Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geisselbewegung vom freien Sauerstoff.

Von
Georg Ritter (aus Moskau).

I.

Zweifellos ist durch Pasteur's Entdeckung der Anaërobiose (im Jahre 1861) einer der grössten Fortschritte auf dem Gesammtgebiete der physiologischen Forschung dieses Jahrhunderts erzielt worden. Und dennoch lässt es sich nicht leugnen, dass man auch jetzt noch bei allgemeinen physiologischen Betrachtungen diese fundamentale Thatsache nicht genügend berücksichtigt. Wie wichtig und nothwendig indessen die Berücksichtigung der anaëroben Lebensprocesse für eine tiefere Einsicht in alle Erscheinungen der Athmung und Gährung ist, beweist am besten die Zusammenstellung aller diesbezüglichen Thatsachen in Pfeffer's Pflanzenphysiologie.[1])

Die Obligatanaëroben vermögen es bekanntlich nur bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs zu leben. Freier Sauerstoff ist für sie ein Gift, und die Betriebsenergie für ihre Lebensfunctionen gewinnen sie ausschliesslich aus Stoffwechselvorgängen, welche gewöhnlich (doch nicht immer) den Charakter einer Gährung tragen.

Jedenfalls ist es ganz unzulässig, sich diese Processe so vorzustellen, als ob Sauerstoff aus einer Verbindung herausgerissen und verathmet würde. Die einzige richtige Vorstellung über das Zustandekommen des anaëroben Lebens besteht vielmehr darin, dass im Nährmaterial Zerspaltungen und Umlagerungen vor sich gehen, welche unter Energiegewinn verlaufen und zur Entstehung von verschiedenen Stoffwechselprodukten führen.[2])

Wenn wir uns nun von den Obligatanaëroben zu den aëroben Organismen wenden, so ist auf den ersten Blick der Gegensatz zwischen den beiden Gruppen sehr gross. Doch bei näherer Betrachtung wird dieser Gegensatz allmählich beseitigt, besonders dann, wenn wir die ganze Menge der Erfahrungen, welche über die intramolekulare Athmung der Aëroben und über die Existenz von facultativen und temporären Anaëroben vorliegen, genügend berücksichtigen.

1) 1897, I. Bd. Capitel Athmung und Gährung S. 521.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897 I. Bd. S. 557.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00333-1

Bekanntlich haben alle aëroben Pflanzen die Fähigkeit, nach Sauerstoffentziehung einige Zeit lang intramolekular zu athmen und dadurch ihr Leben zu erhalten. Dass es sich dabei wirklich um einen normalen Lebensprocess und nicht etwa um Absterbungserscheinungen handelt, wurde zuerst von Pfeffer[1]) erwiesen.

Die intramolekulare Athmung der Aëroben zeigt uns in ihrem Verlauf wie in ihrer Bedeutung eine vollkommene Analogie mit den normalen anaëroben Stoffwechselvorgängen. Hier wie dort wird durch Spaltungs- und andere Processe die für die physiologischen Leistungen nöthige Energie gewonnen.[2])

Dass hier im Keime dieselbe Fähigkeit vorliegt, welche bei den Anaëroben bis zur Vollkommenheit ausgebildet ist, lehrt uns am besten ein Blick auf alle die zahlreichen Uebergangsstufen, welche die Obligat-anaëroben einerseits und die Aëroben andererseits verbinden.

In der That, wenn wir, ohne noch die einzelnen Partialfunctionen zu berücksichtigen, nur einfach die Lebensdauer der verschiedenen Organismen bei Sauerstoffabwesenheit in Betracht ziehen wollten, so würden wir schon im Bereich der typischen Aëroben auf die verschiedensten Verhältnisse stossen. Ein Schimmelpilz z. B. kann nur wenige Stunden nach Sauerstoffentfernung sein Leben fristen[3]), Keimlinge[4]) und Früchte[5]), sowie Nitellen[6]) leben in denselben Bedingungen wochen- und monatelang.

Gehen wir einen Schritt weiter, so begegnen wir den temporären[7]) und facultativen Anaëroben; hierher gehören Mucor racemosus, viele Saccharomyceten, sodann eine Reihe von pathogenen und saprophytischen Bacterien. Und auch hier gelangen wir von solchen Formen, welche mit Sauerstoff besser wachsen als ohne denselben, durch eine Reihe von Uebergängen zu anderen, die sich schon umgekehrt verhalten[8]) und auf diese Weise einen directen Anschluss an die Obligat-anaëroben bieten.

Wir sehen also, dass die Fähigkeit zum anaëroben Betriebsstoffwechsel überall, wenn auch in verschiedenem Grade, vorhanden ist.

---

1) Pfeffer, Arbeiten a. d. Bot. Inst. zu Tüb. B. I S. 637.

2) Pfeffer, Pflanzenphys. 1897 B. I S. 577.

3) Diakonow, Ber. d. d. bot. Ges. 1886 S. 2.

4) Brefeld, Ueber Gährung. Landw. Jahrb. 1876 S. 326—328. — Godlewsky, Anzeiger d. Acad. d. Wissensch. zu Krakau 1897, Juli.

5) Lechartier u. Bellamy, Compt. rend. B. 79 S. 949 u. 1006.

6) Kühne, Zeitschr. f. Biologie B. XXXVI 1898 S. 425.

7) Beyerinck, Ueber Butylalkoholgährung, 1893, S. 46.

8) Rabinowitsch, Zeitschr. f. Hyg. 1895 B. 20 S. 159.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00334-7

Doch kann diese Fähigkeit selbstverständlich nur dann entfaltet und verwerthet werden, wenn die geeigneten Nährstoffe dem Organismus zur Verfügung stehen.

So sehen wir, dass z. B. Penicillium nur bei Zuckerzusatz intramolekular athmen und leben kann.[1]) Zucker ist es auch, der die intramolekulare Athmung der etiolirten Blätter steigert.[2]) Für die Temporär-, Facultativ-[3]) und Obligatanaëroben liefert in vielen Fällen derselbe Stoff das geeignete Nährmaterial. Doch können gewisse Obligatanaëroben auch mit anderen Stoffen, wie Mannit, Glycerin, Weinsäure u. s. w. auskommen.[4])

Aus dieser kurzen Uebersicht können wir wohl den allgemeinen Schluss ziehen, dass sowohl die aëroben als auch die anaëroben Organismen die Energie für anaërobes Leben (und alle dabei zu verrichtenden Leistungen) auf ganz analoge Weise aus den Stoffwechselprocessen gewinnen, welche wir intramolekulare Athmung und Gährung nennen.

Zwei Bedingungen spielen dabei die Hauptrolle: erstens specifische Befähigung, zweitens Vorhandensein von Nährmaterial.

Eine Bemerkung muss hier noch gemacht werden. Um das Fortleben der Aëroben nach Sauerstoffentziehung zu erklären, könnte noch die Vermuthung ausgesprochen werden, dass der Sauerstoff in Form einer lockeren Bindung gespeichert und dann allmählich verbraucht wird. Eine solche lockere Bindung ist aber (mit Ausnahme einiger von Ewart untersuchten Pigmentbacterien)[5]) im Allgemeinen nicht vorhanden. Weiter werden wir noch sehen, dass gerade in den Fällen, wo man am ehesten eine Sauerstoffspeicherung annehmen könnte, die Wahrscheinlichkeit einer solchen direct ausgeschlossen ist.

Wir haben in unseren bisherigen Betrachtungen nur über die Möglichkeit und die Bedingungen des anaëroben Lebens überhaupt gesprochen, ohne näher den Verlauf der einzelnen Partialfunctionen zu berücksichtigen. Zwar ist es selbstverständlich, dass diese Functionen von denselben Allgemeinursachen beeinflusst werden, welche für das anaërobe Leben überhaupt maassgebend sind, doch ist dabei noch Folgendes zu beachten. Wenn das Leben bei gewissen Be-

---

1) Diakonow l. c.

2) Palladin, Revue générale de botanique 1894 S. 209.

3) Smith, Ueber die Bedeutung des Zuckers in Culturmedien für Bacterien. Centrbl. f. Bacter. B. XVIII 1895 S. 1.

4) Vgl. Flügge, Mikroorganismen, 1896 B. I S. 232, 245, 247.

5) Mitt. v. Pfeffer, Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1896 S. 379.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00335-3

dingungen möglich ist, so ist damit noch nicht gesagt, dass dabei auch alle Partialfunctionen in ungestörter Weise vor sich gehen müssen. Erstens muss man bedenken, dass einige Partialfunctionen überhaupt nicht allgemein verbreitet und also nicht nothwendig sind (so z. B. Plasma- und Geisselbewegung). Zweitens kennen wir eine ganze Reihe von Fällen, wo, abgesehen von Sauerstoffentziehung, verschiedene andere Ursachen, wie Licht, Temperatur und Giftwirkung einen Theil der Lebensfunctionen hemmen können, ohne das Leben selbst tiefer zu gefährden.

Ich muss mich darauf beschränken, hier auf diese Analogie nur hingewiesen zu haben, um nunmehr zu dem eigentlichen Thema meiner Arbeit überzugehen.

Wir wollen uns hier mit einigen Bewegungsfunctionen des pflanzlichen Organismus beschäftigen, welche zwar nicht vollkommen identische, doch im Princip ganz analoge Leistungen vorstellen. Das ist einerseits die Plasmabewegung im Inneren der Pflanzenzellen, andererseits die Cilienbewegung der Bacterien.

Die Abhängigkeit dieser Partialfunctionen vom Sauerstoff wurde bis jetzt nur in ziemlich einseitiger Weise studirt. Man begnügte sich damit, die Dauer der Bewegung nach Sauerstoffentziehung zu beobachten, ihre Rückkehr bei Sauerstoffzufuhr zu constatieren, und nur einmal ist eine genauere Untersuchung der Sauerstoffgrenze, welche die Wiederbelebung der erloschenen Bewegung hervorruft, gemacht worden.[1])

Aus allen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Plasmabewegung vom Sauerstoff tritt eine Thatsache klar hervor, welche uns nach dem vorher Gesagten ganz natürlich erscheinen muss. Die Plasmabewegung wird durch Sauerstoffentziehung immer früher gehemmt als die gesammten Lebensprocesse. Die intramolekulare Athmung genügt in den meisten Fällen eben nicht dazu, um die Energie für diese Partialfunction zu liefern, obgleich nach dem Erlöschen dieser Function die Lebensfähigkeit noch eine Zeit lang erhalten wird. Wenn wir nun den Verlauf dieser Bewegungsfunction nach Sauerstoffentziehung studiren, müsen wir immer im Auge behalten, dass hier (wie schon früher betont wurde) dieselben zwei Factoren maassgebend sind, welche das anaërobe Leben im Allgemeinen bedingen. Das ist erstens die specifische Befähigung dazu, zweitens das Nährmaterial.

