (KNO_3 und andere) und Rohrzucker viel permeabler ist als dasjenige höherer Pflanzen, da Plasmolyse in Lösungen dieser Stoffe bei ihnen zwar eintritt, aber sehr bald (meist schon nach wenigen Minuten) vollständig zurückgeht. Ferner hat Buller (I pag. 574) gefunden, dass Farnspermatozoen in mit 10,1proc. KNO_3 isosmotischen Lösungen von Alkohol und von Glycerin beweglich bleiben, während Mineralsalze und Rohrzucker schon in mit 2proc. KNO_3 isosmotischen Lösungen die Bewegung sistiren; daraus ist zu schliessen, dass Glycerin ebenso oder doch fast ebenso leicht in die Spermatozoen eindringt, wie Alkohol, und ebensowenig wie dieser plasmolytisch wirkt (Buller selbst sagt nichts über plasmolytische Schrumpfung). Wenn wir alle dise Thatsachen in Betracht ziehen, so werden wir als sehr wahrscheinlich ansehen dürfen, dass das Protoplasma der Bacterien thatsächlich für Glycerin sehr leicht permeabel ist.

Das braucht aber nicht für alle Mikroorganismen zu gelten. So sahen wir kürzlich, dass *Paramaecium* in 10proc. Glycerin schrumpft,

1) Zwar hat Massart angegeben, dass *Spirillum undula* durch Glycerin überhaupt nicht plasmolysirt wird, sondern bei allzu hoher Concentration ohne Plasmolyse abstirbt (XIX pag. 547); aber seine Beobachtungen beziehen sich auf Objecte, die 19 Stunden in den Lösungen verweilt hatten, bei denen also eine anfänglich eingetretene Plasmolyse sich ausgeglichen haben kann.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0430-1

und dem entsprechend durch dasselbe auch osmotactisch gereizt wird. Es werden sich vielleicht auch noch osmotactische Bacterien finden, welche sich gegen Glycerin anders als *Spirillum undula* verhalten, denn die Permeabilitätsverhältnisse des Plasmas können bei verschiedenen Bacterien verschieden sein. So beobachtete Massart (XIX pag. 528), dass die zwei osmotactisch gleich empfindlichen Bacterien *Bacillus Megatherium* und *Spirillum undula* sich gegen Asparagin ungleich verhalten: während ersteres schon durch eine Lösung von 0,007 Grammmolekel pro 100 ccm abgestossen wird (isosmotisch mit gleich wirkenden Lösungen anderer Stoffe), bleibt auf *Spirillum* auch 0,01 Grammmolekel (= 1,32proc. Aspargin) ohne abstossende Wirkung; die Ursache dürfte darin liegen, dass *Spirillum undula* auch für Asparagin eine specifische Permeabilität besitzt. Die Permeabilität für Asparagin dürfte aber nicht so gross sein wie für Glycerin, da nach Pfeffer (XXVII pag. 604) *Spirillum undula* durch 2,5proc. Aspargin bereits energisch abgestossen wird.[1])

Auf diesem Gebiet öffnet sich, wie man sieht, ein weites Feld für Detailuntersuchungen, welche erst eine hinreichend sichere Grundlage für die allgemeinen Anschauungen zu liefern haben werden.

Der principielle Unterschied zwischen Osmotaxis und Chemotaxis ist dadurch hinreichend gekennzeichnet, dass bei ersterer der osmotische Druck der Lösung, bei letzterer ein bestimmter gelöster Stoff das Reizmittel ist; der Unterschied ist derselben Art, wie etwa derjenige zwischen Chemotaxis, Phototaxis und Geotaxis. Nichtsdestoweniger sind Osmotaxis und Chemotaxis in der Praxis weniger leicht aus einander zu halten als andere Taxieen, da es immerhin in beiden Fällen eine Lösung ist, von welcher die Reizwirkung ausgeht, und unter Umständen die nämliche Lösung beide Taxieen gleichzeitig in Scene setzen kann. Trotz der principiellen Differenz kann in concreten Fällen die Entscheidung, ob etwa die beobachtete Repulsionswirkung einer Lösung chemotactischer oder osmotactischer Natur ist, keineswegs leicht sein. Nur wenn die Repulsion schon durch sehr verdünnte Lösungen, deren osmotischer Druck weit unter dem üblichen

