

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Leipzig.)

ÜBER DIE BEWEGUNGEN VON BEGGIATOA MIRABILIS
UND OSCILLATORIA JENENSIS.

I. MITTEILUNG.

Von

HERMANN ULLRICH.

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. Juli 1926.)

Die von SCHMID (1923) auf S. 407ff. gegebenen Darstellungen über die Theorien der Oscillarienbewegung kennzeichnen zur Genüge die Wahrscheinlichkeit, die einem Auftreten von Longitudinaldruckwellen als Bewegungsursache zukommen. Inwieweit andere Faktoren, etwa die Schleimausscheidung, am Bewegungsmechanismus beteiligt sind, steht noch dahin. Immerhin kann man sich inzwischen derartiger Gedankengänge als Arbeitshypothese bedienen. Bei der Ähnlichkeit der Kriechbewegung der Beggiatoaceen mit der der Oscillarien liegt es nahe, auch auf diese Organismen die Kontraktionshypothese als Leitgedanken für anzustellende Untersuchungen zu übernehmen (vgl. SCHMID 1918). Inzwischen sind über die *Beggiatoa mirabilis* durch die Arbeit von RUHLAND und HOFFMANN (1925) weitere Daten veröffentlicht worden, die zur Auswertung für oder gegen die „Kontraktionstheorie“ veranlassen müssen. Nachdem der Verfasser die Untersuchungen schon begonnen hatte, erschien letzthin noch KRENNERS Arbeit (1925), in der auch die in Frage stehende Hypothese aufs neue für die Oscillarien wahrscheinlich gemacht wird und die dem Verfasser eine vorläufige Veröffentlichung seiner Untersuchung ratsam erscheinen läßt.

SCHMID (1921, S. 415) betont am Schluß seiner Ausführungen vor allem die Notwendigkeit, vor anderweitigen Untersuchungen „den Kontraktionsmechanismus selber ganz sicher zu stellen“. Indem der Verfasser den Ausführungen SCHMIDS weitgehend zustimmt, hat er es unternommen, vom Standpunkt der Kontraktionshypothese her die Bewegung der Beggiatoaceen und Oscillarien einer erneuten Unter-

suchung zu unterziehen, um dabei Material für oder gegen diese Anschauung zu sammeln. Sollte eine Entscheidung für die Theorie möglich sein, so würde mit der Sicherstellung dieser neuen Tatsache nicht nur eine Erweiterung unserer Spezialkenntnisse erzielt, sondern auch der erste Einblick in die physiologische Zusammenarbeit einzelner Zellverbände primitivster Art gewonnen oder — um im Sinne MIEHES (1926) zu formulieren — der Einblick in die physiologische Organisation eines in einfache gleichartige Zellen gegliederten primitiven Organismus. Damit eröffnen sich dann weitere Aussichten auf Klärung allgemeiner Lebensprobleme.

I. Zur Organisation der Versuchsobjekte.

1. Zellinhalt.

Um die Möglichkeit einer Fortbewegung von *Beggiatoa mirabilis* und *Oscillatoria Jenensis* auf Grund von Kontraktionen verstehen zu lernen, muß vorher die Eignung der Organismen dafür erörtert werden.

Es scheinen dem Verfasser ebenso wie SCHMID (1923) hauptsächlich zwei Möglichkeiten der „Vergrößerung“ und „Verkleinerung“ des Volumens der Zellglieder dieser fadenförmigen Objekte in Betracht zu kommen: Einmal die Kontraktion von Protoplastensubstanz, die man sich wohl nur unter Abgabe von Imbibitionswasser vorstellen kann, zum andern eine Wasseraufnahme und Wasserabgabe aus vorhandenen Vakuolen durch Schwankungen des osmotischen Wertes des Zellsaftes oder der Permeabilität oder dieser beiden Faktoren gemeinsam.

SCHMID (1923) erörtert S. 412f. eingehend die Möglichkeit einer mit Volumverringering verbundenen Kontraktion des Oscillarienplasmas. Infolge eines Mangels an Vakuolen, deren Vorhandensein weder optisch nachgewiesen werden kann, noch (insbesondere nach SCHMID) durch osmotische Versuche erschließbar ist¹⁾, müßte wahrscheinlich eine Wasserabgabe aus dem Plasma selbst erfolgen. Infolge Fehlens einer Fibrillärstruktur scheint SCHMID Bedenken zu hegen, die hohe Wasserverschiebbarkeit als Ursache der Kontraktionen und Expansionen des Volumens der Protoplastensubstanz selbst, also als Quellungsänderungen, anzusprechen. Seine „osmotischen Druckschwankungen“, die sich in vakuolenlosen Protoplasten abspielen müßten, wären aber schlechthin als solche zu bezeichnen. Nur im Falle des Vorhandenseins von Vakuolen (S. 403) können wir von „osmotischen Druckschwankungen“ als Ur-

¹⁾ Aus den Versuchen WALTHERS (1923) an *Bangia fusco-purpurea* geht sicher hervor, daß der Quellungsdruck zahlenmäßig gleich dem Turgordruck ist. Damit fallen SCHMIDS Argumentationen: Auch bei niedrigem osmotischen Wert der Oscillarienzellen können kleine Vakuolen vorhanden sein, so daß wir durch die Resultate der SCHMIDSchen osmotischen Untersuchungen deren Fehlen nicht erschließen können.

sache einer Bewegung durch Kontraktions-Expansionswellen sprechen, ohne daß ein veränderlicher Quellungsdruck dabei mindestens mit beteiligt wäre (vgl. WALTHER 1923).

Etwas anders verhält sich *Beggiatoa mirabilis*, wo der verhältnismäßig dünne Wandbelag eine große Vakuole einschließt. Wollte man hier in einer Kontraktion bzw. Expansion der Protoplastensubstanz selbst die Ursache der erforderlichen Volumschwankungen erwarten, so müßte wie bei einer Pumpe aus der Vakuole Wasser ausgepreßt bzw. eingesogen werden. Für den letzteren Fall läßt sich aber eine einleuchtende Vorstellung dafür nur unter der Voraussetzung gewinnen, daß die Festigkeit des dünnen, durchaus viskösen Wandbelages im Verein mit den Zellmembranen ein genügendes Widerlager für das Einsaugen bei Vergrößerung des von ihnen umfaßten Volumens bilden kann. Aus den Untersuchungen von RUHLAND und HOFFMANN (1925) geht hervor, daß tatsächlich dem Durchtritt von Wasser aus der Vakuole in die Fadenumgebung und umgekehrt nur ein geringer Widerstand entgegengesetzt wird.

Mithin ergeben sich aus dieser Überlegung auch für *Beggiatoa* zunächst beide Möglichkeiten: Etwa vorhandene Volumschwankungen könnten auf osmotischem Wege, d. h. unter Änderung des osmotischen Wertes des Zellsaftes und damit des Turgors der Zellen entstanden gedacht werden, ebenso wie durch Zusammenziehungen und Ausdehnungen der Protoplastensubstanz selbst.

Schließlich muß aber auch bedacht werden, daß Kontraktionen und Expansionen einzelner oder mehrerer Zellglieder gleichzeitig nur *in der Längsrichtung* des Fadens, wenn sie sich wellenförmig fortpflanzen, zur Erklärung der Fortbewegung unserer Organismen hinreichen würden. Dann könnte ausschließlich eine aktive *Gestaltsänderung* der Zellen die Bewegung hervorrufen, indem der Querdurchmesser sich vergrößern oder verkleinern könnte. Eine Volumänderung würde damit nicht unbedingt verbunden sein müssen. Es muß vorausgenommen werden, daß die folgenden Untersuchungen keine sichere Entscheidung darüber zulassen, ob die beobachteten Gestaltsänderungen der Zellen die alleinige Bewegungsursache abgeben, oder ob damit Volumschwankungen Hand in Hand gehen.

Daraus wird verständlich, daß der Verfasser beim Gebrauch der Ausdrücke „Kontraktion“ bzw. „Expansion“ im folgenden nur die entsprechenden Änderungen der Längsdurchmesser der Zellen verstanden wissen will. Ebenso ist der Begriff „Kontraktionstheorie“ nur in diesen Sinne zu verstehen. In diesen Begriff zugleich Volumschwankungen einzuschließen, wie es SCHMID durch die Annahme osmotischer Druckschwankungen zwangsläufig tut, halte ich augenblicklich noch für verfrüht.

2. Die Zellwände.

Die Zellreihen, mit denen wir es zu tun haben, stecken bei beiden Organismen in einer gemeinsamen äußeren Hülle. Für *Beggiatoa mirabilis* haben RUHLAND und HOFFMANN (1925, S. 10ff.) eingehend deren Verhalten beschrieben. Am intakten Faden ist sie derart elastisch verkürzt, daß ihr Querdurchmesser bedeutend verkleinert ist, während sie der Länge nach fast in ihrer natürlichen Ausdehnung erhalten bleibt. Von irgendwelchen Membranporen ist bisher weder von diesen Autoren noch von mir etwas beobachtet worden. Bezüglich ihrer feineren Struktur ist nur noch ein Umstand für unsere Untersuchungen von Bedeutung: Bei der Spaltung der *Beggiatoa*-Membranen durch KNO_3 -Lösung wurden von RUHLAND und HOFFMANN (1925) und von mir häufiger Bilder beobachtet, wie sie dort S. 11, Fig. 3, zur Abbildung gelangt sind. Die ersten Spaltungsstellen liegen in den aufeinanderfolgenden Zellen häufig so, daß sie in Schraubenform den Faden umziehen. Es scheint hier also die besondere Neigung zu Spaltungsvorgängen in bemerkenswerter Anordnung zur Fadenrichtung ausgebildet zu sein.

Die Quer„wände“ des Fadens gehören bei *Beggiatoa* dem Protoplastenfaden an (vgl. RUHLAND und HOFFMANN), ebenso die inneren Längswände. Alle sind im lebenden Zustande elastisch gespannt. Dieses Spannungsgleichgewicht muß ganz vorzüglich dazu geeignet sein, bei auftretenden Druckschwankungen Änderungen des Zelldurchmessers besonders in der Querrichtung zuzulassen. Die Ausdehnungen in der Längsrichtung müssen sich in weit geringerem Maße bemerkbar machen, wenn es gelingt, Volumenschwankungen der Einzelprotoplasten nachzuweisen, sofern die hier entwickelten Gedanken sowie die RUHLAND-HOFFMANNschen Folgerungen zutreffen. Allerdings ist zu bedenken, daß die Änderungen des Querdurchmessers nur der Quadratwurzel aus den veränderten Volumina proportional sind, wodurch die beobachteten Querdurchmesseränderungen entsprechend kleiner ausfallen müssen.

Anders liegen die Membranverhältnisse bei den Oscillarien. In der Literatur finden sich bezüglich ihrer mikroskopischen Struktur die verschiedensten Meinungen. Uns interessieren hier vorläufig besonders die Angaben von CORRENS (1897) und KOLKWITZ (1896), daß die Außenmembran (KRENNERS „Fadenscheide“ 1925, S. 531) Höcker bzw. Einsenkungen oder körnige Struktur aufweisen soll. SCHMID aber will deutlich Tüpfel in ihr nachgewiesen haben.