1) Clark, Ueber den Einfluss niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasma. Ber. d. d. bot. Ges. 1888 B. VI S. 273.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00336-9

Die Rolle des erstgenannten Factors tritt auch aus allen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Plasmabewegung vom Sauerstoff klar hervor. Besonders sind durch die Arbeiten von Kühne[1]) und Celakowsky[2]) Fälle bekannt geworden, in welchen die Plasmabewegung sich viel unabhängiger vom Sauerstoffmangel zeigte, als bei den früher studirten Objecten. Was die Obligatanaëroben anbetrifft, so sind sie überhaupt nur bei Sauerstoffabwesenheit bewegungsfähig und geben an der Luft ziemlich bald (nach ca. 1 Stunde) ihre Bewegung auf. Doch hat man die Rolle der Ernährung für die Erfüllung dieser Partialfunction bis jetzt so gut wie ganz übersehen.

Meine Aufgabe war es nun, diese Lücke einigermaassen auszufüllen. Die günstigsten Objecte für meine Untersuchungen fand ich in gewissen facultativ-anaëroben Bacterien, nachdem einige Bemühungen, passendes Material unter den Pilzen zu finden, sich als vergeblich herausgestellt hatten. Die Hauptfrage der Arbeit bestand also darin, den Einfluss der Ernährung auf anaërobe Bewegung dieser Bacterien klarzulegen. Daran schlossen sich noch einige Fragen über das anaërobe Wachsthum dieser Organismen. Ausserdem wurden auch Versuche mit den von Kühne untersuchten Objecten (Nitella und auch Chara) gemacht. Wenn dabei directe Resultate, wie bei den Bacterienversuchen, nicht gewonnen werden konnten, so wurden doch einige Erfahrungen gesammelt, welche, besonders im Anschluss an die Kühne'sche Arbeit, der Mittheilung werth erscheinen.

II. Versuche mit Bacterien.

Einleitung.

Es ist bekannt, dass die Bacterien ein sehr verschieden ausgeprägtes Sauerstoffbedürfniss haben. Auf den Vorschlag von Hueppe[3]) theilt man sie in Obligataërobe, Obligatanaërobe und Facultativanaërobe ein; von den letzteren müssen einige nach Beyerinck[4]) als temporär-anaërobe bezeichnet werden. Wir wollen uns zunächst mit den facultativ anaëroben Bacterien beschäftigen. Die hierher gehörigen Organismen, von denen B. prodigiosus, proteus vulgaris, Bacterium

1) Kühne l. c.

2) Celakowsky jun., Ueber d. Einfluss des Sauerstoffmangels auf die Bewegungen einiger aëroben Organismen. Bull. intern. de l'acad. des sciences de Bohême 1898. (Diese Arbeit wurde mir erst nach Fertigstellung des grössten Theils meiner Versuche bekannt.)

3) Hueppe, Die Methoden der Bacterienforschung 1885 S. 3.

4) Beyerinck l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00337-5

coli commune, acidi lactici und einige pathogene Arten die bekanntesten Beispiele sind, bieten im Anschluss an die vorher besprochenen Verhältnisse das grösste Interesse. In der That begegnen wir hier der Fähigkeit, ohne freien Sauerstoff auszukommen; viele Facultativanaërobe wachsen bei O-Abschluss ebenso gut, wie bei O-Zutritt. Doch bedürfen sie bei dieser facultativen Anaërobiose einer geeigneten Ernährung. Von Liborius[1]), welcher zuerst eine systematische Untersuchung über das Sauerstoffbedürfniss der Bacterien unternahm, ist dieser Umstand freilich nicht genügend berücksichtigt worden. Es sollen nach ihm alle hierher gehörigen Arten ebenso gut auf gewöhnlicher wie zuckerhaltiger Gelatine anaërob gedeihen. Es wäre an und für sich auch nicht unwahrscheinlich, dass gewisse Organismen die Energie für anaërobes Leben aus der Spaltung von Eiweissstoffen schöpfen können, ohne anderer organischer Nährstoffe dazu zu bedürfen. Doch hat sich nachträglich herausgestellt, dass die näher untersuchten Facultativanaëroben regelmässig nur einige bestimmte organische Verbindungen als Energiequellen für anaërobes Leben gebrauchen können, und zwar meistentheils, doch nicht immer, Zuckerarten.[2]) Gewöhnlich entwickeln diese Organismen auf zuckerhaltigem Nährboden unter O-Abschluss eine mehr oder minder starke Gährthätigkeit. Die intensiven Spaltungsvorgänge, die sich dabei abspielen, liefern die nöthige Energie, welche bei aërobem Leben aus der O-Athmung gewonnen wird. Doch kann man die Gährfähigkeit nicht als nothwendige Bedingung für anaërobes Leben bezeichnen, denn es sind Fälle bekannt, in denen anaërobe Bacterien ohne Gährung gedeihen. Ohne hier weiter in dieses Gebiet einzugehen, sei nur betont, dass jedenfalls immer bestimmte Stoffe als Energiequellen für das anaërobe Leben vorhanden sein müssen. Ob dabei eine intensive Gasbildung erfolgt oder unterbleibt, ist von ganz nebensächlicher Bedeutung.

Bei meinen Versuchen mit facultativ anaëroben Bacterien kam es mir in erster Linie darauf an, die Abhängigkeit ihrer Bewegung vom Sauerstoff und Nährmaterial zu präcisiren. Erstens lag die Frage vor, wie lange überhaupt facultativ anaërobe Bacterien ohne O beweglich sind, und zweitens, ob geeignete Nährstoffe einen Einfluss auf die Dauer dieser Bewegung haben. Zur Entscheidung dieser zweiten Frage konnte ich unter den bekannten Facultativanaëroben nicht viel

1) Liborius, Beiträge zur Kenntniss des Sauerstoffbedürfnisses der Bacterien. Zeitschr. f. Hygiene I S. 115. 1886.

2) Smith l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00338-1

brauchbare Objecte finden, da ich nur rasch wachsende und intensiv bewegliche Formen gebrauchen konnte. Sehr gute Resultate erhielt ich mit Sprillum Finkler Prior. Ausserdem untersuchte ich noch einige facultativanaërobe Arten, welche aus Milch, Gerste u. s. w. isolirt waren. Am brauchbarsten erwiesen sich zwei (vielleicht identische), mit Bacterium coli commune in morphologischer und physiologischer Beziehung ziemlich verwandte Arten.

Methodisches.

Von den verschiedenen Methoden, welche erlauben sollten, die Bacterienbewegung unter Sauerstoffabschluss zu beobachten, erwies sich am einfachsten und praktischsten diejenige, in welcher die O-Absorption von den Bacterien selbst besorgt wird, und welche schon von Engelmann bei seinen bekannten Arbeiten benutzt wurde. — Auf den Objectträger wird ein Tropfen der gewünschten Nährflüssigkeit gebracht (bei vergleichenden Untersuchungen muss dieser Tropfen immer eine constante Grösse haben) und dann eine bestimmte Masse von Bacterien aus einer Agarreincultur mit dem Platindraht im Tropfen vertheilt. Dann wird auf den bacterienhaltigen Tropfen ein Deckglas gelegt (unter Vermeidung von Luftblasen) und eine Vaselineumrandung um dasselbe gemacht. Die Bacterien nehmen den Sauerstoff unter diesen Bedingungen sehr bald (nach einigen Minuten) in Beschlag und es bleibt nur jedesmal durch mikroskopische Beobachtung festzustellen, wie lange die Bacterien ihre Beweglichkeit beibehalten, von dem Moment an gerechnet, wo das Deckglas aufgelegt wurde (die Vaselineumrandung kann in einer halben Minute hergestellt werden). Es versteht sich, dass man eine genügende Masse von Bacterien im Tropfen vertheilen muss — in meinen Versuchen war der Tropfen immer stark getrübt und auch nach dem Auflegen des Deckglases erschien die dünne Schicht merklich trübe. Auf diese Weise hat man die Möglichkeit, zahlreiche Versuche in verhältnissmässig kurzer Zeit durchzuführen. Um vergleichbare Resultate zu bekommen, ist es natürlich nothwendig, alle Versuchsbedingungen constant zu erhalten. Erstens muss der Flüssigkeitstropfen ein constantes Volumen haben; hinreichend genau erreichte ich dieses, indem ich immer einen und denselben Glasstab gleich tief in die Flüssigkeit tauchte und jedesmal auf gleiche Weise die Flüssigkeit auf den Objectträger abfliessen liess. Zweitens muss die Menge der Bacterien in jedem Versuch gleich gross sein. Zu diesem Zweck nahm ich jedesmal eine kleine Platinöse

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00339-8

voll von den betreffenden Bacterien. Drittens muss das Auflegen des Deckglases und die Vaselineumrandung so schnell wie möglich gemacht werden, um Concentrationsänderungen der Flüssigkeit und Sauerstoffdiffusion vom Deckglasrande auszuschliessen. Dabei muss natürlich ein Hervorquellen der Flüssigkeit unter dem Deckglase, ebenso Luftblasen unter demselben vermieden werden. Der Vaselinerand muss auch in allen Fällen ungefähr gleich dick sein.

Unter Anwendung dieser Cautelen können wir wohl annehmen, dass jedesmal nach derselben kurzen Zeit (2—3 Minuten) der Sauerstoff im Tropfen von den Bacterien aufgenommen wird und das spätere oder frühere Aufhören der Bewegung nicht von dem verschiedenen Sauerstoffgehalt der Flüssigkeit, sondern von den individuellen Eigenschaften der Bacterien und der Zusammensetzung der Flüssigkeit herrührt. Trotzdem kann man wohl immer noch die Entgegnung machen, dass es unmöglich sei, mit so primitiven Mitteln eine vollkommen gleiche Versuchsanstellung zu erreichen und dass die längere oder kürzere Bewegungsdauer der Bacterien doch immer davon abhängen könnte, dass sie in einem Falle weniger dicht vertheilt sind als in dem anderen. Dagegen lässt sich erstens sagen, dass sich meine Resultate auf eine grosse Anzahl übereinstimmender Versuche stützen, so dass die Rolle des Zufalls, welchen diese Entgegnung hervorheben will, jedenfalls durch die Zahl der Versuche eliminirt wird. Zweitens sind die erhaltenen Zeitdifferenzen so bedeutend, dass sie unmöglich von den jedenfalls geringen Verschiedenheiten der vorhandenen Sauerstoffmengen abhängen können. Drittens habe ich, um diesen Zweifel vollkommen zu beseitigen, die Thatsache constatirt, dass, wenn bei gewissen Versuchsbedingungen die Bewegungsdauer länger als bei anderen ist, diese Differenz sich nicht merklich verschiebt, wenn die Bacterien im ersten Falle dichter vertheilt sind und der Sauerstoff also früher absorbirt wird als im zweiten. Eine andere kritische Bemerkung, die man gegen diese Methode richten könnte, ist die, dass nicht nur Sauerstoffmangel, sondern vielleicht auch Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte den Stillstand der Geisselbewegungen verursachen kann. Dagegen muss ich bemerken, dass beim Lüften des Deckglases die Bacterien immer sofort ihre Bewegung mit der normalen Intensität aufnahmen, wenn sie auch 24—48 Stunden in unbeweglichem Zustande eingeschlossen verbracht hatten. Dass die von den Bacterien ausgeschiedene Kohlensäure meine Resultate nicht beeinträchtigen konnte, wird noch aus der später folgenden Darstellung der Versuche klar werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00340-9

Dauer der Bewegung.

