Untersuchungen über Protoplasmamechanik.

Von

Dr. **Paul Jensen**, Breslau.

(Mit 9 Textfiguren.)

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	361
II. Zur Analyse der Protoplasmabewegung	363
a) Die einfachste Form der amöboiden Bewegung	366
b) Die Bewegung des Protoplasmas an der Grenze zweier Medien	376
c) Die Energieverwandlungen bei der Protoplasmabewegung	380
III. Die Aufnahme ungelöster Körper durch Foraminiferen	383
a) Vorkommen der Aufnahme ungelöster Körper, ihre ökologische Bedeutung und ihr Verhältniss zur Chemotaxis	383
b) Allgemeine Orientirung über den Aufnahmevorgang bei Foraminiferen und Fragestellung	385
c) Experimente und Beobachtungen	390
1. Aufnahme bewegter Körper	390
2. Verhalten des Protoplasmas gegen unbewegte Körper	392
3. Verhalten von kernlosem Protoplasma gegen unbewegte Körper	405
d) Zur mechanischen Analyse des Aufnahmevorganges	409

I. Einleitung.

Der experimentelle Theil der vorliegenden Untersuchung wurde bereits im Winter 1894/95 abgeschlossen, bei Gelegenheit eines mehrmonatlichen Aufenthaltes in der Nähe von El Tôr an der Westküste der Sinaihalbinsel, welcher mir durch ein Reisestipendium aus der Paul von Ritter-Stiftung in Jena ermöglicht wurde¹⁾. Bei der theoretischen Verarbeitung der experimentellen Ergebnisse und Beobachtungen zeigte sich dann, dass die mechanische Analyse der

1) Hierüber habe ich bereits früher berichtet, in Pflüger's Archiv Bd. 62 S. 172. 1895.

Protoplasmaabewegung bisher noch nicht genügend durchgeführt war, um eine ausreichende Grundlage für die Erklärung gewisser Erscheinungen zu gewähren, welche man bei der Aufnahme ungelöster Körper durch rhizopodoides Protoplasma beobachtet. Aus der Absicht, diese Lücke möglichst auszufüllen, erwuchs der erste theoretische Theil dieser Untersuchungen. Vielleicht hat der besondere Ausgangspunkt der letzteren die Behandlung des vielbearbeiteten Problems der Protoplasmaabewegung hier und dort günstig beeinflusst.

Es scheint mir zweckmässig, gleich hier zu einigen wichtigen, im Folgenden gebrauchten Begriffen und Bezeichnungen eine Erläuterung zu geben. „Protoplasma“ ist im üblichen morphologischen Sinne gebraucht, indem hier an die „protoplasmatische Grundmasse“ nebst ihren verschiedenen geformten Einschlüssen, wie Granula, Vacuolen u. s. w., mit Ausnahme des Zellkernes, gedacht ist. Die Ausdrücke „Protoplast“, „Plasmakörper“, „Zellsubstanz“ und „Sarkode“ beziehen sich auf einen kernhaltigen Zellkörper. Dies alles sind morphologische Begriffe. Von physiologischen Begriffen kommt hier hauptsächlich derjenige der „lebendigen Substanz“ in Betracht: unter dieser verstehe ich, etwa entsprechend den Anschauungen E. Herings¹⁾, den Theil der gesammten Zellsubstanz, der nichts weiter als diejenigen Stoffe enthält, welche in jedem Zeitdifferential für das Zustandekommen aller charakteristischen Lebenserscheinungen der betreffenden Zellsubstanz nöthig sind. In morphologischer Hinsicht sind das wahrscheinlich nur gewisse Theile der „protoplasmatischen Grundmasse“ und des Zellkernes; in physiologisch-chemischer Hinsicht ist hier besonders an die Biogensubstanz (und zwar die Biogensubstanz von Protoplasma und Kern) und etliche in ihr gelöste Stoffe²⁾ zu denken, die noch nicht näher angegeben werden können. Um die „lebendige Substanz“ zur gesammten Zellsubstanz zu ergänzen, haben wir (von Besonderheiten gewisser Zellen, wie Nebenkernen, Choroplasten u. s. w. sowie von „zufälligen“ indifferenten Einschlüssen abgesehen) zwei Gruppen von Stoffen hinzuzunehmen: das „Assimilirungsmaterial“,

1) E. Hering, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. „Lotos“ Bd. 9. 1888.

2) Vgl. P. Jensen, In Sachen des Aggregatzustandes der lebendigen Substanz. Pflüger's Archiv Bd. 83 S. 3. 1900.

d. h. die in der Zellsubstanz angehäuften Nahrungsstoffe, und die „Dissimilirungsproducte“ oder Stoffwechselproducte der lebendigen Substanz. Diese beiden Arten von Körpern sind theils in der lebendigen Substanz gelöst enthalten: dann machen sie, soweit sie dem Protoplasma angehören, mit dessen lebendiger Substanz zusammen die protoplasmatische Grundmasse aus; oder sie sind ungelöst vorhanden als Granula, Tröpfchen, Krystalle u. s. w. Die Gesamtheit von lebendiger Substanz, Assimilirungsmaterial und Dissimilirungsproducten¹⁾ könnte man, um einen besonderen physiologischen Begriff hierfür zu bilden, gleichgültig, ob eine Zelle oder ein Zellcomplex gemeint ist, im Sinne der physikalischen Chemie als „lebendiges System“ bezeichnen.

II. Zur Analyse der Protoplasmabewegung.

Meist ist man bei der Erklärung der Protoplasmabewegung von der Aehnlichkeit ausgegangen, welche diese mit den bekannten Erscheinungen der Ausbreitung von ranzigen Oeltropfen auf alkalischen Flüssigkeiten darbietet²⁾. Dieser Vergleich hat aber, wie mir scheint, in einem wesentlichen Punkte in die Irre geführt. Ein solcher Oeltropfen breitet sich nämlich in dieser amöboiden Weise nur an der Grenze zweier weiterer Medien (von Wasser und Luft, Wasser und einem festen Körper) aus, nicht aber, wenn er allseitig von dem betreffenden wässerigen Medium umgeben ist. Würde auch die Protoplasmabewegung erst durch die Einwirkung eines dritten Mediums ausgelöst, so wäre die übliche Analogisirung derselben mit der Ausbreitung eines Oeltropfens wohl berechtigt. Das trifft aber nicht zu; vielmehr wissen wir, dass viele Protoplasten sich ohne Mitwirkung eines dritten Mediums ausbreiten, wie es allgemein bei der Pseudopodienbildung der Radiolarien und Heliozoen geschieht; und selbst die meisten derjenigen Rhizopoden, welche sich auf Unterlagen kriechend zu bewegen pflegen, senden nebenbei auch Protoplasmafortsätze frei in's Medium hinein aus.

1) Vielleicht mit Einschluss von Zellhäuten, Flüssigkeitsräumen etc.

2) Vgl. J. Gad, Zur Lehre von der Fettresorption. Archiv f. Physiol. 1878 S. 181; ferner G. Quincke, Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Ann. d. Physik, Bd. 271 S. 610. 1888, u. A.

Berthold¹⁾ hat auf diese Unterschiede im Bewegungsmodus schon hingewiesen, doch ohne m. E. den richtigen Schluss daraus gezogen zu haben. Er erklärt das Zustandekommen der Bewegung der auf festen Unterlagen kriechenden Amöben ausschliesslich mit Hülfe der Einwirkung dieser Unterlagen, also eines dritten Mediums, und muss daher gegenüber dem frei in's Medium hinausströmenden Protoplasma ein ganz anderes Erklärungsprincip heranziehen.

Dagegen halten sich Quincke und Bütschli²⁾ durchweg streng an die Analogie mit dem Oeltropfen, und da ihnen für ihre Erklärungsversuche das erforderliche dritte Medium thatsächlich nicht zur Verfügung gestellt erscheint, so nehmen sie ein solches hypothetisch an.

Für eine derartige Annahme liegt aber nicht nur kein thatsächlicher Grund, sondern auch keinerlei theoretische Nöthigung vor. Denn weder Quincke's noch Bütschli's Anschauungen über die chemisch-physikalische Beschaffenheit des Protoplasmas, von welchen diese Forscher bei ihren Erklärungsversuchen der Bewegungserscheinungen ausgehen, können als zutreffend angesehen werden.

Die Hypothese von Quincke³⁾, welche schon von Pfeffer⁴⁾ und von Bütschli⁵⁾ zurückgewiesen worden ist, braucht hier nicht näher erörtert zu werden; sie nimmt ganz offenbar viel zu wenig Rücksicht auf die bekannten allgemeinen Eigenschaften der verschiedenen contractilen Substanzen und auf die elementaren Lebensvorgänge, im Besonderen auch auf die Einziehung der Pseudopodien und ihre Begleiterscheinungen.

Diese Vorwürfe können auch den Voraussetzungen der Bütschli'schen Hypothese der Protoplasmabewegung, speciell seiner „Wahentheorie“, nicht erspart werden. Ueber eine physiologisch bedeutsame Verallgemeinerung derselben dürften hier ein paar kritische Bemerkungen am Platze sein. Bütschli denkt sich bekanntlich das

1) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

2) O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

3) G. Quincke, Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. Ann. d. Physik Bd. 271 S. 610. 1888.

4) W. Pfeffer, Abhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 16. 1890.

5) l. c.

Protoplasma ganz allgemein als ein Wabenwerk, dessen Gerüst aus einer flüssigen Combination von eiweissartigen und Fettsäure-Molekülen bestehe, während die Wabenräume mit dem Enchylema, einer alkalischen Flüssigkeit, gefüllt seien¹⁾. Abgesehen von Anderem ist es aber im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass allem sich bewegenden Protoplasma Wabenstructur zukomme, zumal nachdem durch Verworn festgestellt worden ist, dass die Schaumstructur häufig ein besonderes Merkmal des contractorisch erregten, sich einziehenden und absterbenden Protoplasmas ist²⁾; es scheint mir daher eine sehr gezwungene Annahme zu sein, wenn man demjenigen Protoplasma (besonders von Amöben und Foraminiferen), welches im Zustande der contractorischen Erregung eine wohlausgeprägte, deutlich sichtbare Wabenstructur darbietet, im Expansionstadium, wo keine Spur von Waben wahrzunehmen ist (wie z. B. bei *Hyalopus*), eine andere, nämlich unsichtbare Wabenstructur zusprechen will³⁾.

Da es also sehr unwahrscheinlich ist, dass die Bewegung des Protoplasmas, im Besonderen die Ausstreckung von Pseudopodien frei in's wässrige Medium hinein, mit Hülfe eines dritten, vom Protoplasten selbst gelieferten Mediums (Oelhülle [Quincke], alkalisches Enchylema [Bütschli]) bewirkt werde, so müssen wir die Erklärung derselben ohne Zuziehung eines solchen versuchen. Und wenn wir finden, dass auch so eine Pseudopodienbildung und Protoplasmabewegung zu Stande kommen kann, dann wird uns die An-

1) Bütschli, l. c. S. 199 ff. — Die Bewegung eines derartigen wabigen oder schaumigen Protoplasmatröpfchens geschehe in der Weise, dass durch das jeweilige Platzen einiger oberflächlicher Waben das alkalische Enchylema auf die freie Oberfläche des fettsäurehaltigen Plasmakörpers sich ergiesse und hier ausbreite, wobei es dieselben Erscheinungen hervorrufe, die ein Oeltropfen bei der Einwirkung von Seife zeigt.

2) M. Verworn, Der körnige Zerfall. Pflüger's Archiv Bd. 63. 1896. — Bütschli selber hat häufig Protoplasma, das er sonst ganz hyalin fand, dann erst wabig werden sehen, wenn es die für die contractorische Erregung charakteristischen Varicositäten zeigte, im Einzug begriffen oder absterbend war (s. Untersuchungen über mikroskopische Schäume etc. Abbildungen: Tafel I Fig. 2, 3 a—c; Tafel II Fig. 1, 2, 3; Tafel VI Fig. 2, 3, 5). Ähnliches finden wir u. A. z. B. auch bei F. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen, I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59 (1895) S. 191; vgl. besonders Tafel XIV Fig. 21 a und b.

3) Bütschli (l. c. S. 217 f.) macht freilich diese Annahme.

nahme nahegelegt, dass alle amöboide Bewegung schon ohne Mitwirkung eines dritten Mediums möglich sei, dass sie also durch das Hinzukommen eines solchen nur noch in irgend welcher Weise modificirt werden könne.

a) Die einfachste Form der amöboiden Bewegung.

Versuchen wir zunächst eine Analyse der amöboiden Bewegung in ihrer einfachsten Form, wo nämlich eine Beeinflussung durch ein drittes Medium nicht vorliegt. Ein Erklärungsversuch in dieser Richtung ist, wie erwähnt, bezüglich der langen, frei im Wasser ausgesandten Pseudopodien der Rhizopoden von Berthold (l. c.) unternommen worden, für sämtliche formwechselnden Protoplasten von Verworn¹⁾. Doch haben diese Forscher einige der in Betracht kommenden Factoren, wie mir scheint, nicht genügend berücksichtigt. Ich möchte daher versuchen, möglichst alle Kräfte resp. Energieformen, welche im Protoplasma und umgebenden Medium anzunehmen sind, bei der Analyse der Bewegung gebührend in Rechnung zu ziehen.

Eine maassgebende Voraussetzung dieser Untersuchung ist die Annahme, dass der Aggregatzustand der protoplasmatischen Grundmasse [ebenso wie der ihres wesentlichsten Theiles, der lebendigen Substanz²⁾] derjenige von Flüssigkeiten resp. Flüssigkeitsoberflächen ist³⁾. Als theoretische physikalische Grundlage wird einerseits die kinetische Theorie der Flüssigkeiten, andererseits die heutige Energielehre dienen.

Für unseren Zweck sind zunächst einige Worte über die hier in Betracht kommenden Energieformen, sowie auch einige Definitionen einzuschalten; die letzteren werden nämlich bezüglich wichtiger Grössen, wie z. B. der Oberflächenspannung etc., von den verschiedenen Autoren durchaus nicht in übereinstimmender Weise gegeben.

Wir haben mit Kräften bezw. Energieformen des Flüssigkeitsinneren und der Flüssigkeitsoberfläche zu rechnen.

1) M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Archiv Bd. 51 S. 1. 1891; ferner: Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892, und Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., S. 592 ff. Jena 1901.

2) Vgl. S. 362.

3) Vgl. hierüber P. Jensen, Ueber den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt. Pflüger's Archiv Bd. 80 S. 176. 1900.

Von den Kräften des Flüssigkeitsinneren sind hier nur die Druckkräfte zu berücksichtigen, welche auf der Bewegungsenergie der einzelnen Flüssigkeitsmoleküle beruhen. Nach der kinetischen Theorie kommt durch diese Wärmebewegung der Moleküle bekanntlich ein sehr grosser, dem Gasdruck analoger Druck zu Stande¹⁾, vermöge dessen die Flüssigkeitsmoleküle mit grosser Gewalt aus einander stieben würden, wenn ihnen nicht compensirende Kräfte entgegenwirkten. Dieser Druck der bewegten Moleküle kann als Binnendruck bezeichnet werden²⁾.

Die genannten compensirenden Kräfte sind solche, welche der Oberfläche der Flüssigkeit angehören. Hier haben wir noch eine Unterscheidung zu treffen zwischen ebenen und gekrümmten Oberflächen.

In der ebenen Oberfläche findet man zwei Kraftcomponenten, eine parallel zur Oberfläche wirkende, die Oberflächenspannung³⁾, und eine vertical dazu gerichtete, den Normaldruck⁴⁾. Die Oberflächenspannung, welche mit α oder $\frac{H}{2}$ bezeichnet wird, ist für jede Flüssigkeit, und zwar je nach dem angrenzenden zweiten Medium, eine besondere Constante. Das Gleiche gilt für den Normaldruck, die Laplace'sche Constante K . Diesen Normaldruck pflegt man aufzufassen als die Resultirende der Anziehungskräfte, welche auf die Oberflächenmoleküle von den in ihrer Wirkungssphäre gelegenen Molekülen des Flüssigkeitsinneren ausgeübt werden, und welchen im Falle einer freien⁵⁾ Oberfläche kein Gegenzug von jenseits derselben entspricht (vgl. Fig. 1). Es ist verständlich, dass unter

1) Für diesen Druck nimmt man bekanntlich an, dass er viele Hunderte von Atmosphären betrage.