Der Verfasser hat die diesbezüglichen SCHMIDschen Versuche mit größter Sorgfalt nach den von diesem (1921, S. 579f.) ziemlich eingehend beschriebenen Methoden (Jodjodkaliumlösung, Fuchsin) öfters wiederholt. Auch auf verschiedenen anderen Wegen hat er den Nachweis von

Poren zu führen versucht, konnte jedoch zu keinem endgültigen Resultat kommen. Wohl treten anscheinend bei Betrachtung des optischen Querschnitts der Fadenscheide feine Querlinien auf, die mit der bestmöglichen Optik (ZEISSscher aplanat. Kondensor, Apert. 1,0; ZEISS-Apochromat 2 mm, Apert. 1,4; Komp.-Ok. 12 oder 18), unter verschiedenen für den Nachweis feinsten Strukturen besonders geeigneten Beleuchtungsbedingungen als solche aber nicht sicher erkennbar waren. Benutzt wurde u. a. blaues Licht von 590—430 $\mu\mu$ einer Liliputbogenlampe, das durch ein v. HÜBL-Blaufilter (Durchlässigkeit Blau 430 bis 590, Rot Spuren 620—650, sehr stark 700—750 $\mu\mu$) kombiniert mit einer Küvette von konzentrierter Kupfersulfatlösung, 4 cm Schichtdicke, durchgelassen wurden (Durchlässigkeit: im Blauteil des Spektrums 590—430 $\mu\mu$). Selbst schräge Beleuchtung, insbesondere solche senkrecht zur Richtung der von SCHMID in seine Figuren eingezeichneten Poren ergab keine besseren Resultate, ebensowenig allseitige Beleuchtung unter Einschaltung einer Zentralblende unterhalb des Kondensors.

Es ist zu beachten, daß nach der ABBESchen Formel $d = \frac{\lambda}{A}$ mit Hilfe der mir zur Verfügung stehenden Optik eine Auflösung $d = 0,415 \mu$ erreicht werden mußte ($\lambda = 580$, also ungünstig angenommen). (Bei SCHMID 0,58 μ .)

Im optischen Schnitt schien die äußere Kontur der Membran manchmal in Punktreihen aufgelöst. Diese Erscheinung erwies sich bei geringer Veränderung der Einstellung durch Unebenheiten bedingt, die unter oder über der normal verlaufenden Außenkontur lagen und durch Beugungen das Bild störten. Derartige Störungen könnten vielleicht sogar ein Vorhandensein von Poren vortäuschen.

Es ist zu bedenken, daß schließlich bei der Grenze der Auflösung, die sich optisch zwar sehr gut errechnen läßt, physiologisch-optisch noch die Beurteilung erschwerende Momente sich stärker geltend machen, als es sonst der Fall ist. Da ist besonders die Irradiation zu erwähnen, die z. B. bewirkt, daß ein leuchtender Punkt als eine kleine helle Fläche im Auge abgebildet wird, welche von einer nach außen abnehmenden Helligkeitszone umgeben ist. Ferner sind bei diesen starken Vergrößerungen keine kräftigen Grenzkontraste zu erzielen, so daß unsere Urteilsfähigkeit dadurch weitere Einbuße erleidet, wenn zwei derartige Punkte dicht beieinander liegen. In einer späteren Veröffentlichung wird auf diese Fragen noch näher einzugehen sein.

Stellt man dagegen auf die Oberfläche der *Oscillatoria Jenensis* ein, so ergeben sich Bilder, die eher den Beobachtungen von CORRENS oder von KOLKWITZ entsprechen. Ob Grübchen oder Wärzchen vorlagen, wage ich, der Kleinheit der Strukturen wegen, nach den bisherigen Untersuchungen noch nicht zu entscheiden. Ich kann also die Beob-

achtungen KRENNERS (1925) über die allgemeine homogene Beschaffenheit seiner „Fadenscheide“ an anderen Oscillarien für mein Objekt nicht bestätigen.

Über die Spannungsverhältnisse unserer Oscillarienmembran läßt sich auch einiges aussagen. Wir wissen aus SCHMIDS (1923) Plasmolyseversuchen, daß die Fäden in Salz- oder Zuckerlösungen hauptsächlich eine Verkürzung erfahren. Das rührt wahrscheinlich davon her, daß die Membran längsgedehnt ist. Sicher können wir behaupten, daß sie in der Längsrichtung elastisch leicht zu verlängern oder zu verkürzen ist. In letzterem Falle müßte sie also eine Verdickung erfahren. Das hat SCHMID nicht berücksichtigt. Man hätte es dann gar nicht, wie SCHMID annimmt, mit einer Turgordehnung zu tun. Elastische Membranverkürzung wäre dann wie bei *Beggiatoa* nach den Untersuchungen RUHLANDS und HOFFMANNS (1925) im Spiel (vgl. vorher S. 298 oben).

Auch bezüglich der Kontraktion in der Querrichtung des Fadens hat SCHMID Untersuchungen vorgenommen. Wegen der ungünstigen Versuchsverhältnisse und des ungleichmäßigen Kontrahierens der Quermembranen bei Plasmolyse ließ sich nur feststellen, daß die Kontraktion in der Querrichtung viel geringer ist als die Längskontraktion. Es folgt dies auch aus dem Verhalten von Fäden, bei denen die Einzelprotoplasten nach manchen Verletzungen der Außenmembran ausgetreten sind. Man kann da beobachten, daß die „Fadenscheide“ sowohl einen größeren als auch einen geringeren Durchmesser als vorher erreichen kann. Dasselbe ergibt sich bei Behandlung mit 0,5 *m* bzw. 1,0 *m* KOH. In dieser platzen an manchen Stellen die Fäden, und es tritt unter Zerreißen der Querwände aus mehreren Zellen Protoplasma auf längere Strecken ausschließlich in der Längsrichtung des Fadens aus. Dabei mögen als Typenwerte folgende Zahlen für das Membranverhalten bezüglich der Querrichtung den Sachverhalt kennzeichnen:

Unbeschädigtes Fadenstück 15 Okular-Teilstr., leeres das eine Mal 13,5 Teilstr., ein anderes Mal 15,5 Teilstr. usw.

Es würde also für die Kontraktions-Expansionstheorie bei *Oscillaria* sprechen, wenn die Volumschwankungen der Einzelprotoplasten sich hauptsächlich in der Längsrichtung auswirken würden.

Bezüglich der chemischen Natur der „Fadenscheide“ möchte ich als Bestätigung von KRENNERS (1925) Angaben erwähnen, daß die Auflösung in Eau de Javelle ebenfalls, und zwar sehr schnell, bei meinen diesbezüglichen Versuchen eintrat.

Ob wir die Querwände bei *Oscillatoria Jenensis* auch dem „Protoplasmafaden“ zuteilen sollen, wie es RUHLAND und HOFFMANN bei *Beggiatoa* tun, bliebe noch zu erörtern. KRENNER will daraus, daß die Fadenscheide keine die einzelnen Zellen voneinander trennenden Zellwände besitzt (wofür sich ein exakter Nachweis übrigens bei ihm nir-

gends findet) folgern, daß die sichtbaren Quersepten dem Protoplasten selbst, und zwar einer äußeren hyalinen Schicht, angehören. Bei *Beggiatoa* ist die Innenmembran samt der Quermembran durch Trypsin verdaulich. Damit ist ihr plasmatischer Charakter wahrscheinlich gemacht worden. Für *Oscillaria* gilt vermutlich das gleiche.

Für die sogenannte „Fadenscheide“ dagegen will KRENNER Hemicellulosen als Baustoff annehmen. Die Löslichkeit in Eau de Javelle macht dies unwahrscheinlich. Da ihm die Anfärbung mit Rutheniumrot nicht gelang, sah er sich genötigt, den Pektincharakter zu bestreiten. Für *Beggiatoa* wird aber gerade dieser angenommen.

3. Schleim und Schleimausscheidung.

Ebensowenig Genaues wie über die Chemie der „Fadenscheide“ wissen wir über die des von unseren Versuchsorganismen ausgeschiedenen Schleimes. Sein Auftreten ist bei *Oscillatoria Jenensis* von SCHMID (1921) bereits ausführlich beschrieben worden. Es muß des Verständnisses des Folgenden wegen in Erinnerung gebracht werden, daß die Schleimausscheidung gleichmäßig über den ganzen Oscillarienfaden eintreten soll. An der Spitze und an dem nachwandernden Fadenende finden sich bei kriechenden Fäden in Tuschesuspension Schleimanhäufungen, über deren Ursprungsort nichts ausgesagt werden kann. Auch treten zuweilen Schleimanhäufungen auf, die schraubenförmig auf kürzere oder längere Strecken den Faden umziehen.

Wie RUHLAND und HOFFMANN angeben, ist bei *Beggiatoa mirabilis* die Schleimabsonderung eine bedeutend geringere im Vergleich zu der von Oscillarien. Der vom Fadenende abgestreifte Schleim scheint in beiden Fällen bald zu verquellen, wie man in Tuschesuspension festzustellen glaubt. Bedient man sich jedoch zum Schleimnachweis einer seiner bisher unbekanntenen Eigenschaften, blauviolett Licht stark zu absorbieren, so bemerkt man, daß die langsam verquellenden Schleimspuren sich noch längere Zeit nachweisen lassen.

Ich benutzte hierbei das Licht einer Liliputbogenlampe, das (wie auf S. 299 beschrieben) durch ein v. HÜBL-Blaufilter (also ohne CuSO_4 -Filtration) auf den Mikroskopspiegel fiel. Es passierte Blau von etwa 430—590 $\mu\mu$, Rot spurenweise von 620—650 $\mu\mu$ und stark von 700—750 $\mu\mu$. Voraussetzung für ein Gelingen des Versuches ist ein achromatischer Kondensator, Apochromate und Kompensokulare. Das Gesichtsfeld erscheint dann hellblau mit einem Schimmer nach violett. Bringt man eine Schleimspur ins Gesichtsfeld, so leuchtet diese rotviolett auf, da Rot für unser Auge für sich genommen einen größeren Helligkeitswert besitzt als vereint mit Blau im Violett. Die blauen Strahlen werden vom Schleim zum Teil absorbiert. Bei dieser Untersuchungsmethode, die den Organismus viel weniger stört als eine Tusche-

suspension, läßt sich insbesondere über den Schleim bei *Beggiatoa mirabilis* aussagen, daß er anscheinend die gesamte Oberfläche von der vorderen Spitze an überzieht. Manchmal konnte ich auch Zonen beobachten, in denen der rot erscheinende Schleimsaum breiter war als vor und nach ihr. Oft schien es, als wanderten diese Zonen nach hinten. Bei diesem Vorgehen stört aber bereits die chromatische Aberration des Auges. Sie kann bis zu 1 Dioptrie betragen. Ihr Einfluß zeigt sich besonders deutlich am Rande des Gesichtsfeldes, der stets rot erscheint. Sie kann auf optischem Wege behoben werden. Deshalb sollen weitere Angaben erst erfolgen, wenn ich nach Ausschaltung dieses durch die chromatische Aberration bedingten Fehlers erneute Beobachtungen angestellt haben werde. Solange behalte ich mir den Ausbau der mikroskopischen Beobachtung in zwei- oder mehrfarbigem Lichte, sowie deren

weitere Verwendung auch zu anderen Zwecken vor. Sie bietet gegenüber der Anwendung einfarbigen Lichtes in unserem Falle den besonderen Vorteil, daß im Blau, für welches unser menschliches Auge recht unempfindlich ist, die Auslöschung an sich schwerer zu bemerken ist als der Farbenwechsel.

