

hätte. Beim Zerreißen zerfloss das Protoplasma an den Wundrändern nicht, sondern entstanden unregelmässige, anscheinend ziemlich zähe Lappen und Fetzen, die sich alsbald mit einer hyalinen Rindenschicht umkleideten, sich abrundeten und entweder allmählich in die allgemeine Leibesmasse eingezogen wurden oder sich in Tropfenform abschnürten. Grössere abgerissene Partien setzten selbständig die Bewegungen fort. Zunächst bildeten sich gewöhnlich an ihrer Oberfläche nur dicke, halbkuglige hyaline Fortsätze. Bald stellte sich dann aber die gewöhnliche Art der Bewegung wieder her. So gelang es mir beispielsweise, eine grössere *Pelomyxa* in sieben Stücke zu zertheilen, von denen die fünf grösseren noch nach 24 Stunden wie ganz unverletzte Exemplare umherkrochen. Die zwei kleinsten hatten sich sogleich zu Kugeln von etwa 0,05 mm Durchmesser zusammengezogen und blieben weiterhin unbeweglich liegen.

Ueber die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen.

Von

Th. W. Engelmann.

Unter den Hypothesen, welche man zur Erklärung der so höchst auffälligen gleitenden und kriechenden Ortsbewegungen der Oscillarien und Diatomeen bisher aufgestellt hat, ist ohne Zweifel die von Max Schultze¹⁾ die einzige, welche wirklich gut begründet heissen darf. Nach ihr werden jene Ortsveränderungen hervorgerufen durch Bewegungen kontraktilen Protoplasmas, welches auf der Aussenfläche der festen Zellhüllen hinzieht.

Die Thatsachen, auf welche Schultze seine Hypothese, zunächst für die Diatomeen, stützt, sind hauptsächlich folgende.

1) Max Schultze, Ueber die Bewegung der Diatomeen. Archiv für mikrosk. Anat. I. 1865. S. 376—402. Taf. XXIII.

Diatomeen bewegen sich nur dann vorwärts, wenn sie eine feste Unterlage berühren. Niemals schwimmen sie frei durchs Wasser (wodurch die Vermuthung widerlegt wird, dass Flimmerbewegung oder osmotische Strömungen die Ursache der Bewegungen seien). Sie müssen speciell mit einer der sogenannten Nähte aufliegen, um sich bewegen zu können. Im Allgemeinen erfolgt die Bewegung immer in der Richtung dieser Nähte und zwar ebenso gut vor- wie rückwärts; oft wechselt sie in kurz aufeinanderfolgenden Zeiten, oder steht zeitweise still. Fremde Körper (z. B. dem Wasser beigemischte Farbstoffkörner, Indigo) bleiben, wie C. Th. von Siebold¹⁾ in seinem berühmten Aufsätze über einzellige Pflanzen und Thiere zuerst beschrieb und Schultze bestätigte, leicht an der Oberfläche kleben, wenn sie eine der Nähte berühren, und werden nun längs dieser hin- und herbewegt. Beides hat nicht statt, wenn ein anderer Punkt berührt wurde. Die Verschiebung der anklebenden Körnchen längs der Raphe findet statt, sowohl während die Diatomee kriecht als während sie still liegt. Sie kann an jedem Punkte der Naht beginnen, überall ihre Richtung wechseln, zeitweilig stocken. Liegt die Diatomee still, so gleitet gewöhnlich der anhaftende Körnerklumpen bis ans eine Ende, hält hier kurze Zeit an und setzt seinen Lauf in entgegengesetzter Richtung über den Nabel hinweg fort bis zum anderen Ende, von wo er nach kürzerem oder längerem Aufenthalt wieder zurückgeht u. s. f. — Kriecht die Diatomee mit der Raphe auf dem Objectträger, so werden Körnchen, die auf die obere Naht zu liegen kommen, ergriffen, und gleiten entweder in derselben Richtung in der die Diatomee sich bewegt, nur schneller über die Raphe hin, oder schlagen die entgegengesetzte Richtung ein, oder bleiben auch eine Zeit lang ruhig liegen. Das Volum und nach Schätzung auch das Gewicht der fortbewegten Fremdkörper sind oft viel beträchtlicher als die der Diatomee selbst. Entledigt sich letztere ihrer Last, so wird diese meist noch eine kurze Zeit nachgeschleppt, wenn auch der sichtbare Zusammenhang mit der Kiesel- schale bereits aufgehört hat. Endlich reisst sie wie mit einem Ruck ab. — Auf der Innenfläche der Kiesel- schale befindet sich contractiles Protoplasma, welches die bekannte Körnchenströmung zeigt.