1) Es ist übrigens zweifelhaft, ob Massart unter *Spirillum undula* denselben Organismus meint wie Pfeffer, denn nach ersterem (XIX pag. 528) wird dies *Spirillum* durch Dextrose schon in schwachen Lösungen abgestossen, während der letztere selbst bei 30proc. Dextrose keine Repulsion fand (XXVII pag. 627). Der Mangel osmotactischer Wirkung der Dextroselösungen auf Pfeffer's *Spirillum undula* und *Bodo saltans* dürfte sich nb. ebenso erklären, wie das gleiche Verhalten der Glycerinlösungen.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0431-6

Schwellenwerth für die Aposmotaxis liegt, veranlasst wird, kann man ohne Weiteres mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass Chemotaxis vorliegt. Wird dagegen die Repulsion erst bei höherer Concentration der Lösung bemerkbar, so muss untersucht werden, ob auch andere, möglichst verschiedene Stoffe in isosmotischer Lösung die gleiche Repulsion bewirken, und erst das Ergebniss einer solchen Untersuchung gestattet eine sichere Entscheidung zwischen Osmo- und Chemotaxis.

In Anbetracht dieser Sachlage wollen wir den Unterschied beider Taxieen anschaulicher zu machen versuchen, indem wir einige Consequenzen ihres principiellen Unterschiedes hervorheben.

Die chemotactische Empfindlichkeit eines Organismus gilt nur für den einzelnen Stoff, sie hat nicht die Empfindlichkeit für irgendwelche andere Stoffe zur nothwendigen Folge; die Existenz der chemotactischen Empfindlichkeit kann somit für jeden einzelnen Organismus und jeden einzelnen Stoff nur empirisch festgestellt werden. Ist hingegen ein Organismus osmotactisch, so folgt mit Nothwendigkeit seine Empfindlichkeit für isosmotische Lösungen sämmtlicher Stoffe, wofern dieselben hinreichend schwer in sein Protoplasma eindringen, um ihn bei hoher Concentration zu plasmolysiren, und wofern sie nicht schon bei geringerer Concentration giftig sind.

Organismen, welche der osmotactischen Empfindlichkeit völlig ermangeln, können sehr wohl chemotactisch (sowohl positiv als negativ) sein. So wird z. B. Pfeffer's *Bacterium Termo*, welches nicht osmotactisch ist und daher selbst durch 20 % NaCl keine Repulsion erfährt, durch 1 % Alkohol, 0,1 % Citronensäure u. a. apochemotactisch abgestossen (XXVII pag. 604, 625/6). Ebenso können natürlich Organismen, denen Chemotaxis abgeht (falls es solche gibt), osmotactisch sein.

Wenn wir von der wahrscheinlichen Annahme ausgehen, dass zu einer chemotactischen Reizwirkung das Eindringen des Reizstoffes in das Protoplasma erforderlich ist [1]), so ergibt sich in gewisser Hinsicht

1) Pfeffer hebt zwar mit Recht hervor (XXVII pag. 650), dass das Eindringen des chemotactisch wirkenden Reizstoffes ins Plasma nicht als unbedingt nothwendig postulirt werden kann. Immerhin erscheint aber a priori die Nothwendigkeit der Aufnahme des Reizstoffes viel plausibler, um so mehr als es für fast alle chemotactisch wirkenden Stoffe sicher gestellt oder nicht zu bezweifeln ist, dass sie thatsächlich von den Organismen aufgenommen werden. Die meisten Reizstoffe sind zugleich Nährstoffe und müssen als solche aufgenommen werden; für Sauerstoff, Kohlensäure, Alkohol, Aether ist, soweit bekannt, jegliches Protoplasma leicht permeabel; für verschiedene Mineralsalze ist, wie mehrfach nachgewiesen wurde, das Protoplasma überhaupt nicht absolut impermeabel, und das