Läßt man kriechende Oscillarien unter dem Deckglas langsam eintrocknen, so zeigen sich (nach meinen Versuchsbedingungen in 1 $\frac{1}{2}$ bis 2 Stunden) neben bzw. um den Oscillarienfaden herum einzelne, gelblich braune Tröpfchen von hoher Lichtbrechung, die sehr oft spiralig angeordnet sind. Die nebenstehende Skizze möge einen solchen Fall anschaulich machen.



Abb. 1.
Erklärung
im Text.

Da der Schleim zum Verquellen Wasser benötigte, wurde versucht, ihn durch Einlegen von Oscillarien in Paraffinöl daran zu verhindern. Bisher gelang es aber selten, das dem Faden anhaftende Wasser genügend zu verdrängen. Zumeist wird es mit dem Faden in Form einer Zone mitgeführt, die diesen umhüllt. Läßt man aber Oscillarienfäden, die sich bis zu 36 Stunden lang in Paraffinöl eingeschlossen noch bewegen, in dem Präparat herumwandern, so kennzeichnen sich ihre Spuren durch Öltröpfchen-ähnliche Gebilde, wie sie oben bereits beschrieben wurden. Von einer regelmäßigen Anordnung kann dann allerdings nichts mehr wahrgenommen werden.

An den Stellen, wo ein Apikalende zufälligerweise in das Paraffinöl eindringt, ohne eine stärkere Wasserschleimhülle mitzunehmen, ergeben sich interessante Bilder, die vielleicht einmal endgültigen Aufschluß über die Schleimausscheidung geben können. Man bemerkt nämlich nach einiger Zeit, daß diesen Fadenteilen Höckerchen aufsitzen, die offenbar verschmelzen können, denn sie verschwinden nach mehreren Minuten wieder. Es hatte leider nur ein einziges Mal für den Verfasser den Anschein, als könne er die langsame Bildung eines solchen Höcker-

chens (unter günstigsten optischen Bedingungen, s. S. 299) beobachten. Trotz vieler Mühe, die darauf gerichtet war, diese Beobachtung zu wiederholen, sind alle weiteren diesbezüglichen Versuche leider fehlgeschlagen. Für den Fall der Bestätigung müßte man doch eine Schleimausscheidung durch Tüpfel im Sinne SCHMIDTS annehmen, deren Vorhandensein ja eingangs nicht etwa bestritten, sondern in bezug auf ihren Nachweis als noch nicht völlig gesichert bezeichnet wurde.

4. Turgor, Plasmolyse und Permeabilität.

Nachdem im vorstehenden eine Darstellung der Morphologie unserer Versuchsobjekte gegeben wurde, soweit sie für das Verständnis eines Auftretens von Kontraktionswellen erforderlich erscheint, lenken sich jetzt unsere Blicke auf einige vornehmlich physiologische Eigentümlichkeiten, die in unserem Zusammenhange interessieren.

Zunächst ist das verschiedene Verhalten beider Organismen gegenüber den Plasmolytischen in seiner besonderen Bedeutung für einen auf Fortpflanzung von Kontraktionswellen beruhenden Bewegungsvorgang zu prüfen.

Am einfachsten liegen da die Verhältnisse bei *Beggiatoa mirabilis*, wo wir jetzt auf Grund verschiedener Erwägungen eine Änderung des osmotischen Wertes der Zellen als wahrscheinlichste Ursache von Kontraktionen kennen lernen werden. Änderungen des osmotischen Wertes lassen erwarten, daß an bestimmten Stellen des Organismus Maxima und Minima der Turgeszenz vorhanden sein müssen, die, je nachdem, ob wir annehmen, daß die Kontraktionswelle einer Sinuskurve entspricht, auf einzelne oder wenige Zellen beschränkt sein müssen, oder aber, daß ein andersartiges Diagramm der Kontraktionswellen sich ergäbe, wobei mehrere Zellen bis zu bestimmten Fadenstellen sich synchron ausdehnen oder zusammenziehen könnten. Die von RUHLAND und HOFFMANN (1925) angegebenen Beobachtungen an dem nicht plasmolysierbaren Objekt sprechen für die erstere Annahme. Das auf Abb. 1 ihrer Veröffentlichung sichtbare Knicken in schwach hypertonischen Lösungen zeigt die Knickstellen in sehr regelmäßigen Abständen von etwa 6 bis 7 Zellen. Das Auftreten von Einkerbungen an der Ansatzstelle der Quersepte, das auf deren starkes Kontraktionsbestreben zurückzuführen ist (vgl. RUHLAND und HOFFMANN 1925), läßt vom Gesichtspunkte der „Druckwellentheorie“ keine besonderen Eigentümlichkeiten erwarten.

Dagegen spricht weiterhin die Art und Weise des Kriechens unserer *Beggiatoa*-Fäden für das Vorhandensein eines Turgeszenzminimums in nur einer Zelle. Hat ein Faden eine scharfe Kurve zu bewältigen, so wird sie nicht in kontinuierlichem Zuge genommen. Der Faden bleibt vielmehr auf bestimmten Strecken gerade, die etwa 5—12 Zellen lang sind. Die Zellenzahl ist für verschiedene Fäden nicht konstant, desgleichen nicht völlig konstant an demselben Faden. Die Bewegung in der

Kurve vollzieht sich also wie die einer Gliederkette. Diese Erscheinung wird nur verständlich, wenn allein die Zellen als Orte eines Turgeszenzminimums angesehen werden, an denen die Biegung erfolgt.

Bei genauem Beobachten von *Beggiatoen*, die in sehr schwach hypertensive Lösungen gebracht wurden, fallen öfters den Faden schraubig umlaufende, mit der Achse des Organismus einen sehr kleinen Winkel bildende Längsfurchen auf, von denen bisher nichts berichtet worden ist. Sie entsprechen durchaus den Erscheinungen an *Oscillatoria Jenensis*, wie sie SCHMID schon beschreibt.

Von einer verschieden starken Permeabilität für Wasser, Plasmolytica oder Farbstoffe an besonderen Fadenstellen ist bei *Beggiatoa* noch nichts bekannt. Danach zu suchen hat sich der Verfasser vorgenommen.

Diesem Verhalten von *Beggiatoa* steht das der *Oscillaria* entgegen. An ihr konnte SCHMID (1923), z. B. für einige Farbstoffe, ganz deutlich ein zentripetales Vordringen von den Fadenenden her nachweisen. Diese Erscheinung gilt auch für das Eindringen des Alkohols. SCHMID erkannte dies an der der Verfärbung der übrigen Fadenteile vorangehenden Rötung der Fadenspitze. Ich konnte diese Beobachtung bestätigen, möchte aber an dieser Stelle SCHMIDS Angaben noch ihrer morphologischen Folgen wegen erweitern. Es treten nämlich bei Einwirkung von 96proz. Alkohol auf Oscillarienfäden die gleichen Segmentierungen auf, wie sie beim Eintrocknen an der Luft oder bei Einwirkung von Plasmolyticis anderer Art, etwa Rohrzuckerlösungen, zu sehen sind. Wandte ich davon nur 0,3-molare Lösung an, so konnte ich auch wie SCHMID (vgl. 1923, S. 390) an den Fäden „schmale, helle Streifen“ erkennen, die sich als fortlaufende Aufeinanderfolge von abgehobenen Protoplasten in den einzelnen Zellen erwiesen. Diese Erscheinung zieht sich nun, besonders in den Apikalenden nach meinen Beobachtungen zweifellos auf längere Strecken in Form einer Schraube um den ganzen Faden herum. Diese Tatsache wird aus dem Wortlaute der SCHMIDSchen Darstellung nicht klar ersichtlich, obwohl die Erscheinung dort wegen der weitgehenden Übereinstimmung der Steigungswinkel mit dem Expansionsriß in Beziehung gebracht wird. Im übrigen decken sich meine Beobachtungen mit denen SCHMIDS vollkommen, so daß ich auf nähere, uns weiterhin übrigens nicht interessierende Mitteilungen hier verzichten kann.

II. Der Nachweis von Kontraktions- bzw. Expansionswellen.

1. Einleitendes.

Wenn die Bewegungen, auf Grund des gesamten Baues unserer Versuchsobjekte durch Volumzu- und -abnahmen der Zellglieder bzw. durch Gestaltsänderungen stattfinden können, wie sich oben ergab, muß es

das nächste Ziel sein, solche Erscheinungen nachzuweisen. Daß wir bisher darüber so geringe Kenntnis besitzen, beruht wohl hauptsächlich auf der mikroskopischen Kleinheit beider Organismen. Es gelingt nur in besonderen Fällen, Erscheinungen, die zu ihrem Verständnis die Annahme von Kontraktionswellen erfordern, sichtbar zu machen. So sah SCHMID unter besonderen Bedingungen auf kurze Zeit über Oscillarienfäden Lichtreflexe wandern. Er legte mit Oscillarienfäden überzogene Erdpartikel in Petrischalen auf Agar aus und betrachtete sofort nach Abheben des Deckels die frei in die Luft ragenden Fäden bei schwacher Vergrößerung. Eine technische Vervollkommnung der Versuchsanordnung ließ erwarten, mit starken Vergrößerungen sich Klarheit verschaffen zu können, ob es sich dabei um Reflexe handelt, die an den den Faden umwandernden Schleimanhäufungen entstehen, oder um Veränderungen des Fadendurchmessers selbst. Legte der Verfasser Oscillarienfäden schnell vom Agar, auf dem sie ausgekrochen waren und sich dabei von allen anhaftenden Fremdkörpern befreit hatten, unter ein Deckglas und schloß dieses nach Zufügen winziger Wassertropfen am Rande mit flüssiger Vaseline ab, so war eine etwas längere und gründlichere Beobachtung möglich. Die an sich geringe Wassermenge sorgt wahrscheinlich für eine genügende Luftfeuchtigkeit, wodurch — wie SCHMID schon hervorhebt — auf längere Zeit diese Erscheinungen besonders deutlich sichtbar werden.

Mit LEITZ-Obj. 7, Ok. 2 oder Periplan-Ok. 12mal kann man dabei feststellen, daß es sich nicht um wandernde Schleimanhäufungen handelt. Die Querdurchmesser des Fadens selbst ändern sich in sukzessiver Weise. Der „Peristaltik“ — mit der des Darmes oder der Speiseröhre ist diese Erscheinung am besten vergleichbar — gesellt sich aber noch ein anderer Prozeß bei, der sich so abzuspielen scheint, daß der Faden sich nicht gleichmäßig in seinem kreisrunden Querschnitt verengt, sondern vielleicht annähernd ellipsen- oder kardioidförmigen Querschnitt annimmt. Dabei scheinen die Enden der längeren und der kürzeren Achse der Querschnittsellipse bzw. -kardioiden den Faden in Schraubenform zu umwandern. Der Winkel, den dieser Weg mit der Fadenachse bildet, ist ein ziemlich steiler. Er entspricht etwa dem Winkel, den die in schwachen Plasmolytischen auftretenden Schraubenfurchen mit dem Fadendurchmesser bilden.

Die Unzulänglichkeit einfacher Beobachtung läßt sich durch die *kinematographische Aufnahme* beheben. Mit dieser sind allerdings wiederum Komplikationen verknüpft, die jedoch einer eingehenden Analyse zugänglich sind. Um an Kinobildchen Messungen vornehmen zu können, an denen sich Gestaltsänderungen oder Volumschwankungen nachweisen lassen, müssen diese möglichst scharf sein. Dafür gibt es aber eine natürliche Grenze in der Korngröße des benutzten Filmmaterials

und eine weitere in der sich verringernden Tiefenschärfe bei zunehmender Vergrößerung des Objekts. Es geht also nicht an, beliebig stark zu vergrößern, um den ungünstigen Einfluß der Silberkorngröße auf die Ausmeßbarkeit des Filmbildchens herabzusetzen. Vielmehr muß ein Kompromiß geschlossen werden derart, daß beide Faktoren möglichst wenig stören.