2) Es handelt sich hier also um eine mechanische Energie, und zwar um diejenige Form der Volumenergie, welche bei Gelegenheit von Energie-Änderungen zur Vergrösserung des Volums führt (Ostwald); der Binnendruck ist ihr Intensitätsfactor, das Volum ihr Capacitätsfactor.

3) Sie wird auch als Capillaritätsconstante, Cohäsionsconstante oder als wirkliche Cohäsion (Quincke) bezeichnet; ferner wird der Oberflächenspannung auch die Definition des Normaldruckes, des Oberflächendruckes etc. gegeben.

4) Derselbe wird seltener auch Cohäsionsdruck oder auch Oberflächendruck genannt.

5) Wird die Oberfläche nicht durch gasförmige, sondern durch flüssige oder feste Medien begrenzt, so ist allerdings ein Gegenzug vorhanden, der verschiedene Werthe bis zur Grösse des Normaldruckes annehmen kann.

diesen Umständen die bewegten Moleküle des Flüssigkeitsinneren im Allgemeinen in diesem zurückgehalten werden, da sie schon beim Eintritt in die Oberflächenschicht und noch mehr beim völligen Durchtritt durch dieselbe (Verdampfung) eines beträchtlichen, nicht immer verfügbaren Energie-Aufwandes bedürfen. Aus diesen molekularen Verhältnissen entspringt also der nach dem Inneren der

Fig. 1.

Fig. 2.

Flüssigkeit gerichtete Normaldruck und ebenso die tangentielle Kraft der Oberflächenspannung, wodurch dem Binnendruck das Gleichgewicht gehalten wird.

Ist die Oberfläche der Flüssigkeit gekrümmt, so gesellt sich den genannten Kräften noch eine weitere Kraftkomponente hinzu, nämlich der Krümmungsdruck¹⁾ [Auerbach²⁾]. Er mag

1) Andere Bezeichnungen für denselben sind Capillardruck (vgl. hierzu S. 370 Anm. 3) und Centraldruck.

2) F. Auerbach, Kanon der Physik. Leipzig 1899.

im Folgenden mit γ bezeichnet werden. Man fasst ihn auf als die Resultirende aus den Attractionskräften der in der gekrümmten Flüssigkeitsoberfläche liegenden Moleküle, welche, ähnlich dem Normaldruck, eine nach dem Inneren der Flüssigkeit gerichtete Kraft darstellt, wie sich aus Fig. 2 ergibt. Der Krümmungsdruck wird allgemein ausgedrückt durch die Formel $\alpha \left(\frac{1}{\varrho_1} + \frac{1}{\varrho_2} \right)$, wo α die Oberflächenspannungs-Constante und ϱ_1 und ϱ_2 die Hauptkrümmungsradien der betreffenden Oberfläche ausdrücken. Da dieser Krümmungsdruck sich bei convexen¹⁾ Oberflächen im selben Sinne bethätigt wie der Normaldruck, so unterstützt er den letzteren in seiner Gegenwirkung gegen den Binnendruck. Und da der Krümmungsdruck eines Flüssigkeitstropfens dessen Volum zu verkleinern strebt, so wächst mit seiner Erhöhung auch der Binnendruck. Er besonders verleiht der Oberfläche eines Tropfens die Eigenschaften einer gedehnten elastischen Blasenmembran, welche ihren Inhalt comprimirt.

Die Summe Normaldruck + Krümmungsdruck wird im Folgenden als Oberflächenendruck²⁾, kurz als O bezeichnet werden.

Zeigt ein Flüssigkeitsquantum Kugelgestalt, so muss sein Normaldruck und Krümmungsdruck überall gleich und mit dem Binnendruck im Gleichgewicht sein. Dieses Gleichgewicht kann man sich in verschiedener Weise gestört denken, so dass daraus merklliche Bewegungen resultiren, und zwar einerseits durch Erhöhung des Binnendruckes, andererseits durch Verringerung des Oberflächendruckes. Für uns sind hier besonders solche Fälle von Interesse, wo derartige Veränderungen local beschränkt auftreten. Denken wir uns z. B. eine locale Verminderung von O , indem wir k oder α , und damit auch γ , kleiner werden lassen, so wird an der betreffenden Stelle die Flüssigkeitsmasse hervorbrechen in Folge der Uebermacht des Binnendruckes, welche andauernd erhalten wird durch das Bestreben der gekrümmten Oberflächenhaut, sich zu verkleinern und ihren Inhalt auszupressen. Auf diese Weise wird eine Ausstülpung des Tropfens zu Stande kommen. War die locale Abnahme von k oder α , welche unverändert andauern möge, nicht zu beträchtlich,

1) Bei concaven Oberflächen ist der Krümmungsdruck negativ und wirkt dem Normaldruck entgegen.

2) Auch für diesen Begriff wird in durchaus unzweckmässiger Weise häufig der Ausdruck „Oberflächenspannung“ gebraucht.

so wird der geschilderte Vorgang alsbald mit einem neuen Gleichgewichtszustande enden, in folgender Weise: Im Bereich der Ausstülpung wird mit der stärkeren Krümmung der letzteren der Krümmungsdruck anwachsen¹⁾, bis hier die Summe von k und γ wieder dieselbe wird wie an den anderen Punkten des Tropfens, womit das Gleichgewicht abermals hergestellt ist²⁾. Um die Ausstülpung wieder zur Einziehung zu bringen, müssen die Veränderungen von k bzw. von α rückgängig gemacht werden; dann werden nämlich die Moleküle wieder in dem Maasse aus der Oberfläche des Fortsatzes in das Innere gezogen, bis der letztere völlig verstrichen ist.

In der geschilderten Weise kann man sich auch die Mechanik der frei im Medium erfolgenden Aussendung und Einziehung der Pseudopodien vorstellen, und zwar zunächst der kurzen und stumpfen, wie sie bei manchen Amöbenformen, bei Diffugien u. s. w. zu beobachten sind³⁾. Ferner lassen sich auf diese Weise auch die Strömungen verständlich machen, welche gleichzeitig mit den äusseren Formveränderungen im Inneren des Protoplasmas auftreten und von den letzteren abhängig gedacht werden können⁴⁾. Doch will ich darauf nicht näher eingehen.

1) Dies geschieht durch Vergrösserung des Factors $\left(\frac{1}{\rho_1} + \frac{1}{\rho_2}\right)$; vgl. S. 369.

2) Auf das Wesentliche dieses Vorgangs hat schon Bütschli bei seiner Erklärung der Pseudopodienbildung hingewiesen (Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892).

3) Die Veränderungen der Oberflächenspannung haben Quincke (vgl. S. 364 Anm. 3), Berthold (vgl. S. 364 Anm. 1) und Verworn (vgl. S. 366 Anm. 1) in verschiedener Weise zur Erklärung der Protoplasmaabewegung herangezogen; auf die Bedeutung des Capillardruckes (Krümmungsdruckes) hat, wie schon erwähnt, Bütschli (l. c.) zuerst hingewiesen, und Rumbler ist ihm darin theilweise gefolgt (Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle. Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. 7 S. 103. 1898). Von Interesse sind für diese Fragen auch neuere Untersuchungen von O. Lehmann (Halbbegrenzte Tropfen. Ann. d. Phys. u. Chem. N. F. Bd. 43 S. 516. 1891; ferner: Ueber Contactbewegung und Myelinformen. Ebenda Bd. 56 S. 771. 1895).

4) Bütschli sieht sich durch seine Hypothese genöthigt, die Strömungen, welche bei der Pseudopodienbildung im Protoplasma auftreten, von einem plötzlichen „Zusammenschnurren“ des Oberflächenhäutchens herzuleiten (l. c.); danach wären aber auch entsprechende Strömungen im umgebenden Wasser zu erwarten, deren thatsächliches Nichtvorhandensein Bütschli Schwierigkeiten bereitet. Bei der von mir gegebenen Auffassung werden dergleichen Schwierigkeiten vermieden.

Ehe wir uns zu den Bewegungserscheinungen der langen fadenförmigen Pseudopodien der Foraminiferen wenden, wollen wir zunächst die Frage nach den Ursachen der localen Veränderungen von k und α zu beantworten suchen, welche, wie wir sahen, die Ausstreckung (Expansion) und die Einziehung (Contraction) von Fortsätzen auslösen sollen.

Wir werden hier ohne Zweifel an chemische Aenderungen der lebendigen Substanz an den betreffenden Stellen zu denken haben, worauf Berthold¹⁾, Verworn²⁾ und Rhumbler³⁾ schon hingewiesen haben. Da die chemische Beschaffenheit des Protoplasmas sehr verschieden ist, je nachdem, ob es nach der Bezeichnungsweise E. Hering's⁴⁾ relativ „überwerthig“ oder „unterwerthig“ ist, so dürfen wir wohl erwarten, dass in den beiden Fällen auch seine Constanten k und α verschieden seien; und da ferner nach den Untersuchungen von Verworn und vielen Anderen ohne Zweifel die locale relative Ueberwerthigkeit in der Expansion der Pseudopodien ihren Ausdruck findet, so hätten wir im Sinne der oben angedeuteten Mechanik zu folgern, dass bei localer Ueberwerthigkeit das Protoplasma an der betreffenden Stelle eine Verminderung von k und α erfahre, während für die unterwerthige Substanz das Umgekehrte anzunehmen wäre⁵⁾. Bei einer weitergehenden Analyse darf hier nicht vergessen werden, dass diese Verhältnisse vielleicht durch die besondere Eigenthümlichkeit, welche die Oberflächenschicht des Protoplasmas, nämlich die Plasma-

1) Berthold, l. c. S. 98 und 105.

2) Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 106. (1892); und a. a. O.

3) Rhumbler, l. c. S. 140 f.

4) E. Hering, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. „Lotos“ Bd. 9. (1888). — Wenn die entgegengesetzten Veränderungen, welche durch die Assimilirung und die Dissimilirung hervorgerufen werden, einen Gleichgewichtszustand der lebendigen Substanz unterhalten, so bezeichnet Hering die letztere als mittelwerthig; ist das Gleichgewicht durch ein Ueberwiegen der Assimilirung verschoben, so wird die lebendige Substanz durch diese „aufsteigende Aenderung“ nach Hering überwerthig; im entgegengesetzten Falle wird sie durch „absteigende Aenderung“ unterwerthig.

5) Nach Verworn (vgl. z. B. Allgemeine Physiologie 2. Aufl. S. 569 ff.) wird die Oberflächenspannung des Protoplasmas durch Einfügung des Sauerstoffs in die Biogene vermindert und durch den dissimilatorischen Zerfall der letzteren wieder erhöht.

haut [Pfeffer¹⁾] darbietet, noch einige Complicationen erfahren könnten²⁾.

Die Annahme, dass bei der überwerthigen lebendigen Substanz k und α kleiner seien als bei der unterwerthigen, lässt sich auch chemisch-physikalisch begründen. Bekanntlich hat man anzunehmen, dass die vom Flüssigkeitsinneren auf die Oberflächenmoleküle ausgeübte Attractionskraft, das ist der Normaldruck k , dem Quadrat der Anzahl der zusammenwirkenden Moleküle proportional ist. Nun ist aber nach allgemeiner Anschauung die Assimilirung mit einer Vereinigung mehrerer verschiedener Moleküle des Assimilirungsmaterials zu complicirteren Molekülen, wie etwa den Biogenen (Verworn), verbunden, so dass also eine aufsteigende Aenderung der lebendigen Substanz eine Verminderung der Molekülzahl (molekularen Concentration) des Protoplasmas bedeutet³⁾. Denken wir uns demnach an einem Punkte der Oberfläche eines Rhizopoden in Folge besonders günstiger Assimilirungsbedingungen⁴⁾ eine beträchtliche Ueberwerthigkeit, so wird also daselbst in der Oberflächenschicht die Molekülzahl relativ vermindert sein und damit, wie wir sahen, auch der Normaldruck. Allerdings wird auch die molekulare Concentration der benachbarten Theile des Flüssigkeitsinneren und damit auch der Binnendruck⁵⁾ daselbst vermindert; da dies aber local geschieht, so muss der im Uebrigen überall höhere Binnendruck sich nach jenem Orte hin ausgleichen. Umgekehrt wird, wenn ein dissimilatorischer Reiz auf eine Oberflächenstelle eines ausgestreckten Pseudopodiums einwirkt, hier mit der zunehmenden Unterwerthigkeit die Molekülzahl vermehrt, und damit wachsen daselbst

1) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. Abhandl. d. mathem.-phys. Cl. d. kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch. Bd. 16. 1891 und a. a. O.

2) Siehe hierüber auch P. Jensen, Ueber den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt. Pflüger's Archiv Bd. 80 S. 225. 1900; ferner: In Sachen des Aggregatzustandes etc. Ebenda Bd. 83 S. 4. 1900.

3) Diese Anschauungen habe ich schon a. a. O. theils kurz angedeutet, theils ausführlicher dargelegt (vgl. Zur Analyse der Muskelcontraction. Pflüger's Archiv Bd. 86 S. 47. 1901).

4) Unterschiede in diesen Bedingungen beruhen auf Verschiedenheiten der Stoff- und Energievertheilung in der Zellsubstanz und ihrer Umgebung.

5) Dieser ist, ebenso wie der Gasdruck, *cet. par.* der Molekülzahl proportional.

k und der Binnendruck, welche nur nach dem Inneren des Protoplasmakörpers hin eine Ausgleichsbewegung bewirken können.

Da die Oberflächenspannungs-Constante α offenbar in ähnlicher Weise von den molekularen Verhältnissen abhängt wie der Normaldruck k , so dürfte das, was bezüglich der Werthigkeit der lebendigen Substanz soeben für diesen ausgeführt wurde, im Allgemeinen auch für jene Geltung haben. Und thatsächlich hat man auch gefunden, dass häufig mit zunehmender Concentration einer Lösung auch deren α grösser wird¹⁾. Danach nähme dann also auch der Krümmungsdruck (γ) mit der molekularen Concentration zu und ab²⁾. Und da wir nun sahen, dass durch aufsteigende Aenderung die Molekülzahl in der Volumeinheit des Protoplasmas vermindert wird, während sie sich bei der absteigenden Aenderung vergrößert, so darf man in diesen Fällen auch ein entsprechendes Fallen und Steigen der Werthe von α und γ erwarten, welche die gleichsinnigen Aenderungen von k in ihren Wirkungen jedes Mal noch unterstützen

Fig. 3.

würden. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass neben den Aenderungen der molekularen Concentrationen auch die qualitativen Unterschiede der über- und unterwerthigen Substanz von Einfluss auf die Grösse von k , α und γ seien.

Nach dieser Darstellung der wesentlichen Factoren möge nun noch gezeigt werden, dass dieselben im Allgemeinen auch für die mechanische Analyse der frei in's Medium ausstrahlenden langen, fadenförmigen Pseudopodien der Foraminiferen ausreichend sind. Einige weitere besondere Annahmen ergeben sich aus allgemeineren Gesichtspunkten, wodurch ihr immerhin hypothetischer Charakter entschuldigt werden mag. Die Grundzüge seien kurz angegeben.

Gehen wir davon aus, dass in der oben behandelten Weise zunächst ein kurzer Fortsatz gebildet werde. Damit ein solcher Fort-

1) Traube, Berichte der chem. Gesellschaft Bd. 17 S. 2294; vgl. auch Wüllner, Lehrb. d. Experimentalphysik, 5. Aufl., Bd. 1 S. 418. Leipzig 1895.