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0432-2

sogar ein directer Gegensatz zwischen Chemotaxis und Osmotaxis. Für erstere ist das Eindringen, für letztere das (wenigstens partielle) Nichteindringen des gelösten Stoffes ins Protoplasma Bedingung für das Zustandekommen der Reizung. Mit steigender Permeabilität des Protoplasmas für den gelösten Stoff wird also dessen chemotactische Reizungsfähigkeit steigen, die osmotactische Reizungsfähigkeit hingegen fallen. Lösungen von Stoffen, welche gar nicht eindringen (falls es solche Stoffe gibt), können nicht chemotactisch, wohl aber osmotactisch reizen. Lösungen von Stoffen, welche momentan eindringen, müssen umgekehrt osmotactisch unwirksam sein, können aber sehr wohl chemotactisch wirken; das ist z. B. der Fall für Alkohol und Aether. Lösungen von mässig schnell eindringenden Stoffen können beide Reizwirkungen ausüben; aber solche Lösungen wirken chemotactisch durch den eindringenden Antheil des gelösten Stoffes, osmotactisch durch den nicht eindringenden Antheil, es sind also thatsächlich verschiedene materielle Theile, von denen die beiden Reizwirkungen ausgehen.

Innerer Reizanlass ist bei Chemotaxis (unter der oben gemachten Voraussetzung) die Aufnahme resp. Ausgabe des gelösten Stoffes, bei Osmotaxis die Aufnahme resp. Ausgabe von Wasser aus dem Protoplasma. Wasser ist nun zwar ebenfalls ein Stoff, aber in Hinsicht seiner physiologischen Rolle im Organismus steht es doch, ebenso wie Sauerstoff, in scharfem Gegensatz zu allen übrigen Stoffen. Wenn wir im Anschluss an Engelmann's antropomorphische aber anschauliche Auffassung (IV pag. 544/5) in der Aërotaxis den Ausdruck einer Athemnoth, in der Chemotaxis den Ausdruck einer Hungerempfindung der Organismen sehen wollen, so wäre die Osmotaxis der Ausdruck der von Engelmann vorhergesehenen Durstempfindung.

Während somit die Osmotaxis von der Chemotaxis gänzlich verschieden ist, steht sie in nächster Beziehung zu einer anderen Reizerscheinung, nämlich zu der Hydrotaxis. Bei beiden ist nämlich der innere Reizanlass — die Aenderung des Wassergehalts im Protoplasma — identisch, und verschieden ist nur das äussere Mittel, durch welches diese Aenderung erreicht wird; für den Organismus kommt aber nur der innere Reizanlass, z. B. die Wasserentziehung, in Betracht — auf welche Weise das Wasser entzogen wird, ob durch

---

Protoplasma der Bacterien sogar ziemlich leicht permeabel (Fischer, VII pag. 8 bis 19). Ob freilich die Spermatozoen der Farne für Malate und diejenigen der Laubmoose für Rohrzucker permeabel sind (was sich auf plasmolytischem Wege wohl prüfen liesse), ist leider noch unbekannt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0433-8

Verdunstung oder Exosmose, vermag er gewiss nicht zu unterscheiden. Hydrotaxis und Osmotaxis sind demnach zwei nur für uns verschiedene Modi der gleichen Reizerscheinung; welcher Modus sich uns präsentirt, hängt davon ab, ob der Organismus sich in Luft oder in Flüssigkeit befindet. Bei schwimmenden Organismen ist freilich nur der eine Modus — die Osmotaxis — denkbar; befinden sie sich in Luft, so werden sie zwar vermuthlich durch Feuchtigkeitswechsel geradeso gereizt, wie in Flüssigkeit durch Aenderung des osmotischen Druckes, aber sie können uns die Reizung nicht durch eine äusserlich sichtbare Reaction anzeigen. Die amphibischen kriechenden Organismen können hingegen, wie aus Stahl's Untersuchungen an Myxomyceten-Plasmodien (XXIX) hervorgeht, ihre Reizbarkeit durch Aenderung des Wassergehalts, je nach der Versuchsanstellung, sowohl in der Form der Hydrotaxis wie in derjenigen der Osmotaxis präsentiren.