Dem großen Entgegenkommen der Fa. CARL ZEISS, Jena, insonderheit Herrn Professor Dr. SIEDENTOPF, Dr. ing. h. c., in deren Mikroabteilung, verdanke ich die Lösung dieser Schwierigkeiten, indem ich dort mit den vorzüglichsten optischen Hilfsmitteln alle für die Untersuchungen benötigten Mikrokinoaufnahmen anfertigen konnte. Ich möchte hierdurch auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank dafür zum Ausdruck bringen.

Es zeigte sich, daß die Quersepten der lebenden *Oscillatoria Jenensis* der exakten Wiedergabe im Filmbild viele Schwierigkeiten entgegenstellten, so daß ich zunächst anhand der Aufnahmen von *Beggiatoa mirabilis* die Untersuchungen und ihre Ergebnisse schildern will. Dadurch wird das Verständnis für andere Wege eines exakten Nachweises von Kontraktions- bzw. Expansionswellen erleichtert, die sich dem Untersuchungsgange entsprechend ergeben haben.

Die im folgenden beschriebenen Untersuchungen wurden zunächst an mehreren Filmbändern hergestellt, die unter 64—65facher linearer Vergrößerung mit ZEISS-Apochromat 8 mm, Komp.-Ok. 4 (5×) bei Beleuchtung durch eine 25 Amp.-Bogenlampe gewonnen wurden. Das Licht passierte zur Absorption der Wärmestrahlen zwei ZEISSsche Porzellan- küvetten für Mikroprojektion, die mit 0,5proz. schwefelsaurer 20proz. Ferroammoniumsulfatlösung gefüllt waren. Es gelangte weiterhin durch eine sehr feine Mattscheibe unter Reflexion am Mikroskopspiegel in den aplanat. Kondensator von ZEISS, Apert. 1,4, in dessen Ringe eine Gelb- und eine Grünscheibe eingelegt wurden, wodurch die erzielten Bilder kontrastreicher ausfielen. Die Kondensatorblende mußte bis auf 3 mm Durchmesser geschlossen werden. Als Negativmaterial wurde der sehr feinkörnige Agfa-Extrarapidfilm benutzt.

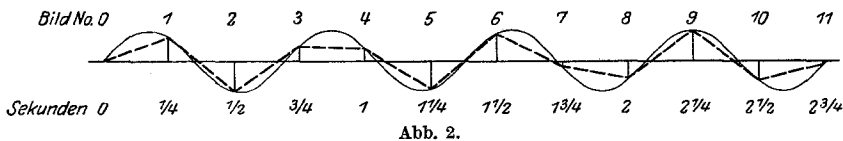
Die zu fotografierenden Fäden brachte ich in Kammern, wie sie nach Auflegen eines Deckglases auf 0,12 mm dicke Deckglasstreifen über einen Objektträger entstehen. Darin verblieb den 40—50 μ Durchmesser besitzenden *Beggiatoen* gerade so viel Spielraum, daß wohl ein Reiz durch das Deckglas von oben her vermieden wurde. Die Versuchsbedingungen bei der Aufnahme dürften deshalb kaum eine Änderung im normalen Bewegungsverlauf verursacht haben.

In den Aufnahmepräparaten, die zunächst nach der Herstellung 1 Stunde unter einer feuchten Glocke aufbewahrt wurden, konnte die durchschnittliche Bewegungsgeschwindigkeit der Fäden mit 2,5 μ pro

Sekunde ermittelt werden. Aus den bei Bestimmungen der Grenzplasmolyse auftretenden Knickungen ergibt sich als mutmaßliche Wellenlänge die von 7 Zellen = durchschnittlich 118μ . Da die für ein Verständnis der Fortbewegung nach der Kontraktionshypothese (unter der Annahme von Volumschwankungen der Zellen) notwendigen Wasserverschiebungen mit nur relativ geringer Geschwindigkeit stattfinden dürften, konnte als wahrscheinlich angesehen werden, daß einer Welle in 1 Sekunde etwa die Geschwindigkeit von $2,5 \mu$ zukommt.

Daraus errechnet sich als mittlere Längenänderung pro Sekunde $0,35 \mu$ für 1 Zelle, was unter 64facher Vergrößerung festgehalten $22,4 \mu$ bedeuten würde. Diese Größenordnung ließ bei weiterer 10maliger Vergrößerung eine hinreichende Meßgenauigkeit erwarten. Die Bildfolge wurde aus technischen Gründen mit 4—5 Bildern pro Sekunde gewählt. Die Belichtung der Einzelbildchen betrug dabei etwa $\frac{1}{15}$ Sekunde.

Um die Erwartungen, die man an derart gewonnene Kinaufnahmen bezüglich eines Nachweises von Kontraktions- bzw. Expansionswellen knüpfen darf, von vornherein auf das zulässige Maß einzuschränken,



seien die Grenzen dieser Methode in Form einer einfachen Überlegung erörtert.

Da für die Fortbewegung unserer Organismen auf Grund von longitudinalen „Kontraktionswellen“ nur die sogenannte fortschreitende longitudinale Wellenbewegung in Frage kommt, bedienen wir uns hier ihrer graphischen Darstellung. Sie läßt sich zwecks Betrachtung der Elongationen der einzelnen Wellenpunkte dadurch anschaulicher machen, daß man die Schwingungsebenen der Teilchen (in unserem Falle also der Querwände) um 90° dreht, wodurch man eine Transversalwelle erhält. Betrachten wir also an der Hand einer Sinuskurve die bei den einzelnen Momentaufnahmen des Filmbildes festgehaltenen Elongationen e (vgl. Abb. 2).

Es ist aus zwei Gründen unwahrscheinlich, die Teilbilder so herstellen zu können, daß die Zeitabstände der Einzelaufnahmen mit der Geschwindigkeit der Wellenbewegung gleichen Schritt halten. Dazu würde eine genaue Bestimmung der Wellenfortbewegung gehören, was ohne Filmaufnahme nicht gelingt. Ferner wäre deren Gleichförmigkeit vorauszusetzen, die aber an lebenden Objekten kaum zu erwarten ist.

Es sei beispielsweise (vgl. die Abb. 2) die „momentane“ bildmäßige Fixierung der Elongationen (4 Bilder pro Sekunde) so erfolgt, daß die

Welle etwas schneller fortschreite als ein Viertel Wellenlänge λ in 1 Sekunde, aber dabei nur eine Frequenz von $\frac{1}{4}\lambda + x$ (wobei x beliebig, jedoch $x < 1$), nie ein ganzes Vielfaches von λ erreiche. Bei der Aufnahme wurden dann Elongationen e fixiert, die unter Umständen (vgl. zwischen $\frac{3}{4}$ und 1 Sekunde Bild 3 und 4) fast keine Differenzen aufweisen. Werden die Endpunkte der bildmäßig fixierten Elongationen durch eine Kurve verbunden, so ergeben sich dem Vorgange einer Summation zweier Wellen mit fast gleicher Wellenlänge ähnelnde Kurvenzüge. Sie können bei nur geringer Differenz zwischen λ und regelmäßiger Bildfolge x auf längere Zeit bestehen, so daß es notwendig ist, die gewonnenen Filmaufnahmen über längere Strecken auf eine etwa vorhandene Wellenbewegung zu untersuchen. Die gewonnenen graphischen Darstellungen entsprechen *nicht* der wirklich vorhandenen Welle. (Vgl. in der Abb. 2 die punktierte Kurve.) Sie wäre erst aus ihnen abzuleiten. Das soll aber einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben, weil für den Nachweis der Wellenbewegung selbst diese Bestimmung der Wellenlänge belanglos ist.

2. Ausmessung von Filmbildern.

a) *Der Nachweis der Kontraktionen und Expansionen der Zellen durch Ausmessung ihrer Filmbilder.*

α. Methodisches.

Zum Ausmessen der Filmbildchen ist eine Vergrößerung nötig, die genaues Arbeiten gestattet, jedoch nicht so weit geht, daß durch das Sichtbarwerden des Silberkornes der Filmschicht das Auffinden der scharfen Grenzen in der Aufnahme unmöglich wird. Diese läßt sich bequem durch Projektion der Bildchen unter einer Vergrößerung auf etwa das 10fache erreichen. Mit der Schublehre können dann auf der Projektionsfläche die erwünschten Längenmessungen auf etwa 0,2 mm mit einer Genauigkeit von durchschnittlich 0,6 vH für Querdurchmesser, 1,3 vH für Längsdurchmesser der Einzelprotoplasten ermittelt werden. Bei den im folgenden mitgeteilten Untersuchungen wurde hierbei das Filmband durch das Triebwerk eines Filmvorführungsapparates geführt, das eine sehr genaue Einstellung der aufeinanderfolgenden Bilder sicherstellte.

Die Genauigkeit der Bildausmessung liegt leider recht nahe an der Größenordnung der vorhandenen Elongationen selbst, die in ihren Maximalwerten etwa 1,5 vH für Querdurchmesser und 6 vH für Längsdurchmesser erreichen. Hierdurch erhalten die Kurven störende Knickungen, die besonders bei denen für Querdurchmesseränderungen sich so geltend machen, daß ihre Minderung durch eine sorgfältigere Meßmethode für die Ermittlung solcher Schwankungen, die sich als gering

herausstellten, ratsam erschien. Dies gelang hinreichend durch Ausmessung photographischer Vergrößerungen der Filmbilder. Die erforderlichen Gaslichtabzüge wurden wieder mit etwa 10facher Vergrößerung auf Glanzpapier hergestellt, getrocknet und auf Karton aufgezogen. Sechs Abzüge ein und desselben Bildes ergaben, wenn die Fadenzellen stets in die Querrichtung des Papiers zu liegen kam, bei vergleichenden Messungen Differenzen von höchstens 0,1 mm. Die möglicherweise vorhandenen Störungen, die durch ungleichmäßige Kontraktion der benutzten Gaslichtpapiere auftreten könnten, liegen also innerhalb der Fehlergrenze der Messung, die für Querdurchmesser damit auf durchschnittlich 0,3 vH herabgedrückt wird.

β. Ergebnisse.

Die Ausmessung der Einzelprotoplasten kann unter zwei Gesichtspunkten erfolgen:

Erstens: Beobachtungen von Gestaltsänderungen an einzelnen Fadenzellen.

Vorhandene Druckwellen müssen jede Zelle passieren, so daß auf den aufeinanderfolgenden Bildern verschiedene Stadien der Zellgröße fixiert worden sind. Werden Quer- und Längenmessungen der Einzelprotoplasten von aufeinanderfolgenden Bildern als Ordinaten einer graphischen Darstellung benutzt, in der die Abszisse die Zeit darstellt, so muß die erhaltene Verbindungskurve den Durchgang von Druckwellen erkennen lassen. Die auf S. 308 erörterte Einschränkung gilt selbstverständlich auch für diesen Fall wie für jeden weiteren. Von einigen durchgeführten Beispielen dieser Art, die untereinander sehr ähnlich sind, sei nur eines zur Erläuterung ausgeführt:

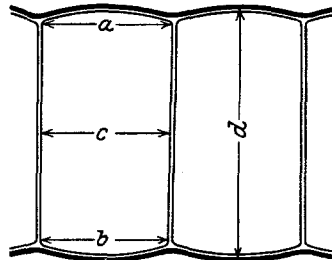


Abb. 3. Erklärung im Text.