2) Vgl. S. 372.

satz, wie ihn Fig. 3 darstellt, sich nun aber noch weiter verlängere, ohne erheblich dicker zu werden, müssen etwa folgende Umstände obwalten. Es muss der Oberflächendruck (k und α oder auch nur eine von diesen Grössen) an der Spitze des Pseudopodiums stets geringer sein als an der ganzen übrigen Oberfläche des Protoplasma-körpers, so dass stets Druckdifferenzen vorhanden sind, welche eine nach der Spitze gerichtete Ausgleichsbewegung erzeugen; danach wäre die Ueberwerthigkeit der Substanz an der Spitze, bei s , andauernd so erheblich, dass selbst durch die starke Krümmung¹⁾ der dortigen Oberfläche ein Druckgleichgewicht nicht erzielt wird und die Verlängerung des Fadens stetig fortschreiten kann²⁾. Dagegen muss an den proximal von der Kuppe der Pseudopodien gelegenen Oberflächenpartien, bei m , der Oberflächendruck stets wieder so weit anwachsen³⁾, dass sich nach diesen Orten eine Ausgleichsbewegung nicht vollziehen kann. Die Erhöhung des Oberflächendrucks dürfen wir uns aber auch nicht zu erheblich vorstellen, da sonst in kurzer Zeit eine kugelige Abrundung der Pseudopodien, und zwar entweder Einziehung in die Hauptmasse des Protoplasmas oder Zerspaltung in einzelne kleine Kügelchen, erfolgen würde⁴⁾. Immerhin müsste bei einem frei im Wasser schwebenden Protoplasmafaden diese Wirkung stets nach einiger Zeit zu Tage treten, wenn ihr nicht eine andere Kraft entgegenarbeitete: nämlich der gegen die

1) Vgl. S. 370.

2) Das lässt sich wohl ohne Schwierigkeit annehmen, wenn wir bedenken, dass die gedachten chemischen Aenderungen bei s sich continuirlich erneuen, indem aus dem Inneren des Pseudopodiums stets neue Substanz an die Oberfläche tritt, um unter den hier obwaltenden Bedingungen ihre Werthigkeit zu steigern.

3) Dies wird bewirkt durch die starke Krümmung der Pseudopodienoberfläche, zu der sich vermuthlich auch eine Wiedernahme von k und α hinzugesellt. Denn es liegt der Gedanke nahe, dass derjenige Theil der lebendigen Substanz, welcher soeben überwerthig geworden war, vermöge der inneren Selbststeuerung jetzt einer autonomen absteigenden Aenderung verfallt (E. Hering, l. c. — Die „autonome“ absteigende Aenderung erfolgt spontan, sobald die überwerthige lebendige Substanz unbehelligt von Reizen sich selbst überlassen ist); dadurch würde dann also wieder eine Zunahme von k und α im Bereiche m der Pseudopodiensubstanz zu Stande kommen.

4) Nach Plateau (vgl. Berthold, Protoplasma-mechanik S. 87 ff.) hat ein Flüssigkeitscylinder im Allgemeinen schon Neigung, in einzelne Tröpfchen zu zerfallen, wenn seine Länge grösser ist als sein Umfang; indessen kann bei geringer Oberflächenspannung, grosser innerer Reibung der Flüssigkeit und durch etwaige sonstige Factoren dieser Zerfall entsprechend verzögert werden.

Spitze gerichtete Axialstrom der Pseudopodien, welcher durch Reibung an der peripheren Schicht des stark reibenden Protoplasmas das Zurückweichen dieser Schicht verzögert. So viel über die Expansion der Pseudopodien. Der Eintritt der Contraction setzt einerseits eine Zunahme des Oberflächendruckes an der Pseudopodienspitze voraus, welche eine weitere Ausstülpung des Protoplasmas verhindert und vielleicht schon durch die damit verbundene Aufhebung des Achsenstromes¹⁾ eine allmähige Verkürzung der Pseudopodien ermöglicht; andererseits aber geht der Contraction wohl fast immer eine beträchtliche weitere Vergrößerung des Oberflächendruckes in den übrigen Theilen des Pseudopodiums voraus. Die Ursache für alle diese Veränderungen ist offenbar in den meisten Fällen²⁾ ein dissimilatorischer Reiz mit sich anschliessender „allonom“³⁾ absteigender Aenderung des Protoplasmas der Pseudopodien. So lassen sich unter richtiger Würdigung der Verhältnisse des Oberflächendruckes und der inneren Reibung des Protoplasmas die verschiedenen Contractionserscheinungen der fadenförmigen Pseudopodien, deren genauere Kenntniss wir Verworn verdanken, ohne Schwierigkeit verstehen; im Besonderen auch die Ausbildung spindelförmiger Anschwellungen bei mittelstarker Reizung und der bei sehr starker Erregung auftretende Zerfall der Protoplasmafäden in Reihen isolirter kleiner Tröpfchen.

Es sei noch darauf hingewiesen, dass mit Hülfe der angegebenen Factoren auch gewisse Erscheinungen zu erklären sein dürften, aus welchen Pfeffer⁴⁾ die Unzulänglichkeit der Veränderungen der Oberflächenenergie für die Erklärung der Protoplasmaabewegung glaubt ableiten zu müssen. Die besprochenen Kräfte scheinen mir nämlich gross genug zu sein, um auch recht beträchtliche Druckleistungen zu gestatten, wie sie z. B. das Fortschieben von verhältnissmässig grossen Fremdkörpern durch das Protoplasma der Myxomyceten erfordert; zumal wenn wir noch hinzunehmen, dass das rhizopodoide Plasma mit bedeutender Kraft an seinen festen Unterlagen zu ad-

1) Vgl. oben.

2) Auch eine autonome absteigende Aenderung könnte schon diese Wirkung haben (vgl. S. 413 ff).

3) Das bedeutet, im Gegensatz zu „autonom“, eine durch Reize bewirkte Aenderung der lebendigen Substanz; vgl. E. Hering, l. c.

4) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut etc. S. 273 ff.

hären vermag¹⁾. Pfeffer zieht zur Erklärung der genannten Erscheinungen den „Cohäsionswechsel“²⁾ des Protoplasmas heran; dieser aber ist vielleicht nichts Anderes als der Ausdruck des Wechsels von aufsteigender und absteigender Aenderung oder von Ueber- und Unterwerthigkeit der lebendigen Substanz.

b) Die Bewegung des Protoplasmas an der Grenze
zweier Medien.

Wird eine innerhalb eines Mediums sich ausbreitende Protoplasmanasse mit einem weiteren Medium in Berührung gebracht, so kann die Energie und Richtung der Protoplasmaabewegung durch Oberflächenwirkungen des hinzugekommenen Körpers modificirt werden³⁾. War vorher keine Massenbewegung des Protoplasmas vorhanden, so vermag das herantretende neue Medium eine solche wohl zu erzeugen, doch dürften das Ausnahmefälle sein.

Am häufigsten verwirklicht finden wir die Ausbreitung des Protoplasmas an der Grenze zweier Medien bei dem Umherkriechen der nicht frei im Wasser flottirenden Rhizopoden auf ihren festen Unterlagen und bei der Aufnahme ungelöster Körper als Nahrung und zu anderen Zwecken⁴⁾. Bei diesen Vorgängen haben wir es im Allgemeinen mit Resultirenden zu thun aus den Eigenbewegungen des Protoplasmas und den Einwirkungen des neu hinzugekommenen Mediums. Wir wollen dieses letztere kurz als „ungelösten Körper“ bezeichnen, wobei man beliebig an eine feste Unterlage des Rhizopoden denken mag oder an ungelöste Nahrungskörper, mit welchen sich der zweite Theil dieser Abhandlung ausführlicher beschäftigen wird.

Die genannten Wirkungen des ungelösten Körpers könnten, wenn wir von chemotaktischen Einflüssen und eigenen Bewegungen

1) Vgl. unten S. 377 f.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. S. 254 f. — Bei den Euglenen und Infusorien haben wir es nicht nur mit einem einfachen amöboiden Substrat zu thun, und ferner scheint mir der Vorgang der Entstehung und Wiedereinziehung der Cilien von Schwärmzellen etc. nicht in engerer Beziehung zur Protoplasmaabewegung zu stehen und daher auch eine Erklärung nach denselben Principien nicht zu erfordern.

3) Von einer Beeinflussung der Bewegung durch etwaige Wegverlegung seitens des gedachten Körpers sei ganz abgesehen.

4) Vgl. unten S. 384 f.

desselben absehen, entweder durch Adhäsion zwischen Protoplasma und ungelöstem Körper oder durch Vermittlung eines von ersterem secernirten Bindestoffes zu Stande kommen. Im letztbezeichneten Sinne wird von manchen Autoren angenommen, dass das Protoplasma durch ein klebriges Secret, welches manche Rhizopoden produciren, an ungelösten Körpern festgeheftet werde¹⁾. Solche Secrete entstehen aber, wie es scheint, meist bei überwiegender Dissimilierung (absteigender Aenderung) der lebendigen Substanz; es ist daher unwahrscheinlich, dass dieselben bei der Ausbreitung an dem ungelösten Körper eine besondere Rolle spielen, da die Ausbreitung oder Expansion des Protoplasmas gerade ein Ausdruck der aufsteigenden Aenderung ist. Da eine expansorische Secretbildung des Rhizopodenplasmas bis jetzt kaum bewiesen sein dürfte, so ist es wohl einfacher, anzunehmen, dass die Adhäsionskräfte zwischen Protoplasma und ungelöstem Körper bei den gedachten Vorgängen die Hauptrolle spielen.

Wenn sich die Ausbreitung des Protoplasmas an ungelösten Körpern wirklich auf Grund von Adhäsionskräften vollzieht, so muss sich auch ein Festhaften des ersteren an solchen Körpern nachweisen lassen. Zwar bestreitet Bütschli, dass z. B. bei Amöben eine ausgedehnte Adhäsion vorhanden sei²⁾. Dagegen habe ich mich häufig von einem ziemlich kräftigen Adhären der Amöben an ihren festen Unterlagen überzeugen können, nämlich bei dem Versuch, dieselben mittelst einer capillar ausgezogenen Glasröhre unter dem Mikroskop zu fangen; häufig reisst dann der in der Capillare aufsteigende Wasserstrom verschiedene lose umherliegende Schlammtheilchen mit, auch solche, die schwerer sind als die Amöben und der Capillarmündung ferner liegen, während gerade die Amöben nicht mitzufolgen vermögen, was offenbar ihrem Festhalten an der Unterlage zuzuschreiben ist. Nachträglich aber kann in Folge der Einwirkung eines solchen Wasserstrudels eine Loslösung der Amöben erfolgen, gleichzeitig mit der Einziehung ihrer Pseudopodien; das ist indess der Ausdruck einer contractorischen Erregung des Amöbenprotoplasmas durch die mechanische Reizung von Seiten des bewegten Wassers.

1) M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl. S. 461. Jena 1901.
— A. Pütter, Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Physiologie 1900 Suppl. S. 247 u. 301.

2) O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma S. 190 ff. Leipzig 1892.

Demnach würde das Protoplasma nur im Expansionszustande kräftig an ungelösten Körpern adhären, während dieses Vermögen bei der contractorischen Erregung erheblich vermindert wird. Noch deutlicher sind diese Verhältnisse bei den Foraminiferen ausgeprägt. Die Pseudopodien von Orbitolites z. B. haften häufig derart an ihrer festen Unterlage, dass beim plötzlichen Abheben des ganzen Thieres von der letzteren ein Theil der Plasmafäden durchreißen kann. Auch das sehr gewöhnliche Aufwärtskriechen von Orbitolites an senkrechten Wänden setzt ein kräftiges Festhalten des Pseudopodienprotoplasmas voraus, da hierbei der Zug des verhältnissmässig schweren Kalkgehäuses ausgehalten werden muss. Ein solcher Orbitolites fällt aber alsbald von der verticalen Fläche herab, wenn man ihn genügend stark durch Erschütterung reizt; und zwar findet diese Loslösung der langen Pseudopodien statt, ehe sich dieselben durch Centripetalströmung ihrer Substanz erheblich verkürzt und so etwa von ihrer Anheftungsstelle losgerissen haben können. Daraus ergibt sich wiederum, dass die durch den Reiz bewirkte absteigende Aenderung resp. Unterwerthigkeit¹⁾ des Plasmas, welche besonders in seiner Contraction zum Ausdruck kommt, auch die Ursache für die Verminderung seiner Anheftungsfähigkeit an die feste Wand darstellt²⁾; die Fähigkeit zu adhären dürfte dagegen den höchsten Grad erreichen, wenn die lebendige Substanz überwerthig, einen mittleren Grad, wenn sie mittelwerthig ist.

Ob das Protoplasma eines in Wasser befindlichen Rhizopoden sich wirklich auf Grund seiner Adhäsion an einem ungelösten Körper festheften kann, das ist bekanntlich durch die Adhäsionsconstanten oder, wie man solche Vorgänge gewöhnlich darzustellen pflegt, durch die Oberflächenspannungs-Constanten der drei betheiligten Medien bedingt³⁾: nämlich durch die Oberflächenspannung an der Grenze von Protoplasma und Wasser, von Proto-

1) Vgl. S. 371 ff.

2) Mit dieser Vorstellung scheint mir die Thatsache nicht unverträglich zu sein, dass die Pseudopodiensubstanz von Foraminiferen, welche man z. B. mit einem Messerchen von dem übrigen Plasmakörper abgetrennt hat, an dem Instrument kleben bleiben kann, trotz der durch die Operation bewirkten absteigenden Aenderung; zur Erläuterung dieser Erscheinung vgl. S. 379 Anm. 1.

3) Siehe hierüber auch Berthold, Studien über Protoplasmaechnik. Leipzig 1886.

plasma und ungelöstem Körper und von Wasser und ungelöstem Körper. Vom Verhältniss dieser drei Grössen hängt es ab, ob das Protoplasma den ungelösten Körper nicht benetzt, also sich gar nicht an ihm ausbreitet, oder ob er ihn benetzt und sich mit endlichem oder unendlich kleinem Randwinkel an demselben ausbreitet¹⁾. Nur in den beiden letzteren Fällen, also bei Benetzung des ungelösten Körpers durch das Protoplasma, kann sich dieses an jenem festheften, wie es die Rhizopoden beim Umherkriechen auf festen Unterlagen und beim Ergreifen und Festhalten ungelöster Nahrungskörper thun.

Doch sind hier zwei Fragen aufzuwerfen: erstens, ob die Festheftung des Protoplasmas an einem ungelösten Körper resp. die Einverleibung eines solchen stets erfolgt, sobald die angegebenen hierfür günstigen Oberflächenbeziehungen verwirklicht sind, und zweitens, ob die Aufnahme eines ungelösten Körpers nicht auch ohne die entsprechenden Oberflächenverhältnisse zu Stande kommen kann. Was die erste Frage betrifft, so ist zu beachten, dass nach Untersuchungen von Quincke²⁾ nur bei ganz reinen Oberflächen die theoretisch zu erwartenden Erscheinungen in stets gleicher Weise auftreten, und dass daher der theoretisch constante Randwinkel, unter dem sich ein Medium an der Grenze zweier anderer ausbreitet, in Wirklichkeit selten constant ist. Dadurch können bei der Ausbreitung des ohnehin in seiner Beschaffenheit veränderlichen Protoplasmas natürlich Unregelmässigkeiten entstehen, aus denen sich aber kein Widerspruch gegen die dargelegten Anschauungen ergibt. Ferner vermögen die Eigenbewegungen des Protoplasmas wohl gelegentlich mit seinen Adhäsionsbestrebungen in Widerstreit zu geraten. Eine Festheftung des Protoplasmas an ungelöste Körper trotz ungünstigen Oberflächenbeziehungen wäre wohl durch Vermittlung eines Secretes

1) Eine Benetzung mit endlichem Randwinkel ist nur möglich, solange die Gleichung besteht: $kp \pm wp \cos \vartheta = kw$, wo kp die Oberflächenspannung zwischen ungelöstem Körper und Protoplasma, wp diejenige zwischen Wasser und Protoplasma, kw die zwischen ungelöstem Körper und Wasser und ϑ den Randwinkel bedeutet, den das Protoplasma mit dem ungelösten Körper jeweils bildet. Ist die Ungleichung verwirklicht: $kp + wp \cos \vartheta < kw$, so findet eine unbegrenzte Ausbreitung des Protoplasmas an dem ungelösten Körper statt; jegliche Ausbreitung aber unterbleibt, wenn: $kp - wp \cos \vartheta > kw$. Näheres in physikalischen Werken.