Die negative Osmotaxis ist identisch mit der positiven Hydrotaxis; in beiden Fällen werden Orte geflohen, an denen auf irgendwelche Weise dem Organismus Wasser entzogen wird, resp. es werden Orte aufgesucht, wo die Wasserentziehung nicht stattfindet. Zwar sind wir gewohnt bei positiver Hydrotaxis an eine anlockende, bei negativer Osmotaxis an eine abstossende Wirkung zu denken. Aber wie der endliche Effekt einer tactischen Reizerscheinung sich präsentirt, ob als Ansammlung oder als Zerstreuung der Organismen, hängt in allen Fällen nur von der Versuchsanstellung ab, und wir könnten auch eine aposmotactische Ansammlung veranlassen, wenn wir z. B. zu Organismen, die sich in einer concentrirteren aber nicht bewegungshemmenden Lösung befinden, eine Capillare mit weniger concentrirter Lösung brächten. — Ebenso entspricht umgekehrt die positive Osmotaxis der negativen Hydrotaxis.

Auf Grund der dargelegten Beziehungen wird man vielleicht geneigt sein, den Terminus Osmotaxis als überflüssig aufzugeben. Meiner Ansicht nach empfiehlt es sich jedoch, die bisher übliche Unterscheidung und Benennung der Taxieen nach dem Reiz**mittel** vorläufig beizubehalten, bis wir bei allen Taxieen den inneren Reizanlass kennen werden; dann erst wird sich die zweifellos rationellere Benennung nach dem inneren Reizanlass consequent durchführen lassen.

IX. Die Inconstanz der tactischen Eigenschaften.

Bei meinen Versuchen habe ich öfters die Erfahrung gemacht, dass Organismen, welche in hohem Grade chemotactisch oder aërotactisch sind, diese Eigenschaft keineswegs immer in gleichem Grade

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0434-4

beibehalten; vielmehr kann die vorhandene Empfindlichkeit sich mit der Zeit wesentlich vermindern, ja manchmal anscheinend ganz verloren gehen, obgleich die äusseren Lebensbedingungen (soweit bekannt) günstig bleiben und die Beweglichkeit unvermindert fortbesteht. Ich führe einige Beispiele an.

In einem sterilisirten Kölbchen mit neutralisirtem 1proc. Fleischextract trat als zufällige Verunreinigung ein Bacterium aus der *Termo*-Gruppe auf und entwickelte sich in Reincultur. Es erwies sich in hohem Grade prosaërotactisch. Aber schon in der zweiten Cultur, welche durch Ueberimpfen in die gleiche Nährlösung gewonnen wurde, war das Bacterium für meine Zwecke nicht mehr hinreichend aërotactisch. Es wurde dann auf Agar und von diesem wieder in verschiedene flüssige Nährmedien übertragen, aber seine Aërotaxis blieb dauernd schwach.

Der in Cap. III beschriebene *Amylobacter* trat ebenfalls als zufällige Verunreinigung (wie auf pag. 377 näher angegeben) in einem Kölbchen mit in Wasser gekochten Erbsen auf und wurde unter öfterer Uebertragung in demselben Substrat weiter cultivirt. In den ersten Culturen war er ausgezeichnet apaërotactisch, ausgezeichnet proschemotactisch gegen Fleischextract, und überdies chemotactisch gegen Aether. Nach mehreren Tagen begannen aber diese Eigenschaften in den successiven Culturen zusehends abzunehmen, und die Reizbarkeit durch Aether hörte schliesslich ganz auf.