Für die Ausmessung der einzelnen Zellen wurden folgende Größen gewählt (vgl. Abb. 3): a = Abstand der Querwände auf der einen (oberen), b = Abstand auf der anderen (unteren) Zellseite der Bilder, c = Abstand der Querwände in der Zellmitte, d = Querdurchmesser des Fadens in der Mitte der betreffenden Zelle. Um die Darstellung der Schwankungen aller dieser Entfernungen in einem Diagramm zu ermöglichen und dadurch den Vergleich zu erleichtern, sind die algebraischen Mittelwerte von jeweils 20 Messungen gleich 100 gesetzt, die Differenzen dann in vH dieser Werte eingetragen (s. nunmehr Abb. 4).

Bei der Deutung der gegebenen Darstellungen muß man sich wieder

vergegenwärtigen, daß Schwankungen um 1,3 vH nach beiden Richtungen um den Mittelwert für die Längswerte a , b und c nicht sichergestellt sind. Für die Querdurchmesser gilt dies im Bereiche von $\pm 0,6$ vH. Die Kurvenuntersuchung darf sich deshalb nur auf Exkursionen erstrecken, die diese Grenzen übersteigen.

Betrachten wir zunächst hauptsächlich die Längsdurchmesseränderungen. Die 3 Darstellungspunkte der Abstandsänderungen der Quersepten liegen bei Bild 1 (0 Sekunden) so, daß wir auf eine leichte Zellabrundung in der Mitte der Querwände schließen müssen. c weist 0,55 vH Zuwachs gegen den Mittelwert, a und b Abnahme von 0,45 bzw. 2,18 vH auf. Diese verschiedene Verkürzung von a und b deutet auf eine stärkere Zusammenstauchung des optischen Schnittes der Zelle am unteren Ende gegenüber dem aus den Mittelwerten errechneten Normalzustand hin. Bild 2 ($1/4$ Sekunde) läßt bei gleicher Betrachtung erkennen, daß die Vorwölbung der Membranzentren geschwunden ist. Die Membranen sind im Vergleich mit dem errechneten Normalzustand ungefähr plan zu nennen. Die stärkere Stauchung des etwa viereckigen optischen Schnittes auf der Unterseite ist noch vorhanden. Wir wollen dafür kürzer sagen, die Zelle sei keilförmig geworden mit nach unten weisender Schneide. Stets haben die hier benutzten Bezeichnungen „Unten“ und „Oben“ nur für den dargestellten Fall eine Bedeutung. In Wirklichkeit entsprechen sie einem „rechts-“ oder „links-“seitig für den vorwärts kriechenden Organismus. Bild 3 ($1/2$ Sekunde) zeigt, daß die Querwände in der Mitte ihren Abstand verringert haben. Wir wollen in Zukunft einen solchen Zellzustand kurz als „Konkav“ bezeichnen, gleichgültig, ob die Zelle dabei plankonkav oder bikonkav oder konvexkonkav mit überwiegender Konkavität sei. (Der Zustand von Zellen, wie er auf Bildlinie 1 zur Darstellung gelangt, soll entsprechend schlechthin „Konvex“ genannt werden.) Keilform, Schneide unten, ist noch vorhanden.

Beziehen wir für die Bilder 1—3 noch das Verhalten des Querdurchmessers in unsere Betrachtung ein, so zeigt sich der Querdurchmesser auf Bild 1 bei „konvexer“ Zellform praktisch normal groß (Fehlergrenze 0,6 vH), desgleichen auf Bild 2 und 3. Bild 4 bringt für ihn mit Sicherheit eine Abnahme bei schwach konvexer oder normaler Zellform (Fehlergrenze 1,3 vH) mit zunehmender Stauchung der Zellunterseite, also stärkerer Keilform, Kante unten usw.

Es muß der Raumersparnis wegen unterbleiben, auch nur die einzige zum Abdruck gelangende Kurve in ihren 20 Bildern textlich so zu interpretieren, wie es für Bild 1—3 zunächst ohne besondere Rücksichtnahme auf die Fehlergrenzen geschah.

Es würde das auch weniger zur Vermittlung einer lebendigen Anschauung über die Gestaltsverhältnisse des optischen Querschnittsbildes

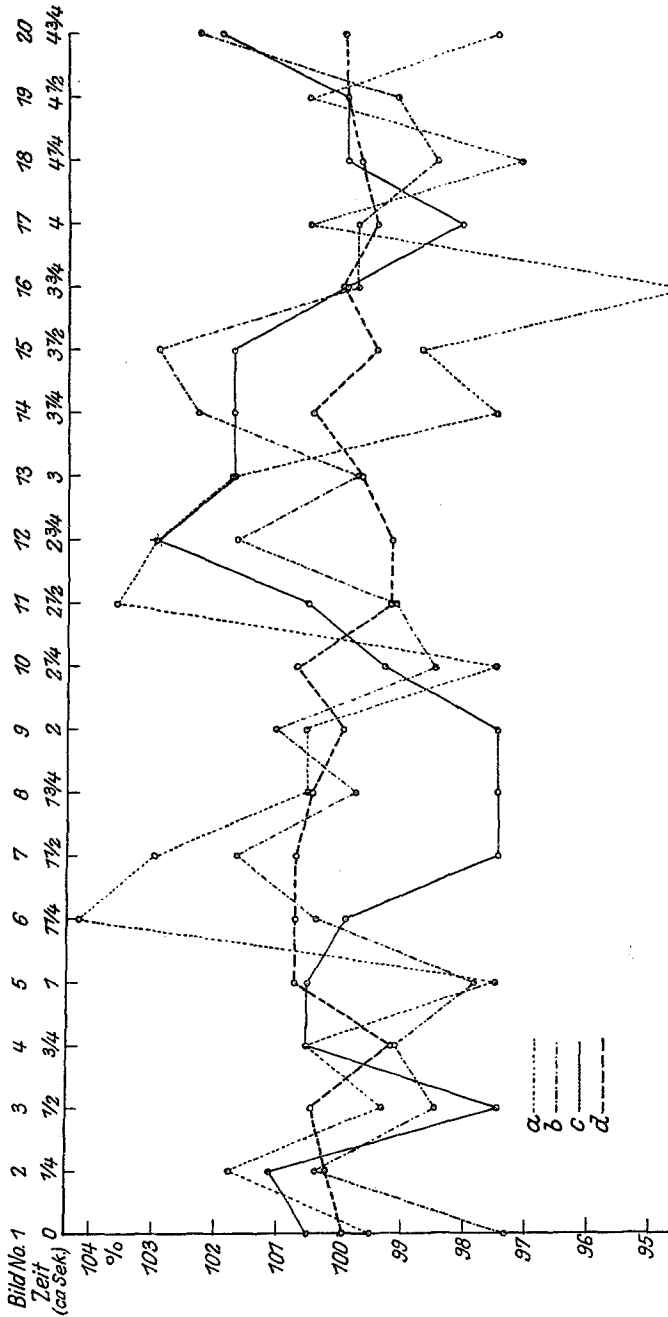


Abb. 4. Erklärung im Text.

unserer Zelle beitragen als eine schematische bildliche Darstellung der Gestaltsänderungen selbst. Sie ist in Abb. 5 durchgeführt. Die angesetzten Pfeile bzw. Pfeilspitzen bedeuten die verschiedene Größe der vorhandenen Keilwinkel, ihre Richtung gibt die Lage der Keilschneide an. Alles übrige ist ohne weiteres verständlich.

Wir entnehmen dem Diagramm Abb. 4, seiner schematischen Interpretation (Abb. 5), und auch denen der Nachbarzellen (hier nicht wiedergegeben), die nur zeitliche Differenzen, jedoch keine prinzipiellen Unterschiede aufweisen, über die Änderungen des Zellzustandes die wichtige Folgerung: *Eine Beggiatoa-Zelle vollführt abwechselnd Kontraktionen und Expansionen, die mit Gestaltsänderungen verknüpft sind.* Damit sind wahrscheinlich auch Volumänderungen der Zellen verknüpft, die aber infolge der relativ großen Fehlergrenze der Untersuchungsmethode mit Sicherheit noch nicht nachweisbar sind.

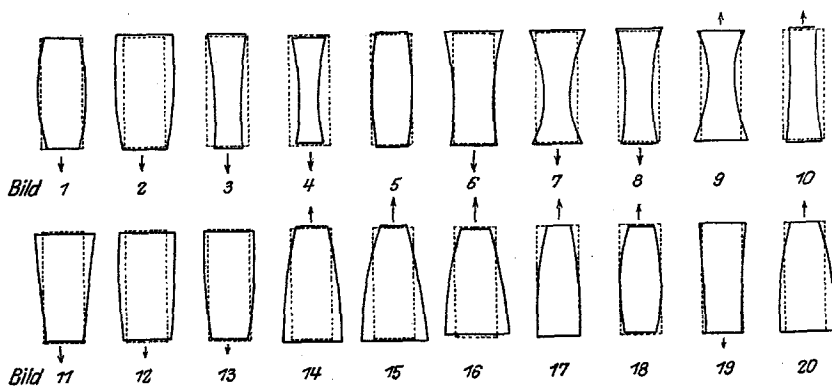


Abb. 5. Erklärung im Text.

Um sich die Gestaltsänderungen erklären zu können, erscheint es dem Verfasser ratsam, eine Hilfsvorstellung heranzuziehen. Es können am leicht plasmolysierten *Beggiatoa*-Faden schraubig umlaufende Längsfurchen beobachtet werden. Sie müssen notwendigerweise mit einer ganz leichten schraubigen Krümmung des Fadens verbunden sein, die sich der direkten Beobachtung entzieht. Dabei würde jede Zelle eine einseitige Verkürzung ihrer Länge erfahren haben, die in ihrer Richtung von Zelle zu Zelle wechselt, also den Faden schraubenförmig umwandert. Beachtet man, daß sich auf einer etwa 35 m und einer 30 m langen Filmaufnahme (etwa 8 Minuten bzw. 7 Minuten) auch nicht die geringste Achsendrehung eines *Beggiatoa*-Fadens bemerken läßt (bei direkter Beobachtung ist ebenfalls keine Spur davon sichtbar), und nimmt man an, daß diese schwach schraubigen Fadenkrümmungen, wie sie bei Plasmolyse sich durch die Einbuchtungen zu erkennen geben, auch am lebenden Faden in entsprechend geringerem Ausmaße auftreten, so ist

für eine einseitige Verkürzung am kriechenden Faden notwendigerweise die Vorstellung einer fortlaufenden Änderung der jeweils verkürzten Flanke damit verbunden. Im optischen Schnitt müßte sich das darin äußern, daß die verkürzte Flanke bald auf der einen, bald auf der anderen Seite auftritt, wie es unser Schema Abb. 5 tatsächlich erkennen läßt. Sonst müßte man auf Grund des gewonnenen Diagrammes für *Beggiatoa* eine ganz geringe Schlängelung in der Ebene annehmen. Das Projektionsbild einer Schraube läßt sich von dem einer Schlangenlinie hier leider nicht trennen. Diese Fragen bedürfen also noch einer Klärung, zu der zweckmäßig die besonders deutlich im Zeitraffer-Bild auftretenden Knickungen in der Ebene mit herangezogen werden, die sich ab und zu auch im Mikroskop zeigen. Sie mögen vielleicht auch die kleine Unstimmigkeit in der konsequenten Änderung der Zellform bei Bild 17 und 18 im Diagramm Abb. 4 verursachen. Eine kinematographische Aufnahme von oben und der Seite zugleich würde diese Schwierigkeiten durch die 3-dimensionale Raumerfassung am einfachsten beseitigen.