2) G. Quincke, Ueber Capillaritätserscheinungen an der gemeinschaftlichen Oberfläche zweier Flüssigkeiten. Ann. d. Phys. u. Chem. Bd. 139 S. 1. 1870.

denkbar, doch wurde ein derartiger Vorgang schon als unwahrscheinlich bezeichnet (S. 377). Dagegen soll nach Pfeffer bei Myxomyceten die Aufnahme ungelöster Körper in der Regel dadurch erfolgen, dass dieselben mechanisch in das Plasmodium hineingepresst werden, entweder durch ihr Gewicht oder durch den Widerstand, den sie der Fortbewegung des Protoplasmas entgegensetzen¹⁾. Ein solcher Mechanismus ist aber bei den Formverhältnissen vieler Rhizopoden gar nicht möglich. Und auch für die Myxomyceten darf man ihm vielleicht keine so grosse Bedeutung beimessen, da doch diese Protoplasten viele ungelösten Körper thatsächlich benetzen; einerseits die Unterlagen, auf denen sie sich ausbreiten, und andererseits gibt Pfeffer selbst an, dass manche ungelösten Körper, welche von den Plasmodien verschluckt wurden, vorher an diesen festhafteten. Demnach dürfen wir annehmen, dass bei der Einverleibung ungelöster Körper durch rhizopodoides Protoplasma Oberflächenkräfte die Hauptrolle spielen, wenn auch z. B. bei Myxomyceten eine Aufnahme ohne Unterstützung durch Adhäsionskräfte nicht ausgeschlossen ist.

Die bezeichneten Oberflächenbeziehungen dürften daher bei den später zu behandelnden Aufnahmevorgängen entschieden in Betracht kommen; ihre Wirkungen werden aber complicirt durch den Wechsel der auf- und absteigenden Aenderung²⁾ des Protoplasmas, wodurch das Verhalten des letzteren gegen einen und denselben ungelösten Körper beträchtlichen Schwankungen unterworfen wird.

c) Die Energieverwandlungen bei der Protoplasma- bewegung.

Nachdem wir gesehen haben, welche Energieformen wir etwa als Erzeuger der Protoplasma-bewegung anzunehmen haben, scheint es mir am Platze, einmal zu untersuchen, wie weit wir zur Zeit einen Einblick in den Verlauf der Energieverschiebungen und -Verwandlungen gewinnen können, welche der Massenbewegung des Protoplasmas zu Grunde liegen.

Wir wollen bei unserer Betrachtung von den Energieverhältnissen einer kugeligen Protoplasma-masse ausgehen, welche keine Pseudopodien bildet. Hier ist, wie früher besprochen wurde³⁾, zu-

1) W. Pfeffer, Ueber Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandl. d. math.-phys. Cl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 16 S. 151. 1891.

2) Vgl. S. 371 ff. und 378.

3) Vgl. S. 366 f.

nächst mit zwei Energieformen zu rechnen: der Volumenergie, deren Intensitätsfactor der Binnendruck ist, und derjenigen Energieform, welche man summarisch als Oberflächenenergie bezeichnet, und welche in Normaldruck, Krümmungsdruck und Oberflächenspannung zum Ausdruck kommt. In dem gedachten Falle sind diese beiden Energien resp. ihre Intensitätsfactoren, also der Binnendruck einerseits und der Normaldruck und Krümmungsdruck andererseits, überall im Gleichgewicht.

Wenn ein Pseudopodium entsteht, so wird nach unserer Annahme k und α local vermindert, indem daselbst durch die aufsteigende Aenderung (eintretende Ueberwerthigkeit) die molekulare Concentration der Substanz verringert wird. Hierbei verschwindet also zunächst ein Theil der Oberflächenenergie, welcher für die synthetischen Processe der gesteigerten Assimilirung verbraucht und somit zu chemischer Energie werden könnte. Das ist gewissermaßen ein auslösender Vorgang, der die jetzt folgende grössere Energie-Aenderung möglich macht; es ist diejenige, welche in der Vorstülpung des Protoplasmas, in dem Ausstrecken des Pseudopodiums sich äussert. Hierbei findet eine unter Massenbewegung (Protoplasmaströmung) verlaufende Verschiebung von Substanz nach der Stelle des geringeren Oberflächendrucks statt, womit gegen den letzteren Arbeit geleistet wird, was zu einer Vergrösserung der Oberfläche und so zu einer Vermehrung der Oberflächenenergie führt.

Woher stammt diese Energie, welche bei der Expansion des Protoplasmas verbraucht wird? Man könnte daran denken, dass sie aus der Volumenergie bestritten werde, indem durch Wärmeverbrauch der Binnendruck erniedrigt werde. In Wirklichkeit aber dürfte die Volumenergie nur die Vermittlerin spielen, während die Quelle für die Vermehrung der Bewegungs- und Oberflächenenergie des lebendigen Systems anderswo liegt. Wir müssen nämlich annehmen, dass der Werth der Volumenergie während des genannten Vorganges ziemlich constant bleibt, da dieser wegen des leichten Temperatúrausgleiches zwischen der kleinen Protoplasmamasse und dem umgebenden Medium wohl annähernd isotherm verläuft¹⁾. Daraus würde sich ergeben, dass die Energie der expansorischen Protoplasmaabewegung vorwiegend aus dem Wärmevorrath des umgebenden Wassers gewonnen wird.

1) Für Gase gilt bekanntlich das Gesetz, dass ein Gasquantum, wenn es isotherm, ohne Arbeit zu leisten, von einem höheren zu einem niedrigeren Druck

Bei der Einziehung oder Contraction der Pseudopodien wird, wie wir annehmen, zunächst die Oberflächen- und Volumenergie der letzteren erhöht. Diese Energie-Aenderungen lassen sich als abhängig erkennen von den dissimilatorischen Spaltungsprocessen der lebendigen Substanz bei ihrer absteigenden Aenderung; die freiwerdende Energie entspringt demnach aus der chemischen Energie des Systems. Bezüglich dieser Verwandlung haben wir zweierlei zu beachten. Insofern wir die dissimilatorische Spaltung als einen der Dissociation der Gase verwandten Process auffassen, haben wir zu erwarten, dass mit der Vermehrung der gelösten Moleküle Wärme verbraucht wird, wodurch die Volumenergie einerseits eine Einbusse erleidet; da aber andererseits die gedachten Spaltungen selbst offenbar mit einer sehr beträchtlichen Wärmeproduction verbunden sind, so wird jener Wärmeverlust wohl bei Weitem übercompensirt. Wir können also die contractorische Vermehrung der Volum- und Oberflächenenergie ohne Bedenken auf Kosten der Wärme¹⁾ stattfinden lassen, die bei der absteigenden Aenderung der lebendigen Substanz entsteht. Und zwar wird die Volumenergie sowohl durch die Temperaturerhöhung an sich als auch durch die Vergrößerung der molekularen Concentration²⁾ gesteigert; die Zunahme der Oberflächenenergie beruht vielleicht nur auf der letztgenannten Aenderung. Aus dem localen Zuwachs der Volum- und Oberflächenenergie entspringt dann die Bewegungsenergie des rückwärtsströmenden Pseudopodienplasmas. Und das Endproduct aller dieser Verwandlungen ist offenbar wiederum Wärme, die vielleicht theils noch im Haushalt des lebendigen Systems verwerthet (chemische Arbeit), theils nach aussen abgegeben wird.

Diese energetische Skizze soll nur zeigen, wie die Energieverwandlungen bei der Protoplasmaabewegung etwa verlaufen könnten. Vielleicht regt sie zu einem weiteren Durchdenken der berührten

übergeht, seine Volumenergie nicht ändert; wenn es daher *ceteris paribus* (also auch isotherm) Arbeit leistet, so kann die hierfür aufgewandte Energie nicht aus der Volumenergie stammen, sondern wird der Wärme der Umgebung entnommen. Dasselbe gilt nach der kinetischen Theorie der Flüssigkeiten im Wesentlichen auch für die letzteren.

1) Ein Theil der freiwerdenden Wärme wird vermuthlich für chemische Arbeit bei der Assimilirung verwendet (Synthese der Biogenmoleküle etc.).

2) Wir müssen uns wohl vorstellen, dass die Wärme, welche bei dieser Vermehrung der gelösten Moleküle verbraucht wird, als Volumenergie wiedererscheint.

Fragen an, was auch der Energetik des Muskels zu Gute kommen möchte. Beim Muskel müssen wir uns zwar, wegen der besonderen Configuration dieses Systems, den Verlauf der Energieverwandlungen in manchen Einzelheiten anders vorstellen als beim rhizopodoiden Protoplasma, im Wesentlichen aber dürfte doch Uebereinstimmung herrschen. Wenn dem so ist, so würde nach obiger Darstellung, worauf hinzuweisen ich nicht unterlassen möchte, bei der Contraction des Muskels die chemische Energie erst auf dem Umwege über Wärme in mechanische Energie übergehen, der Muskel also eine thermo-dynamische Maschine darstellen¹⁾.

III. Die Aufnahme ungelöster Körper durch Foraminiferen.

Das Verhalten des rhizopodoiden Protoplasmas gegen ungelöste Körper bietet dadurch ein erhebliches Interesse, dass es uns manche neue Angriffspunkte für die Analyse der Protoplasmabewegung gewährt. Und zwar sind besonders die bezüglichlichen Vorgänge bei den Foraminiferen²⁾, wie wir sehen werden, wegen gewisser Eigenthümlichkeiten in dieser Hinsicht sehr beachtenswerth, und ihre Untersuchung scheint geeignet, bei tieferem Eindringen auch über die Zusammenhänge der elementaren Prozesse in der lebendigen Substanz weitere Aufschlüsse zu geben.

a) Vorkommen der Aufnahme ungelöster Körper, ihre ökologische³⁾ Bedeutung und ihr Verhältniss zur Chemotaxis.

Die Aufnahme ungelöster Körper durch die Foraminiferen gehört in eine Gruppe analoger Vorgänge, die sich bei den verschiedenen Formen der rhizopodoiden Protoplasten in mannigfacher

1) Bezüglich der Frage, ob der Muskel eine thermo-dynamische Maschine sei oder nicht, vgl.: Engelmann, Ueber den Ursprung der Muskelkraft. Leipzig 1893. Ferner: A. Fick, Pflüger's Archiv Bd. 53. 1893 und M. Verworn, Allgemeine Physiologie 2. Aufl. S. 565 ff. Jena 1897.

2) Die Foraminiferen bilden bekanntlich (nach einem häufigen Sprachgebrauch) eine Unterordnung jener grossen Rhizopodenordnung, welche man als Rhizopoda s. str. bezeichnen kann (siehe C. Claus, Lehrbuch der Zoologie).

3) Damit sei im Anschluss an Haeckel (Generelle Morphologie) u. A. dasjenige bezeichnet, was man sonst mit dem auch in anderem Sinne gebrauchten Ausdruck „biologische“ Bedeutung zu belegen pflegt, nämlich die Bedeutung für die Erhaltung und den Lebenshaushalt eines Organismus.

Art wiederholen. Wir finden sie bei allen Rhizopoden mit Einschluss der Heliozoen und Radiolarien, bei Myxomyceten, bei manchen Ekto-, Meso- und Entodermzellen verschiedener niederer Metazoen und endlich bei den weissen Blutkörperchen und Darmepithel-Zellen auch der höheren Thiere. Charakteristisch für die gedachten Aufnahmeporgänge aller dieser Protoplasten ist der Umstand, dass die letzteren ohne besonders differenzierte Vorrichtungen¹⁾ zur Einverleibung ungelöster Substanzen diese im Allgemeinen mit jedem beliebigen Theil ihrer formwechselnden Oberfläche zu verschlingen vermögen.

Die ökologische Bedeutung dieser Vorgänge ist in den einzelnen Fällen eine ziemlich verschiedene. Sehr häufig handelt es sich dabei um die Erwerbung von Nahrungskörpern, wenn sich z. B. einzellige Organismen kleinerer Geschöpfe ihresgleichen oder anderer nutzbarer organischer und anorganischer Körper bemächtigen. Sodann können auch gewisse „functionelle“ Leistungen der Zellen vorliegen, wie bei Leukocyten, wenn sie histolytische²⁾ Verrichtungen ausüben oder Bakterien und andere Feinde bekämpfen; bei den Darmepithel-Zellen, wenn sie die Beförderung der Fetttröpfchen in die Chylusbahnen vermitteln, oder bei sandschaligen Rhizopoden, wenn sie Sandkörnchen, Algenpanzer u. s. w. zum Aufbau ihrer Gehäuse³⁾ einsammeln. Endlich werden auch solche Fremdkörper aufgenommen, welche den betreffenden Organismen keinerlei Nutzen zu gewähren scheinen, wie die Schlammpartikelchen, welche von nackten Rhizopoden und Myxomyceten⁴⁾ gelegentlich mitgeschleppt werden.

Häufig wird die Aufnahme eines ungelösten Körpers von Seiten einer Zelle durch gewisse vorbereitende Vorgänge eingeleitet, noch ehe eine Berührung der beiden stattgefunden hat. Das geschieht, wenn von dem aufzunehmenden Körper eine „richtende“ Wirkung auf die Protoplasmaabewegung der Zelle ausgeübt wird, welche die Annäherung der letzteren veranlasst, wobei es sich meist um eine chemische Einwirkung handelt, indem nämlich von dem im

1) Solche finden sich bekanntlich bei den meisten Infusorien, welche in ihren Mund- und Peristomgebilden Apparate besitzen, die speciell der Aufnahme ungelöster Körper zu dienen haben.

2) Siehe bei M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., S. 336 f. 1901.

3) Ebendasselbst S. 156 f.

4) W. Pfeffer, Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. Abhandl. d. math.-phys. Cl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 16. 1891.

Ganzen ungelösten Körper irgend welche Bestandtheile in geringer Menge in Lösung gehen, von welchen bekanntlich schon äusserst unbedeutende Quantitäten zur Erzeugung chemischer Reizwirkungen genügen. Insofern diese chemischen Reize hier eine Hinbewegung des Protoplasma-körpers nach der Reizquelle zur Folge haben, liegt dann also eine positive Chemotaxis vor¹⁾. Solche Fälle von positiver Chemotaxis finden wir nicht selten beim Nahrungserwerb niederer Organismen verwirklicht und sprechen dann speciell von einer Trophotaxis. Es sei noch daran erinnert, dass auf diese Weise von der Zelle eine Auswahl zwischen verschiedenen Körpern getroffen werden kann, welche nach den Regeln der Chemotaxis leicht zu erklären ist. Bei der Art der chemotaktischen Mechanik kann es sich aber auch ereignen, dass Zellen durch Stoffe angelockt werden, welche für dieselben ohne Nährwert oder gar giftig sind.

Im Gegensatz zu dieser chemischen Anziehung scheint ein grosser Theil ungelöster Körper von rhizopodoiden Zellen aufgenommen zu werden, ohne dass die letzteren zuvor durch eine von dem ungelösten Körper ausgehende richtende Wirkung zum Aufsuchen desselben veranlasst worden wären. Es ist dann ein „zufälliges“ Zusammentreffen, welches die Aufnahme ermöglicht; entweder stösst die dahinkriechende rhizopodoide Zelle von ungefähr auf den ungelösten Körper, oder dieser wird durch active oder passive Bewegung an jene herangebracht.

