(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Ueber die Fähigkeit der Zelle, activ ihr specifisches Gewicht zu verändern.

Von

Max Verworn,

Dr. med., Privatdocent a. d. Universität Jena.

Einleitung.

Unter den Vertretern jener märchenhaften Thierwelt, welche die oberen Schichten der Meere bevölkert, ist bekanntlich eine grosse Zahl mit der wunderbaren Fähigkeit begabt, ohne Vermittelung der Locomotionsorgane im Wasser langsam auf und nieder zu schweben. Am weitesten verbreitet ist diese merkwürdige Erscheinung bei den Gruppen der Radiolarien, Ctenophoren und Siphonophoren, aber noch bei manchen anderen pelagischen Thieren dürfte sie sich finden und schliesslich ist sie auch bei einigen Rhizopoden des süssen Wassers beobachtet worden.

Da man sich durch genaue Beobachtung in der That leicht überzeugen kann, dass bei diesem Steigen und Sinken keine Locomotionsorgane im Spiele sind, so könnte man auf die Vermuthung kommen, dass Differenzen im specifischen Gewicht des Meerwassers, die ja überall vorhanden sind, eine äussere Ursache dieser Erscheinung abgeben. Das specifische Gewicht des Meerwassers ändert sich, besonders in offenen Gefässen, schon in kurzer Zeit durch Verdunstung des Wassers. Ich habe öfter Ctenophoren, die einen Tag über in einem offenen Gefäss mit Meerwasser gestanden hatten und auch bei vollkommener Ruhe der Locomotionsorgane an der Oberfläche lagen, in frisch geschöpftes Meerwasser von gleicher Temperatur gebracht. Die Thiere fielen dann stets langsam zu Boden und oft erst im Lauf einer Stunde war die Gewichtsdiffrenz durch Diffusion ausgeglichen. Das entsprechende Resultat ergab der umgekehrte Versuch: Frisch ein-

gefangene Ctenophoren, die in Ruhe am Boden des Gefässes lagen, in abgestandenes Seewasser gebracht, stiegen hier in die Höhe und blieben an der Oberfläche liegen. Durch abstufbare Verdünnung des Meerwassers mit süßem Wasser konnte ich diese Versuche noch exacter gestalten. Jedenfalls werden solche äusseren Ursachen gelegentlich auch im Meere unter natürlichen Bedingungen wirksam sein, z. B. in Strömungen, bei starken Regengüssen etc. Aber man kann in der grössten Mehrzahl der Fälle auch diese äusseren Ursachen ausschliessen. Hält man z. B. die Thiere in langsam fliessendem Wasser oder schützt man die Gefässe vor Verdunstung, so kann man beobachten, dass in demselben Gefäss ein Theil der Thiere bei Ruhe der Locomotionsorgane am Boden, ein anderer Theil dicht unter der Oberfläche liegt und dass sie immer wieder in diese Lage zurückkehren, so oft man sie daraus entfernt. Erst wenn man die Thiere lange Zeit, mehrere Tage lang in Gefässen gehalten hat, liegen bei Ruhe stets alle Thiere am Boden und können sich nur activ durch Thätigkeit ihrer Locomotionsorgane erheben. Dagegen gleichen sich die Gewichts differenzen, welche bei Einbringen der Thiere in Wasser von anderem specifischem Gewicht vorhanden sind, nach meinen Erfahrungen immer schon in der kurzen Zeit von höchstens 2 Stunden vollkommen aus. Zahlreiche ähnliche Beobachtungen zeigen deutlich, dass in den meisten Fällen nicht die Verschiedenheit des specifischen Gewichts des Wassers der Grund für das Steigen und Sinken der Thiere sein kann.

Kann man einerseits die Thätigkeit der Locomotionsorgane und andererseits äussere Ursachen für das Zustandekommen des Steigens und Sinkens ausschliessen, so bleibt nur noch die Möglichkeit, dass diese Erscheinung bedingt ist durch active Veränderung des specifischen Gewichts der Thiere.

Wie kann ein Thier sein specifisches Gewicht activ verändern? Stellt man sich in einem Medium schwimmend einen lebendigen Organismus vor, der das gleiche specifische Gewicht hat wie das ihn umgebende Medium, so giebt es offenbar nur zwei Möglichkeiten, wie dieser Organismus sein specifisches Gewicht verändern kann, nämlich entweder, indem er in seinem Stoffwechsel

Stoffe producirt, die specifisch schwerer oder specifisch leichter sind wie das Medium oder indem er aus dem Medium schwerere oder leichtere Stoffe in sich aufnimmt und anhäuft. Beide Fälle sind in der Natur verwirklicht.