Zweitens: Beobachtungen über das Fortschreiten von Kontraktions-Expansionswellen durch mehrere aufeinanderfolgende Fadenzellen.

Nachdem durch Ausmessung von aufeinanderfolgenden Filmaufnahmen die Größenänderungen der verschiedenen Durchmesser an Einzelzellen einwandfrei nachgewiesen sind, müßte der Verlauf der Kontraktions-Expansionswelle über den ganzen Faden beobachtet werden. Erst dann könnte man eine genaue Vorstellung von dem Ursprung und dem Verlauf der Longitudinalwellen erhalten. Bei einer solchen Untersuchung stößt man aber auf große technische Schwierigkeiten. Aufnahmen von auch nur recht kurzen, aber beweglichen Fäden in ihrer Gesamtheit gelingen nicht mit der erforderlichen Vergrößerung. Es ist also nur die Untersuchung eines Fadenendes oder der Fadenmitte möglich. Die folgenden Mitteilungen stützen sich auf Aufnahmen von Fadenenden. Würde man mehrere Wellenzüge einer gleichförmig sich fortbewegenden Welle mit harmonisch schwingenden Elementen kinematographisch festhalten, so würde jedes Teilbild ein Abbild derselben liefern. Es ist für diesen Fall gleichgültig, wie oft die Wellenbewegung in 1 Sekunde durch eine Aufnahme fixiert wurde. Für ein biologisches Objekt, das zugleich Medium einer Wellenbewegung ist, dürfte eine gleichförmige Fortbewegung der Wellen sowie eine harmonische Schwingung der Elemente normalerweise nicht zu erwarten sein (vgl. S. 307 u.). Schon die Ungleichartigkeit der Elemente dieses Mediums, wie sie sich bereits äußerlich etwa in der verschiedenen Zellgröße bei *Beggiatoa* zu erkennen gibt, muß eine gleichförmige Fortpflanzung von Kontraktionswellen behindern. Über die physiologische Verschiedenheit der Zellen

sind wir schließlich gar nicht unterrichtet. Die auf einzelnen Filmbildchen nach längeren Zwischenpausen fixierten Wellenbilder werden ferner bei einer geringen Frequenz der Einzelaufnahmen ganz verschiedene Stadien fixieren. Kombiniert man nun die Durchmesserlängen aufeinanderfolgender Zellglieder in einer graphischen Darstellung zu Wellenzügen, die wieder dem wirklichen Verlauf der Wellen infolge der anzunehmenden Ungleichförmigkeit nicht entsprechen, so läßt sich von vornherein ein völlig unregelmäßiger Verlauf für die Fadenstellen erwarten, die die Ungleichförmigkeit des Mediums schon äußerlich durch verschiedene Zellgröße erkennen lassen.

Ich habe bisher nur auf Grund der auf S. 306f. beschriebenen Filmaufnahmen Untersuchungen anstellen können. So wurde z. B. die Größenänderung des Querdurchmessers d von 18 Zellen auf 20 einander folgenden Bildern verfolgt. (Vergrößerte Kopien ausgemessen. Fehlergrenze 0,3 vH) Die erhaltenen Kurven ließen nur auf Teilstrecken dieser 18 Zellen, die sich aus annähernd gleichgroßen Zellen zusammensetzten, innerhalb von 3—5 (einmal sogar 9) Bildern ein deutliches Vorwärtsrücken der Kontraktions-Expansionswelle erkennen. Sonst ergibt sich zum Teil ein recht unregelmäßiger Wellenverlauf. Deshalb ist bisher aus dieser und einigen ähnlichen Untersuchungen nur ein sicherer Schluß zu ziehen:

Die Kontraktions-Expansionswellen schreiten über den Beggiatoa-Faden ungleichförmig fort. Zweifellos übt die verschiedene Zellgröße auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit einen noch nicht völlig geklärten Einfluß aus; denn an Fadenstrecken mit annähernd gleicher Zellgröße läßt sich wenigstens vorübergehend ein mit ungefähr gleichmäßiger Geschwindigkeit erfolgendes Fortschreiten der Wellen beobachten.

Es erübrigt sich vorläufig, diese Untersuchungen in ausführlicher Form zu veröffentlichen, weil sie an der Hand von Aufnahmen mit schnellerer Bildfolge wiederholt werden sollen, die vermutlich eine eingehendere Analyse des Einflusses der Zellgröße auf die Fortbewegung der Kontraktionswellen gestatten werden.

3. Der stereoskopische Nachweis von Längenänderungen und die Beobachtung von Longitudinalwellen.

Das oben erwähnte Beispiel sowie die übrigen Ausmessungen von Filmbildchen werden in ihrem Werte für die uns vorschwebenden bewegungsphysiologischen Untersuchungen stark durch die relativ hohe Fehlergrenze herabgesetzt. Es zeigt sich das besonders in den dadurch bedingten vorsichtigen Formulierungen der Resultate. Die Langwierigkeit und Umständlichkeit der Messungen haben ein sehr mühsames Arbeiten zur Folge, das nur langsam zu brauchbaren Resultaten führt. Wollte man mit ihrer Hilfe bei schnellerer Bildfolge Studien über die

Wellenbewegung vornehmen, so müßten die durch die Fehlergrenze bedingten Abweichungen die einzelnen Werte zunichte machen, wenn sie nicht als Mittelwerte einer größeren Zahl von Messungen errechnet würden. Es war daher eine einfachere Untersuchungsweise anzustreben.

Sie fand sich in einer *stereoskopischen Vereinigung zweier aufeinanderfolgender Filmbilder mit konstanter Zeitdifferenz zwischen den Aufnahmen*. Um einen Einblick in das Wesen dieser Methode zu ermöglichen, sowie ihre Leistungsfähigkeit verständlich zu machen, ist eine kurze Darstellung der hier interessierenden physiologisch-optischen Tatsachen erforderlich. Es sei vorausgeschickt, daß die noch herrschende Unklarheit über das Zustandekommen des stereoskopischen Tiefensehens für die Exaktheit der zu schildernden Methode belanglos ist, weil diese sich ausschließlich auf experimentell sichergestellten Kenntnissen aufbaut.

Wir wissen (vgl. dazu: HOFMANN, Physiologische Optik, aus Hdb. d. Augenkrankheiten; Julius Springer, Berlin 1925), daß eine bestimmte Netzhautstelle in dem einen Auge eines Augenpaares mit einer entsprechenden des anderen Auges korrespondiert. Bildpunkte in beiden Augen, die von Punkten einer Frontalebene erzeugt sind, werden auf solchen korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet. Für den Beobachter ist damit kein Tiefeneindruck verbunden. Zwei in der Ebene des Augenhorizontes in verschiedener Entfernung vom Beobachter gelegene Punkte erzeugen in dessen Augen Bildpunkte, die nicht gleichzeitig auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildet werden können. Wenn man den vorderen, näher gelegenen Punkt fixiert, werden die Bildpunkte des fernerer Punktes nicht auf korrespondierenden Netzhautstellen, sondern beiderseits auf vom Bildpunkte des fixierten Punktes nasalwärts gelegenen „disparaten“ Netzhautstellen erzeugt. Man spricht in diesem Falle von „binasaler Disparation“ der Bildpunkte, die gegenüber dem auf korrespondierenden Netzhautstellen abgebildeten, näher gelegenen Punkte für den Beobachter den Eindruck „ferner“ hervorruft. Entsprechend wird beim Fixieren des fernerer Punktes der nähere mit „bitemporaler Disparation“ abgebildet, was für den Beobachter dem Urteil „näher“ entspricht. Es ist erwiesen, daß nur eine „Quer-“disparation in der Ebene des Augenhorizontes eine Tiefenschätzung erlaubt. Längsdisparation von Bildpunkten in der Sagittalebene ruft bei Überschreitung einer bestimmten Grenze nur höhendistante Doppelbilder, jedoch keine Tiefenwahrnehmung hervor. Nur ausnahmsweise, beim Hinstarren oder bei willkürlicher Konvergenzänderung, kann das Vorhandensein einer Querdisparation aus hier nicht näher zu erörternden Gründen nicht mit einer Tiefenwahrnehmung verbunden sein.

Die Feinheit der Tiefenwahrnehmung entspricht der des Unter-

scheidungsvermögens für Punktlagen im Einzelauge. Sie ist damit individuell verschieden gemäß der verschiedenen Größe der Sehelemente. Sie hängt bei gleicher Querdissipation ferner von der Beleuchtung und der Schärfe der Konturen der beobachteten Gegenstände ab. Sie wird um so größer, je näher die Vergleichsobjekte beieinander liegen, d. h. je kleiner der Gesichtswinkel zwischen ihnen in der Ebene des Augenhorizontes ist. Nur bei sehr starker Annäherung der Gegenstände nimmt die Feinheit der Tiefenwahrnehmung wieder ab. Wie es scheint, steigert sie sich auch mit der Übung im Tiefensehen.

Obwohl unser Sehen sich mit zwei Augen vollzieht, nehmen wir die Doppelbilder, wie sie bei vorhandenen Tiefenunterschieden von den wahrgenommenen Gegenständen zweifellos auf disparaten Netzhautstellen entworfen werden, in einer einzigen Sehrichtung wahr. Sie entspricht für Punkte in der Nähe der Medianebene einer Richtung¹⁾, die den Winkel zwischen den Sehrichtungen der Einzelaugen halbiert. Das Augenpaar vermittelt also ein Richtungssehen, wie es sich für ein zwischen beiden Augen gelegenes „Zyklopaug“ ergeben würde. Diese Tatsache kann man sich bei der zeichnerischen Konstruktion der Sehrichtung zunutze machen, die sich bei Betrachtung von zwei Bildern mit nur kleinen, Querdissipationen bewirkenden, Abweichungen im Stereoskop ergibt.

Ebenso gelten alle weiter oben angegebenen Tatsachen für die Wahrnehmung von Tiefeneindrücken im Stereoskop, dessen wir uns im folgenden bedienen wollen, um experimentell zur Erzielung einer gleichzeitigen Wahrnehmung von zwei Aufnahmen der *Beggiatoa* zu kommen. Sind diese Aufnahmen identisch, so werden alle Punkte der Bilder auf korrespondierende Netzhautstellen projiziert. Damit ist kein Tiefeneindruck verknüpft. Werden dagegen Bilder durch stereoskopische Betrachtung vereinigt, die auch nur sehr geringe Abweichungen einzelner Punkte aufweisen, so kann der Gesamteindruck nicht dem eines ebenen Bildes entsprechen. Jede Abweichung von Punkten muß sich als räumliche Verschiebung auf den Beobachter zu oder von ihm weg bemerkbar machen. Diese Feststellung, die besonders zum Nachweis von Banknotenfälschungen oder für andere Identitätsprüfungen bereits vielfach benutzt wird, setzt auch uns in die Lage, die aufeinanderfolgenden Filmbilder auf Abweichungen voneinander zu prüfen, wie es sorgfältiger wohl mit keiner anderen Methode möglich ist.