Wenn wir nun verschiedene Bacterien nach dieser Methode und unter sonst gleichen Bedingungen untersuchen, finden wir Folgendes. Einige Arten geben ihre Bewegung, mag sie auch noch so intensiv sein, nach ganz kurzer Zeit (2—3 Min.) auf. Hierher gehören selbstverständlich die Aëroben, wie z. B.: B. fluorescens liquefaciens, B. subtilis u. s. w. Doch fand ich, dass einige Facultativanaërobe auch nach 3—5 Minuten stillstanden, dass also ihr Wachsthum vom Sauerstoff weniger abhängt als das Bewegungsvermögen. Das gilt z. B. für einen von mir aus Gerste isolirten Bacillus. Derselbe hatte in morphologischer Beziehung grosse Aehnlichkeit mit B. subtilis, bildete Endosporen und verflüssigte Gelatine, zeichnete sich aber durch die Fähigkeit aus, bei vollkommener O-Abwesenheit ebenso gut zu wachsen, wie an der Luft. Andere Arten dagegen blieben längere Zeit beweglich, und zwar konnte man bei verschiedenen Bacterien die verschiedensten Abstufungen in der Bewegungsdauer finden. Ein Kurzstäbchen z. B., welches ich aus Gerste isolirte, konnte höchstens $^1/_4$ Stunde ohne O beweglich bleiben, Spirillum Finkler Prior je nach den Bedingungen von 5 bis zu 80 Minuten, die schon vorhin erwähnten, dem Bacterium coli ähnlichen Arten waren selbst nach 3, 4 bis 6 Stunden noch schwach beweglich, ja sie konnten bei gewissen Bedingungen, auf welche ich noch später zurückkommen werde, sogar über 20 Stunden schwach beweglich bleiben. Freilich begann die Intensität der Bewegung schon nach $^3/_4$—1 Stunde abzunehmen und schliesslich stellten auch die besten Facultativanaëroben ihre Bewegung immer vollständig ein. Doch kam die normale Bewegung bei Sauerstoffzutritt sofort wieder, selbst wenn die Bacterien 2—3 Tage in diesem Zustande der Geisselstarre verbracht hatten. Dadurch ist auch bewiesen, dass Sauerstoffdiffusion aus der Luft bei meinen Versuchen keine störende Rolle spielen konnte.

Man könnte vielleicht daran denken, die verschiedene Bewegungsdauer der unter Deckglas eingeschlossenen Bacterien dadurch zu erklären, dass sie den Sauerstoff verschieden schnell absorbiren. Zwar ist diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich, doch habe ich einige einfache Versuche gemacht, um sie zu beseitigen. Man braucht nur zwei gut bewegliche Bacterienarten (aus Reinculturen), welche sich durch verschiedene Bewegungsdauer unterscheiden, zusammen unter Deckglas zu bringen. Man muss dabei natürlich solche aussuchen, die nach ihrer Grösse leicht zu unterscheiden sind. Ich benutzte z. B. Bacillus subtilis oder Termobacterien einerseits und die coliähnlichen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00341-5

andererseits. Der Versuch wurde auf zweierlei Art ausgeführt: entweder wurde der aërobe Spaltpilz in grosser Ueberzahl genommen oder der facultativanaërobe. In beiden Fällen blieb das Resultat gleich. Die aërobe Form stellte ihre Bewegung nach wenigen Minuten ein, wogegen die andere stundenlang beweglich blieb.

Dadurch ist ganz sicher bewiesen, dass beide Arten den Sauerstoff ungefähr gleich schnell absorbiren und die längere Bewegungsdauer der einen Art auf spezieller Befähigung zu facultativanaërober Lebensweise beruht.

Einfluss der Ernährungsbedingungen.

Wenden wir uns jetzt zu den Versuchen, in welchen die Abhängigkeit der Bewegung ohne Sauerstoff von den Ernährungsbedingungen klargelegt wird.

Die früher beschriebene Methode erlaubte es, diese Versuche in einfacher Weise auszuführen. In jeder Reihe von Parallelversuchen wurden alle Versuchsbedingungen gleich gehalten (wie bereits mitgetheilt war) und nur die Zusammensetzung der Nährflüssigkeit gewechselt. Um klare Resultate zu erhalten, genügt es nicht, bloss die vorher erwähnten Cautelen zu beobachten, es muss auch für entsprechendes Bacterienmaterial gesorgt werden. Es konnten nur rasch wachsende, intensiv und gleichmässig bewegliche Arten benutzt werden. Von solchen Arten wurden Agarstrichculturen angesetzt. Von diesen Culturen konnten die Bacterien vollständig rein und in genügender Menge abgehoben werden. Nur junge, nicht über 24 Stunden alte, bei einer Temperatur von ca. 30° aufgewachsene Culturen wurden zu den Versuchen verwandt. Es wurden immer 4—8 Parallelversuche angesetzt und jede 10., 15., manchmal jede 5. Minute die Präparate mikroskopisch untersucht. Es wurde nicht nur die Zeit bestimmt, nach welcher die Bewegung aufhörte, sondern auch die allmähliche Abnahme der Bewegungsintensität verfolgt. Leider ist es nicht möglich, genaue Messungen derselben zu machen, und ich musste mich darauf beschränken, einige freilich subjectiv gewählte Abstufungen der Bewegungsschnelligkeit in allen Versuchen zu registriren. Bei einiger Uebung und bei fortwährendem Vergleich parallel verlaufender Beobachtungen ist es nicht schwer, ungefähr fünf Grade der Bewegungsintensität zu unterscheiden: 1. normal, 2. etwas schwächer, 3. bedeutend schwächer, 4. sehr schwach, 5. kaum beweglich bis Stillstand. (In den Tabellen sind dafür folgende Abkürzungen benutzt: 1. n., 2. etw. schw., 3. bed. schw., 4. s. schw., 5. k. bew. — unb.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00342-1

Es muss bemerkt werden, dass bei einigen Bacterien der vollkommene Stillstand nur ganz allmählich und nicht gleichzeitig bei allen Individuen eintritt, und gerade in diesen Fällen ist ein fortlaufender Vergleich der Bewegungsabnahme lehrreich.

Zuerst mögen die Versuche mit den lange beweglichen Bacterien Nr. 1 und 2 beschrieben werden. Nr. 1 isolirte ich aus Milch. Es ist ein kurzes Stäbchen mit lebhafter Eigenbewegung, bildet auf Gelatineplatten weissliche, runde Colonien, welche die Gelatine nicht verflüssigen. Das Wachsthum geht schon bei Zimmertemperatur ziemlich schnell vor sich, wird aber durch höhere Temperatur (30—35 ° C.) noch bedeutend gesteigert. Sporen werden nicht gebildet. Bei Sauerstoffabschluss entwickelt sich diese Art ebenso gut wie an der Luft, aber nur auf zuckerhaltigen [1]) Nährböden. Dieser Umstand lässt sich jedoch nur bei sorgfältigster Sauerstoffentfernung feststellen. Einfaches Wasserstoffdurchleiten z. B. genügte nicht, um die Entwickelung ohne Zucker zu sistiren. Die Bacterien entfalten in zuckerhaltigen Medien sowohl bei aërober als auch bei anaërober Entwickelung deutliche Gährthätigkeit. Nr. 2 stammte aus Gerstensamen und stimmt in allen Beziehungen mit Nr. 1 überein, nur war die Fähigkeit, sich ohne Sauerstoff zu bewegen, noch besser ausgeprägt als bei Nr. 1.

Zuerst untersuchte ich die Bewegungsdauer nach Sauerstoffverbrauch unter möglichst verschiedenen Ernährungsbedingungen. Es wurde einerseits Wasser (Leitungswasser), andererseits Zuckerpeptonlösung (1—2 % Z. + 1 % P.) genommen.

Folgende Tabellen veranschaulichen die Resultate.

Erklärung: W. = Wasser, P. = Peptonlösung, P.Z. = Peptonzuckerlösung. Für die übrigen Abkürzungen vgl. S. 338.

Tabelle I (Bacterie Nr. 1).

Zeit	W.	W.	W.	P.Z.	P.Z.	P.Z.
15 Min.	n.	n.	n.	n.	n.	n.
25—30 „	bed. schw.	bed. schw.	s. schw.	n.	n.	n.
45 „	s. schw.	s. schw.	s. schw.	etw. schw.	n.	n.
1 Std.	k. bew.	k. bew.	unb.	bed. schw.	etw. schw.	bed. schw.
$1^1/_2$ „	unb.	unb.	unb.	s. schw.	bed. schw.	„
$1^3/_4$ „	—	—	—	s. schw.	s. schw.	s. schw.
2 „	—	—	—			

1) Hier, wie auch bei allen später ausgeführten Versuchen wurde ausschliesslich Traubenzucker benutzt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00343-7

Tabelle II (Bacterie Nr. 2).

Zeit	W.	W.	P. Z.	P. Z.
15 Min.	n.	n.	n.	n.
20 „	etw. schw.	etw. schw.	—	—
30 „	bed. schw.	bed. schw.	—	—
40 „	s. schw.	s. schw.	—	—
1 Std.	k. bew.	s. schw.	etw. schw.	etw. schw.
$1^1/_2$ „	k. bew.	k. bew.	—	bed. schw.
2 „	unb.	unb.	etw. schw.	bed. schw.
6 „	—	—	s. schw.	k. bew.

Man sieht, dass in reinem Wasser die Bewegung bei Nr. 1 schon nach 25 Minuten bedeutend schwächer wird und nach 1—$1^1/_2$ Stunden aufhört, in Zuckerpeptonlösung dagegen 45—60 Minuten intensive Bewegung besteht und erst nach 2 Stunden oder später (die zwei letzten Versuche wurden in diesem Falle nicht weiter verfolgt) Stillstand eintritt. Für die andere Art ist das Verhältniss analog, nur war die absolute Dauer der Bewegung bedeutend länger als bei Nr. 1. Dass die Bacterien im Wasser nicht in eine Hungerstarre verfallen waren, zeigt schon der Umstand, dass bei Luftzutritt die normale Bewegung sofort zurückkehrte.

Um zu prüfen, welche Nährstoffe als Betriebsquelle für die Bewegung ohne O dienen, wurden Versuche mit verschiedenen Nährlösungen gemacht. In einer Versuchsreihe wurden z. B. Peptonzuckerlösung mit einfacher Peptonlösung verglichen, in einer anderen Peptonzucker und Peptonglycerinlösung (1—2 % Glycerin), in einer dritten Reihe Zuckerpepton und Zuckerasparaginlösung ($^1/_2$ % Asparagin).

Tabelle III (Bacterie Nr. 1; Mittelwerthe aus 2 Versuchsreihen mit 6 Versuchen).