Betrachten wir zunächst den ersten Fall. Das Protoplasma ist in der Regel specifisch etwas schwerer als Wasser. Es würden also hier nur die Fälle in Betracht kommen, wo im Stoffwechsel Stoffe producirt werden, die leichter sind als Wasser, die das specifische Gewicht des Organismus vermindern. Viele Stoffe, welche normaler Weise im Protoplasma der Zelle producirt werden, sind bekanntlich leichter als Wasser, vor allem die Fette und Gase. Producirt also ein Organismus, der im Wasser am Boden liegt, viel Fett, so kann leicht sein specifisches Gewicht so vermindert werden, dass der Körper leichter wird wie Wasser und allmählich im Wasser in die Höhe steigt. Ob derartige Fälle bei der Locomotion der Organismen verwirklicht sind, ist meines Wissens nicht bekannt, aber sehr wohl möglich. Bei nicht im Wasser lebenden Organismen kann durch Fettbildung, durch Fettmetamorphose der Gewebe eine oft bedeutende Verringerung des specifischen Gewichts eintreten, wie z. B. beim Menschen mit der Entwicklung eines starken Panniculus adiposus oder unter pathologischen Verhältnissen in der Leber bei Phosphorvergiftung.

Bekannt dagegen ist bereits seit langer Zeit die Bedeutung der Gasentwicklung für die Locomotion gewisser Organismen. Es giebt im Süßwasser kleine Rhizopodenformen, welche mit einer zierlichen, oft aus Sandkörnchen zusammengesetzten Schale bedeckt sind, aus deren Oeffnung der formwechselnde Protoplasma-körper seine Pseudopodien herausstreckt. Solche Formen, wie *Arcella* und *Diffugia* leben am Grunde der Gewässer und kriechen zwischen allerlei Schlamm und Detritus mit ihren Pseudopodien umher. Isolirt man sie mit einem Capillarrohr aus dem Bodensatz und setzt sie in klares Wasser, so fallen sie zu Boden, sind also schwerer wie Wasser. Diese Organismen, die sich unter normalen Umständen stets am Boden aufhalten, können in gewissen Fällen in die Höhe steigen. Untersucht man solche an der Oberfläche schwimmende Individuen unter dem Mikroskop, so bemerkt man, dass sie eine oder mehrere Gasblasen in ihrem Protoplasma enthalten. Untergetaucht kehren sie immer wieder an die Oberfläche des Wassers zurück, sie sind jetzt also leichter

als Wasser. Diese Gasentwicklung bei den Rhizopoden ist nicht selten zu beobachten und ist auch bereits mehrfach beschrieben worden, besonders eingehend von Engelmann¹⁾ bei *Arcella vulgaris*. Das Gas, welches im Körper entwickelt wird, ist wahrscheinlich Kohlensäure, doch liegen genauere Untersuchungen darüber nicht vor. Engelmann giebt an, dass die Gasblasen vom Protoplasma wieder resorbirt werden können. Ich habe bei *Diffugia* noch einen anderen Modus kennen gelernt, wie die Gasblasen entfernt werden, nämlich durch einfachen Austritt aus dem Protoplasma und der Schalenöffnung. In jedem Falle aber sinken die Protisten nach dem Verschwinden der Gasblasen wieder zu Boden.

Dieses active Steigen durch Gasentwicklung und das spätere Niedersinken nach dem Verschwinden der Gasblasen kann von grosser biologischer Bedeutung für die Protisten werden, worauf der folgende Fall, den ich im Jahre 1886 in Berlin beobachtete, hinweist. In einem grösseren Gefäss befanden sich eine ungeheure Menge von *Diffugia lobostoma*, die alle im Schlamm am Boden ihr Dasein führten. An der Oberfläche des Gefässes zeigte sich kein einziges Individuum. Als das Gefäss einige Zeit gestanden hatte, begann das Wasser etwas zu riechen, da am Boden Fäulnissprocesse auftraten. Zu dieser Zeit begannen die *Diffugien* sämmtlich Gasblasen zu entwickeln und an die Oberfläche zu steigen, wo sie in dichten Schaaren, jede mit einer oder mehreren Gasblasen versehen, frei schwebten. Schliesslich aber starben die *Diffugien* nach und nach in dem Gefäss ganz aus, während das Wasser weiter faulte. Wie ich noch bemerken will, habe ich die Gasentwicklung auch bei *Arcella* immer epidemisch in einer Cultur auftreten sehen, niemals sporadisch. Hiernach liegt es nahe anzunehmen, dass durch die eingetretenen Fäulnissprocesse der Stoffwechsel in den *Diffugien* in gewisser Weise gestört wurde und dass die Gasblasenentwicklung auf diesen Grund zurückzuführen ist. Das ist wichtig, denn tritt in einem Gewässer an irgend einer Stelle des Grundes, wo *Diffugien* leben, eine Störung in den Lebensbedingungen der Protisten ein und entwickeln sich in Folge dessen Gasblasen in ihrem Protoplasma, so verlassen

1) Th. W. Engelmann: „Beiträge zur Physiologie des Protoplasma.“ In Pflügers Arch. Bd. 2. 1869.

sie dadurch den gefährlichen Ort, erheben sich an die Oberfläche und werden nun von Wind und Wellen an eine andere Stelle verschleppt, wo sie nach dem Austritt der Gasblasen zu Boden sinken und günstigere Lebensbedingungen finden.