Ist die Berührung erfolgt, so beginnt die Aufnahme, wenn gewisse Bedingungen erfüllt sind. Diese Bedingungen sind nicht für alle Zellarten die gleichen; manche scheinen vorwiegend nur gewisse chemisch wirksame Körper aufzunehmen, und zwar die einen diese, die anderen jene, während gewisse Zellen sehr leicht auch chemisch unwirksame, d. h. im Wasser und im Protoplasma völlig unlösliche Körper verschlingen.

b) Allgemeine Orientirung über den Aufnahmeporgang bei Foraminiferen und Fragestellung.

Die Eigenthümlichkeiten des Aufnahmeporganges bei den Foraminiferen werden sich am besten darstellen lassen im Anschluss an

1) Eine Zusammenstellung der hierher gehörigen Erscheinungen findet sich bei Verworn, l. c. S. 449 ff. — Für die mechanische Analyse der chemotaktischen Vorgänge kommen die S. 371 ff. und 409 ff. angewandten Principien in Betracht.

eine Schilderung der bezüglichen Verhältnisse bei amöbenartigen Protoplasten. Ueber diese liegen mehrfache Untersuchungen vor, welche ausführlicher, auch hinsichtlich der mechanischen Analyse, bei Verworn¹⁾ wiedergegeben sind, auf dessen Darstellung hier verwiesen werden mag.

Kurz gefasst stellt sich z. B. bei einer Amöbe die Einverleibung eines ungelösten Körpers etwa folgendermaassen dar: Wenn die Amöbe auf einen ruhig daliegenden, zur Aufnahme geeigneten Körper trifft, so fliesst ihr Protoplasma von der Berührungsfläche aus allseitig an ihm entlang, bis es ihn völlig umschlossen und auf diese Weise in sein Inneres versenkt hat. So einfach wie eben geschildert geht dieses Ereigniss freilich nicht immer von Statten, doch kann dies als das Schema des Verlaufes gelten. Im Wesentlichen ähnlich scheint sich der Aufnahmevorgang auch bei anderen amöbenähnlichen Protoplasten zu vollziehen. Von etwaigen Differenzen war früher beiläufig die Rede²⁾.

Abweichend von den Erscheinungen bei den amöbenähnlichen Protoplasten gestaltet sich im Allgemeinen die Einverleibung ungelöster Körper bei Rhizopoden mit langgestreckten, fadenförmigen Pseudopodien. Diese Protozoën, zu welchen die Foraminiferen, Heliozoen und Radiolarien gehören, besitzen meist einen ziemlich scharf gegen den „centralen Protoplasmakörper“ abgegrenzten Pseudopodienapparat, welcher vorwiegend den Verkehr mit der Aussenwelt vermittelt. Obschon bei den genannten Zellarten noch jeder Theil des Protoplasmakörpers diese Functionen versehen könnte, so thut dies in Wirklichkeit doch immer nur derjenige, welcher eben zur Bildung der Pseudopodien verwendet wurde. Den letzteren liegt also, gleicherweise wie sie durch ihre grosse Oberflächenentfaltung wahrscheinlich in hohem Maasse die Aufnahme und Abgabe gelöster Stoffe besorgen, jeweils auch die Einbringung ungelöster Nahrung ob.

Nach den bisher vorliegenden Beobachtungen geht bei den genannten Rhizopoden die Aufnahme ungelöster Körper in der Regel folgendermaassen vor sich: Die sich ausstreckenden oder ausgestreckten Pseudopodien heften sich an dem betreffenden Körper fest und ziehen diesen, indem sie sich verkürzen, an den centralen

1) M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., S. 150 f. u. 552 f. Jena 1901.

2) Vgl. S. 380.

Protoplasmakörper heran. In dieser letzten Phase der Einverleibung tritt uns ein Moment entgegen, welches an analogen Vorgängen bei amöbenähnlichen Protoplasten nicht zu bemerken ist, vielleicht aber auch hier eine Rolle spielt. Während nämlich eine Amöbe mit ihrer ganzen Protoplasmamasse sich gegen den aufzunehmenden Körper hinbewegt und dann, in gleicher Richtung weiter kriechend, diesen mitschleppt, strömt bei einem Foraminifer nur das Protoplasma einiger Pseudopodien zuerst centrifugal gegen den aufzunehmenden Körper hin und fließt hernach, nachdem es sich desselben bemächtigt, in umgekehrter Richtung wieder zu den centralen Protoplasmakörper zurück; und der letztere kann während dieser Vorgänge unverrückt an seinem Platze verharren. Wahrscheinlich liegt ein ähnlicher Fall auch in der zweifelsohne vorkommenden Aufnahme von Fetttröpfchen durch die Darmepithel-Zellen vor. Nach der üblichen Annahme schiebt hierbei ebenfalls der festsitzende Zellkörper seine pseudopodienähnlichen Fortsätze gegen die Fetttröpfchen vor, wobei vielleicht eine positive Chemotaxis nach dem mit Fettsäuren und Seifen vermischten Fett mitwirkt; auf diese Ausstreckung muss aber auch hier eine Einziehung der das Fett mitführenden Protoplasmafortsätze folgen, welche durch jene Chemotaxis allein nicht erklärt werden könnte. Diese Phase des Einverleibungsvorganges, auf welche man noch nicht geachtet zu haben scheint, ist offenbar der Einziehungsphase der mit ungelösten Körpern beladenen Pseudopodien der Foraminiferen ganz analog¹⁾.

Für die Erklärung dieses Erscheinungskomplexes kommt zweierlei in Betracht: der Vorgang des Ergreifens und Festhaltens eines ungelösten Körpers, nämlich die erste Phase der Einverleibung, und die centripetale Fortschaffung des ergriffenen Körpers, welche die zweite Phase des Vorganges darstellt.

Eine genauere mechanische Analyse der angedeuteten Vorgänge ist noch nicht versucht worden, wie auch die bisherigen Erfahrungen

1) Um einen verwandten Vorgang dürfte es sich handeln, wenn die Fetttröpfchen nach ihrem Eintritt in das Innere der Zelle in bestimmter Richtung durch diese hindurchgeführt werden, bis sie den cylinderförmigen Zellkörper am entgegengesetzten Pole wieder verlassen. Ueberhaupt könnten die bei den erwähnten Vorgängen mitwirkenden Factoren auch bei verschiedenen anderen orientirten Fortbewegungen von ungelösten und vielleicht auch von gelösten Körpern im Protoplasma eine wichtige Rolle spielen.

über den Gegenstand hierfür nicht ausreichend gewesen wären. Von solchen ist Folgendes namhaft zu machen: M. Schultze fand bezüglich der ersten Phase des Vorganges, dass kleine Organismen, z. B. Infusorien, welche gegen die Pseudopodien von Foraminiferen stiessen, plötzlich bewegungslos, wie gelähmt, an denselben haften blieben¹⁾. Nach Untersuchungen M. Meissner's²⁾ sollen Heliozoen nur lebendige Organismen aufnehmen, und Verworn³⁾ fand, dass es stets lebhaft activ oder passiv bewegte Körper waren, welche von den Pseudopodien der Foraminiferen ergriffen und dem centralen Protoplasmakörper zugeführt wurden. Und zwar geschehe die Ergreifung und Festheftung des betreffenden Körpers auf den Pseudopodien durch ein klebriges Secret, welches die letzteren in Folge des mechanischen Reizes des bewegten Körpers absondern; auch die Centripetalbeförderung des bewegten Körpers werde durch den mechanischen Reiz und die durch ihn erzeugte contractorische Erregung der Pseudopodien hervorgerufen.

Indess können doch auch Nahrungskörper, welche schon ganz bewegungslos geworden sind, noch eine Einziehung der Pseudopodien bewirken. So gibt Verworn⁴⁾ an, dass bei *Lieberkühnia Wagneri* und anderen Foraminiferen kleine, als Nahrung ergriffene Organismen, wie Infusorien, zunächst längere Zeit auf den ausgestreckten Pseudopodien verweilen und hier schon zum Theil verdaut werden, ehe das so veränderte Nährmaterial in einzelnen Portionen dem centralen Protoplasmakörper zugeführt wird.

Hier bewirkt also erst die ganz bewegungslos gewordene Masse die Einziehung der Pseudopodien. Ebenso handelt es sich bei der Aufnahme der Fetttröpfchen durch die Darmepithel-Zellen offenbar um unbewegte Körper, die also nicht durch mechanische Reizung eine contractorische Erregung auszulösen vermögen. Doch werden nicht beliebige ungelöste Partikel von diesen Zellen aufgenommen, wie bekanntlich z. B. Carminkörnchen keinen Eintritt finden. Diese Thatsachen legen die Vermuthung nahe, dass bei der Einverleibung unbewegter Körper chemische Einflüsse im Spiele seien.

1) M. Schultze, Ueber den Organismus der Polythalamien S. 23. Leipzig 1854.

2) M. Meissner, Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 46. 1888.

3) M. Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien S. 148 f. Jena 1889.

4) l. c. S. 148.

Im Hinblick auf diese Vorgänge stellte ich mir die Frage, wie durch ein und denselben Körper zuerst eine Ausbreitung des Protoplasmas, also ein Festheften an ihm, und dann eine Contraction unter Mitführung des ergriffenen Körpers hervorgerufen werden könne. Zur Beantwortung dieser Frage und für ein tieferes Eindringen in die Mechanik der genannten Vorgänge sollte zunächst festgestellt werden, unter welchen Umständen unbewegte Körper von den Pseudopodien der Foraminiferen ergriffen, festgehalten und centripetal fortgeführt werden. Hierbei wurden auf Grund der Vermuthung, dass chemische Einflüsse eine Rolle spielten, einerseits solche ungelöste Körper verwendet, von welchen eine chemische Einwirkung auf das Protoplasma zu erwarten war, andererseits aber solche, welche als chemisch indifferent gegenüber dem Protoplasma angesehen werden konnten. Bei der Wahl der ersteren, welche kurz als chemisch wirksame Körper bezeichnet seien, wurde besonders an solche gedacht, die etwa zur Nahrung dienen mochten, Körper, welche im Wasser im Allgemeinen ungelöst blieben, aber mit dem Protoplasma in chemische Wechselwirkung treten konnten, wie Stärkekörner, Stückchen einer grünen Alge (Oedogoniacee), abgestorbene Protoplasma-massen von Foraminiferen, Reinpräparate von Nuclein, Nucleinsäure und Lecithin. Beiläufig wurden den Foraminiferen auch Stoffe dargeboten, welche in Wasser mehr oder minder leicht löslich sind und daher möglicher Weise eine Chemotaxis bewirken konnten, wie Reinpräparate von Pepton, Kreatin, Kreatinin, Leucin, Tyrosin und Glykogen¹⁾. Die chemisch unwirksamen Körper bestanden in reinem feinen Quarzsand, in kleinzerriebenen Glas und sehr dünnen Glasstäbchen.

In der folgenden Darstellung der Versuche ist so verfahren worden, dass die von den Versuchsthieren aufgenommenen Körper den nicht aufgenommenen gegenübergestellt wurden; wir werden sehen, dass zu den letzteren alle chemisch unwirksamen gehörten, aber auch ein Theil der chemisch wirksamen.

Zur Unterstützung der Analyse des Einverleibungsvorganges

1) Diese Versuche mussten fragmentarisch bleiben. Doch würden dieselben, systematisch durchgeführt, gewiss geeignet sein, manche Aufschlüsse darüber zu geben, welche Rolle die betreffenden chemischen Verbindungen im Lebensprocess spielen.

wurden schliesslich noch Versuche über das Aufnahmevermögen kernlosen Protoplasmas ausgeführt. Der Darstellung der Aufnahme unbewegter Körper wird eine kurze Schilderung der Einverleibung eines bewegten Körpers durch *Orbitolites complanatus* vorangeschickt werden.

Als Versuchsobjecte dienten verschiedene Foraminiferenarten des Rothen Meeres: *Orbitolites complanatus*, *Orbitolites fuscus*, *Rhizoplasma Kaiseri*, *Amphistegina Lessonii* und *Gromia oviformis*.

Bezüglich der Versuchsanordnung möge hier gleich bemerkt werden, dass die Versuchsthierc sich während der Beobachtung stets in flachen Glasschalen von 3—6 cm Durchmesser befanden, und zwar meist bei einer Wasserschicht von 0,5—1 cm Höhe. Für die Mehrzahl der Versuche reichte eine etwa 100malige Vergrösserung (Zeiss, Objectiv AA, Ocular 4) aus.

c) Experimente und Beobachtungen.

1. Aufnahme bewegter Körper.

Wir wählen als Beispiel für die Einverleibung bewegter Körper diejenige eines kleinen Wimperinfusors durch *Orbitolites complanatus*.

Eine genauere Beschreibung dieses Versuchsthiercs ist schon an anderen Stellen¹⁾ wiederholt gegeben worden. Hier möge daher nur noch Einiges über die Pseudopodien angeführt werden. Dieselben können über 2 cm lang werden und bilden sehr ansehnliche, vielverzweigte Netze, welche schon makroskopisch als zarte, seiden-glänzende Gebilde wahrzunehmen sind. Ueber die Bewegungserscheinungen des Pseudopodienprotoplasmas möge ebenfalls in der eben citirten Arbeit nachgelesen werden, im Besonderen über die beiden Phasen der Expansion und der Contraction. Was die Function der Pseudopodien anbetrifft, so dienen diese neben wahrscheinlich noch anderen wichtigen Verrichtungen²⁾ zur Bewegung des ganzen Thiercs³⁾ und zur Aufnahme von Körpern aus der Um-

1) Vgl. M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Archiv Bd. 51. 1891 und a. a. O.

2) Z. B. der Abgabe in Wasser löslicher Stoffwechselproducte.

3) Diese Bewegung des ganzen schalentragenden Thiercs kann auch völlig aufhören, wenn dasselbe, wie häufig, seine Schale selbst an Pflanzentheilen, Gefässwänden und dergl. festgeheftet hat.

gebung. Und da das ausgebildete Pseudopodiennetz eines Orbitolites nicht selten ein Flächengebiet von mehr als 10 qcm beherrscht, so hat dasselbe reichlich Gelegenheit, mit mancherlei Körpern in Berührung zu kommen.

Stösst ein kleines Wimperinfusor im Umherschwimmen an ein Pseudopodium von Orbitolites, so kann es sich ereignen, dass dasselbe an dem Protoplasma haften bleibt und bei den Fluchtversuchen sich noch weiter in benachbarte Sarkodefäden verwickelt. Auf den so in Anspruch genommenen Pseudopodien sieht man alsbald in Folge der mechanischen Reizung durch die Stösse und Zerrungen des Infusors die Erscheinungen der contractorischen Erregung eintreten, indem sich kleine Anschwellungen auf den Fäden zeigen und das Protoplasma in jenem Pseudopodienggebiet vorwiegend centripetal¹⁾ zu strömen beginnt. Auf diese Weise können sich die Pseudopodien so weit von dem Infusor zurückziehen, dass dieses Gelegenheit findet, zu entweichen. Geschieht dies nicht, so folgt auf die contractorische Erregung bald eine beträchtliche Verstärkung der Expansionsbewegung der Pseudopodiensubstanz, wie dies auch sonst häufig kurze Zeit nach mechanischer Reizung, so z. B. nach Durchschneidung der Pseudopodien, zu beobachten ist²⁾. Diese expansorisch erregten Pseudopodien kommen den contractorisch erregten gewissermaassen zu Hülfe, so dass das gefangene Protist von dem mächtiger werdenden Plasmanetz immer mehr umschlungen, der verdauenden Wirkung desselben ausgesetzt und so, wenn nicht noch ein Fluchtversuch gelingt, endlich überwältigt wird. Die Bewegungen der Wimpern lassen dann allmählich nach, und der Infusorienkörper erhält Deformitäten. Wenn so nach etlicher Zeit — es können bis dahin Stunden vergehen — das Infusor abgestorben ist, so verkürzen sich die Fäden des Pseudopodiennetzes, welche dasselbe umstrickt halten, und ziehen ihre Beute an den centralen Plasmakörper des Orbitolites heran; hier wird sie am Schalenrand angelagert, allmählich völlig vom Protoplasma verdaut und in's Innere aufgenommen.