Zeit	P.	P. Z.
20 Min.	etw. schw.	n.
$^1/_2$ Std.	bed. schw.	n.
$^3/_4$ „	s. schw.	n. und etw. schw.
1 „	s. schw.	etw. schw.
$1^1/_4$ „	s. schw.	bed. schw.
$1^1/_2$ „	k. bew.	s. schw.
$1^3/_4$ „		s. schw.
2 „	—	k. bew.

In zwei Präparaten mit Peptonzucker dauerte die schwache Bewegung noch über zwei Stunden an.

Tabelle IV (Bacterie Nr. 2; Mittelwerthe aus 4 Versuchsreihen mit 16 Versuchen).

Zeit	P.	P. Z.
10 Min	n.	n.
20 „	bed. schw.	n.
30 „	s. schw.	n.
40 „	s. schw. u. k. bew.	n.
1 Std.	k. bew. u. unb.	etw. schw.
2 „	unb.	bed. schw. und s. schw
3 „	—	s. schw.

In P. Z. noch über 3—4 Stunden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00344-3

Erklärung: P. G. = Peptonglycerinlösung.

Tabelle Va (Bacterie Nr. 1; 4 Versuchsreihen mit 14 Versuchen).

Zeit	P. G.	P. Z.
15 Min.	n.	n.
30 „	etw. schw.	n.
45 „	bed. schw.	n.
1 Std.	s. schw.	etw. schw.
1½ „	k. bew.	etw. schw.
2 „	k. bew.	bed. schw. und s. schw.

Tabelle Vb (Bacterie Nr. 1; 1 Versuchsreihe mit 4 Versuchen).

Zeit	P. G.	P. Z.
15 Min.	s. schw.	n.
20 „	k. bew.	n.
30 „	k. bew.	etw. schw.
45 „	unb.	s. schw.
1 Std.	unb.	k. bew.

Zu der Tabelle Va ist zu bemerken, dass auch nach 3—4 Stunden die Bewegung in P. Z. und in einzelnen Präparaten mit P. G. nicht erloschen war, so dass mehr der Verlauf des Versuchs, und nicht sein Ende Bedeutung hat.

Aus den Tabellen III—Vb ist deutlich zu ersehen, dass in Zucker + Peptonlösungen intensive Bewegung bei Sauerstoffabwesenheit mindestens zweimal so lange dauerte, als in Lösungen von Pepton allein oder Pepton und Glycerin, wenn auch im zweiten Falle der Contrast nicht so stark war wie im ersten. Aus den Tabellen Va und Vb sieht man auch, wie die absolute Dauer der Bewegung ohne Sauerstoff bei derselben Art wechselt, ohne dass man einen anderen Grund dafür angeben könnte, als gewisse Veränderungen der Organismen infolge längerer Cultivirung auf künstlichen Nährböden. Das Ausklingen der Bewegung ging bei diesen Arten (Nr. 1 und 2) sehr allmählich vor sich, so dass meistens nur der Verlauf des Versuchs bis zum Ende der zweiten Stunde verfolgt wurde, um so mehr, als gerade in diesem Zeitraume die Differenzen besonders klar hervortraten.

In den folgenden Tabellen sind die Mittelwerthe aus einigen Versuchsreihen mit Spirillum Finkler - Prior gegeben. Dieser Spaltpilz wächst nach meinen Beobachtungen viel schlechter bei Sauerstoffabschluss als an der Luft, und im ersten Falle nur auf zuckerhaltigen Nährböden. Die absolute Bewegungsdauer ohne Sauerstoff ist hier auch viel kürzer als bei den Bacterien 1 und 2. Die Differenzen der Bewegungsdauer in verschiedenen Lösungen treten um so schärfer hervor, und ich halte diese Versuche mit Sp. Finkler-Pr. für besonders beweisend.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00345-9

Tabelle VIa (Sp. Finkler-Pr.; aus 5 Versuchsreihen mit 22 Versuchen).

Zeit	P.	P.Z.
5 Min.	s. schw.	n.
10 „	k. bew. u. unb.	n. u. etw. schw.
15 „	unb.	bed. schw.
20 „	—	ebenso
30 „	—	s. schw.
40 „	—	s.schw. u. k.bew.
1 Std.	—	unb.

Tabelle VIb (Sp. Finkler-Pr.; aus 4 Versuchsreihen mit 26 Versuchen).

Zeit	P.	P.Z.
5 Min.	k. bew.	n.
10 „	unb.	etw. schw.
15 „	—	bed. schw.
20 „	—	s. schw.
35 bis 40 Min.	—	unb.

Tabelle VII
(Sp. Finkler-Pr.; aus 3 Versuchsreihen mit 12 Versuchen).

Zeit	P.G.	P.Z.
5 Min.	bed. schw.	n.
10 „	s. schw.	n.
15 „	unb.	bed. schw.
20 „	—	s. schw.
40—45 „	—	unb.

Beim Vergleich der Tabellen VIa und VIb begegnet man wieder der absoluten Abnahme der Bewegungsdauer ohne O, welche sich nach längerem Cultivieren auf Agar eingestellt hat.

Die Gegensätze sind hier ungefähr gleich gross für Zuckerpeptonlösungen und Peptonglycerin oder Peptonlösungen. Oft waren die Differenzen noch grösser als in den Tabellen angegeben ist; z. B. hörte in Peptonlösung die Bewegung manchmal nach 5 Minuten vollständig auf, während dasselbe im Parallelversuche mit Zuckerpepton erst nach 35 Minuten geschah.

Ich habe auch mit anderen facultativ-anaëroben (aus Milch, Erde u. s. w. isolirten) Bacterien analoge Versuche gemacht. Ohne ausführliche Angaben über diese Versuche zu machen, möchte ich nur erwähnen, dass die Bewegungsdauer zwischen der von Nr. 1 und 2 einerseits und Sp. Finkler-Prior andererseits lag. Im Uebrigen waren die Resultate den schon mitgetheilten vollkommen analog.

Aus allen diesen Versuchen lässt sich der Schluss ziehen, dass bei den von uns studirten Organismen die Fähigkeit, längere Zeit Bewegung ohne Sauerstoff zu unterhalten, jedenfalls nicht von locker gebundenem Sauerstoff, sondern von der Ernährung abhängt, und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00346-5

zwar ist es in unserem Falle der Zucker[1]), welcher gewissermaassen als die Quelle zu betrachten ist, aus welcher die Betriebsenergie für diese physiologische Leistung gewonnen wird. Der Zucker ist es zugleich, welcher diesen Organismen überhaupt ein vom freien Sauerstoff unabhängiges Leben ermöglicht, wie es auch für viele andere (wenn auch nicht alle) Facultativanaëroben der Fall ist.

Jetzt sehen wir auch, dass, wie schon früher bemerkt wurde, die von den Bacterien producirte CO_2 keine störende Rolle bei unseren Versuchen spielen konnte, denn in zuckerhaltigen Lösungen musste jedenfalls mehr CO_2 producirt werden, als in zuckerfreien[2]), und trotzdem ist im ersten Falle die Bewegungshemmung immer später eingetreten als im zweiten.

Und wenn man ähnliche Versuche mit einem Organismus aufnehmen sollte, welcher in seiner anaëroben Existenz nicht auf Zucker, sondern auf einen anderen Nährstoff angewiesen ist, so ist sicher zu erwarten, dass auch die für Bewegung nöthige Energie bei Sauerstoffabschluss aus dem Verarbeiten desselben Stoffes gewonnen sein wird.

Wachsthum und Bewegung der Facultativanaëroben.

Um die anaërobe Entwickelung der facultativanaëroben Bacterien Nr. 1 und 2 zu beobachten, verfuhr ich immer in folgender Weise: Die sterilisirten Nährlösungen wurden vor dem Einimpfen der Bacterien ausgekocht. Nach dem Impfen wurden die mit verschiedenen Nährböden beschickten Reagenzgläser in ein passendes Cylindergefäss mit verjüngtem Hals gebracht und die Luft aus demselben mit der Wasserstrahlpumpe während $^3/_4$—1 Stunde ausgepumpt. Das Gefäss wurde dabei mit einem Gummistopfen verschlossen, durch welchen ein Glasrohr ging, das durch einen Gummischlauch mit der Pumpe verbunden wurde. Um die letzten Spuren des Sauerstoffs zu entfernen, brachte ich in das Cylindergefäss etwas Pyrogallussäurelösung, in welche vor dem Schliessen des Gefässes ein Kalistückchen hereingeworfen wurde. Während des Auspumpens wurde das Gefäss unter Wasser gehalten und auch die ganze spätere Zeit unter Wasser aufbewahrt. Genügender

1) Ich prüfte ausserdem den Verlauf der Bewegungsabnahme in P.+Z.-Lösung und in Aspar.+Z. und reinen Z.-Lösung. Der Unterschied war immer sehr gering und dabei auf beide Seiten schwankend, so dass die grossen Differenzen in den oben mitgetheilten Versuchen nur aus dem Vorhandensein oder Fehlen des Zuckers zu erklären sind.

2) Vgl. Diakonow, Intramolekulare Athmung und Gährfähigkeit der Schimmelpilze. Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1886 pag. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00347-0

Abschluss wurde durch einen den Gummischlauch zusammenpressenden Quetschhahn erreicht.

Nur bei solcher sorgfältiger Entfernung des Sauerstoffs konnte der grosse Unterschied in der Entwickelung der Bacterien auf zuckerhaltigen und zuckerfreien Nährböden constatirt werden.

Nr. 1 und 2 und einige andere selbstisolirte Formen zeigten in Peptonzucker[1]) und Asparaginzuckerlösung eben so gutes Wachsthum, wie an der Luft; in Peptonglycerin oder reiner Peptonlösung war eine Trübung der Flüssigkeit kaum zu bemerken, und nur bei mikroskopischer Untersuchung zeigte es sich, dass eine sehr schwache Vermehrung der Bacterien stattgefunden hatte.

Andererseits haben wir im Laufe dieser Mittheilung gesehen, dass an der Luft aufgewachsene facultativ-anaërobe Bacterien in ihrem Bewegungsvermögen durchaus, wenn auch in verschiedenem Maasse, an den Sauerstoff gebunden sind. So entstand unwillkürlich die Frage: Wie ist es mit der Bewegungsfähigkeit dieser Bacterien bestellt, wenn sie sich anaërob entwickeln? A priori war die Annahme nicht ausgeschlossen, dass anaërob aufgewachsene Bacterien auch anaërob beweglich sein könnten.

Um diese Annahme zu prüfen, beobachtete ich die Entwickelung der Bacterien Nr. 2 (die vom O am unabhängigsten zu sein schienen) in einer Recklingshausen'schen Glaskammer. Dieselbe hatte die Form einer plattgedrückten, mit zwei Seitenröhren versehenen Kugel, deren Wände im mittleren Theil bis auf einen capillaren Zwischenraum eingezogen waren.[2])

Die sterilisirte, mit Wattestopfen versehene Kammer wurde mit steriler, ausgekochter Nährlösung beschickt, die Bacterien eingeimpft (alles unter Ausschluss von Infection mit fremden Keimen), das eine Rohr mit der Luftpumpe, das andere mit dem Wasserstoffentwickelungsapparate verbunden und durch Oeffnen und Schliessen der eingeschalteten Quetschhähne ein fünfmaliges Auspumpen und Wasserstoffeinleiten erzielt. Nach dem letzten Auspumpen wurden die Seitenröhren an den vorher eingezogenen Stellen an der Gasflamme abgeschmolzen. Auf diese Weise wurde eine sehr vollkommene Sauerstoffentfernung erzielt, besonders auch dadurch, dass von Anfang an eine grössere Menge von Bacterien eingeimpft wurde.