1) C. Th. von Siebold, Ueber einzellige Pflanzen und Thiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1849. S. 284 fig.

Bezüglich der Oscillarien verweist Schultze auf die Beobachtungen von Siebold's, die es sehr wahrscheinlich machen, dass bei diesen Organismen äussere Protoplasmabewegung eine Rolle spiele. — von Siebold's Angaben¹⁾ lauten folgendermassen: „Einen sehr interessanten Anblick gewähren nun die Oscillarien, wenn man ihre drehenden Bewegungen in mit Indigo gefärbtem Wasser beobachtet. Es werden nämlich alle Indigostückchen, welche mit den einzelnen Oscillarien-Fäden in Berührung kommen, in einer ziemlich engen Spirale an den Fäden entlang bis zu ihrem Ende geschoben, mögen die Fäden sich selbst fortbewegen oder ganz still liegen. Ebenso auffallend war es mir, dass zuweilen diese spiralgische schleichende Fortbewegung des Indigos von beiden Enden eines Fadens nach der Mitte hin Statt fand, wo sich dann der Farbstoff in Ballen anhäufte, oder dass diese Bewegung zuweilen in umgekehrter Richtung von der [Mitte eines Fadens nach beiden Enden hin vor sich ging. Es muss ausserdem an den Oscillarien eine reichliche Ausscheidung eines schleimigen Stoffes Statt finden, da die auf einen Haufen zusammengeschobenen Indigopartikelchen längere Zeit aneinander kleben bleiben.“ Schultze²⁾ bestätigt diese Beobachtungen, ausgenommen insofern sie der Mitte des Fadens eine besondere Bedeutung als Wendepunkt zuzuerkennen scheinen (die auch ich nicht anerkennen kann). Er fügt hinzu, dass Indigokörnchen, wenn sie einige Zeit herumgetragen waren, zu einer Art Röhre zusammenklebten, aus welcher die Fäden heraus- und in die sie auch wieder zurückkriechen konnten.

Die Aehnlichkeit des Thatbestandes mit dem bei Diatomeen gefundenen wird noch vermehrt durch die seitdem von Ferdinand Cohn³⁾ festgestellte Thatsache, dass auch die Oscillarien Ortsbewegungen nur dann ausführen können, wenn sie eine feste Unterlage berühren. Cohn sagt: „Vertheilt man die Fäden eines Oscillarienfilzes durch Schütteln in einem Glase mit Wasser, so setzen sie sich sämmtlich am Grunde ab und verflechten sich in kurzer Zeit zu einem hautähnlichen Filz, der den Boden bedeckt. — Hat der Oscillarienfilz den ganzen Boden überdeckt, so spinnt er sich

1) a. a. O. S. 285. Anm.

2) a. a. O. S. 399.

3) F. Cohn, Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen. Arch. f. mikrosk. Anat. III. 1867. S. 48.