Ausser den Süsswasser-Rhizopoden haben noch die wunder-vollen meerbewohnenden Siphonophoren die Fähigkeit durch Production und Abgabe von Gasblasen im Meere activ zu steigen und zu sinken. Die Siphonophoren besitzen zu diesem Zweck eine bestimmt localisirte Luftkammer, doch sind die Einzelheiten der Gasproduction und Gasabgabe sowie der damit verbundenen Locomotion noch nicht eingehender untersucht worden.

Soviel über die Veränderung des specifischen Gewichts durch Production gewisser Stoffe im Stoffwechsel. Bisher nicht bekannt war die zweite Art der Veränderung des specifischen Gewichts, die, welche durch Aufnahme specifisch schwererer oder leichterer Stoffe aus dem Medium her bedingt ist. Gerade diese Art aber ist bei den pelagischen Seethieren, besonders bei den Radiolarien und Ctenophoren sehr verbreitet.

Unter den Zoologen und Physiologen ist die Frage, wie die Ortsveränderungen dieser Thiere zu Stande kommen, wenn die Locomotionsorgane in vollkommener Ruhe sind, bereits mehrfach erörtert worden und es sind zum Theil recht abenteuerliche Anschauungen darüber aufgetaucht. So stellte sich z. B. Eimer¹⁾ vor, dass der von Wasser befreite Körper der Ctenophoren leichter sein müsste wie Wasser und wie ein trockener Schwamm an der Oberfläche des Wassers schwimmen würde. Schon Krukenberg²⁾ hat dem gegenüber geltend gemacht, dass dies nur unter der Voraussetzung richtig wäre, wenn statt des Wassers Luft die Gewebe des Ctenophorenkörpers erfüllte. In diesem Ctenophorenkörper würde nun, so stellt sich Eimer weiter vor, Wasser durch Adsorption verdichtet, indem die feinen Ge-

1) G. Th. Eimer, „Versuche über künstliche Theilbarkeit von *Beuversia ovatus*. Angestellt zum Zweck der Controlle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres.“ In Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XVII, 1880.

2) C. Fr. W. Krukenberg, „Bemerkungen zu der Eimer'schen Ansicht über den Ortswechsel der Rippenquallen.“ In Vergl.-physiologische Studien. Abth. III, 1880.

webslücken und Spalten wie capillare Räume wirkten. Durch diese Verdichtung des Wassers würde der Körper schwerer wie Wasser und sänke im Wasser unter. Welche physikalische Ungeheuerlichkeit dieser Auffassung zu Grunde liegt, wird jedem klar werden, wenn er sich an die überaus geringe Compressibilität des Wassers erinnert. Bekanntlich bedarf es eines Drucks von mehr als 200 Atmosphären, um Wasser auch nur um den hundertsten Theil seines Volumens zu verdichten! Dass man nach einem annähernd so grossen Druck in den weichen Geweben des Ctenophorenkörpers wohl vergeblich suchen dürfte, wird niemand ernstlich in Erwägung ziehen. Krukenberg, der bereits diese Momente bei der Kritik von Eimer's Vorstellung hervorhebt, glaubt nun, dass die Ctenophoren in derselben Weise wie die Rhizopoden des Süsswassers durch Production von Gasblasen im Meere in die Höhe steigen. Indessen ist es leicht, sich davon zu überzeugen, dass auch bei den Thieren, die ruhig an der Oberfläche des Wassers schweben, keine Spur von Gasblasen im Gewebe zu finden ist, so dass auch die Krukenberg'sche Vermuthung nicht zutreffend ist.

Als ich mich im Jahre 1890 längere Zeit zum Zwecke physiologischer Studien am Mittelmeer aufhielt, bin ich der Frage wie dieses Steigen und Sinken der pelagischen Thiere zu Stande kommt, experimentell näher getreten. Da die Veränderung des specifischen Gewichts eines Thieres eine Lebenserscheinung ist, so wird das Problem dort liegen, wo die Lebensprozesse im Gewebe sich abspielen, d. h. in der Zelle. Wie alle physiologischen Probleme wird also auch dieses in letzter Instanz cellular zu behandeln sein und sich auf die Frage zuspitzen: wie verändert die Ctenophoren- oder Radiolarienzelle activ ihr specifisches Gewicht? Die Radiolarien als einzellige, freilebende Organismen werden für diese cellularphysiologischen Untersuchungen die geeignetsten Objekte sein.

Versuche.