Ich benutzte dazu zwei Kopien des gleichen Filmnegativs, von denen ich die eine in die Bildebene der rechten Stereoskopseite eines ZEISSschen „Doppelverants“, die andere entsprechend auf der linken Seite vorbe-

¹⁾ Die für stärker exzentrische Richtungen auftretenden Abweichungen von diesem Verhalten wurden durch die Art der Untersuchungsmethode ausgeschlossen.

führte. Die Filmstreifen mußten mit der Hand in ihren Führungen so gestellt werden, wie es für eine sorgfältige Betrachtung erforderlich war. Sollen Änderungen des Abstandes der Quersepten beobachtet werden, so muß die Längsachse des Fadenbildes in der Ebene beider Augen liegen. Dann können die bildlich fixierten Abstandsänderungen durch Erzeugung querdisparater Bildpunkte in den Augen Tiefeneindrücke hervorrufen. Umgekehrt muß die Fadenachse für die Feststellung von Querdurchmesseränderungen parallel zur Sagittalebene des Beobachters liegen.

Die Benutzung eines Doppelverants an Stelle des gebräuchlicheren BREWSTERSchen Prismenstereoskops bietet den Vorteil, mit parallelgestellten Augenachsen beobachten zu können. Dadurch wird auch u. a. manchen mit latenten Schief Fehlern behafteten Beobachtern noch ein Tiefeneindruck vermittelt.

Bot ich verschiedenen Personen zwei identische Filmbilder zur Betrachtung dar, so wurde ohne Ausnahme angegeben, daß sich keine Tiefenwirkung geltend mache. Die Bilder erschienen ihnen stets plan.

Anders lautete das Urteil, wenn ich zwei aufeinanderfolgende Bilder des gleichen Films von je einem Auge im Doppelverant betrachten ließ. Die Versuchspersonen schilderten dann das abgebildete *Beggiatoa*-Ende als einen in der Ebene des Augenhorizontes gekrümmten Faden, an dem sich nahe und ferne Stellen deutlich erkennen ließen. *Damit ist bereits ein weiterer, völlig einwandfreier Beweis für das Auftreten von Längenänderungen der Zellen kriechender Beggiatoa-Fäden geliefert.*

Die stereoskopische Methode macht also Longitudinalwellen als Transversalwellen sichtbar, wenn man nacheinander aufgenommene Stadien des Wellenfortschritts zu einem räumlichen Eindruck kombiniert.

Ein sehr einfacher, angenommener Fall soll das Zustandekommen von transversalen Wellen nach unserer Methode erläutern.

Wir betrachten (vgl. Abb. 6) ein Medium aus 7 Schwingungspunkten, das einem Fadenstück mit 7 Querwänden entsprechen würde. Links ist der Augenblick im Filmbild festgehalten, wo die passierende Longitudinalwelle gerade mit Punkt A beginnt und mit Punkt G endet. Die Strecke AG ist also gleich der Wellenlänge λ . Die Lage der Punkte B, C, D, E, F ist durch Konstruktion aus einer zugehörigen Transversalwelle mit kleiner Amplitude gewonnen, indem die Schwingungsebenen der Teilchen in die Richtung AG verlegt wurden. Dem rechten Auge wird ein Bild A' B' C' D' E' F' G' geboten, bei dem die Welle um $\frac{1}{4}\lambda$ weiter vorgerückt ist. Die beiden Kreisbögen stellen die Schnitte durch den Augengrund dar. Ihre Zentren wurden als Knotenpunkte K₁ und K₂ angenommen. Das Schema entspricht also dem des reduzierten Auges nach LISTING. Es zeigt sich, daß auf den beiden Netzhäuten nur

die Bilder von B und B' sowie E und E' eine Querdispersion besitzen. Durch Zuhilfenahme des sogenannten Zyklopenas konstruieren wir alle Sehrichtungen der Wellenpunkte, die alle durch dessen Knotenpunkt Z gelegt werden. Dabei wird die Sehrichtung für den aus B und B' kombinierten Punkt B'' (ebenso für den aus E und E' kombinierten Punkt E'') etwa durch die Winkelhalbierende gegeben. Um das Vorhandensein einer Querdispersion für B und B' sowie E und E' augenfällig zu machen, sind deren identische Sehrichtungen parallel zu den

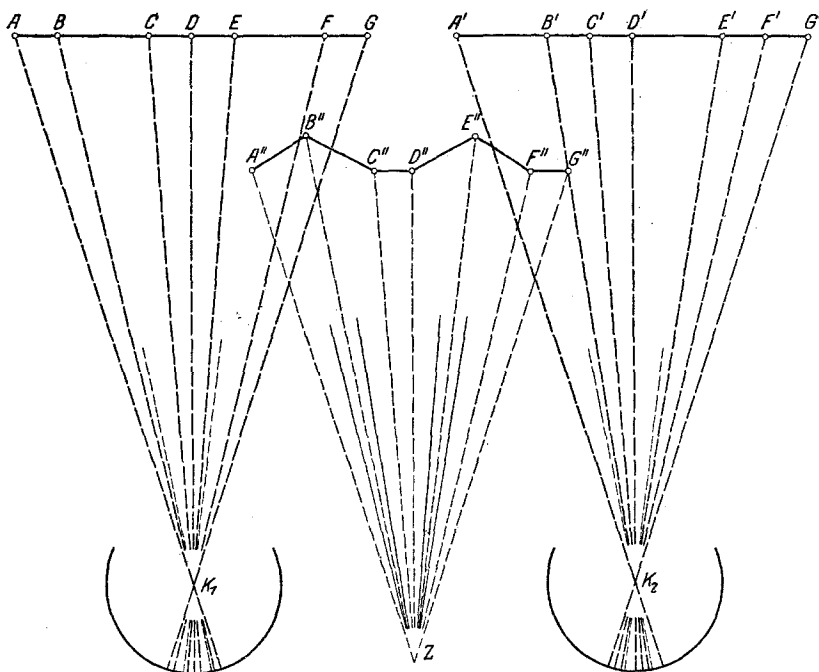


Abb. 6. Erklärung im Text.

gefundenen Winkelhalbierenden durch K_1 und K_2 als kurze, gestrichelte Linien angedeutet. Das gewonnene Raumbild ist durch $A'' B'' C'' D'' E'' F'' G''$ als eine wellenähnliche Figur eingezeichnet mit der Annahme, daß B'' und E'' ferner gesehen werden als die übrigen Punkte¹⁾.

Dieser einfache Fall wird wohl selten verwirklicht werden. Häufiger werden mehrere Punkte ferner oder näher lokalisiert werden. Im besonderen kann bei Kombination zweier um $\frac{1}{2} \lambda$ differierender Bilder die wirkliche Welle noch untergeteilt werden.

¹⁾ Auf die Unmöglichkeit, die „Abstandslokalisierung“ konstruktiv genau ermitteln zu können, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Wieder entsprechen also die sichtbar werdenden Transversalwellen *nicht* den wirklich vorhandenen Longitudinalwellen. Dazu ist die Bildfolge zu langsam gewesen. Es wurden daher nicht aufeinanderfolgende Elongationen der Querwände fixiert usw. (vgl. dazu S. 308 oben).

Für die technische Durchführung von Untersuchungen nach der oben beschriebenen Methode habe ich mir die angegebenen Lehren der physiologischen Optik möglichst zu nutze gemacht. Da nach ihnen ein recht kleiner Winkel zwischen den Sehrichtungen der Punkte sowie große Schärfe der Konturen erforderlich sind, war eine geringe Vergrößerung, wie sie die Verantlinsen liefern, bei der stereoskopischen Betrachtung sehr vorteilhaft.

In der Hoffnung, auf diesem Wege auch Näheres über die Fortpflanzung der Wellen ermitteln zu können, wurde versucht, die Tiefeneindrücke im Diagramm festzuhalten. Hierzu war der Verfasser selbst wegen eines Augenfehlers nicht in der Lage. Es wurden deshalb verschiedene Versuchspersonen herangezogen. Sie erhielten von dem Zustandekommen und dem Zweck ihrer Beobachtungen keinerlei Kenntnis. Dadurch, daß sie ohne ihr Wissen zwischen verschiedenen anderen Bildkonstellationen schon untersuchte wiederholt zur Auswertung erhielten, konnte über ihre Leistungen eine genaue Kontrolle ausgeübt werden. Dabei zeigte sich, daß mehrere von ihnen zu einer einwandfreien Reproduktion ihrer eigenen Angaben nicht fähig waren. Mit diesen Personen wurde nicht weiter experimentiert.

Vorzüglich übereinstimmend waren die wiederholt aufgenommenen Raumbilder der zwei Oberprimaner R. und S. eines hiesigen Gymnasiums. Vergleich man aber die Diagramme R.s mit denen von S., so zeigten sich Differenzen. Besonders der eine (R.) konnte offenbar *feinere* Querdisparationen nicht wahrnehmen. Erst vor kurzem konnte ich einen Anhalt gewinnen, worauf dieser Unterschied zurückzuführen ist. R. besitzt rechts einen leichten Astigmatismus von + 0,5 Dioptrien. Für den sicheren Nachweis dieses Augenfehlers bin ich Herrn Prof. Dr. GOLDSCHMID von der Leipziger Universitäts-Augenheilstalt zu besonderem Danke verpflichtet. Leider muß ich bei einer Korrektur des Augenfehlers der Versuchsperson R. befürchten, daß die Bildpunkte, sofern ihnen auch keine Querdisparation zukäme, eine solche durch die Anwendung des Zylinderglases mit annähernd vertikaler Achse erhalten würden, so daß eine Übereinstimmung der Raumbilder von R. und S. von vornherein nicht zu erwarten ist. Diese Feststellung einer so geringen Fehlsichtigkeit, der übrigens noch einige weitere vorausgegangen waren, die aber größeren Werten von Fehlsichtigkeit entsprachen, kennzeichnen sowohl die hohen Anforderungen der Methode an die Beobachter, als auch ihre große Leistungsfähigkeit. Die im folgenden angegebenen Resultate fußen daher, soweit es sich dabei um größere Querdisparationen handelte, auf zwei Beobachtern, die feineren nur auf denen von S., die vielfach kontrolliert und dabei einwandfrei reproduziert wurden.

Die aufgenommenen Diagramme stellen Projektionen der schein-

baren Fadenkrümmung in die Ebene des Augenhorizontes dar. Die Versuchspersonen wurden zunächst angewiesen, nur die Lage der Quersepten zu beobachten und die mittlere Entfernung der Fadenstellen von ihnen als eine Null-Linie zu betrachten. Scheinbar nach dem Beobachter zu gelegene Septen müssen dann in den Diagrammen als Punkte unterhalb, dem Beobachter ferner als die Null-Linie gelegene Septen oberhalb derselben eingetragen werden. Es ermöglichte sich eine Einschätzung von Tiefen, die nach vorn bzw. hinten mit je vier Einheiten hinreichend genau wiedergegeben war. Ich habe mir von der Versuchsperson die beobachteten Punktlagen zahlenmäßig diktieren lassen und sofort in ein Diagramm eingetragen. Weder das Diagramm noch die Filmbildveränderungen haben die Oberprimaner dabei beobachten können, weil ich durch Geheimhaltung beider eine Beeinflussung ausschalten wollte.