aufsteigend auch längs der Seitenwände des Glases, diesen dicht anliegend, in Form eines cylindrischen Sackes weiter, bis er die Oberfläche des Wassers erreicht. Befinden sich im Wasser feste Körper, Steine, Wasserpflanzen etc., so steigt der Oscillarienfilz auch an diesen empor. Dasselbe findet Statt wenn durch Gasblasen kleine Stückechen des Oscillarienfilzes an die Oberfläche des Wassers gehoben werden, auf der sie schwimmen; man sieht bald von der Masse aus die Fäden sich nach allen Richtungen zu einem dünnen Häutchen fortspinnen, wobei sie die Fläche des Wassers als Stützfläche benutzen. Aber niemals findet man Oscillarien frei im Wasser schwimmend, wie dies alle Zoosporen thun, noch begeben sie sich jemals von einem Punkte nach einem anderen, wohin sie nicht durch Contact mit dazwischenliegenden festen Körpern gelangen können. — In der Regel benutzen die Oscillarien ihre eigenen Fäden als Stütze, so dass die eine sich an der anderen vortüberschiebt, oder, wie bei den Spirulinen, zwei Spiralen sich an einander fortschrauben —“. Die von Sieboldschen Beobachtungen bestätigt im Wesentlichen auch Cohn. Wenn ihm nun auch Schultze's Annahme einer durch die Zellschale nach aussen tretenden Protoplasmaschicht für die Diatomeen in der bekannten Struktur der Schale eine wesentliche Stütze zu finden scheint, macht seiner Meinung nach „bei den Oscillarien die Beschaffenheit der anscheinend völlig geschlossenen Zellmembranen, die ja ausserdem oft noch von einer derberen Scheide umhüllt sind¹⁾, eine solche Hypothese keineswegs wahrscheinlich“ (a. a. O. S. 50).

Ebenso wenig wie Max Schultze ist es Cohn, bei Diatomeen so wenig wie bei Oscillarien, trotz ausdrücklich darauf gerichteter Bemühungen mit den besten optischen Hilfsmitteln gelungen, eine Spur des von Schultze vermutheten Protoplasma aussen auf der festen Zellhülle zu entdecken.

Diesen bisher fehlenden Nachweis sollen nun die folgenden Beobachtungen liefern. In der That ist es möglich das von Schultze

1) Beiläufig kann diese letzte Thatsache schwerlich ein Bedenken gegen Schultze's Hypothese abgeben. Denn wo die Fäden noch von einer besonderen Scheide umhüllt sind, bewegen sie sich innerhalb dieser, und zwar langsamer als frei, und mit höchst ungleicher Geschwindigkeit, offenbar wegen des grösseren Reibungswiderstandes. Die Scheiden selbst bleiben ruhig. (S. C. Naegeli, Beiträge z. wiss. Botanik, 2tes Heft. Leipzig 1860. S. 90 u. 91.

nur erschlossene Protoplasma wirklich sichtbar zu machen, und zwar gerade bei Oscillarien.

Bei früheren Gelegenheiten schon hatte ich die von von Siebold, Schultze und Cohn beschriebenen Erscheinungen wiederholt wahrgenommen und mich wie sie vergeblich bemüht Spuren des vermutheten äusseren Bewegungsorganes, speziell einen Schimmer von Protoplasma zu entdecken. Eine besonders grosse, lebhaft bewegliche Oscillarie, die mir im vergangenen Sommer begegnete, veranlasste mich den Gegenstand aufs Neue vorzunehmen. Die Art steht der von Kützing¹⁾ als *Osc. dubia* beschriebenen und abgebildeten Form am Nächsten. Die dicksten Exemplare hatten etwa 0,016 mm Durchmesser bei einer Höhe der Einzelzellen von durchschnittlich etwa 0,003 mm.

Die Schultze'sche Hypothese als richtig vorausgesetzt konnte das Misslingen der bisherigen Bemühungen in zweierlei Umständen seinen Grund haben. Einmal konnte das Protoplasma in zu dünner Schicht vorhanden sein um gesehen zu werden, oder sein Lichtbrechungsvermögen stand dem des Wassers zu nahe. Vielleicht war beides der Fall. Dass die vermuthete Schicht äusserst dünn sein musste, folgte schon daraus, dass fremde Körper nur dann kleben blieben und fortbewegt wurden, wenn sie mit den Zellmembranen in directen Contact zu kommen schienen. Doch meinte ich schon mehrmals zwischen einem fortwandernden Indigokörnchen und der Membran einen freilich kaum messbar dünnen, hellen Zwischenraum gesehen zu haben. Um nun grössere Sicherheit zu bekommen schlug ich zwei Wege ein.