Thalassicolla nucleata ist ein erbsengrosses Radiolar, das bei oberflächlicher Betrachtung grosse Aehnlichkeit mit einem Froschei hat. Der kugelförmige Körper repräsentirt eine Zelle mit einem einzigen Zellkern und besteht aus einer Anzahl concentrischer

Schichten (Fig. 1). Im Mittelpunkt liegt die Centralkapsel (3), welche das grobkörnige intrakapsuläre Endoplasma mit seinem Zellkern umschliesst. Aussen ist die Centralkapsel umgeben von einer dünnen Lage soliden Protoplasmas, das eine grosse Masse schwarzblauer Pigmentkörnchen enthält, so dass die Centralkapsel als schwarze Kugel innerhalb des sonst ziemlich durchsichtigen Körpers erscheint. Die solide Protoplasma-lage geht nach der Peripherie in eine sehr stark vacuolisirte Schicht von beträchtlicher Breite über (2), deren Vacuolen ziemlich gross und von sehr dünnen Protoplasma-wänden umschlossen sind, so dass die Vacuolenschicht ein schaumiges Aussehen besitzt. Die Vacuolenschicht ist nach aussen von einer dicken Gallertschicht (1) umgeben, durch welche die radiär vom Mittelpunkt ausstrahlenden Pseudopodien als direkte Fortsetzung des Vacuolenwandprotoplasmas frei ins Medium

Fig. 1. *Thalassicolla nucleata*:

1. Gallertschicht. 2. Vacuolenschicht. 3. Centralkapsel mit Zellkern. Die Linien geben die Schnittrichtung bei den Operationen an.

hinausragen. Wegen der beträchtlichen Grösse des einzelligen Körpers und wegen der grossen Resistenzfähigkeit ist *Thalassicola nucleata* für vivisectorische cellularphysiologische Untersuchungen eins der günstigsten Objecte, das man sich wünschen kann.

Unter normalen Lebensbedingungen, wenn die *Thalassicolle* ungestört in unbewegtem Wasser sind, schweben alle ausgewachsenen Individuen an der Oberfläche des Wassers und ein spontanes Sinken habe ich nie bemerkt, ausser wenn sich an einem Individuum einmal ein Nahrungsorganismus gefangen hatte, der es durch seine Schwere zu Boden zog. Werden die Protisten dagegen stark gereizt, etwa durch lange andauerndes heftiges Schütteln, oder durch chemische Reize, so sinken sie allmählich zu Boden, eine Erscheinung, die man noch besser bei der bedeutend weicheeren *Thalassicola pelagica* beobachten kann.

Für die Beantwortung der Frage: wie kann die Radiolarienzelle ihr specifisches Gewicht activ verändern, war es daher zunächst nothwendig festzustellen, welche Elemente der *Thalassicolle*nzelle im ungereizten Zustande specifisch leichter sind wie das umgebende Meerwasser. Diese Frage konnte ich sehr leicht durch operative Versuche entscheiden, indem ich von jeder der einzelnen Schichten systematisch Stücke mit einem feinen Instrument abtrug und prüfte, ob sie im Meerwasser untersanken oder an der Oberfläche schweben blieben.

Die Centralkapsel aus dem Körper herauszunehmen ist nicht schwer. Man sticht mit einer schmalen Lanzette den Gallertkörper an und übt dann einen mässigen Druck auf denselben aus, dann tritt, von Pigment befreit, die gelbe Centralkapsel unverletzt durch den Stichkanal nach aussen. Lässt man die so isolirte Centralkapsel in ein Gefäss mit Meerwasser fallen, so sinkt sie darin schnell zu Boden und bleibt hier dauernd liegen. Die Centralkapsel ist also schwerer als Meerwasser. Durch eine ähnliche Operation kann man auch den Inhalt aus der Centralkapsel austreten lassen und findet dann, dass auch die einzelnen Bestandtheile des Inhalts, das intrakapsuläre Protoplasma und der bläschenförmige Zellkern sämmtlich schwerer sind wie Meerwasser. Der von der Centralkapsel befreite *Thalassicolle*nkörper schwimmt nach wie vor der Operation an der Oberfläche des Wassers und kehrt, wenn man ihn untertaucht, immer wieder da-

hin zurück. Schnitt ich darauf von der kapsellosen Kugel mit einem feinen Schnitt ($a-a'$) ein Stück der Gallertschicht (rechts von der Linie $a-a'$) ab, ohne daranhängende Vacuolen, so sank auch dieses zu Boden und blieb hier liegen, bis es zerfiel. Schnitt ich dagegen (durch den Schnitt $b-b'$) ein Stück Gallertsubstanz mit einem grösseren Theil der daranhängenden Vacuolenschicht ab (links von $b-b'$), so blieb diese Masse an der Oberfläche schweben. War die anhängende Vacuolenmasse nur klein im Verhältniss zur abgeschnittenen Gallertmasse, so sank das Stück zu Boden, aber bedeutend langsamer als nur ein Stück Gallertsubstanz allein. Schliesslich schälte ich von einer *Thalassicola* die Gallertschicht ($c-c'$) ab, und schnitt darauf von der darunterliegenden Vacuolenschicht ein Stück (zwischen $b-b'$ und $c-c'$) ab, so dass es nur Vacuolen und nichts von den übrigen Schichten enthielt. Diese Stücke blieben stets an der Oberfläche schweben und kehrten, wenn ich sie untertauchte, sehr schnell wieder an die Oberfläche zurück. Damit war also klar bewiesen, dass die Vacuolenschicht das Element repräsentirt, welches specifisch leichter ist als Meerwasser. Die beste Bestätigung hierfür liegt in folgender Beobachtung. Wenn man eine *Thalassicola* der Centralkapsel beraubt hat, geht sie langsam zu Grunde, indem die Gallertschicht allmählich schleimig zerfliesst und die Vacuolen zerplatzen. Ist der grösste Theil der Vacuolen zerplatzt, so sinkt das Stück zu Boden. Wenn man es nun in einem Uhrschälchen mit viel Wasser unter dem Mikroskop beobachtet und gelegentlich einmal stark schüttelt, so lösen sich häufig einzelne isolirte Vacuolen mit ringsherum geschlossener Wand von dem am Boden liegenden Stücke los und steigen dann an die Oberfläche, wo sie meist nach kurzer Zeit zerfallen, indem die vorher glatte Protoplasmawand runzelig wird, auseinander geht und dem Meerwasser den Eintritt gestattet. Die Reste der zerfallenen Protoplasmawandschicht sinken dann wieder zu Boden. Diese Beobachtung zeigt nicht nur, dass jede Vacuole specifisch leichter ist als Meerwasser, sondern sie beweist auch, dass das specifisch leichtere Element der Vacuoleninhalt ist, während die Protoplasmawand der Vacuole schwerer ist als Meerwasser.