Bei diesem Aufnahmevorgang ist also die Ursache für das Ergreifen und Festhalten des Infusors jedenfalls nur zum geringen Theil unmittelbar in der mechanischen Reizung der Pseudopodien durch

1) Mit „centripetal“ ist im Folgenden stets die Richtung nach dem centralen Protoplasmakörper bezeichnet.

2) Zur Erklärung dieser Erscheinung siehe S. 415.

das bewegliche Infusor zu suchen, vielmehr vorwiegend in der Verstärkung der Protoplasmaströmung nach der Gegend des bewegten Körpers, welche erst eine Folge¹⁾ der durch den mechanischen Reiz bewirkten contractorischen Erregung ist; und ferner steht die Centripetalbeförderung des Infusors nicht mehr in einem directen Zusammenhang mit dem vorangegangenen mechanischen Reiz, sondern wird in Wirklichkeit durch einen schon seit längerer Zeit unbewegten Körper eingeleitet. Daher gehört die zweite Phase dieses Aufnahmevorganges bei Orbitolites schon in das Gebiet der nachfolgenden Untersuchungen über die Einverleibung unbewegter Körper.

2. Verhalten des Protoplasmas gegen unbewegte Körper.

Es wurde schon erwähnt, dass die unbewegten Körper hier in zwei Gruppen getheilt werden, je nachdem ob sie von den Foraminiferen aufgenommen wurden oder nicht. Im Voraus sei bemerkt, dass die „aufgenommenen“ Körper zwar von den meisten aber nicht von allen untersuchten Foraminiferenarten aufgenommen wurden.

Aufgenommene Körper.

Orbitolites complanatus.

Weizenstärke: Ueber den peripheren Ausläufern eines kräftigen Pseudopodienkranzes von Orbitolites wird ein Häufchen Stärkekörner in's Wasser versenkt. Diese vertheilen sich beim Niedersinken auf die Enden der Pseudopodien und deren Umgebung. Um eine mechanische Reizung der Protoplasmafäden hervorzurufen, ist der Anprall der Körner zu schwach; es erfolgt daher zunächst nichts. Schon nach kurzer Zeit aber, nach 2 bis 10 Minuten, ändert sich das Bild. Man sieht hier und dort die Amylumkörner, welche auf den Pseudopodien liegen, eine kurze, ruckartige Bewegung ausführen, die den Anschein erweckt, als ob der betreffende Abschnitt des Pseudopodiennetzes plötzlich stärker gespannt werde. Bald darauf werden dann einzelne auf den Plasmafäden liegende Stärkekörner in der Richtung nach dem centralen Orbitolitenkörper langsam in Bewegung gesetzt, und in kurzer Zeit erscheint die Mehrzahl der Körner perlschnurartig auf den Pseudopodien aufgereiht und wird von denselben in centripetaler Richtung davongetragen (Fig. 4).

1) Vgl. 391 und 415.

Lockere Häufchen von Amylum fallen beim Hindurchfließen der Pseudopodienmasse zusammen, indem die zu unterst liegenden Körner zunächst vom Protoplasma ergriffen und fortgeführt werden; zusammenhaftende Massen werden als Ganzes transportiert, wobei man häufig die dünnsten Sarkodefäden recht beträchtliche Lasten mitschleppen sieht. So ist nach einigen Minuten die gesammte mit Pseudopodien in Berührung gerathene Stärke in Bewegung gesetzt und strebt dem centralen Protoplasmakörper des Orbitolites zu, indem auf den beteiligten Pseudopodien das Protoplasma ausnahmslos centripetal fließt. Dabei verkürzen sich die Fäden so lange, bis die ganze Stärkemasse am Schalenrand angekommen ist. Hier bleibt dieselbe liegen, da die meisten Körner nicht durch die kleinen Pylome in's Innere des Schalenraumes hindurchtreten können.

Während die mit Amylum beladenen Pseudopodien sich verkürzen, findet eine Verstärkung der centrifugalen Protoplasmaströmung auf den nächstbenachbarten Fäden statt¹⁾; so stoßen diese bald auf die noch liegen gebliebenen Stärkekörner und bringen auch diese ein. Niemals aber sieht man auch hier ein Amylumkorn in centrifugaler Richtung mitgeführt werden.

Gleichzeitig mit den geschilderten Vorgängen lässt der centrale Protoplasmakörper, welcher sonst mittelst der Pseudopodien sehr häufig grössere Locomotionen ausführt, wohl mitunter einige geringe Ortsveränderungen erkennen, diese finden jedoch, was besonders zu betonen ist, nach jeder beliebigen Richtung statt, ohne irgend

Fig. 4. *Orbitolites complanatus*. Nur ein Segment des schalentragenden Protoplasmakörpers mit den zugehörigen Pseudopodien gezeichnet. Versuch mit Amylum. Beginn der centripetalen Fortführung der Stärkekörner.

1) Vgl. S. 391 und 415.

welche Bevorzugung der Orte, wo die mit der Stärke beladenen Pseudopodien liegen, so dass die Annäherung zwischen Amylum und centralem Orbitolitenkörper nicht etwa durch ein Hinwandern des letzteren zu Stande kommt.

Das weitere Schicksal der aufgenommenen Stärkekörner, das für das Verständniss des Vorhergehenden nicht ohne Belang ist, besteht in Folgendem:

Ist das Amylum an die Schale des Orbitoliten herangebracht, so wird es dort reichlich von Protoplasma umspinnen, vielleicht ganz von demselben eingehüllt, was sich indess nicht feststellen lässt. Zwischen den einzelnen Körnern aber treten neu sich bildende Pseudopodien in das Medium hinaus, jedoch ohne jemals von jenen etwas mitzuführen. Erst nach einigen Tagen ändert sich dieses Verhalten; dann sieht man nämlich viele von den aufgenommenen Stärkekörnern in dem Pseudopodiennetz circuliren, indem sie jetzt von dem Protoplasma sowohl centrifugal wie centripetal umhergeführt werden. Diese Stärkekörner liessen 4--6 Tage nach ihrer Verfütterung Veränderungen erkennen, die auf eine Verdauung durch das Orbitolitenprotoplasma hinwiesen. Da jedoch nach Untersuchungen von Meissner¹⁾ Stärkekörner zwar von Infusorien, nicht aber von Amöben verdaut werden, so wurde zur Bestätigung dessen, dass im vorliegenden Falle ein Rhizopod Stärke verdaut, ein Vergleich vorgenommen zwischen der vom Orbitolites veränderten und der von einem Infusor verdauten Stärke.

In einem Gefäss mit Meerwasser und Algen hatte sich eine grosse Menge von *Stylonychia*, einer hypotrichen Infusorienart, entwickelt. Diesen wurde reichlich Stärke zugesetzt und nach fünf Tagen die von den Infusorien aufgenommenen Körner mittelst Jodreaction untersucht. Und es stellte sich heraus, dass die von *Stylonychia* und *Orbitolites* veränderten Stärkekörner ein völlig übereinstimmendes Aussehen darboten. Die einen wie die anderen erschienen je nach den Stadien der Verdauung mehr oder minder zernagt und bezüglich der Jodfärbung in allen Uebergängen von dem tiefen Schwarz-Violett-Blau der unversehrten Stärke bis zur fast völligen Farblosigkeit. Im letzteren Falle ist meist nur noch ein unregelmässig-schwammiges Gerüst übrig.

1) M. Meissner, Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 47. 1888.

Es wäre noch dem Einwand zu begegnen, dass es nicht der Orbitolites sei, welcher die Zerstörung der Stärkekörner verursache, sondern die im Wasser gleichfalls anwesenden Bakterien, die bekanntlich Stärke und Cellulose zu vergären im Stande sind. Da nämlich die Amylumkörner ausserhalb des Orbitolitengehäuses bleiben und vielleicht nicht immer vollständig vom Protoplasma eingehüllt sind, so könnten die Bakterien hier wohl ihre Wirksamkeit entfalten. Nun boten zwar Stärkekörner, welche eine Woche lang in ausgesucht bakterienreichem Meerwasser gelegen hatten, auch geringe Veränderungen nach Art der geschilderten Verdauungserscheinungen dar, doch blieben diese in hohem Maasse hinter denjenigen zurück, welche durch die Orbitoliten schon in viel kürzerer Zeit bewirkt worden waren¹⁾. Die von den Bakterien angegriffenen Amylumkörner zeigten nach einer Woche kaum eine schwächere Jodfärbung als normale und waren nur hin und wieder am Rande mit kleinen Einkerbungen versehen.

Es ist demnach zweifellos, dass Stärkekörner von Orbitolites verdaut werden. Als Analogon dazu ist eine Beobachtung von Schaudinn²⁾ anzuführen, nach welcher ein anderes Foraminifer, *Calcituba polymorpha*, die Ulvenblätter, auf denen es lebt, häufig vollständig durchlöchert, also in gründlicher Weise Cellulose zu verdauen befähigt ist.

Grüne Algen: Ein etwa 1 cm langes Stück einer Oedogoniacee, an den Rand des Pseudopodienkranzes von Orbitolites gelegt, wird in derselben Weise wie die Stärke, nur nach etwas längerer Zeit als diese, von den sich verkürzenden Pseudopodien an die Schale des Foraminifers herangezogen.

Eine positive Chemotaxis des Orbitolites, etwa nach dem von der Alge producirten Sauerstoff, ist nicht nachzuweisen. Das ergibt sich aus Versuchen, bei denen in grösseren Glasschalen eine Reihe von Orbitoliten derart neben ein gerades Bündel von Algen gelegt war, dass die ersteren je 1 cm von dem letzteren entfernt waren, in welcher Lage die Foraminiferen mit ausgestreckten Pseudopodien bis dicht an die Algen heranreichen mussten. Für den Fall

1) Das war zu erwarten, da bekanntlich der hohe Salzgehalt des Meerwassers die Fäulniss und andere Gärungsprocesse hemmt.

2) F. Schaudinn, Untersuchungen an Foraminiferen I. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 59. 1895.

einer positiven Chemotaxis war demnach zu erwarten, dass sich die Mehrzahl derjenigen Orbitoliten, welche überhaupt eine Locomotion ausführten, in der Richtung nach den Algen hinbewegen werde. Das geschah aber nicht; vielmehr waren nach etwa 4 Stunden von 20 Orbitoliten die meisten nach verschiedenen Richtungen aus einander gekrochen, ohne Bevorzugung der Seite, wo sich die Algen befanden.

Degenerirte Protoplasamassen: Bekanntlich degenerirt kernlose Pseudopodiensubstanz, welche man von dem kernhaltigen Foraminiferenleib abgetrennt hat, innerhalb von Stunden und Tagen, indem sie sich allmählig zu grösseren und kleineren, feinvacuolisirten Klümpchen zusammenballt, die schliesslich in lockere Körnerhaufen aus einander fallen, ein Vorgang, welchen Verworn¹⁾ als „körnigen Zerfall“ bezeichnet hat. Das Verhalten solcher degenerirten Massen gegenüber den normalen Pseudopodien von Orbitolites ist ein sehr verschiedenes, und zwar je nach dem Stadium der Degeneration. Im Allgemeinen können wir im Verlauf der Degeneration, welche Verworn eingehend untersucht hat, zwei Stadien unterscheiden: Im ersten Stadium bewahrt das abgetrennte kernlose Protoplasma einen der Norm ähnlichen physikalischen Zustand, in welchem es noch durch Oberflächenkräfte²⁾ zu Bewegungen und Formveränderungen veranlasst werden kann; schon in diesem Zustand indess wird das Protoplasma zunehmend reicher an kleinen Vacuolen, und seine Pseudopodienbildung lässt mehr und mehr nach, wobei es sich schliesslich meistens zu einigen grösseren Tröpfchen zusammenzieht, die nur noch geringe spontane Bewegungen zeigen. Dann beginnt das zweite Stadium der Degeneration, indem das protoplasmatische Wabengerüst jener Tröpfchen, welches die kleinen Vacuolen scheidet, allmählig in zahlreiche kleine Kügelchen zerfällt, während der Inhalt der vielen Vacuolen gerinnt und einen lockeren, flockigen Schleim bildet, in welchen die kleinen Kügelchen eingebettet werden.

Legt man einem normalen Orbitolites Pseudopodienmasse im ersten Degenerationsstadium vor, so zeigt sich in seinem Verhalten zu dieser abermals ein beträchtlicher Unterschied, je nachdem die degenerirte Pseudopodienmasse ihm selbst, einem anderen Orbitolitenindividuum oder einer anderen Rhizopoden-

1) M. Verworn, Der körnige Zerfall. Pflüger's Arch. Bd. 63 S. 253. 1896.

2) Vgl. S. 377 ff.

art entnommen ist. In den beiden letzten Fällen findet mit wenigen Ausnahmen keine Aufnahme statt, da solche Massen auf den normalen Pseudopodien eine heftige contractorische Erregung hervorrufen und so jeden Annäherungsversuch zurückweisen¹⁾. Dagegen nimmt ein Orbitolites die ihm selbst entzogene kernlose Protoplasmamasse sehr begierig wieder auf, wie Verworn²⁾ zuerst festgestellt hat. Solche Massen treten schon bald nach der Berührung auf die normalen Pseudopodien über, und zwar im Allgemeinen um so lebhafter, je näher sie dem Ende des ersten Degenerationsstadiums sind, ohne dies indess schon ganz erreicht zu haben. Ein solcher Aufnahmevorgang unterscheidet sich recht erheblich von demjenigen der Stärkekörner, Algen und anderer, noch zu besprechender Körper, indem nämlich die bezeichneten Protoplasmamassen mehr oder minder intensiv durch eigene Bewegung ihre Einverleibung in den kernhaltigen Orbitolitenkörper unterstützen. Das degenerirte Protoplasma ergiesst sich kurz nach der Berührung in breiten Strömen auf die normalen Pseudopodien und gestaltet damit die Bewegung auf diesen zu einer ausschliesslich centripetalen. So fügt der Orbitolites sich die Leibessubstanz, deren man ihn beraubt hatte, innerhalb weniger Zeit wieder ein.

Befinden sich die kernlosen Protoplasmamassen im zweiten Stadium der Degeneration, was etwa 24—48 Stunden nach ihrer Abtrennung der Fall ist, so bleibt es für ihre Aufnahme durch einen normalen Orbitolites gleichgültig, ob sie von ihm selbst, von einem anderen Orbitolitenindividuum oder von einer anderen Foraminiferenart abstammen³⁾. Die Einverleibung von solchem körnig zerfallenen Protoplasma, dessen einzelne Theile nicht mehr zu eigenen Bewegungen veranlasst werden können, bietet einen der Aufnahme von Stärkekörnern ähnlichen Verlauf dar. Dieselbe beginnt damit, dass nach der Berührung der degenerirten Massen durch die normalen Pseudopodien zunächst eine Zeit lang ziemlich viel von der Substanz der letzteren in jene hineinfließt und sich dort verliert. Diese Vorbereitungen zur Aufnahme können bis zu 20 Minuten

1) Vgl. P. Jensen, Ueber individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art. Pflüger's Arch. Bd. 62 S. 172. 1895.

2) M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. Bd. 51 S. 66 ff. 1891.