---

1) Ausser den organischen Stoffen waren in allen Lösungen je 0,1 % K_2HPO_4 und $MgSO_4$ vorhanden.

2) Vgl. die Abbildd. Nr. 5098a in Franz Hugershoff's Catalog. Lpz. 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00348-6

Nach 22 Stunden (bei 30° C.) hatten sich die Bacterien ausgezeichnet vermehrt, die Flüssigkeit erschien sehr stark getrübt. Doch konnte man bei mikroskopischer Untersuchung konstatiren, dass die Hauptmasse derselben ganz unbeweglich war, nur wenige vereinzelte Stäbchen führten schwache Bewegungen aus. Nun wurde ein Seitenrohr ohne aufgemacht zu werden durch einen Gummischlauch mit der Luftpumpe verbunden und, nachdem das Manometer genügend gesunken war, die zugeschmolzene Spitze im Gummischlauch abgebrochen. Dadurch wurden die von den Bacterien erzeugten Gase entfernt. Trotzdem veränderte sich das Bild unter dem Mikroskope nicht. Als aber Luft in die Kammer hineingelassen wurde, nahmen sofort beinahe sämmtliche Bacterien ihre normale Bewegung auf.

So sehen wir an diesem Beispiele, dass bei einem facultativ-anaëroben Spaltpilze die verschiedenen Lebensfunctionen in verschiedenem Maasse vom Sauerstoff abhängen. Trotz des üppigen Wachsthums entstehen nur unbewegliche oder kaum bewegliche Formen, welche aber bei Luftzutritt sofort ihre Bewegungsfähigkeit wieder erlangen. Dieser Fall erinnert an analoge von Fischer[1]) beobachtete Erscheinungen, welche sich auch auf Entstehung von Bacterienformen beziehen, deren Bewegungsfähigkeit nur unterdrückt, aber nicht vernichtet ist. Das ist der Fall, wenn Bacterien in Lösungen von neutralen Salzen gewisser Concentrationen oder in schwach giftigen Lösungen aufgewachsen sind. Trotz schöner Geisselbildung sind sie kaum oder gar nicht beweglich, doch stellt sich nach Entfernung der ungünstigen Bedingungen die Beweglichkeit wieder ein.

Hier mag auch ein kurzer Blick auf dieselben Wachsthums- und Bewegungsverhältnisse der obligat-anaëroben und der aëroben Organismen geworfen werden.

Die obligat-anaëroben Bacterien verhalten sich dem Luftsauerstoff gegenüber wie zu einem Gifte, welches nach einigen Stunden ihren Tod verursacht.[2]) Ihre Bewegung stellen sie an der Luft schon nach kürzerer Zeit (nach $^3/_4$—1 Stunde) ein[3]), wie ich es an einer aus Gartenerde isolirten Art bestätigen konnte. Dabei schienen die Bacterien nach dieser Zeit schon so stark gelitten zu haben, dass durch Herein-

1) Fischer, Untersuchungen über Bacterien. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVII S. 60—67, 69, 78.

2) Lüderitz, Zur Kenntniss der anaëroben Bacterien. Zeitschr. f. Hyg. 1889 B. V S. 157 f. — Chudjakow, Zur Lehre von der Anaërobiose. Ref. Centralbl. f. Bacter. II. Abth. 1898 S. 389.

3) Vgl. Lüderitz, l. c. S. 157. — Beyerinck, Centralbl. f. Bact. 1895 Bd. I (II. Abth.) S. 112.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00349-4

bringen in H-Atmosphäre die Bewegung nicht mehr hervorgerufen werden konnte. Doch könnte es vielleicht gelingen, bei einem geringen Partiärdruck des Sauerstoffs nur die Bewegungsfunction einer Anaërobenart zu unterdrücken, ohne das Leben zu gefährden, ähnlich wie es im umgekehrten Sinne für aërobe Bacterien der Fall ist.

Was die höheren Pflanzen anbetrifft (welche im Allgemeinen aërob zu nennen sind), so scheint hier Wachsthum und Bewegung (Plasmabewegung) bald in gleichem, bald in verschiedenem Maasse vom Sauerstoff abzuhängen, doch niemals so, wie wir es bei den facultativ-anaëroben Bacterien gesehen haben. Bei Phycomyces beginnt Wachsthum und Plasmabewegung ungefähr bei demselben Partiärdruck des Sauerstoffs [1]); doch wenn man die betreffenden Zahlen vergleicht, welche Wieler und Clark für dieselbe Grenze bei anderen Objecten gefunden haben, so scheint es, dass Wachsthum oft bei einem viel niedrigeren Sauerstoffdruck möglich ist, als Plasmabewegung. Bei vollkommenem Sauerstoffausschluss ist überhaupt kein Wachsthum und folglich keine auf Wachsthum beruhende Krümmungsbewegung möglich.[2])

Chara und Nitella bilden insofern eine Ausnahme von den bisher bekannten Erscheinungen, als hier eine lange andauernde Plasmabewegung ohne freiem O möglich ist. Wie die Wachsthumsverhältnisse sich dabei gestalten, müsste noch näher geprüft werden; einige weiter citirte Angaben von Kühne sprechen für die Möglichkeit eines Wachsthums bei O-Abwesenheit, obgleich, wie wir noch sehen werden, diese Versuche nicht ganz einwandsfrei sind. Bei der Beurtheilung solcher Versuche muss man immer im Auge behalten, dass auch Helianthus und Vicia Faba selbst nach fünfmaligem Evacuiren und Wasserstoffeinleiten noch zu wachsen vermögen.[3])

III. Versuche mit Characeen.

Vorbemerkungen.

Es wurde schon in der Einleitung kurz darauf hingewiesen, dass die Plasmaströmung in den Pflanzenzellen in den meisten Fällen ziem-

1) Clark, l. c. S. 278.

2) Vgl. Correns, Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora 1892 pag. 87. — Uebrigens beschreibt Correns einen Versuch mit Drosera, in welchem diese Pflanze nach sechsstündigem Verweilen im sauerstofffreien Raume noch Tentakelbewegungen ausführte.

3) Wieler, Die Beeinflussung des Wachsthums durch verminderten Partiärdruck des Sauerstoffs Unters. a. d. bot. Inst. z. Tübingen Bd. I S. 223 f.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00350-5

lich bald aufhört, wenn Sauerstoffmangel eingetreten ist. Das bekannteste Beispiel dafür ist die Plasmaströmung in den Staubfadenhaaren der Tradescantia, welche in Wasserstoffatmosphäre schon nach wenigen Minuten aufhört. Es hat demnach den Anschein, dass die intramolekulare Athmung in diesem Falle nicht dazu ausreicht, um die für diese Leistung nöthige Energie zu schaffen, wenn auch das Leben der Zelle noch lange (einige Stunden) nach dem Erlöschen dieser Partialfunction erhalten bleibt.

Doch hatten wir schon im Laufe dieser Mittheilung die Gelegenheit gehabt, auf den Umstand hinzuweisen, dass auch im Bereich der typischen Aëroben die mannigfachsten Abstufungen in Bezug auf Sauerstoffbedürfniss vorhanden sind und die Fähigkeit zu temporärer Anaërobiose immer vorliegt, wenn auch die Ausbildung dieser Fähigkeit in sehr weiten Grenzen variirt.

In den zahlreichen Arbeiten über die Abhängigkeit der Plasmaströmung vom Sauerstoff ist auch eine ganze Reihe von Fällen verzeichnet, welche unserem allgemeinen Gesichtspunkt vollkommen entsprechen.

Im denkbar grössten Gegensatz zu dem vorhin erwähnten Beispiele der Tradescantia stehen einige neuerdings beschriebene Erscheinungen, welche sich auf die Plasmaströmung in den Internodialzellen von Nitella beziehen. Hier dauert diese Strömung auch bei der vollkommensten Sauerstoffentziehung sehr lange (mehrere Tage und sogar Wochen) fort. Diese beiden Extreme sind nun durch eine ganze Reihe von Uebergangsstufen verbunden.

Ohne auf die ganze vorhandene Litteratur (deren Theil schon von Kühne citirt ist) einzugehen, möchte ich hier nur die geeignetesten Beispiele aufzählen.

In Längsschnitten und Haaren anderer Pflanzen hört die Plasmaströmung gewöhnlich nach $^1/_2$—1 Stunde im Wasserstoffstrome auf; höchstens dauert sie vier Stunden.[1])

Bei einigen Nitellaspecies ist die Plasmaströmung auch in viel höherem Maasse vom Sauerstoff abhängig als bei den von Kühne beobachteten Nitella flexilis und opaca. So wird nach Farmer[2]) in einer nicht näher bezeichneten Nitella die Strömung schon nach 20 Minuten langem Wasserstoffdurchleiten aufgehoben. Bei Nitella

1) Clark, l. c. S. 273.

2) Farmer, Annals of Botany 1896 S. 285.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00351-1

syncarpa dauert sie etwas länger, doch immerhin nicht über $2^1/_2$ Stunden.[1])

In der eben citirten Arbeit von Celakowsky finden wir noch eine ganze Reihe von Beispielen, welche die verschiedene Ausbildung der Fähigkeit zu temporärer Anaërobiose besonders klar veranschaulichen. Nach vollkommener Sauerstoffentfernung bewegt sich z. B. Pelomyxa während 72 Stunden, Euglena viridis 48 Stunden, Oscillaria und einige andere Arten ca. 24 Stunden. Die Plasmaströmung dauert in diesen Bedingungen bei Chara noch 18 Stunden fort[2]), bei Elodea 1—4 Stunden.

Diese kurze Uebersicht genügt, um uns die ausserordentlich verschiedene Ausbildung der individuellen Fähigkeiten vor Augen zu führen. Am besten ist jedenfalls die Fähigkeit zur temporären Anaërobiose bei Nitella entwickelt. Hier vermögen die nach Sauerstoffentziehung eingreifenden (als intramolekulare Athmung bezeichneten) Stoffwechselprocesse in ausgiebiger Weise die Betriebsenergie für die auffälligsten vitalen Leistungen, wie Plasmabewegung, zu liefern.

Desshalb erschien es von besonderem Interesse, gerade an diesen Objecten die Rolle der Ernährung und einiger anderen Bedingungen für das Zustandekommen der temporär-anaëroben Lebensweise zu studiren. Ausserdem unternahm ich, durch einige von Kühne aufgestellte Behauptungen veranlasst, eine Untersuchung der mit dem Assimilationsprocess verbundenen Sauerstoffausscheidung der Nitellen.