In Wasser aus dem Freilandbassin des Leipziger botanischen Gartens, dem gekochte Erbsen zugesetzt waren, entwickelte sich eine reiche Flora von Bacterien und Flagellaten. Verschiedene Organismen traten zu verschiedener Zeit in grösserer oder geringerer Menge auf, hielten sich eine Zeit lang und nahmen dann allmählich ab oder verschwanden auch fast plötzlich. Unter ihnen befand sich die Flagellate *Trepomonas agilis,* welche im Allgemeinen vorzüglich proschemotactisch gegen Fleischextract war: Die in der Nähe der Capillarmündung vorbeikommenden Individuen wurden sofort abgelenkt und steuerten in dieselbe hinein, so dass in wenigen Minuten eine grosse Anzahl gefangen wurde. Später ging aber derselbe Organismus selbst an Capillaren mit 10proc. Fleischextract ganz unbeeinflusst vorüber, und auch nach längerer Zeit wurde kein Exemplar gefangen. — Zur selben Zeit, wo *Trepomonas* sich unempfindlich zeigte, waren zwei in denselben Präparaten vorhandene Bacterien, nämlich *Bacillus Solmsii* und ein winziges *Spirillum,* sehr gut chemotactisch gegen Fleischextract; aber bereits am folgenden Tage reagirten sie nur mehr so schwach,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0435-0

dass die mit ihnen begonnenen Versuche nicht fortgesetzt werden konnten.

Noch unbeständiger als die Chemotaxis und Aërotaxis der Bacterien und Flagellaten scheint die Phototaxis der chlorophyllhaltigen Organismen wie *Euglena* und *Chlamydomonas* zu sein; es macht oft geradezu den Eindruck, als ob es Sache des reinen Zufalls wäre, ob man diese Organismen stark, schwach oder gar nicht phototactisch findet. Am empfindlichsten scheinen sie im Allgemeinen dann zu sein, wenn sie frisch zu massenhafter Vermehrung gelangt sind.

Die besprochenen Erscheinungen werden gewiss schon manchem Forscher aufgefallen sein, und sind auch gelegentlich in der Litteratur erwähnt worden (vgl. z. B. Winogradsky, XXXIII pag. 517, über die Phototaxis von *Beggiatoa*). Sie sind aber bisher noch nicht Gegenstand einer speciellen Untersuchung gewesen. Eine solche Untersuchung wäre indess sehr erwünscht, denn die Inconstanz der Reizbarkeit ist nicht nur ein störender Umstand beim Arbeiten mit solchen Organismen, sondern sie ist auch an sich eine bemerkenswerthe und der Aufklärung bedürftige Thatsache. Von Zufall kann natürlich in Wirklichkeit keine Rede sein, die Abnahme resp. das Schwinden der Reizbarkeit muss durch bestimmte Factoren bedingt sein, und die Feststellung dieser Factoren ist gewiss von hohem physiologischem und biologischem Interesse. Zu verwundern ist eine Aenderung der Reizbarkeit durch bestimmte Factoren keineswegs, denn es ist bekannt, dass verschiedene andere physiologische Eigenschaften niederer Organismen, z. B. die Fähigkeit zur Sporenbildung, zur Produktion von Pigmenten und Enzymen, die pathogenen Eigenschaften von Bacterien u. a., durch gewisse Eingriffe willkürlich abgeschwächt oder vernichtet und wieder hervorgerufen werden können; aus der reichen Litteratur des Gegenstandes sei hier nur auf die neueren und dem Botaniker besonders nahe liegenden Untersuchungen von Laurent (XVI) hingewiesen, dem es gelang, ohne Anwendung allzu künstlicher Mittel unschädliche Bacterien für Pflanzen pathogen zu machen und ihnen die Virulenz wieder zu nehmen, und der es überdies wahrscheinlich machte, dass solche Aenderungen infolge entsprechender Anlässe auch in der Natur vorkommen. Auch über Aenderung der Reizbarkeit von Mikroorganismen durch äussere Factoren liegen einzelne Beobachtungen vor; so fand Engelmann (V pag. 112), dass die Lichtempfindlichkeit des *Bacterium photometricum* durch Sauerstoff stark herabgesetzt, ja unter Umständen vorübergehend aufgehoben wird, ohne dass die Beweglichkeit abnimmt. Als Beispiel der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0436-5

Aenderung der Reizbarkeit aus inneren Gründen (mit dem Entwickelungsstadium) kann hier an das in Cap. II besprochene Verhalten der *Saprolegnia* - Zoosporen erinnert werden, welche nur im zweiten Schwärmstadium chemotactisch sind.