3) Siehe 1).

und länger andauern. Dann plötzlich sieht man an irgend einer Stelle, wo ein Pseudopodium in die degenerierte Masse einmündet, diese sich vorbuchten (Fig. 5 a); in diesem Augenblick beginnt auf dem Pseudopodium die bis dahin centrifugale Bewegung centripetal zu werden, dasselbe wird dicker, und es gleiten auf ihm in zunehmendem Maasse Kügelchen und Flöckchen aus dem degenerirten Klumpen zum centralen Orbitolitenkörper hin. Derselbe Vorgang kann sich auch noch an anderen Stellen zeigen, so dass dann die

Fig. 5 a. *Orbitolites complanatus*. Aufnahme von kernlosem Protoplasma in einem späteren Stadium der Degeneration. — Erster Beginn des Uebertritts der degenerirten Substanz auf die Pseudopodien.

körnig zerfallene Masse durch mehrere dicke Stränge, auf denen die Substanz ausnahmslos centripetal strömt, an das Orbitolitengehäuse gekettet erscheint (Fig. 5 b). So wird das körnig zerfallene Protoplasma theils in einzelnen Partikeln, theils in grösseren Klumpen an seinen Bestimmungsort gebracht. Ist die Hauptmasse fortgeschafft, so bleibt nicht selten an ihrer Stelle anfangs eine unebene, unregelmässig conturirte, dünne Schicht einer helleren Substanz zurück (Fig. 5 c), die häufig erst später auf anderen Pseudopodienbahnen allmählig weggeführt wird.

Schon vor dem Höhepunkt des Aufnahmevorganges bemerkt man gewöhnlich in der Umgebung derjenigen Protoplasmafäden,

Fig. 5 b. *Orbitolites complanatus*. Aufnahme von kernlosem Protoplasma in einem späteren Stadium der Degeneration. — Höhepunkt des Aufnahmevorganges.

Fig. 5 c. *Orbitolites complanatus*. Aufnahme von kernlosem Protoplasma in einem späteren Stadium der Degeneration. — Ende des Aufnahmevorgangs. In der Umgebung des grossen Centripetalstroms gesteigerte Expansionsbewegung.

welche an jenem Vorgang betheiligt sind, eine vermehrte und beschleunigte Pseudopodienbildung. Der ganze Einverleibungsprocess kann mehr als eine Stunde in Anspruch nehmen. Und da der körnige Zerfall sich nicht in allen Theilen einer kernlosen Protoplasmamasse gleich schnell entwickelt, so gibt es auch Aufnahmeporgänge, in denen die Erscheinungen, welche für das erste Degenerationsstadium gelten, mit denjenigen, die dem zweiten entsprechen, combinirt sind.

Nuclein¹⁾ (aus Hefe): Kleine Krümchen der Trockensubstanz von der Grösse einiger Kubikmillimeter verursachen, in die Nähe

Fig. 6. Orbitolites complanatus. Aufnahme eines Stückes Nuclein. Unter dem letzteren verlaufen Pseudopodien, ohne dasselbe zu berühren.

der Pseudopodien von Orbitolites gebracht, mitunter anfangs eine schwache contractorische Erregung. Hatte das Nuclein aber zuvor auch nur kurze Zeit im Wasser gelegen, so blieb diese Wirkung aus²⁾; das Stück wurde dann vielmehr alsbald von den Pseudopodien umspinnen und an den centralen Orbitolitenkörper herangezogen, analog den Stärkekörnern (Fig. 6). Und zwar wurden auch verhältnissmässig grosse Nucleinstücke, von etwa 20 mm Volum, aufgenommen. Doch erfolgte die Wirkung stets ein wenig langsamer als bei der Stärke.

Nucleinsäure³⁾ (aus der Thymus) wird ebenso aufgenommen wie Nuclein. Leucin⁴⁾, welches sich in Meerwasser nur sehr langsam

1) Dieses und die folgenden Präparate waren auf die übliche Weise dargestellt worden; siehe hierüber F. Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse. 6. Aufl. Berlin 1893.

2) Die contractorische Erregung durch dieses, sowie auch durch andere Präparate mag, wenigstens zum Theil, von geringen Beimischungen von Alkohol oder anderen in Folge der Darstellung dem Präparat noch anhaftenden Stoffen herrühren, für welche das lebende Protoplasma ein äusserst empfindliches Reagens ist.

3) und 4) siehe 1).

löst, ruft anfangs gewöhnlich eine ganz flüchtige contractorische Erregung hervor; dann aber kommen die Pseudopodien auf's Neue heran und holen die Leucinpartikel an den Orbitolitenkörper heran.

Orbitolites fuscus

verhielt sich in Allem ebenso wie *Orbitolites complanatus*.

Rhizoplasma Kaiseri (Verworn).

Dieses mit einem feinkörnigen rothen Farbstoff dicht erfüllte, nackte, ein- bis dreikernige Rhizopod erreicht im contrahirten Zustande etwa die Grösse eines Stecknadelknopfes. Es pflegt sehr ausgedehnte, vielverzweigte Pseudopodiennetze zu bilden, deren einzelne Fäden recht dick werden können und nicht selten die bedeutende Länge von 2—3 cm annehmen¹⁾.

Weizenstärke: Schon eine Minute nach der Berührung der Stärkekörner durch die Pseudopodien von *Rhizoplasma* beginnt ihre Centripetalbeförderung. Und zwar ist die Entschiedenheit der letzteren hier besonders augenfällig, und man kann aus der Bewegung der Amylumkörner stets auf den ersten Blick die Richtung centripetaler Protoplasmaströmung erkennen, was sonst bei der reichen Verästelung des grossen Pseudopodiennetzes nicht immer leicht ist. Mag der directe Weg zum centralen Rhizoplasma-körper noch so verschlungen sein, die Stärkekörner schlagen ihn stets mit grösster Sicherheit ein, gleichgültig, ob sie auf ihren winkelreichen Protoplasmapfaden die Scheitel stumpfer oder spitzer Winkel zu passiren haben (Fig. 7).

Fig. 7. *Rhizoplasma Kaiseri*. Aufnahme von Stärkekörnern.

1) Näheres über dieses von Verworn entdeckte Rhizopod findet sich bei M. Verworn, Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom. III. Pflüger's Arch. Bd. 62 S. 429 f. 1896.

Das von Rhizoplasma aufgenommene Amylum wird in das Innere seines Plasmaleibes versenkt. Aber schon nach 24 Stunden sieht man die verschluckten Stärkekörner in beliebigen Richtungen einzeln auf den Pseudopodien circuliren, ähnlich wie bei Orbitolites.

Nuclein scheint, nach mehreren erfolglosen Versuchen zu schliessen, von Rhizoplasma nicht aufgenommen zu werden. Die Pseudopodien verhalten sich gegen dasselbe völlig indifferent.

Gromia oviformis.

Gromia ist ein kleines, monothalamies Foraminifer, dessen Weichkörper in eine eiförmige, chitinähnliche Schalenhülle eingeschlossen ist, aus deren einziger, am spitzen Pol gelegener Oeffnung die Pseudopodien heraustreten. Das Netz der letzteren ist beträchtlich kleiner als dasjenige von Orbitolites und vorwiegend nach der Seite der Schalenmündung ausgebildet.

Weizenstärke wird von *Gromia* in ähnlicher Weise aufgenommen wie von Orbitolites; nur tritt die Wirkung nicht so bald nach der Berührung durch die Pseudopodien ein, sondern erst nach Ablauf von 15 Minuten und mehr.

Amphistegina Lessonii.

Der Sarkodekörper von *Amphistegina* ist von einer linsenförmigen Kalkschale von 1—2 mm Durchmesser umgeben, deren einzelne Kammern zu einer Spirale an einander gereiht sind; aus der Endkammer gelangen durch eine einzige Oeffnung die Pseudopodien in's Freie, wo sie recht stattliche Netze zu bilden pflegen.

Weizenstärke wird im Gegensatz zu Orbitolites, Rhizoplasma und *Gromia* von der *Amphistegina* nicht aufgenommen, mag man die Körner auch mit den kräftigsten Pseudopodiennetzen zusammenbringen. Die an den Protoplasmafäden zufällig hängen gebliebenen Körner werden von diesen wohl einmal eine Strecke weit in beliebiger Richtung, centrifugal ebenso wie centripetal, fortgetragen, stets aber in einiger Zeit wieder fallen gelassen. Im Uebrigen gleiten die vorwärtstrebenden Pseudopodien unter und an den Amylumkörnern entlang, ohne sich im Geringsten um sie zu kümmern.

Degenerirte Protoplasamassen werden in ähnlicher Weise ergriffen und eingebracht wie von Orbitolites.

Nuclein wird von *Amphistegina* ebenso verschmäht wie die Stärkekörner.

Nicht aufgenommene Körper.

Zunächst werden die Wirkungen derjenigen Körper beschrieben werden, denen chemische Beziehungen zum Protoplasma abzusprechen sind, wie Glas u. s. w. Sodann mag noch über das ablehnende Verhalten der lebendigen Substanz gegenüber einigen offenbar nicht indifferenten Stoffen berichtet werden.

Orbitolites complanatus.

Glas: Streut man gleich den Stärkekörnern feinerzerriebenes, gut ausgewaschenes Glas auf den Rand des Pseudopodiennetzes von Orbitolites aus, so tritt nichts von dem ein, was dem Erfolg der chemisch wirksamen Körper ähnlich wäre. Die Pseudopodien tragen wohl einmal die ihnen zufällig anhaftenden Glassplitter in ihrer augenblicklichen Strömungsrichtung mit sich fort, aber eine Centripetalbewegung rufen die Glassplitter auf den berührten Pseudopodien niemals hervor; auch besteht bei den letzteren keine Neigung, die Partikel zu ergreifen und festzuhalten.

Schiebt man statt der Glassplitter ein dünnes Glasstäbchen (oder ein beiderseits zugeschmolzenes feines Capillarröhrchen) an die Pseudopodien heran, so werden die letzteren, sobald sie beim Vorfließen auf das Glasstäbchen treffen, von ihrer geraden Bewegungsbahn abgelenkt, schmiegen sich an jenes an und umspinnen es mannigfach. Dabei kann es den Anschein gewinnen, als ob mit diesen Vorgängen eine Verstärkung der Pseudopodienbildung in der Richtung nach dem Glasstäbchen Hand in Hand gehe, welche die Locomotion des centralen Orbitolitenkörpers nach dieser Seite lenkt, so dass nicht selten eine völlige Annäherung zwischen dem letzteren und dem Glasstäbchen zu Stande kommt. Geschieht dies aber, so ist dieser Vorgang stets gerade der umgekehrte wie z. B. bei der Aufnahme von Stärkekörnern; während hier der Orbitolitenkörper ruhig liegen bleibt und durch die Einziehung seiner Pseudopodien die von ihnen ergriffene Stärke an sich heranholt, wird dort der Orbitolitenkörper von den sich ausstreckenden Pseudopodien zu dem Glasstäbchen hingezogen, während dieses unverrückt an seinem Platze verharret. Nur wenn die Pseudopodien, welche in nicht zu grosser Entfernung vom centralen Orbitolitenkörper das Glasstäbchen umspinnen halten, durch wiederholte gelinde contractorische Reizung zu langsamer Einziehung gebracht werden, vermögen sie auch einmal auf diese Weise das Glasstäbchen ein Stück weit centripetal

mitzuziehen; doch wird eine völlige Annäherung des letzteren an den Orbitolitenkörper so kaum zu bewirken sein, da die Pseudopodien sich schon mit Beginn der contractorischen Erregung mehr und mehr von dem Glasstäbchen zurückziehen, um dieses bald ganz liegen zu lassen.

Q u a r z k ö r n e r bedingen dieselben Erscheinungen wie die Glassplitter.

Wenn man nun auch aus der Thatsache, dass Glas und Sand unter Umständen eine Strecke weit von den Pseudopodien mitgeschleppt wurden, schon mit einiger Wahrscheinlichkeit entnehmen kann, dass es nicht das grössere Gewicht dieser Körper war, welches eine vollständige Centripetalbeförderung durch die Pseudopodien verhinderte, so konnte diese Möglichkeit doch noch durch besonders darauf gerichtete Versuche ausgeschlossen werden. Es wurden zu diesem Zwecke

Glassplitter und Stärkekörner vermischt auf die Plasmafäden gelegt, oder es wurde auf das Ende eines Pseudopodienbündels ein Häufchen Stärke hinabgesenkt und proximal unmittelbar davor eine grössere Menge von Glassplittern. Verkürzen sich bei solcher Anordnung die Pseudopodien mit den ergriffenen Stärkekörnern, so stemmen sich die Ballen der letzteren gegen die Glasmassen und schieben diese, soweit sie nicht ausweichen können, vor sich her; auf diese Weise können auch Glaspartikel in beträchtlicher Anzahl bis an das Gehäuse des Orbitolites herangezogen werden, und die Pseudopodien bewegen so eine viel grössere Last, als wenn sie nur mit einigen Glassplittern beladen gewesen wären. Bei diesem Vorgang aber bemerkt man, dass die Glastheilchen sehr leicht von den Pseudopodien heruntergleiten, sofern sie nicht genügend durch die Stärkekörner gestützt werden; demnach scheint das Protoplasma, welches sich an etwas grösseren Glasflächen (Gefässwänden, Glasstäbchen) energisch festheftet, die kleinen Glassplitter nur wenig an sich fesseln zu können.

P e p t o n: Kleine Partikel der Trockensubstanz riefen, wenn sie auf die Pseudopodien oder in deren Nähe gelegt wurden, eine starke contractorische Erregung hervor. Ein Stückchen schwedischen Filtrirpapiers, welches mit Peptonlösung getränkt war, hatte die gleiche Wirkung.

Kreatin, welches sich ziemlich rasch in Meerwasser löst, erzeugte zunächst contractorische Erregung. Hernach aber war ein sehr lebhaftes Hinströmen der Pseudopodien nach jener Stelle zu bemerken, wo sich die Substanz soeben aufgelöst hatte. Auch Versuche mit Capillarröhren, die Kreatinlösung enthielten, weisen auf eine positive Chemotaxis hin.

Kreatinin verhält sich ähnlich wie Kreatin.

Tyrosin, welches schwer löslich in Meerwasser ist, bewirkte stets contractorische Erregung.

Lecithin erzeugte zuerst ebenfalls contractorische Erregung; doch war die letztere geringer, wenn die Substanz erst einige Zeit im Wasser gelegen hatte.

Glykogen veranlasste, in kleinen Stücken auf die Pseudopodien gelegt, starke contractorische Erregung. Weitere Versuche wurden mit demselben nicht angestellt.

Orbitolites fuscus und *Amphistegina Lessonii*.

Glas und Quarzsand werden von *Orbitolites fuscus* und *Amphistegina* ebenso behandelt wie von *Orbitolites complanatus*.

3. Verhalten von kernlosem Protoplasma gegen unbewegte Körper.

Diese Versuche, welche noch weiteres Material für die Ausführung der mechanischen Analyse des Aufnahmeporganges liefern sollen, knüpfen an gewisse charakteristische Eigenschaften des kernlosen Protoplasmas an. Das letztere zeigt bekanntlich, wie besonders die Untersuchungen Verworn's¹⁾ gelehrt haben, schon bald nach der Abtrennung der den Zellkern umschliessenden Theile in verschiedenen Punkten erhebliche Abweichungen von der normalen kernhaltigen Substanz. So macht sich schon früh ein allmähiges Nachlassen der Pseudopodienbildung bemerkbar, ein Ueberwiegen der Contraction über die Expansion des Protoplasmas und damit eine Abnahme der Fähigkeit des letzteren, sich an festen Körpern anzuheften; sodann verschwindet allmähig das Vermögen der cellularen Verdauung, und endlich sei noch erwähnt, dass mit dem Verlust des Zellkerns die Unmöglichkeit besiegelt wird, künftig das zur Schalenbildung erforderliche Material zu produciren. Für alle

1) M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. Bd. 51. 1891.

diese Veränderungen muss man die gemeinsame Ursache darin erblicken, dass im Stoffwechsel des kernlosen Protoplasmas gewisse, regelmässig vom Zellkern zu liefernde Stoffe fehlen, wodurch der Chemismus der lebendigen Substanz in eine zum Zelltode führende Entwicklungsrichtung geleitet wird¹⁾. Dieser veränderte Verlauf des Stoffwechsels ist im Allgemeinen dadurch ausgezeichnet, dass durch den Mangel der vom Zellkern zu beziehenden Stoffe die assimilatorischen Processe in der lebendigen Substanz zunehmend verkümmern, während die Dissimilierung anfangs noch nicht in diesem Maasse geschädigt erscheint.