Im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung wird es aber von Vortheil sein, wenn wir zunächst, um von Anfang an einige Unklarheiten zu beseitigen und für die spätere Discussion nothwendige Thatsachen zu gewinnen, uns den eben erwähnten Versuchen über die Sauerstoffausscheidung zuwenden.

Die Sauerstoffausscheidung der Nitellen.

Die O-Ausscheidung der Nitellen soll nach Kühne, abweichend von anderen grünen Pflanzen, so gering sein, dass „ein grosses Volumen Zellen unter Umständen nicht das kleinste Quantum höchst verdünnter Hämoglobinlösung in Sauerstoffhämoglobin umzuwandeln vermag, während gleichzeitig doch O-Bildung durch Licht innerhalb der Zellen an der wiederkehrenden Rotation kenntlich wird". (S. 521.)

Diesen Schluss hat Kühne aus Versuchen mit Nitellen gezogen, welche in mit Hämoglobinlösung gefüllten Glasröhren gehalten wurden.

1) Celakowsky l. c. S. 13.

2) Ueber Chara vgl. auch Ewart, Journ. of the Linnean Society 1896 S. 403 f.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00352-7

Diese Versuche erwiesen sich als nothwendig, nachdem es sich herausgestellt hatte, dass eine O-Ausscheidung in Blasen (ähnlich wie bei abgeschnittenen Elodeazweigen, Fadenalgen etc.) auch bei grossen Culturen von Nitellen nicht zu constatiren war. Auf die Bacterienmethode musste verzichtet werden, da die Nitellen engen Einschluss mit Bacterien schlecht vertrugen. (S. 496.) In diesen Worten des Verfassers ist übrigens eine Verurtheilung seiner eigenen Versuche mit Hämoglobin enthalten.

In der That musste in dem Kaninchen- und Schweineblut, nachdem Nitellen darin viele Tage gelegen hatten, sich eine üppige Bacterienvegetation entwickelt haben. Einige Bemerkungen des Verfassers beweisen das ganz zweifellos. In Vers. 63, S. 503, z. B. war nach 12 Tagen „die Flüssigkeit sehr übelriechend". In Vers. 65, S. 504, wurde „nach dem Eröffnen der Röhre der Inhalt faulig riechend gefunden". In Vers. 67 war schwach fauler, in Vers. 69 intensiver Fäulnissgeruch vorhanden. Jedenfalls mussten sich die von Kühne als schädlich betrachteten Bacterien in allen diesen Fällen reichlich entwickelt haben. Sie sind auch wohl an der Erscheinung schuld gewesen, aus welcher Kühne den Schluss gezogen hat, dass die Nitellen „unter Umständen" gar keinen Sauerstoff am Lichte ausscheiden. Letzteres nämlich schloss Kühne aus der Thatsache, dass nach einigen Tagen wohl die erloschene Plasmabewegung der Nitellen am Lichte wiederkam, aber kein O-Hämoglobin aus dem reducirten gebildet wurde. Es ist wichtig zu bemerken, dass ein Ausbleiben der O-Hämoglobinbildung am Licht immer erst nach einigen Tagen bemerkt wurde; in den Vers. 59—69 sind Fälle beschrieben, wo gute Beleuchtung noch nach 7—8 Tagen O-Hämoglobinbildung an den eingeschlossenen Zellen hervorrief. Nachdem dieselbe aufhörte, lebten die Pflanzen gewöhnlich nicht mehr lange. Aus der ganzen Versuchanstellung scheint es mir also unzweifelhaft hervorzugehen, dass in den Fällen, wo keine O-Ausscheidung (trotz Wiederkehr der Strömung) bemerkt werden konnte, diese Erscheinung der energischen, sauerstoffabsorbirenden und höchst wahrscheinlich auch reducirenden Thätigkeit der Bacterien zugeschrieben werden muss. Dass die ganze Methode überhaupt keine vollkommene Sicherheit gewährt, bemerkt der Verfasser selbst, indem er angibt, dass nach Siegfried das Spectrum des reducirten Hämoglobins noch nicht die Abwesenheit des Sauerstoffs beweist, da das O-haltige Pseudohämoglobin dasselbe Spectrum aufweist.

Kühne's Angaben entgegengesetzt, habe ich bei der Anwendung der Bacterienmethode zum Beweise der O-Ausscheidung bei Nitella

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00353-3

nicht die geringsten Schwierigkeiten empfunden. Das Bacterienmaterial wurde immer Reinculturen entnommen; sowohl die gewöhnlichen Thermobacterien, sowie eine andere, die Gelatine nicht verflüssigende (vielleicht Prot. Zenkeri) erwiesen sich für die Versuche vorzüglich geeignet. Kleine Nitelleninternodien oder Blattstücke wurden in gewöhnlicher Weise in einem mit Bacterien beschickten Wassertropfen unter Deckglas mit Vaseline eingeschlossen. Wie gewöhnlich dienten zwischen Objectträger und Deckglas hereingelegte Deckglassplitter oder Papierstreifen dazu, um einem Zerdrücken des Objects vorzubeugen. Nachdem das Präparat während einiger Minuten verdunkelt und die Bacterienmasse zur Ruhe gekommen war, genügte jedesmal eine mässige Beleuchtung, um die sofort beginnende Bewegung der Bacterien hervorzurufen. Die Pflanzentheile vertrugen auch mehrere Stunden langen Einschluss mit Bacterien.

Dass längeres Verweilen in einem sauerstofffreien Medium eine Inactivirung des Chlorophyllapparates nach sich ziehen würde, war schon nach den Erfahrungen von Ewart[1]) (bei Chara) zu erwarten. Hier sei einer von den Versuchen erwähnt, die ich in dieser Richtung unternahm: Eine Nitella wurde in dem weiter zu beschreibenden Apparat in Wasserstoffatmosphäre abgeschlossen, nachdem die Luft durch zweistündiges H-Durchleiten verdrängt war. Die Plasmaströmung war schon nach 20 Stunden sehr schwach und wurde durch kurze Beleuchtung nur etwas beschleunigt.

Nach 48 Stunden — keine Bewegung, doch gesundes Aussehen; nach 68 Stunden — dasselbe. Der Apparat wird aufgemacht, und sofort kehrt die Protoplasmabewegung wieder. Doch zeigen abgetrennte Blattstücke bei Anwendung der Bacterienmethode keine O-Ausscheidung — die Chlorophyllkörner waren also inactivirt. Nachdem aber die Pflanze einige Stunden an der Luft verbracht hatte, stellte sich die Chlorophyllfunction wieder ein. Nach vier Stunden war Strömung und O-Ausscheidung normal. Ein Blattstück, welches sofort nach Oeffnen des Apparats unter Deckglas mit Bacterien eingeschlossen war, zeigte nach derselben Zeit weder Strömung, noch O-Ausscheidung.

Im Allgemeinen kann man wohl annehmen, dass die Strömung bei Nitella in O-Abwesenheit früher alterirt wird, als die Chlorophyllfunction.

Das folgt schon aus der Thatsache, dass zur Ruhe gekommenes Plasma durch Beleuchtung wieder zum Strömen gebracht wird. Doch

---

1) Ewart, l. c. S. 403 u. 421.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00354-9

scheint nach Ewart[1]) auch das Umgekehrte manchmal vorzukommen, wenigstens bei Chara und Elodea.

Obenstehendes mag genügen, um die O-Ausscheidung der Nitella ausser Zweifel zu stellen. Wenn sie vielleicht auch nicht so energisch ist, wie bei einigen anderen Pflanzen, so weicht doch im Allgemeinen der Assimilationsprocess der Nitella nicht in so hohem Grade von dem der anderen grünen Pflanzen ab, wie es Kühne anzunehmen geneigt ist.

Versuche über die Plasmaströmung der Characeen.

Ehe ich zu der Mittheilung meiner eigenen Versuche schreite, möchte ich zuerst auf einige Hauptmomente der Kühne'schen Arbeit etwas ausführlicher eingehen.

Kühne hatte sich die Aufgabe gestellt, „eine Unklarheit aus der Lehre von der Protoplasmabewegung zu beseitigen", und zu beweisen, dass diese Bewegung auch in den chlorophyllführenden Zellen vom Sauerstoff abhängt. Die Versuche Pringsheim's[2]) scheinen Kühne nicht einwandsfrei zu sein, da Stillstand der Bewegung nicht durch reinen H, sondern durch ein Gemisch von H mit CO_2 erreicht wurde; CO_2 hat aber einen schädlichen Einfluss auf die Pflanzen.

Wenn nun Kühne in seinen Versuchen findet, dass die Plasmabewegung der Nitella, wenn sie infolge O-Mangels aufgehört hat, durch Beleuchtung der Pflanze wieder hervorgerufen wird, so ist dieses Resultat natürlich kein unerwartetes. So lange der Chlorophyllapparat nicht inactivirt ist, muss am Licht sofort O erzeugt werden, welcher die Bewegung wieder ermöglicht. Farmer hat auch diese Thatsache in der erwähnten Arbeit schon ganz klar gesehen. Unerwartet und überraschend ist aber der Umstand, dass die Protoplasmabewegung ungewöhnlich lange bei vollständigem Ausschluss des Sauerstoffs in verdunkelten Zellen andauert.

Zur Entfernung des Sauerstoffs wurden die verschiedensten Mittel angewandt, und obgleich sich die Objecte im Allgemeinen äusserst verschiedenartig verhielten, sind doch überall, selbst bei den vollkommensten Methoden (Absorption des O mittelst oxydulhaltigem Eisen, Eisenoxydul, Ferrocarbonat, Eisenoxydulhydrat), Fälle vorhanden, wo die Bewegung wochenlang im Dunkeln anhielt. Bei Benutzung der zuletzt erwähnten Methoden war übrigens die Dauer der Bewegung gewöhnlich viel kürzer (von 2—3 bis 70 Stunden), und nur in einzelnen

1) Ewart, l. c.

2) Pringsheim, Sitzungsber. d. Acad. d. Wiss. Berlin, Juli 1887. Auch Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1887 S. 294.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00355-4

Fällen (Vers. 29) dauerte die Bewegung 19 Tage. In gekochtem Wasser wurde sogar 50 Tage lang Strömung im Dunkeln gesehen, im Vacuum bis 30 Tage (in anderen Fällen nur bis 6 Tage). Im Wasserstoff dagegen wurde die Bewegung schon nach 30—60 Stunden sistirt gefunden.

Bei dem Versuch mit ausgekochtem Wasser (V. 7 S. 450), wo die Bewegung über 50 Tage dauerte, bemerkt Kühne, dass eine isolirte Zelle mit besonders lebhafter Rotation während der Versuchsdauer um das Dreifache gewachsen war. Kurz vorher[1]) ist ein anderer Versuch beschrieben, in welchem einfach ausgekochtes Wasser (nach Dutrochet) benutzt wurde. Hier war nach sieben Tagen eine deutliche Verlängerung des jüngsten Internodiums bemerkbar, ausserdem sah Kühne zwei Fadenpilze vom siebenten bis zum elften Tage zu langen Fäden heranwachsen, deren Plasma die ganze Zeit lebhafte Strömung zeigte. Das ist jedenfalls eine auffallende Beobachtung. Ein so ausgiebiges Wachsthum ohne O_2 ist für Pflanzen (anaërobe Bacterien ausgenommen) nach der Arbeit von Wieler[2]) schwer zu erwarten. Entweder also waren in der Kammer merkliche Spuren von Sauerstoff vorhanden, oder es besitzt die Nitella und der Fadenpilz wirklich die ausserordentliche Fähigkeit, anaërob zu wachsen.