Dass mit dem Alter eines Organismus dessen Reizbarkeit abnehmen kann, ist eine bekannte Thatsache — es ist das z. B. für phototactische Schwärmsporen und für die chemotactischen Farnspermatozoen constatirt. Ich selber habe bei *Pandorina morum* mich überzeugt, dass kleine (also junge) Colonien entschieden stärker phototactisch waren als die grossen, ausgewachsenen. Durch solchen Einfluss allein lassen sich aber die beobachteten Schwankungen der durchschnittlichen Empfindlichkeit ganzer Culturen keinenfalls erklären. Um so weniger kann davon die Rede sein bei Organismen, welche sich nur durch Theilung vermehren (wie viele Bacterien und Flagellaten), wo es also ein Altern überhaupt nicht gibt; hier können es nur äussere Einflüsse sein, welche die Empfindlichkeit herabsetzen, und zwar höchst wahrscheinlich solche Einflüsse, die durch die Culturbedingungen gegeben sind. Zu denken wäre an eine schädigende Wirkung der sich in der Cultur mit der Zeit anhäufenden Stoffwechselprodukte, sei es der eigenen (in Reinculturen), sei es derjenigen anderer Organismen. Diese Annahme gibt aber noch keine hinreichende Erklärnng der beobachteten Erscheinungen, denn wir sahen, dass die Empfindlichkeit nicht nur in derselben Cultur, sondern auch in successiven Culturen mit der Zeit abnehmen resp. schwinden kann.

Ich habe nun wiederholt den Eindruck empfangen, dass Bacterien, welche frisch aus ihrem natürlichen Medium isolirt wurden oder aus zufällig in ein Nährsubstrat gelangten Keimen sich entwickeln, am empfindlichsten gegen Reizmittel sind, und dass bei fortdauernder Cultur ihre Empfindlichkeit allmählich abnimmt. Daraufhin möchte ich die Vermuthung äussern, dass die überreichliche und sehr günstige Nahrung, welche den Bacterien und Flagellaten in künstlichen Culturen gewöhnlich geboten wird, die Empfindlichkeit dieser Organismen gegen Reizmittel allmählich abstumpft. Ist dem so, so müsste es möglich sein, durch zeitweilige Ueberführung der Organismen in weniger günstige Ernährungsbedingungen ihre anfängliche Empfindlichkeit wieder herzustellen.

Noch eine Consequenz ergibt sich aus den mitgetheilten gelegentlichen Beobachtungen. Sie zeigen, wie vorsichtig man bei der Beurtheilung negativer Resultate in Bezug auf die Existenz bestimmter tactischer Reizbarkeiten bei Mikroorganismen sein muss. Hätte ich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0437-1

z. B. meinen *Amylobacter* um eine Woche später, als ich es that, auf sein Verhalten gegen Aether geprüft, so hätte ich ihn nicht chemotactisch gegen diesen Stoff gefunden. Durch die Inconstanz der Reizbarkeit der Mikroorganismen dürften sich manche Widersprüche in der Litteratur betreffs der physiologischen Eigenschaften des nämlichen Organismus erklären. Wir sehen endlich, dass die käuflich oder aus wissenschaftlichen Instituten zu beziehenden Culturen von Bacterien, welche meist jahrelang in künstlichen Nährsubstraten gezogen worden sind, ganz ungeeignet zum Studium ihrer physiologischen Eigenschaften sein können.