Nachdem so festgestellt war, dass die Vacuolen diejenigen Elemente sind, welche den Radiolarienkörper an der Oberfläche des Wassers schwebend erhalten, musste die weitere Frage entschieden werden, welches das Verhalten der Vacuolen

ist, das die Erhöhung des specifischen Gewichts der Zelle und damit das Sinken bedingt. Wie schon bemerkt, sinken die *Thalassicollen* nur unter, wenn sie andauernd stark gereizt werden, wie dies z. B. bei Stürmen auf dem Meere geschieht, nach denen oft tagelang keine Radiolarien oder überhaupt pelagische Thiere an der Oberfläche des Wassers zu finden sind. Was geschieht bei der Reizung der *Thalassicolla* mit den Vacuolen? Die Wirkung aller Reize bei den Rhizopoden ist stets dieselbe: Das Protoplasma strömt von der Peripherie nach dem Centrum hin. Beobachtet man diese Erscheinung bei *Thalassicolla nucleata* oder noch besser bei *Th. pelagica*, so kann man die einzelnen Folgen dieses centripetalen Rückfließens des Protoplasmas nach einander feststellen. Zunächst verkürzen sich die Pseudopodien und ziehen sich allmählich ganz ein, indem das Protoplasma sich in die Vacuolenschicht zurückzieht. Dauert die Reizung noch länger, so zieht es sich auch von hier immer mehr nach der Umgebung der Centralkapsel zurück, wo es sich zu einer soliden Schicht ansammelt. Die Folge dieses Rückzuges aus der Vacuolenschicht ist, dass von der Peripherie her die Protoplasma-wände der Vacuolen immer dünner und dünner werden, so dass die Vacuolen schliesslich platzen. Dieses Vacuolenplatzen greift bei andauernder Reizung von der Peripherie her immer mehr nach der Centralkapsel hin um sich, je weiter das Protoplasma sich centripetal zurückzieht, bis schliesslich nur noch ein kleiner Rest unzerfallener Vacuolen übrig ist. Dann beginnt die *Thalassicollenzelle* allmählich zu sinken, um so schneller, je geringer die Zahl der noch vorhandenen Vacuolen wird. Hier liegt also der Grund für das Sinken klar auf der Hand. Je mehr die Vacuolen, welche das specifisch leichteste Element des Zellkörpers, gewissermassen seine hydrostatischen Apparate sind, zerplatzen, um so schwerer wird der Körper, bis er schliesslich zu Boden sinkt.

Ist die *Thalassicollenzelle* in Folge des Zerplatzens ihrer Vacuolen in die Tiefe gesunken, so ist es nach den im Vorstehenden festgestellten Thatsachen klar, dass sie nur wieder in die Höhe steigen kann durch Regeneration ihrer Vacuolenschicht, die ja dasjenige Element des Körpers repräsentirt, welches specifisch leichter als das umgebende Meerwasser ist.