Leider theilt Kühne im weiteren Lauf seiner Arbeit nichts über die Wachsthumsverhältnisse seiner Objecte mit.

Was meine eigenen Beobachtungen betrifft, so habe ich bei Objecten, welche sich in Wasserstoffatmosphäre befanden, niemals ein merkliches Wachsthum constatiren können.

Diese Versuche, sowie ein anderer (S. 460), wo die Plasmabewegung eines Phycomyceten 42 Stunden in einer H-Atmosphäre bestehen blieb, wogegen in den Nitellen Ruhe eintrat, scheinen nicht ganz frei von inneren Widersprüchen zu sein. Doch muss man zugeben, dass durch die Versuche mit Eisenoxydul, welches die Zellen umgab und jede Sauerstoffspur absorbiren musste, genügende Garantie für die Möglichkeit einer über zwei Wochen langen Dauer der Plasmabewegung ohne freien Sauerstoff geliefert wird.

Allerdings sind solch lange Zeiträume selten; in der grössten Zahl der Versuche dauerte die Bewegung nicht über 60—70, manchmal nur 24—48 Stunden. Später werden wir noch die Gelegenheit haben, der theoretischen Erörterungen, die Kühne an diese Thatsachen

---

1) l. c. S. 448.

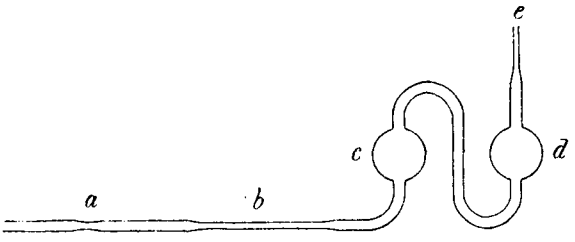
2) Unt. a. d. bot. Inst. z. Tübingen I S. 200.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00356-0

anschliesst, zu gedenken. Jetzt aber mögen meine mit Nitella und Chara gemachten Versuche mitgetheilt werden.

Methodisches.

Um Sauerstoffabwesenheit zu erzielen, wurde immer die H-Durchleitungsmethode benutzt. Die Objecte wurden in eine Kammer gebracht, welche ich mir aus einer einfachen Glasröhre herstellte (Figur).



Dieselbe erhielt an der Stelle *b* eine geeignete Verengerung, so dass eingeschobene Nitellen gut beobachtet werden konnten, ohne gedrückt zu werden.[1]) Die Röhre wurde mit einer genügenden Menge von ausgekochtem Wasser gefüllt und an der Stelle *a* ausgezogen, nachdem die Pflanze schon hineingebracht war. Die Kugel *c* diente, um das Wasser, die Kugel *d*, um das durch die Oeffnung *e* eingefügte Pyrogallat zurückschlagen zu lassen. Nachdem die Pflanze hereingebracht und die Stelle *a* eingezogen war, befestigte ich die Kammer auf einer Glasplatte (mit Klebwachs oder Siegellack und Korkstücken). Dann wurde die Kammer in ein schwarzes Tuch sorgfältig eingeschlagen, so dass die Pflanze sich in vollkommener Dunkelheit befinden musste, und ein Strom gereinigten Wasserstoffs durch die Kammer geleitet. Dabei wurde mit einer Pipette etwas Aetzkalilösung durch die Oeffnung *e* gegeben. Nach zweistündigem Wasserstoffdurchleiten fügte ich noch etwas Pyrogallussäurelösung auf dieselbe Weise hinzu und schmolz dann den Apparat, ohne den H-Strom zu unterbrechen, zuerst bei *e* und dann bei *a* ab.

Auf diese Weise war wohl eine hinreichende Entfernung des Luftsauerstoffs erzielt; auf das vollständige Fehlen von Hähnen wurde besonderes Gewicht gelegt. Das entstandene Pyrogallat wurde bei geschicktem Einfüllen und Abschmelzen nur leicht hellbraun und verblieb so während der folgenden Zeit. Der mit dem Tuche verdunkelte

1) Ausgezeichnete Dienste leistete bei diesen Beobachtungen Objectiv D* (Wasserimmersion) von Zeiss.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00357-6

Apparat wurde im Dunkelschrank aufbewahrt und die mikroskopischen Beobachtungen möglichst schnell und bei thunlichst schwacher Beleuchtung gemacht.

Als Versuchspflanzen dienten Chara stelligera und Nitella sp. Die erste entnahm ich dem Bassin des botanischen Gartens, ausserdem cultivirte ich dieselbe, ebenso wie die Nitella, in grossen Cylindergefässen.

Versuche mit normalen Pflanzen.

Zuerst wurden Versuche gemacht, um festzustellen, wie lange diese Pflanzen ihre Strömung und Leben ohne freiem O beibehalten. Es muss nun von vorneherein bemerkt werden, dass die Pflanzen sich ziemlich ungleichmässig verhielten.

Kräftige Internodien und Blattstücke von Chara stelligera zeigten manchmal noch am vierten Tage (nach 72—80 Stunden) Bewegung, und zwar sowohl aus dem Freien geholte, als auch den Culturgefässen entnommene Exemplare.

Einige Versuche mögen hier ausführlicher beschrieben werden.

1. Am 18. Juli wird durch den oben beschriebenen Apparat, welcher schon am 17. Juli mit einem kräftigen Internodium von Chara st. beschickt wurde, ein Wasserstoffstrom geleitet. Der Apparat ist die ganze Zeit in ein mehrmals zusammengelegtes schwarzes Tuch eingeschlagen.

Nach zweistündigem Wasserstoffdurchleiten wird der Apparat unter Einfügung von Pyrogallussäure abgeschmolzen (um $6^1/_4$ h. Nm.).

Am 19. Juli: gute Bewegung.

Am 20. Juli 10 h. Morgens: gute Bewegung; um 7 h. Abends: schwächere Bewegung.

Am 21. Juli 10 h. Morgens: ebenso; um 7 h. Abends: sehr schwache Bewegung.

Am 22. Juli 10 h. Morgens: keine Bewegung: nach einstündiger Belichtung (diffuses Licht): sehr schwache Bewegung; um 4 h. Nachmittags: abgestorben.

Die Strömung hat also ungefähr 80 Stunden gedauert.

2. Am 28. Juli ein Internodium aus dem Freien um $12^1/_2$ h. nach zweistündigem Wasserstoffdurchleiten abgeschmolzen.

Am 29., 30., 31. Juli: gute Bewegung.

Am 1. August: Bewegung aufgehört, erst nach Belichtung wieder gekommen. — Der Apparat wird aufgemacht — bei Luftzutritt stellt sich normale Strömung ein.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00358-2

3. Eine Culturpflanze. Am 3. November um 4 h. nach zweistündigem Wasserstoffstrom abgeschmolzen.

Am 4. Nov. 6 h. Nachm. wird die Bewegung etwas schwächer.

Am 5. Nov. 10 h. Morgens: ebenso; 6 h. Abends: noch schwächer.

Am 6. Nov. 12 h. Morgens: ebenso; 6 h. Abends: schwache Bewegung.

Am 7. Nov. 10 h. Morgens: abgestorben.

Diese Versuche zeigen, dass Strömung in Chara stelligera über 72 Stunden ohne O_2 fortdauern kann. Nur wenn ich schwächere Culturpflanzen benutzte, hörte das Strömen (und auch das Leben) früher auf — nach 48 oder 24 Stunden.

Die Nitella, welche ich zu den Versuchen benutzte, verhielt sich viel ungleichmässiger als Chara. Im Allgemeinen hörte die Bewegung früher auf, häufig schon innerhalb 18—20 Stunden, in einigen Fällen in 48—60 Stunden. Doch blieben die Pflanzen gewöhnlich noch 24—48 Stunden am Leben, nachdem die Strömung aufgehört hatte. Wenn nach dieser Zeit Luft zugeleitet wurde, kehrte die Strömung zurück.

Versuche mit dunkelgehaltenen Pflanzen.

Kühne erwähnt in seiner Arbeit mehrere Male, ohne indessen besonderes Gewicht darauf zu legen, dass gerade etiolirte (vorher lange im Dunkeln gebliebene) Pflanzen ausserordentlich lange ohne O_2 auskommen konnten.

Es war interessant, diese Thatsache zu prüfen. Jedenfalls müssen Nitellen und Charen bei längerem Verweilen im Dunkeln allmählich ihre Reservestoffe verbrauchen, und man könnte vielleicht erwarten, dass dabei auch dasjenige Material verausgabt wird, welches beim anaëroben Leben die Energiequelle liefert.

Die Versuche, welche ich mit Chara und Nitella darüber angestellt habe, zeigten, dass selbst nach zweimonatlicher Cultur im Dunkeln (in Culturgefässen mit anorganischer Nährsalzlösung und ausgeglühtem Sand als Boden) diese Pflanzen sich noch ungefähr ebenso resistent bei Sauerstoffmangel zeigten, wie am Lichte gewachsene.

Die Versuche mit Nitella hatten folgende Resultate:

1. Versuch. Strömung im sauerstofffreien Raume nach 36 Stunden aufgehört; nach weiteren 10 Stunden Luft eingeleitet: Strömung wiedergekommen.

2. Versuch. Strömung nach 24 Stunden aufgehört, an Luft: wiedergekommen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00359-0

3. und 4. Versuch. Weniger als 24 Stunden geströmt.

5. Versuch. 36 Stunden geströmt.

6. Versuch. Nach 24 Stunden Bewegung aufgehört; bei Beleuchtung wiedergekehrt; nach 60 Stunden abgestorben.

Bei Chara stelligera wurde nach zweimonatlicher Verdunkelung noch 72stundenlanges Strömen ohne Sauerstoff beobachtet.

Die eben angeführten Versuche mit Nitella zeigen, dass, wenn auch die Resistenz der ausgehungerten Pflanzen den normalen gegenüber etwas herabgesetzt zu sein scheint, dieses doch nicht in auffallender Weise geschehen ist, denn an normalen Pflanzen derselben Art wurde auch öfters Aufhören des Strömens nach 20—30 Stunden beobachtet.

Diese Resultate stimmen also mit den von Kühne erwähnten insofern überein, dass langandauernde Verdunkelung und daraus entspringender Hungerzustand die Nitellen nur sehr langsam erschöpft. Dieser Umstand lässt sich nur so deuten, dass unsere Pflanzen sehr sparsam ihre Reservestoffe verarbeiten und dass ihre Athmungsthätigkeit keine intensive ist. Directe Untersuchungen über die Athmung der Characeen habe ich zwar nicht angestellt, doch konnte aus einer Beobachtung an den dunkel gehaltenen Pflanzen auf die Giltigkeit der ausgesprochenen Annahme geschlossen werden. In den Nodien von Chara stelligera, welche zwei Monate im Dunkelschrank verbracht hatte, konnte man nämlich noch bedeutende Vorräthe von Stärke nachweisen.