Einmal färbte ich das Wasser mit einer den Bewegungen zunächst unschädlichen Eosinlösung lebhaft roth, in der Hoffnung, dass etwa ein farbloser Saum an der Oberfläche der Oscillarien sich irgendwo zeigen würde. Denn lebendiges Protoplasma nimmt wie andere Farbstoffe so auch Eosin nicht auf. Diese Versuche gaben jedoch kein positives Resultat, wenigstens kein überzeugendes.

Nun probirte ich durch coagulirend wirkende Mittel das

1) Kützing, Tabul. phycolog. I. 1845—49. S. 30. Tab. 42. Fig. VIII. — Beiläufig dürfte eine Revision der Arten dieser Gruppe an der Hand der Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie sehr wünschenswerth sein. Dabei wird sich vermuthlich die Zahl der wirklich mit einigem Recht als selbstständig anzuerkennenden Arten ausserordentlich reduciren.

Protoplasma sichtbar zu machen. Als eins der sichersten und bequemsten dieser Art waren mir aus früheren Versuchen, namentlich an Pflanzenzellen, kräftige Inductionsschläge bekannt. Nach Applikation derselben erscheint z. B. das vorher schwer wahrnehmbare Protoplasma der Zellen von *Vallisneria spiralis* sofort mit einem scharfen, dunkelen, hie und da wohl auch körnigen Contour. Auch bei den Oscillarien nun liess dies Mittel nicht im Stich. Es erschien nämlich sofort nach wenige Secunden anhaltendem Tetanisiren mit kräftigen Induktionsschlägen¹⁾ dicht an der Oberfläche der grösseren Exemplare eine zwar feine, aber sehr scharfe, stellenweis selbst körnige Linie, an welcher aussen hie und da fremde Körnchen, z. B. Indigopartikelchen, anlagen. Sie entfernte sich nirgends weiter als etwa 0,0008 mm von dem seitlichen Contour der Zellmembranen, mit dem sie im Allgemeinen, jedoch keineswegs überall streng parallel verlief und mit dem sie stellenweis verschmolz. Streckenweis fehlte sie, doch war sie öfter über Längen von 0,03—0,05 mm und mehr continuirlich zu verfolgen. Dabei war sie nicht selten an zwei gegenüberliegenden Rändern desselben Fadens gleichzeitig sichtbar.

Aus der gegebenen Beschreibung folgt bereits, dass hier an eine optische Täuschung, etwa durch Interferenzlinien — vor denen man übrigens auf der Hut sein muss —, nicht zu denken war.

Diess zeigte sich auch alsbald darin, dass die beschriebene Linie bei vorsichtigem Zusatz verdünnter Kalilösung sich ein wenig von der Zellmembran abhob, erblasste und danach ganz verschwand. Ebenso verschwand sie allmählich nach Zusatz verdünnter Salzsäure und auch durch zehnpocentige Kochsalzlösung. — Mit Eosin und Pikrocarmin färbte sich die dünne Schicht deutlich, doch nicht so stark wie die Zellkörper. Beim Auswaschen mit Wasser erblasste sie schnell, während die Zellen noch lange gefärbt blieben.

Aehnlich wie durch elektrische Schläge gelang es nun auch durch plötzlichen Zusatz von starker Salpetersäure eine zartbegrenzte hie und da feinkörnige, in Kali lösliche Schicht an vielen Stellen

1) Die Reizung fand statt in der feuchten Kammer (s. oben S. 5. Anm.) mit Platinaelektroden, unter Anwendung eines grösseren Grove'schen Elementes, eines kleinen Schlitteninduktors mit eingelegtem Eisenkern, bei aufgeschobenen Rollen.

der Oberfläche dickerer Oscillarienfäden zum Vorschein zu bringen. Weniger deutliche Resultate lieferte Abtödtung durch Erwärmung auf 60° und darüber¹⁾.

Ich meine, dass nach den mitgetheilten positiven Ergebnissen kein Zweifel sein kann, dass die beobachtete dünne Schicht wirklich Protoplasma war, und somit der bisher noch fehlende directe Beweis für die Richtigkeit der Schultze'schen Erklärung erbracht ist.