Da die Entstehungsweise der Vacuolen für die Frage, wie es kommt, dass der Vacuoleninhalt specifisch leichter ist als das umgebende Meerwasser, von Wichtigkeit sein musste, so suchte ich die Neubildung der Vacuolen genau zu verfolgen. Zu diesem Zweck isolirte ich auf die oben angegebene Weise Centralkapseln aus dem Körper. Diese Centralkapseln haben die Fähigkeit, sich in wenigen Tagen zu vollkommenen *Thalassicollen* mit Pseudopodien, Gallertschicht und Vacuolen zu regeneriren, eine Erscheinung, die nichts auffallendes hat, wenn man berücksichtigt, dass der Inhalt der Centralkapsel den Werth einer vollständigen Zelle besitzt, dass er aus Protoplasma und Zellkern besteht. Ueberlässt man die isolirten Centralkapseln in einem Schälchen mit frischem Meerwasser sich selbst, so bemerkt man, dass bereits ganz kurze Zeit, häufig nur wenige Minuten nach der Isolation ringsherum an der ganzen Oberfläche feine Spitzchen hervortreten, die vorne Knöpfchen bekommen und sich immer mehr verlängern, bis sie sich zu einem dichten, radiär um den Körper angeordneten Kranz von Pseudopodienfäden ausgezogen haben. Diese Pseudopodien scheiden, wenn sie eine gewisse Länge erreicht haben, jedes an der ganzen Länge seiner Oberfläche, ein feines, schleimiges Secret aus, eine Erscheinung, die besonders nach Reizung durch Erschütterung sehr deutlich zu beobachten ist. Die Schleimhüllen der einzelnen Pseudopodien verkleben untereinander und schliesslich ist die Oberfläche der Centralkapsel von einer zusammenhängenden Schleimschicht überzogen, durch welche die Pseudopodien radiär hindurch frei ins Medium hinausragen. Nachdem die Schleimschicht eine gewisse Dicke erreicht hat, bemerkt man in ihr zwischen den Pseudopodiensträngen äusserst kleine, blasse Wassertröpfchen hier und dort vereinzelt auftreten. Diese Wassertröpfchen vergrössern sich durch Aufnahme von mehr Wasser aus dem Medium her, verschmelzen untereinander und werden immer deutlicher, indem sie ringsherum von dem auseinander gedrängten Protoplasma der dicht stehenden Pseudopodien umhüllt erscheinen. Das Protoplasma der Pseudopodien liefert bald eine ringsherum geschlossene Wand für diese primitiven kleinen Vacuolen. Die so von einer Protoplasma wand umgebenen Flüssigkeitsvacuolen fahren immer weiter fort, sich durch Wasseraufnahme vom Medium her zu vergrössern, bis sie oft schon nach einem halben Tage zu Vacuo-

len von normaler Grösse herangewachsen sind. Durch Fortschreiten des eben beschriebenen Processes vermehrt sich die Zahl der Vacuolen nach und nach und die Vacuolenschicht nimmt immer mehr an Mächtigkeit zu. Hebt man dann die *Thalassicolla* im Wasser an die Oberfläche und lässt sie los, so bemerkt man, dass sie jetzt schon bedeutend langsamer im Wasser wieder untersinkt als die frisch isolirten Centralkapseln, die noch keine Vacuolenschicht regenerirt haben, und nach mehreren Tagen kann die Vacuolenschicht bereits einen solchen Umfang angenommen haben, dass die *Thalassicollellenzelle* langsam sich vom Boden des Gefässes zu erheben und im Wasser in die Höhe zu steigen beginnt, bis sie dauernd an der Oberfläche verhardt.

Die vorstehenden Versuche zeigen, dass die Vacuolenschicht der hydrostatische Apparat der Radiolarienzelle ist. Die Vacuolenflüssigkeit ist derjenige Theil der Zelle, welcher specifisch leichter als das Meerwasser ist und die Zelle daher an der Oberfläche schwebend erhält. Durch andauernde Reizung zerplatzen die Protoplasma wände der Vacuolen, die Flüssigkeit tritt heraus und bei einer genügenden Verminderung der Zahl der Vacuolen wird die Zelle schwerer wie Meerwasser und fängt an zu sinken. Durch Regeneration der Vacuolen dagegen steigt die Zelle wieder in die Höhe.

Es fragte sich nun, ob sich auch bei den Ctenophoren Anhaltspunkte dafür finden lassen, dass das Steigen und Sinken, soweit es nicht durch active Bewegung der Locomotionsorgane bedingt ist, auf ähnlichen Verhältnissen beruht.

Es ist bekannt, dass der Körper der Ctenophoren mehr als 96 % Wasser enthält, dass also die Menge der festen Substanz gegenüber dem Wasser verschwindend gering ist, ein Umstand, der schon geeignet ist, ein sehr niedriges specifisches Gewicht zu bewirken. Betrachtet man den Körper der Ctenophoren histologisch, so findet man, dass die Zellen fast aller Gewebe stark vacuolisirt sind und dass der Protoplasma körper manchmal wie bei Pflanzenzellen nur dünne Protoplasmastränge und Protoplasma wände durch die Vacuolenflüssigkeit sendet. Durch einen Blick auf die ausge-

zeichneten Abbildungen Chuns¹⁾ in seiner Monographie der Ctenophoren kann man sich jederzeit von dieser Thatsache überzeugen. Nun können die Ctenophoren bei ihrer Entwicklung die Vacuolenflüssigkeit nur aus dem umgebenden Meerwasser beziehen, denn die Eizellen und die ersten Entwicklungsstadien der Ctenophoren repräsentiren noch ziemlich solide Protoplasmamassen. Es liegt also hier ein analoges Verhältniss vor wie bei den Radiolarien.