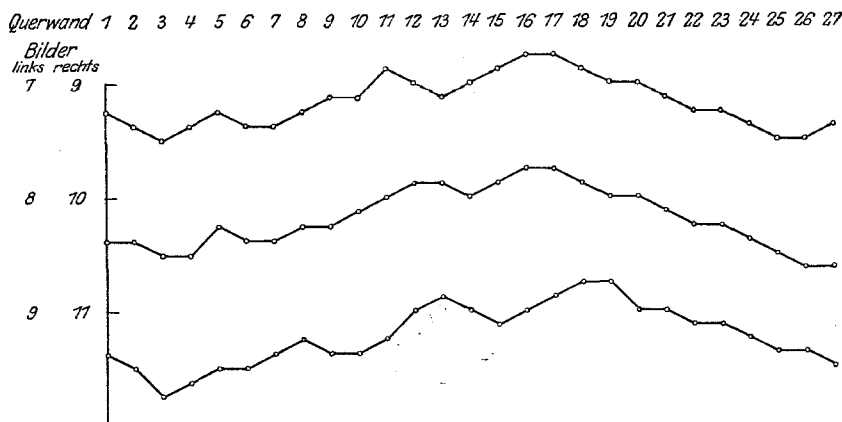


Abb. 7. Erklärung im Text.

Aufeinanderfolgende Bilder der Filme sind nur ganz selten nacheinander graphisch aufgenommen worden. Zumeist habe ich absichtlich ganz verschiedene Stellen der beiden Filme nacheinander betrachten lassen. Dazwischen erfolgten auch Wiederholungen der Diagrammaufnahmen schon betrachteter Bildkonstellationen, die stets zu den bereits erwähnten guten Übereinstimmungen führten. Ich gebe wenige Bilder eines der vielen aufgenommenen Diagramme hier wieder (s. Abb. 7).

Offenbar ist an dieser Stelle der Filmaufnahmen die Bildfrequenz zum Fortschreiten der wirklich vorhandenen Longitudinalwelle in annähernd konstanter Beziehung geblieben. Wir können deshalb das Fortschreiten einer Longitudinalwelle direkt als das einer Transversalwelle beobachten. Nach einer Reihe weiterer Bilder, die mit gleicher „Phasendifferenz“ (1 bzw. 2 Bilder Unterschied zwischen rechter und

linker Stereoskopseite) aufgenommen sind, wird die Wellenbewegung im Diagramm nach einem Stillstand für mehrere Bilder rückläufig. Offenbar ist dabei die Bilderfolge gegen das Fortschreiten der Welle zurückgeblieben (oder umgekehrt), so daß sich Stillstand und Rückläufigkeit daraus erklären. Es wiederholt sich dieser Vorgang auf meinen Filmen innerhalb von 50 Bildern des öfteren. Er läßt sich auch bei den S. 314 beschriebenen Querdurchmesseränderungen beobachten.

Wenn auch die auf stereoskopischem Wege erhaltenen Kurven den wirklich vorhandenen *nicht* entsprechen, so können doch aus ihnen wichtige Folgerungen gezogen werden: *Kontraktions- bzw. Expansionswellen durchlaufen die Beggiatoa-Fäden an den Stellen, die darauf hin untersucht wurden.* Aus den geringeren Kurvenausschlägen bei den Spitzenzellen muß zunächst geschlossen werden, daß hier in den Bildern nie so große Querdisparationen zur Beobachtung gelangten wie an Stellen der Fadenmitte. Daraus ergibt sich, daß die Abstandsänderungen der Quersepten an den Fadenenden geringer sind als in der Mitte. Die Zellen der Fadenspitze scheinen somit weniger zur Fortbewegung durch Kontraktionen beizutragen als die mittleren Fadenzellen.

Es sei noch erwähnt, daß die durch Messungen einzelner Zellen nachgewiesenen Gestaltsänderungen sich auch bei der stereoskopischen Beobachtung zweier aufeinander direkt oder mit Pause folgender Filmbilder ergeben. Die Versuchspersonen gaben an, ohne danach besonders gefragt zu sein, daß die als Linien sichtbaren Quersepten auf den verschiedenen Stereoskopbildern ihre Lage im Raum änderten. Sie liefen manchmal vertikal, dann von „links hinten unten“ nach „rechts vorn oben“, dann wieder anders. Durch die stereoskopische Kombination *zweier* Bilder ist aber eine strenge Verfolgung der Gestaltsänderungen nicht möglich. Alle räumlichen Differenzen, die in die Diagramme eingetragen wurden, beziehen sich auf die Mitten der Quersepten.

Was durch Ausmessung der Filmbildehen nicht sicher nachzuweisen ist, kann mit Hilfe der stereoskopischen Betrachtung von zwei zu verschiedenen Zeitpunkten hergestellten Momentaufnahmen geschehen. Es scheint mir diese Methode auch noch für andere Zwecke geeignet zu sein, so z. B. für den Nachweis der wahrscheinlich vorhandenen Kontraktionswellen der Blutkapillaren.

Vielleicht läßt sich auch die Überführung vorhandener Longitudinalwellen in Transversalwellen an lebenden Objekten dadurch erreichen, daß man die von beiden Augen nacheinander mit Hilfe eines besonderen binokularen Mikroskopes aufgenommene Bildeindrücke zu räumlichen Vorstellungen kombiniert.

Ein derartiges Instrument muß auf mechanischem Wege rechtes bzw. linkes Bildfeld abwechselnd freigeben unter Einschaltung von Pausen. Diesbezügliche Versuche sind bereits eingeleitet.

4. Die direkte Beobachtung von Longitudinalwellen bei *Oscillatoria Jenensis*.

a) Zeitrafferaufnahmen.

Wir hatten aus den vorhandenen Membranspannungen (vgl. S. 300) geschlossen, daß bei *Oscillatoria Jenensis* sich insbesondere starke Änderungen der Längsdurchmesser ergeben sollten im Gegensatz zu *Beggiatoa mirabilis*. Diese Folgerung veranlaßte den Verfasser, trotz der Schwierigkeiten, die für eine exakte Wiedergabe der Oscillarien-Quersepten besteht, eine Zeitrafferaufnahme zu versuchen¹⁾. Tatsächlich gelang durch Einstellung während der Aufnahme auf etwa das obere Drittel eine hinreichend scharfe Abbildung der Quersepten. Läßt man den Film mit einer Bildfolge von etwa 12 Bildern pro Sekunde durch den Vorführungsapparat (mit dreiteiliger Blende) laufen, so kann man das Fortschreiten von Longitudinalwellen über den Faden beobachten. Sie bestehen darin, daß die Einzelprotoplasten laufend ihre Zellform ändern. Sie gehen allmählich etwa aus dem bikonkaven Zustande über den planen in den bikonvexen über usw. Vorläufig kann nur als nähere Einzelheit angegeben werden, daß während einer Fadenumdrehung an einer festgehaltenen Stelle des Bildfeldes 15—20 derartige Wellenzüge passieren. Weitere Schlüsse sollen erst Untersuchungen der Filmaufnahme analog denen für *Beggiatoa* ergeben.

b) Beobachtungen am Objekt.

Aus der Zeitrafferaufnahme ergibt sich, daß die Longitudinalwellen den Oscillarienfaden für gewöhnlich sehr langsam durchwandern. Ihre Wanderungsgeschwindigkeit bleibt zudem mit der Fadengeschwindigkeit in konstanter Beziehung. Sie liegt daher wohl unterhalb der Empfindlichkeitsgrenze für das relative Bewegungssehen. Für die Beobachtung des Zustandes einzelner Querwände ist die Verschiebung des Fadens im Mikroskop bei stärkeren Vergrößerungen zu schnell, so daß man deshalb keinen Eindruck von den Durchbiegungen erhält.

Verlangsamt man künstlich durch Einlegen von Oscillarienfäden in Paraffinöl die Bewegung, so läßt sich vielfach die Änderung der Durchbiegung von Quersepten beobachten. Häufig zeigen derartige Fäden keine Achsendrehung, so daß das Auftreten dieser Änderungen sehr deutlich sichtbar wird.

Durch schnelles Einlegen von vorher beweglichen Oscillarienfäden in NaOH lassen sich derartige Membranausbiegungen auf längere Zeit hin fixieren. Es ergeben sich dann Bilder, wie sie ganz schematisch in Abb. 8 angedeutet sind. Durch vollkommen gerade Quersepten in sehr

¹⁾ Die Aufnahmedaten sind mit denen von *Beggiatoa*, S. 307, beschriebenen identisch.

konstanten Abständen scheint der Oscillarienfaden in einzelne Abschnitte geteilt, in deren Mitte eine bikonvexe bzw. bikonkave Zelle liegt. Weil am lebenden Objekt solche Bilder nicht deutlich beobachtet werden können, ist es wahrscheinlich, daß die NaOH, solange sie die Membran noch nicht verquollen hat, die Einzelprotoplasten in verschieden starkem Maße quellen läßt. Da die zunächst noch vorhandene Membran dem seitlichen Ausweichen des Druckes einen starken Widerstand entgegenstellt, kommt es zu den deutlichen Verbiegungen der Quersepten.

Wird in Eau de Javelle die Membran dagegen schnell gelöst, so kann die von dieser alkalischen Lösung ebenfalls bewirkte Quellung seitlich sich auswirken. Es ergeben sich dann Bilder, in denen auf Einzelprotoplasten mit großem Querdurchmesser solche mit kleinerem folgen,



Abb. 8. Schema der Wanddurchbiegungen bei *Oscillatoria Jenensis*.

die wieder in solche mit großem übergehen usw. Also auch hier ein Hinweis auf das Vorhandensein von wellenförmig den Faden durchsetzenden Zustandsänderungen der Zellen!

Erwähnt sei an dieser Stelle noch, daß die mit Eau de Javelle behandelten Fäden durch ganz geringe Deckglasverschiebungen leicht in scheibenförmige Einzelprotoplasten zerfallen, deren Gestalt sehr häufig plan, aber auch napfförmig oder linsenförmig ist.

Von einer Mitteilung weiterer bisher noch nicht genügend oft beobachteter Tatsachen, die ähnliche Erscheinungen betreffen, soll vorläufig noch abgesehen werden. Ebenso wird die eingehende kritische Besprechung der hierher gehörigen Literatur auf die spätere ausführliche Darstellung verschoben, die nach Beendigung der noch im Gange befindlichen Untersuchungen erfolgen soll.

Zusammenfassung.

Mit verschiedenen z. T. neuartigen Methoden ist das bisher schon vermutete Auftreten von Kontraktionswellen an kriechenden *Beggiatoa mirabilis*- und *Oscillatoria Jenensis*-Fäden sichergestellt worden.

Literatur.

Correns, C.: Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 15. 1897. — Hofmann, F. B.: Die Lehre vom Raumsinn. I. und II. Teil. 2. Aufl. Berlin: Julius Springer 1925. — Kolkwitz, R.: Über die

Krümmungen bei Oscillarien. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 14. 1896. — **Krenner, I. A.:** Über die Bewegung der Oscillarien. Arch. f. Protistenkunde 51. 1925. — **Miehe, H.:** Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Jena: Fischer 1926. — **Ruhland, W. und Hoffmann, C.:** Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta, Arch. f. wiss. Botanik 1. 1925. — **Schmid, G.:** Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora N. F. 11. 1918. — Ders.: Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria Jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921. — Ders.: Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria Jenensis*. Ebenda 62. 1923. — **Walter, H.:** Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Untersuchungen an *Bangia fusco-purpurea* und anderen Algen. Ebenda 62. 1923.