Es fragte sich nun weiter, ob man durch Erhöhung der Stoffwechselintensität eine schnellere Verausgabung der Reservestoffe und folglich eine frühere Erlahmung der vitalen Funktionen bei Sauerstoffausscheidung hervorrufen kann? Zur Beantwortung dieser Fragen wurden ähnliche Versuche wie die schon früher erwähnten angesetzt, mit dem Unterschiede aber, dass ein Theil der (in Wasserstoffatmosphäre eingeschlossenen) Objecte höherer Temperatur ausgesetzt wurde. Die Resultate entsprachen den Erwartungen:

Bei 32° C. stellten Nitellen nach ca. 6 Stunden ihre Plasmabewegung ein, und nach 12 Stunden erfolgte gewöhnlich der Tod. Selbstverständlich überzeugte ich mich durch Parallelversuche, dass diese Temperatur bei Luftzutritt keine schädigende Wirkung auf die Objecte ausübte. In der That konnten abgeschnittene Sprosse von Nitella und Chara stelligera mehrere Wochen bei 32° (im Dunkeln) ihre normale Plasmabewegung bewahren.

Chara stelligera erwies sich resistenter, indem hier bei 32° C. die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00360-1

Strömung ohne O_2 bis zu 24 Stunden dauern konnte. Immerhin ist diese Zeitdauer dreimal so kurz, als die für dieselben Objecte bei Zimmertemperatur beobachtete.

Dieses Resultat war also übereinstimmend mit demjenigen, welches Chudjakow[1]) bei seinen Untersuchungen über intramolekulare Athmung erhielt. Seinen Beobachtungen zufolge können Keimlinge und gequollene Samen bei hoher Temperatur viel kürzere Zeit ohne Sauerstoff leben als bei niedriger. Ob es übrigens die raschere Ausgabe der Reservestoffe ist, welche den früheren Tod der Pflanzen bei intramolekularer Athmung verursacht, oder die Anhäufung von schädlichen Spaltungsprodukten, ist, wie Chudjakow schon bemerkt hat, schwer zu entscheiden. Es lässt sich eben nur allgemein sagen, dass der schnellere Verlauf aller Processe einen früheren Eintritt jenes Zustandes nach sich zieht, bei welchem Sauerstoffmangel vom Organismus nicht mehr ertragen werden kann.

IV. Schlussbetrachtungen.

Es war das Ziel dieser Arbeit, eine Lücke in unseren Kenntnissen über die Abhängigkeit der Bewegungsfunctionen vom Sauerstoff auszufüllen und die Bedeutung der Ernährung für die Verrichtung dieser Functionen in Sauerstoffabwesenheit klarzulegen.

Dieses Ziel ist auch durch die Versuche mit facultativ-anaëroben Bacterien erreicht worden. Es konnte in der That mit Bestimmtheit nachgewiesen werden, dass dieselben Organismen bei verschiedener Ernährung sich dem Sauerstoffmangel gegenüber höchst verschieden verhalten. Anaërobe Bewegung dauerte hier bei geeigneter Ernährung zwei, drei bis sieben Mal länger als dieses beim Fehlen einer solchen der Fall gewesen wäre. Und zwar war es derselbe Nährstoff, welcher sowohl die anaërobe Bewegung, als auch das anaërobe Wachsthum dieser Organismen begünstigte.

Aus dem näheren Studium der gegenseitigen Beziehungen von Wachsthum und Bewegung ergab sich die Thatsache, dass diese Lebensäusserungen in verschiedenem Maasse vom Sauerstoffmangel beeinflusst werden, indem bei geeigneter Ernährung anaërobe Entwickelung wohl in ausgiebigem Maasse stattfindet, aber zur Entstehung von bewegungslosen, wenn auch bewegungsfähigen Formen führt. Die Beweglichkeit ist eben überhaupt keine nothwendige Function

1) Chudjakow, Beiträge zur Kenntniss der intramolekularen Athmung. Landw. Jahrb. 1894 S. 359 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00361-7

(wie dieses auch das zahlreiche Vorkommen von bewegungslosen Varietäten lehrt), und so hat es nichts Ueberraschendes an sich, dass Sauerstoffmangel, ebenso wie einige andere Factoren, ohne das Leben und die normale Eintwickelung zu gefährten, nur die Ausführung dieser einen Partialfunction hemmt.

Von den zahlreichen analogen Erscheinungen sei hier nur das für viele Bacterien beobachtete Ausbleiben der Pigment- und Enzymproduktion bei anaërober Entwickelung erwähnt.

Die im weiteren Verlauf dieser Arbeit untersuchten Characeen bieten ein interessantes Beispiel von ziemlich hoher Ausbildung der Fähigkeit zu temporärer Anaërobiose dar (wenigstens in Bezug auf einige Partialfunctionen), einer Fähigkeit, welche bis jetzt nur für niedere Organismen, wie Hefen und Bacterien, bekannt war. In der Einleitung ist der für die Beurtheilung dieser und ähnlicher Erscheinungen maassgebende Standpunkt genügend erörtert worden. Wenn nun Kühne in seinen Schlussbetrachtungen Ansichten äussert, welche von den hier vertretenen ziemlich abweichend sind, so lässt sich das nur aus zwei Umständen erklären: Erstens lässt er die Existenz und das Wesen der Anaërobiose ganz unberücksicht, und zweitens geht er bei seinen Betrachtungen von einer eigenthümlichen und, wie wir schon gesehen haben, wenig begründeten Auffassung des Assimilationsprocesses der Nitellen aus.

Nach Kühne's Ansicht befindet sich die Nitella im Besitz eines Vorraths von gespeichertem Sauerstoff, den sie allmählich verbrauchen und dadurch auch im sauerstofffreien Raume ihr Leben erhalten kann. Und zwar ist dieser Sauerstoff nicht als lockergebundener, sondern als „fixirter" vorhanden. Gegen die Annahme einer lockeren Bindung des Sauerstoffs macht Kühne mit Recht den Umstand geltend, dass auch reducirende Substanzen, wie H_2S, erst nach längerer Einwirkung die Plasmaströmung und das Leben vernichten.

Der Sauerstoff muss also (nach Kühne) in Form einer festen Verbindung vorhanden sein. Und zwar vergleicht sie Kühne mit dem hypothetischen Inogen. Dieser Vergleich wird durch den schon früher besprochenen Versuch mit Hämoglobin herbeigeführt. Eine Nitella, welche in ein Glasrohr mit Hämoglobinlösung eingeschlossen und ihre Plasmaströmung im Dunkeln eingestellt hat, nimmt sie bei Beleuchtung wieder auf. Das Hämoglobin bleibt aber bei diesen Versuchen unverändert (das trifft übrigens nur für einen Theil der Versuche zu). Kühne schliesst aus diesem Versuche, dass die beleuchteten Nitellen wohl Sauerstoff produciren, aber denselben nicht,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00362-3

wie andere grüne Pflanzen, ausscheiden, sondern zur Regeneration einer hypothetischen, inogenartigen Verbindung verwenden. So entsteht ein neuer Vorrath von gespeichertem Sauerstoff, welcher wieder für einige Zeit die Plasmaströmung möglich macht.

Wir haben aber schon gesehen, dass diese Auslegung eine ziemlich willkürliche und gar kein Grund für die Annahme vorhanden ist, dass der Sauerstoff nicht ausgeschieden, sondern gespeichert wird. Man muss vielmehr annehmen, dass der beim Assimilationsprocess entstandene Sauerstoff theils verathmet, theils ausgeschieden wird, und die dabei entstehenden Assimilationsprodukte neues Material für intramolekulare Athmung und anaërobes Leben liefern. Abgesehen von dieser falschen Versuchsauslegung leidet die ganze von Kühne vertretene Anschauungsweise an vollkommener Nichtbeachtung der vorliegenden, im Laufe dieser Mittheilung wiederholt erwähnten Erfahrungen über obligate, facultative und temporäre Anaërobiose.

Nach dem vorhin Mitgetheilten müssen wir also annehmen, dass die intramolekulare Athmung und folglich auch die anaërobe Plasmabewegung der Nitella ebenso wenig von gespeichertem Sauerstoff abhängt, als dies für das normale Leben der Anaëroben gilt. Der Unterschied zwischen chlorophyllführenden und chlorophyllosen Temporäranaëroben besteht nur darin, dass erstere ihre Nährstoffe selbst mit Hilfe der Sonnenenergie aus anorganischen Verbindungen schaffen können, die letzteren aber auf fertige organische Nährstoffe angewiesen sind. In der Art und Weise aber, wie diese Stoffe bei anaërober Existenz zum Gewinn der nöthigen Betriebsenergie verwandt werden, herrscht in beiden Fällen vollkommene Analogie, und wenn es sich dabei im Allgemeinen auch um Sauerstoffumlagerungen handelt, so braucht der dabei betheiligte Sauerstoff keineswegs als solcher vom Organismus aufgenommen zu werden.

Es ist jedenfalls eine interessante Thatsache, dass auch im Bereich der grünen Pflanzen die Fähigkeit zu temporärer Anaërobiose, wenigstens in Bezug auf eine Partialfunction, constatirt worden ist. Zweifellos ist es die Anpassung an specifische Lebensbedingungen, welche auch hier auf die Entwickelung dieser Fähigkeit eingewirkt hat. Die Characeen leben in schlammigen Tümpeln und Gräben, wo intensive Fäulnissprocesse keine Seltenheit sind und sogar die Entstehung von Schwefelwasserstoff zu den gewöhnlichen Erscheinungen gehört. In diesen Bedingungen mag es oft vorkommen, dass die Sauerstoffversorgung zeitweilig nur eine höchst mangelhafte ist, und desshalb kann es für die uns interessirenden Pflanzen nur von Nutzen sein,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00363-8

wenn sie längere Zeit den Sauerstoff entbehren und aus intramolekularer Athmung die für ihre vitalen Functionen nothwendige Energie gewinnen können.

Zum Schluss möchte ich es nicht versäumen, Herrn Geh. Hofrath Prof. Pfeffer, auf dessen Anregung diese Arbeit unternommen wurde, für sein jederzeit freundliches Entgegenkommen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Inhaltsübersicht.

I. Die Beziehungen zwischen aërobem und anaërobem Leben.
II. Versuche mit Bacterien.
Einleitung. — Methodisches. — Dauer der Bewegung. — Einfluss der Ernährungsbedingungen. — Wachsthum und Bewegung der Facultativ-anaëroben.
III. Versuche mit Characeen.
a) Vorbemerkungen.
b) Die Sauerstoffausscheidung der Nitellen.
c) Versuche über die Plasmaströmung der Characeen. — Methodisches. — Versuche mit normalen Pflanzen. — Versuche mit dunkelgehaltenen Pflanzen.
IV. Schlussbetrachtungen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05155-00364-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 86

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

Artikel/Article: Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geisseibewegung vom freien Sauerstoff. 329-360