Auch für das Sinken finden sich Analogieen. Es ist eine eigenthümliche Erscheinung, dass alle pelagischen Thiere, die man in der Gefangenschaft hält, ganz enorm an Volumen abnehmen, ohne dabei ihre Form oder ihre Lebensthätigkeiten zu verändern. Eine *Beroë Forskalii*, die ich in einem grossen Wasserbassin hielt, war kurz nach dem Einfangen 2 cm gross; nach 10 Tagen betrug ihre Länge nur noch 6 mm, sie war also nahezu auf den 4. Theil ihrer Grösse zusammengeschrumpft, ohne dabei die geringste Störung in ihrem sonstigen Verhalten zu zeigen. Ich fand nun, dass alle diese Thiere, welche geschrumpft waren, selbst wenn sie vorher specifisch leichter waren als das Meerwasser, zu Boden sanken oder am Boden lagen, sobald sie ihre Locomotionsorgane nicht benutzten, dass sie also mit dem Schrumpfen specifisch schwerer geworden waren als das Meerwasser. Da das Schrumpfen wesentlich nur auf einer Verminderung des Volumens der Vacuolenflüssigkeit beruht, so liegt es nahe, dass auch hier die Vacuolenflüssigkeit dasjenige Element ist, das specifisch leichter ist als Meerwasser und durch dessen Volumenverminderung oder -Vermehrung das Sinken oder Steigen bedingt ist. Auch absterbende Ctenophoren, bei deren Gewebezellen die Vacuolenwände einen Austausch der inneren Flüssigkeit mit dem umgebenden Meerwasser gestatten, sind immer specifisch schwerer wie Meerwasser und sinken darin zu Boden.

Wahrscheinlich werden sich ähnliche Verhältnisse noch bei vielen anderen pelagischen Thieren finden, für die ja alle ein niedriges specifisches Gewicht von grosser biologischer Bedeutung ist und deren Gewebezellen ebenfalls einen stark vacuolisirten Charakter haben.

1) Chun, „Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte.“ Leipzig 1880.

Der Mechanismus des Steigens und Sinkens.

Nach den oben beschriebenen Versuchen fehlt in dem Gesamtbild des Mechanismus, welcher das Steigen und Sinken der pelagischen Thiere vermittelt, noch ein Moment. Die Versuche zeigen, dass mit der Entwicklung und Vergrößerung der Vacuolen das specifische Gewicht der Zelle sich vermindert, dass die Vacuolenflüssigkeit also specifisch leichter wird als das Meerwasser. Die Frage, die noch zu beantworten übrig bleibt, ist daher die: Wie kommt es, dass die Vacuolenflüssigkeit specifisch leichter ist als das umgebende Meerwasser aus dem sie stammt? Um diese Frage zu entscheiden sind keine neuen Versuche mehr nöthig. es bedarf nur der Erinnerung an eine längst allgemein bekannte und besonders von den Pflanzenphysiologen eingehend studirte Thatsache.

Jedem Histologen, der lebendige Objecte unter dem Mikroskop untersucht hat, ist die Erscheinung entgegengetreten, dass die lebendige Zelle, solange ihre Lebensvorgänge noch ungestört fortbestehen, Farbstoffe, die sich in Lösung befinden, in der Regel nicht in ihr Inneres aufnimmt. Setzt man z. B. zu einem Wassertropfen, in dem sich einzellige Organismen, etwa Amöben oder Infusorien befinden, oder auch zu einem Stück überlebenden Gewebes von einem höheren Thier eine jener Farbstofflösungen, die für Kernfärbungen benutzt werden, so sieht man, dass selbst im Verlauf längerer Zeit eine Färbung der Zellen nicht eintritt und dass die Zellen, sofern die in der Farbstofflösung enthaltene Säure oder der Alkohol sie nicht zum Absterben bringt, weiter leben, ohne den Farbstoff in sich aufzunehmen. In der dunkelrothen Lösung eines Karminfarbstoffes sieht man unter geeigneten Bedingungen die Zellen noch stundenlang die blassgraue Farbe ihres Protoplasmas erhalten. Erst in dem Maasse, wie die Zelle von der Peripherie her abstirbt, beginnt sich auch das Protoplasma mit dem Farbstoff zu imbibiren. Der Histologe rechnet täglich mehr oder weniger bewusst mit dieser Thatsache, denn er tödtet stets vor der Färbung die Objecte erst ab. Die lebendige Substanz der Zelle lässt also, solange ihre Lebensvorgänge ungestört sind, den Farbstoff nicht in sich eindringen.