Vermuthlich wird es nun auch gelingen, bei anderen, wenigstens grösseren Oscillarien und namentlich auch bei grossen Diatomeen das Protoplasma sichtbar zu machen. Freilich sind bei letzteren die Bedingungen für die Beobachtung infolge der Form der Zellen und der Lage der Nähte vielfach ungünstig. Vielleicht erweisen sich auch die angeblich unbeweglichen, wimperartigen, in Jod sich gelbfärbenden Anhänge, die bei manchen Oscillarien (z. B. *Osc. viridis*, *Phormidium vulgare*) beobachtet sind²⁾, bei näherer Untersuchung noch als Theile des oberflächlichen Protoplasma.

Keineswegs unmöglich scheint mir ferner, dass die Beugungen der Oscillarienfäden, speciell die höchst auffälligen wurmförmigen, zuweilen peristaltischen Bewegungen, welche Cohn³⁾ von *Beggiatoa mirabilis* beschreibt, auf Contractionen, und zwar natürlich partiellen, bez. peristaltisch fortschreitenden Contractionen der äusseren Protoplasmaschicht beruhen. Alle jene Erscheinungen können aus solchen erklärt werden in der Voraussetzung, dass die Kraft der Verkürzung des Protoplasma genüge den elastischen Widerstand der Zellmembranen innerhalb gewisser Grenzen zu überwinden. Diese Voraussetzung ist aber durchaus gerechtfertigt. Denn einmal ist die elastische Kraft der Zellmembranen bei denjenigen Oscillarien, welche auffällige Krümmungen zeigen, sehr gering: die Fäden sind weich, sehr biegsam; speciell schienen die Zellmembranen Cohn

1) Beiläufig erwähne ich, dass schwächere elektrische wie auch mechanische Reizung (Druck, Stoss) auf die Bewegung der Oscillarien und Diatomeen, bezüglich der an ihrer Oberfläche haftenden Partikel, genau so wirkt wie z. B. auf die Strömung in *Vallisneria*, *Chara* u. s. w. Es erfolgt Verzögerung, bez. Stillstand der Bewegung, der um so früher eintritt und um so länger (bis viele Minuten) anhält je stärker die Reizung war. Auch Erscheinungen von Ermüdung sind sehr deutlich.

2) C. Naegeli, Beiträge z. wiss. Bot. II. 1860. S. 91.

3) a. a. O. S. 53.

in dem Falle, in welchem er gleichsam peristaltische Contraktionswellen über die Fäden hinlaufen sah, etwas erweicht¹⁾. Zweitens ist die Kraft, welche bei den Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen entwickelt werden kann, in der That sehr beträchtlich, wie daraus folgt, dass ein Protoplasmafädchen von unmessbar geringem Querschnitt (wie dasselbe z. B. aussen längs der Naht einer Navicula hinzieht) eine, das eigene Gewicht viele tausend Male übertreffende und dabei an specifischem Gewicht das Wasser sehr merklich überragende Masse, leicht und schnell fortbewegen (auch heben) kann. Man vergleiche die leicht auch für die Oscillarien zu bestätigenden, keineswegs übertriebenen Angaben Max Schultze's²⁾.

Durchaus zu trennen von den hier behandelten Erscheinungen sind die, öfter mit denselben zusammengeworfenen, schraubenförmigen Ortsbewegungen der Spirillen und Vibrionen. Diese finden gerade bei frei im Wasser schwimmenden Individuen am schnellsten, ja fast ausschliesslich bei solchen statt. Auch ist ihre absolute Geschwindigkeit häufig sehr viel bedeutender als in irgend einem bekannten Falle die der Protoplasmaabewegung. Ohne Zweifel werden sie, wie auch die der verwandten Bakterien, durch Flimmerhaare bezüglich Geisseln hervorgebracht. Bei einzelnen Formen sind letztere schon gesehen. Zudem ist keine andere Quelle ähnlicher Kraftäusserungen im organischen Reiche bekannt und genügt diese eine vollkommen zur Erklärung aller Thatsachen.

1) a. a. O. S. 53.

2) a. a. O. S. 388.