Citirte Litteratur.

I. Buller, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. (Annals of Botany, XIV, 1900.)

II. Chudiakow, Zur Lehre von der Anaërobiose. 1896. (Russisch). Ein ausführliches Referat habe ich in dem Centralblatt für Bacteriologie, II. Abt., 1898, pag. 389 veröffentlicht.

III. De Vries, Ueber den isotonischen Coefficienten des Glycerins. (Botan. Zeitung 1888.)

IV. Engelmann, Zur Biologie der Schizomyceten. (Pflüger's Archiv für die gesammtê Physiologie, Bd. 26, 1881.)

V. Engelmann, *Bacterium photometricum.* (Daselbst, Bd. 30, 1882.)

VI. Engelmann, Die Purpurbacterien und ihre Beziehung zum Licht. (Botan. Zeitung 1888.)

VII. Fischer, A., Untersuchungen über Bacterien. (S.-A. aus Pringsheim's Jahrbüchern f. wissensch. Botanik, Bd. 27, 1894.)

VIII. Jennings, Studies on the reactions to stimuli in unicellular organisms, I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria. (Journal of Physiology, XXI, 1897.)

IX. Jennings, Studies etc., II. The mechanism of the motor reactions of *Paramaecium.* (Amer. Journal of Physiology, II, 1899.)

X. Jennings, Studies etc., III. Reactions to localized stimuli in *Spirostomum* and *Stentor.* (Amer. Naturalist, Vol. 33, 1899).

XI. Jennings, Studies etc. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata. (Amer. Journal of Physiology, III, 1900.)

XII. Jensen, Ueber den Geotropismus niederer Organismen. (Pflüger's Archiv, Bd. 53, 1893.)

XIII. Kedrowsky, Ueber die Bedingungen, unter denen anaërobe Bacterien auch bei Gegenwart von Sauerstoff existiren können. (Zeitschrift für Hygiene, XX.)

XIV. Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Unters. aus dem Botan. Institut in Tübingen, II, 1888.)

XV. Klein, L., Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei endosporen Bacterien. (Berichte d. D. Botan. Gesellsch., 1889.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0438-7

XVI. Laurent, Recherches expérimentales sur les maladies des plantes. (Annales de l'Institut Pasteur, 1898.)
XVII. Loeb, Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt. (Pflüger's Archiv, Bd. 54, 1893.)
XVIII. Loeb und Budgett, Zur Theorie des Galvanotropismus, IV. (Daselbst, Bd. 65, 1897).
XIX. Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines. (Archives de Biologie, IX, 1889.)
XX. Massart, Recherches sur les organismes inférieurs, II. La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins. (Bulletin Acad. Belg., XXII, 1891.)
XXI. Massart, Recherches etc., III. La sensibilité à la gravitation. (Daselbst.)
XXII. Mendelssohn, Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen. (Pflüger's Archiv, Bd. 60, 1895.)
XXIII. Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbacterien der Thermen von Yumoto bei Nikko. (Journal of the College of Science, Tokyo, Vol. X pag. II, 1897.)
XXIV. Oltmanns, Ueber photometrische Bewegungen der Pflanzen. (Flora, 1892.)
XXV. Overton, Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Thierzelle. (Vierteljahrsschrift d. Naturf.-Gesellsch. in Zürich, 1895. Separatabdruck.)
XXVI. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. (Unters. aus dem Botan. Institut in Tübingen, I, 1884.)
XXVII. Pfeffer, Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. (Daselbst, II, 1888.)
XXVIII. Rothert, Ueber Heliotropismus. (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII, 1894.)
XXIX. Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. (Botan. Zeitung, 1884.)
XXX. Stange, Ueber chemotactische Reizbewegungen. (Daselbst, 1890.)
XXXI. Strasburger, Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena, 1878.
XXXII. Verworn, Allgemeine Physiologie, I. Aufl. Jena, 1895.
XXXIII. Winogradsky, Ueber Schwefelbacterien. (Botan. Zeitung, 1887.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0439-5