Das gleiche Verhalten zeigt sich Zucker- und Salzlösungen gegenüber, eine Erscheinung, die von pflanzenphysiologischer Seite

bis in die feinsten Einzelheiten genau untersucht worden ist. Bekanntlich wird die Cellulosekapsel einer lebendigen Pflanzenzelle an ihrer Innenfläche von einer feinen, äussert zarten, zusammenhängenden Protoplasmahaut, dem sog. Primordialschlauch überzogen. Der Primordialschlauch stellt einen Sack vor, der den Zellsaft umhüllt, durch den er nach den verschiedensten Richtungen Protoplasmastränge entsendet. Wird eine Pflanzenzelle in eine schwache Zucker- oder Salzlösung gelegt, von einer Concentration, welche der lebendigen Substanz nicht schädlich ist, so tritt eine „Plasmolyse“ ein, d. h. der Primordialschlauch, hebt sich von der Cellulosewand, der er vorher dicht anlag, ab und zieht sich auf eine geringere Oberfläche zusammen. Das beruht darauf, dass die im Medium gelösten Zucker- oder Salzmoleküle nicht durch den Primordialschlauch in den Zellsaft hinein diffundiren können. In Folge dessen entziehen sie dem Zellsaft eine gewisse Menge Flüssigkeit, der Zellsaft nimmt an Volumen ab und der Turgor der Zelle sinkt bis zu dem Punkte, wo die Turgorkraft der wasseranziehenden Kraft der Zucker- oder Salzmoleküle wieder das Gleichgewicht hält. De Vries¹⁾ hat diese plasmolytische Methode benutzt, um in genialer Weise die Grösse der Turgorkraft, d. h. der Kraft, mit welcher das Wasser von der lebendigen Zelle festgehalten wird, zu bestimmen. De Vries fand ferner, dass bei langsamem Absterben der Zelle das Protoplasma zuerst für leicht diffusible, später auch für schwer diffusible Stoffe durchgängig wird. Dabei nimmt die Zelle, wenn sie vorher plasmolytisch war, wieder mehr Wasser auf, ihre Vacuolen werden grösser und der Primordialschlauch dehnt sich wieder aus. Das Protoplasma ist also impermeabel für die betreffenden Stoffe, solange es in ungestört lebendigem Zustande ist.

In dieser allgemein bekannten Impermeabilität des lebendigen Protoplasmas für gewisse in Lösung befindliche Stoffe liegt nun, wie leicht einzusehen ist, auch die Ursache für das geringere specifische Gewicht der Vacuolen bei den pelagischen Seethieren. Wenn

1) De Vries, „Eine Methodè zur Analyse der Turgorkraft.“ In Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. XIV. 1884. — „Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen.“ In Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. XVI. 1885.

man die Art und Weise der Bildung und des Wachsthum's der Vacuolen ins Auge fasst, so hat man hier dieselben Verhältnisse wie bei der Pflanzenzelle. Die Vacuolen der Radiolarien treten als kleine mikroskopische Bläschen auf, die von einer Protoplasma-wand umgeben sind. Sie wachsen, indem sie vom Medium her Wasser in sich aufnehmen. Dabei muss das Wasser die protoplasmatische Vacuolenwand passiren. Ist aber das lebendige Protoplasma für Salze undurchgängig, so können die in dem Meerwasser enthaltenen Salze nicht mit hindurchtreten. Es gelangt also eine salzfreiere Flüssigkeit in die Vacuolen, die natürlich specifisch leichter sein muss als das salzhaltige Meerwasser. Wieviel diese Differenzen im specifischen Gewicht des Meer- und des Süßwassers ausmachen, weiss jeder, der im Meer und in Landseen öfters gebadet hat. Im Landsee ist der menschliche Körper viel schwerer als im Meer, und es bedarf im Meer kaum irgend welcher Anstrengungen, um sich an der Oberfläche zu erhalten. So wird es verständlich wie die Radiolarienzelle, wenn die Vacuolenbildung einen gewissen Grad erreicht hat, specifisch leichter wird, als das umgebende Meerwasser, so dass die Zelle in die Höhe steigt. Fängt die Protoplasma-wand der Vacuolen an abzusterben, so dass sie durchlässig für die Salze des Meerwassers wird, so gleicht sich die Gewichtsverminderung wieder aus und die Zelle sinkt in Folge der Schwere ihrer eigenen Substanz langsam tiefer. Dasselbe tritt ein, wenn die Vacuolen in Folge von Reizung ganz zerplatzen.

Diejenigen Kräfte, welche das Wasser vom Medium her in die Radiolarienzelle hineinziehen, sind natürlich dieselben wie bei jeder anderen Vacuolenbildung, d. h. die osmotischen Kräfte, welche auch den Turgor der Pflanzenzelle bedingen. Man muss dabei voraussetzen, dass die im Protoplasma enthaltenen osmotisch wirk-samen Moleküle diejenigen des Wassers stärker oder in grösserer Menge anziehen als die Salz-moleküle des Seewassers selbst es thun, d. h. um De Vries' Ausdrucksweise zu gebrauchen, dass ihr „isotonischer Coëfficient“ ein grösserer ist. Zur näheren Kenntniss dieser Verhältnisse muss hier auf die ausgezeichneten Arbeiten von Pfeffer und De Vries verwiesen werden.

Hiermit ist ein lückenloses Bild von dem Mechanismus gewonnen, der das geheimnissvolle Steigen und Sinken jener wunderbaren pelagischen Wesen vermittelt, die in ihrer geisterhaften Durchsichtigkeit ohne die geringste Bewegung ihres ätherischen Körpers auf- und niederschwebend ein märchenhaftes Dasein führen.