Von dem letzteren Gesichtspunkte gehen die folgenden Versuche aus. Es wurde die Frage gestellt, ob bei kernlosem Protoplasma die Ergreifung und Fortbewegung von sonst aufgenommenen unbewegten Körpern in gleicher Weise erfolge wie bei normalen Pseudopodien, ob also diese Vorgänge in engerer Abhängigkeit von assimilatorischen Processen stehen oder nicht. Diese Versuche wurden an *Orbitolites complanatus* und *fuscus* und mit Stärkekörnern ausgeführt.

Orbitolites complanatus.

Zuerst war die Anordnung des Experimentes derart, dass ein grosses, kräftiges Pseudopodienbündel dicht am Schalenrand des Orbitolitenkörpers durch einen scharfen Schnitt mit möglichst wenig Zerrung abgetrennt und sogleich nach dieser Operation das Amylum auf die distalen Pseudopodienenden ausgestreut wurde. Merkwürdiger Weise aber riefen die Stärkekörner nichts von den an normalen Pseudopodien beobachteten Wirkungen hervor. Das Gebaren der isolirten Pseudopodienmasse innerhalb der nächsten Zeit war vielmehr folgendes:

Da durch den Druck und die unvermeidliche Zerrung der Plasmafäden bei der Abtrennung eine beträchtliche Anzahl derselben an der Schnittlinie zur Verschmelzung gebracht wird, und da ausserdem die centripetale²⁾ Strömung des contractorisch erregten Protoplasmas hierher gerichtet ist, so sammelt sich an dieser Stelle zunächst eine grössere, vielverzweigte Protoplasamasse an. Diese

1) M. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Archiv Bd. 51. 1891.

2) „Centripetal“ bedeutet hier also die Richtung nach der Schnittlinie, „centrifugal“ die entgegengesetzte.

wird zum Mittelpunkt des bald von Neuem sich entfaltenden Pseudopodiennetzes. Denn schon kurze Zeit nach der Operation findet eine gesteigerte Centrifugalströmung auf den Plasmafäden statt¹⁾, wobei diese sich distal noch weiter zwischen den Stärkekörnern hindurch ausstrecken und einige ihnen anhaftende Körner auch einmal eine Strecke weit centrifugal mitführen, um sie aber nach einiger Zeit wieder fallen zu lassen; wie auch wohl gelegentlich ein Pseudopodium mit vorwiegender Centripetalbewegung ein Stärkekorn für ein kurzes Wegstück mit sich zieht. Daher bleiben die Amylumkörner im Allgemeinen so liegen, wie sie ausgestreut worden waren, indessen die Pseudopodienmasse allmählig abstirbt.

Ohne dass hier schon auf die Erklärung der Nichtaufnahme der Stärke durch das kernlose Protoplasma eingegangen werden soll, mögen doch einige sich etwa darbietende Erklärungsmöglichkeiten berücksichtigt werden, die sich durch Beobachtung und Experiment sogleich ausschalten lassen. Man könnte nämlich geltend machen, die abgetrennten Pseudopodien hafteten nicht mehr genügend ihrer festen Unterlage an und hätten nach Verlust des centralen Protoplasmakörpers keinen Fixationspunkt mehr, an den die Stärkekörner heranzuziehen wären, oder eine verringerte Kraft und Spannung der Pseudopodien sei die Ursache ihres veränderten Verhaltens.

Demgegenüber lässt sich leicht feststellen, dass die abgeschnittenen Pseudopodien sich in der ersten Zeit nach der Operation, durchschnittlich vielleicht 30 Minuten lang, noch sehr kräftig an ihrer Unterlage festhalten; wenn man nämlich die Glasschale, in welcher sich das Object befindet, leise bewegt, so schwanken die nicht genügend angehefteten Sarkodefäden haltlos hin und her, was zu der in Betracht kommenden Zeit nie der Fall ist. Erst später tritt eine zunehmende Loslösung des Protoplasmas von seiner Unterlage ein, gleichzeitig mit der Ausbildung der Varicositäten auf den Pseudopodien, worin die zum Tode führende Degeneration der kernlosen Substanz deutlich zum Ausdruck kommt.

Die angedeuteten Erklärungsmöglichkeiten werden ferner durch folgenden Versuch ausgeschlossen:

Hierbei wird zunächst der vorige Versuch bis zu dem Punkte wiederholt, wo die Energie der Protoplasma-bewegung nachzulassen beginnt. Dann legt man zu den abgetrennten Pseudopodien den zu-

1) Ueber die Ursache dieser Erscheinung vgl. S. 415 ff.

gehörigen kernhaltigen Orbitolitenkörper hinzu, wodurch die bald hervortretenden normalen Pseudopodien¹⁾ mit den degenerirenden in Berührung gerathen. Ueberall, wo dies geschieht, findet Verschmelzung der beiden Pseudopodien-systeme und auf den verschmolzenen Fäden alsbald eine allgemeine Centripetalbewegung²⁾ nach dem kernhaltigen Protoplasmakörper statt. Eine Aufnahme der Stärkekörner kommt dabei aber nicht zu Stande. Die Substanz der abgetrennten Pseudopodien fliesst überall aus den Häufchen der Amylumkörner heraus und strömt mit grosser Gewalt auf den Bahnen der normalen Pseudopodien dem centralen Orbitolitenkörper zu. Selbst diejenigen Körner, an denen die Pseudopodien sich entlang drücken müssen, werden nicht mitgenommen, und solche, welche durch Zufall eine sichere Lage auf einem Protoplasmafaden gewonnen haben, rutschen bei der allgemeinen lebhaften Bewegung bald wieder von ihm herunter.

Auch hier findet also keine Einverleibung der Stärkekörner statt, obgleich ohne Zweifel der erforderliche centrale Fixationspunkt und eine von den normalen Verhältnissen gewiss nicht erheblich abweichende Kraft und Spannung der Pseudopodien vorhanden sind. Es müssen demnach andere Factoren sein, mit welchen die Plasma-fäden sehr bald nach der Lostrennung vom kernhaltigen Protoplasmakörper die nicht sogleich mit der Verschmelzung wieder zu gewinnende Fähigkeit einbüssen, die Stärkekörner zu ergreifen, fest-zuhalten und nach kurz dauernder Berührung sich von ihnen zur Einziehung nöthigen zu lassen.

Wie rasch diese Fähigkeit erlischt, lehrt der nächste Versuch:

Es wird das Amylum auf ein normales Pseudopodienbündel ausgesät und zunächst gewartet, bis die allgemeine Centripetalbewegung³⁾ der mit den Körnern beladenen Pseudopodien beginnt. Dann wird die Abtrennung des Bündels vorgenommen. Der Erfolg ist der, dass die Mitführung der Stärkekörner unter Umständen, wenn nämlich die Centripetalbewegung schon sehr energisch war, noch eine kurze Zeit lang andauert, freilich gleich nach der Durchschneidung zu-

1) Ein Orbitolites, den man eines Theiles seiner Pseudopodien beraubt hat, vermag schon wenige Minuten nach einem solchen Substanzverlust wieder ein normales Pseudopodiennetz zu entwickeln.

2) Vgl. P. Jensen, Ueber individuelle physiologische Unterschiede etc. Pflüger's Arch. Bd. 62 S. 187. 1895.

3) Vgl. S. 392 f.

nehmend langsamer werdend. Eine Heranziehung der Stärkekörner bis zu dem neugebildeten Centrum¹⁾ des Protoplasmanetzes wurde niemals beobachtet. Manche werden noch ein mehr oder minder langes Stück weit nach dem Centrum hingeführt, manche kommen fast sogleich zur Ruhe; ja, die Bewegungsrichtung der Stärkekörner kehrt sich häufig ziemlich rasch um, indem die letzteren durch die bald nach der Abtrennung der Pseudopodien sich verstärkende Centrifugalströmung davongetragen werden, eine Erscheinung, welche nach dieser kurzen Zeit²⁾ an normalen Pseudopodien selbst bei der intensivsten Centrifugalbewegung nicht wahrgenommen wird. Wir sehen also, dass die Pseudopodien meist schon wenige Minuten nach der Entfernung vom kernhaltigen Protoplasmakörper die Fähigkeit verlieren, durch die Stärkekörner zur Einziehung gebracht zu werden.

Orbitolites fuscus.

Auch bei dieser Foraminiferenart wurden die eben geschilderten Versuche mit dem gleichen Erfolge wiederholt.

d) Zur mechanischen Analyse des Aufnahmevorganges.

Die mitgetheilten Versuche lehren, dass die ungelösten Körper, an welchen sich die Pseudopodien von *Orbitolites* und ähnlichen Rhizopoden auszubreiten und festzuheften vermögen, in zwei Gruppen zerfallen, die sich wesentlich von einander unterscheiden: in der einen finden wir Substanzen wie Stärke, Nuclein u. s. w., welche, auch wenn sie ganz unbewegt daliegen, die Fähigkeit besitzen, die Pseudopodien kurze Zeit nach der Berührung zur Contraction zu veranlassen, wobei diese Körper dauernd festgehalten und so an den centralen Protoplasmakörper herangeschleppt werden; die anderen Körper, wie Glas und Quarzkörnchen, verursachen niemals von selbst eine Einziehung der Pseudopodien. Bezüglich der ersteren Körper ist noch hinzuzufügen, dass auch sie von Pseudopodien, welche vom kernhaltigen Plasmakörper abgetrennt sind, selbst ganz kurze Zeit nach dieser Operation nicht mehr in der typischen Weise festgehalten und centripetal fortgeführt werden.

Unsere mechanische Analyse hat sich einerseits mit dem Ergreifen und Festhalten der ungelösten Körper durch die Pseudo-

1) Vgl. S. 406 f.

2) Einen oder mehrere Tage nach der Aufnahme wird die letztgenannte Erscheinung auch an normalen Pseudopodien beobachtet (vgl. S. 394).

podien, andererseits mit der centripetalen Fortbewegung derselben zu befassen.

Was zunächst die erstgenannten Vorgänge betrifft, so sind diese im Allgemeinen nach den S. 376 ff. dargelegten Principien verständlich. Doch ist hier noch Einiges hinzuzufügen. Oben war von einer etwaigen Veränderung des physiologischen Zustandes des Protoplasmas durch den ungelösten Körper vorläufig abgesehen. Eine solche dürfte aber häufig vorkommen und den Vorgang mit beeinflussen, was in zweierlei Weise geschehen kann:

Einerseits könnte durch die Berührung des Protoplasmas durch den ungelösten Körper ein mechanischer Reiz gesetzt werden, eine besonders bei Infusorien häufige Erscheinung¹⁾; dieser Berührungsreiz ist dann ein assimilatorisch-expansorischer, nämlich ein solcher, der die Assimilierung und damit die aufsteigende Aenderung der Substanz begünstigt; und dadurch würde dann, wie wir sahen²⁾, die Fähigkeit des Protoplasmas, sich im Wasser und an ungelösten Körpern auszubreiten, gefördert. Eine derartige positive Thigmotaxis vermögen sowohl chemisch unwirksame als auch chemisch wirksame Körper zu bewirken; doch ist es im Allgemeinen wohl schwer zu entscheiden, ob bei der Ausbreitung des Protoplasmas an einem ungelösten Körper nur eine rein physikalische Oberflächenwirkung ohne die gedachte physiologische Zustandsänderung oder ob gleichzeitig auch eine solche Reizwirkung vorliegt.

Zu der besprochenen thigmotaktischen Wirkung kann sich andererseits, freilich nur bei chemisch wirksamen Körpern, eine positiv-chemotaktische hinzugesellen³⁾. Und zwar würde diese entweder von Stoffen ausgehen, welche der im Ganzen ungelöste Körper in geringer Menge in das Wasser diffundiren liesse, oder von solchen, die nach der Berührung des Körpers mit dem Protoplasma erst durch das letztere selbst zur Lösung gebracht werden. Die positive Chemotaxis setzt einen von den gelösten Stoffen ausgehenden assimilatorisch-expansorischen chemischen Reiz voraus, für dessen Wirkungsweise im Wesentlichen dasselbe gilt wie für den thigmotaktischen.

1) Neuere hierüber siehe bei A. Pütter, Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Archiv f. Physiologie Suppl. S. 243. 1900.

2) Vgl. S. 377 f.

3) Von einer etwaigen negativen Chemotaxis ist hier abgesehen.

Als Uebergang zur zweiten Phase des Aufnahmevorganges, nämlich der Centripetalbeförderung der ergriffenen Körper, seien hier zunächst die Erscheinungen besprochen, unter denen ein Foraminifer ihm selbst entnommenes kernloses Protoplasma, welches noch im ersten Stadium der Degeneration¹⁾ befindlich ist, sich wieder einverleibt. Dieser Aufnahmevorgang²⁾ unterscheidet sich von den anderen besonders dadurch, dass die aufzunehmende Substanz selbst noch active Beweglichkeit besitzt. Die, wie mir scheint, einfache Erklärung dieses mechanisch interessanten Vorganges, welche sich nach den oben dargelegten Principien³⁾ ergibt, dürfte auch zu Gunsten der früher nach denselben Principien versuchten Analyse der Protoplasma bewegung sprechen.

Denken wir uns, die degenerirte Protoplasma masse habe Kugelform und werde von der Spitze eines normalen Pseudopodiums berührt. Mit der Berührung tritt, da wir mischbare Flüssigkeiten vor uns haben, alsbald Verschmelzung der beiden Substanzen ein. Damit verschwinden dann an der Verschmelzungsstelle die Oberflächenschichten der kernlosen Masse und des Pseudopodiums und folglich auch der beiderseitige Oberflächendruck. Es kann daher ein directer Ausgleich der Binnendrucke der beiden Substanzen stattfinden. Da nun das degenerirte Protoplasma als beträchtlich unterwerthig anzusehen ist⁴⁾, so wird hier der Binnendruck, entsprechend dem hohen k und α , viel grösser sein als der des normalen Pseudopodiums. Also muss die degenerirte Masse in das letztere überströmen; und indem dieses so mehr und mehr aus unterwerthigem Material gebildet wird, unterliegt es dem Zwang, sich zu contrahiren, während gleichzeitig die unterwerthige Oberflächenschicht der degenerirten Kugel sich immer weiter zusammenzieht und so allmähig ihren ganzen Inhalt in das Pseudopodium hineinpresst. Auf diese Weise dürfte sich der ganze Vorgang mit allen seinen Einzelheiten verständlich machen lassen, ohne dass wir den chemischen Umsetzungen, welche bei der Vermischung der

1) Vgl. hierüber S. 396 f.

2) Solche Vorgänge wurden zuerst von Verworn untersucht (Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Archiv Bd. 51 S. 66. 1891).

3) S. 366 ff.

4) Hier liegt wohl keine Unterwerthigkeit im strengen Sinne, jedenfalls aber ein verwandter Zustand vor; vgl. auch Anm. 2.

beiden Substanzen gewiss eintreten, eine besondere Rolle zuzuertheilen brauchen¹⁾.

Die zweite Phase des Aufnahmeporganges, wie sie z. B. bei der Einverleibung der Stärkekörner zum Ausdruck kommt, muss ohne Zweifel auf eine chemische Wirkung der betreffenden Körper zurückgeführt werden. Dass das Amylum überhaupt chemische Beziehungen zum Protoplasma besitzt, ergibt sich aus der Thatsache seiner Verdaubarkeit durch das letztere. Vermuthlich beginnt die chemische Wechselwirkung zwischen beiden schon im Augenblick ihrer Berührung, so dass durch dieselbe auch die Festheftung der Pseudopodien an den Amylunkörnern verstärkt werden kann. Wenn nämlich, wie es scheint, wirklich das Protoplasma an den Stärkekörnern fester adhärirt als an Glassplittern, so liesse sich das aus jener chemischen Wechselwirkung erklären, also als eine positive Chemotaxis auffassen; das ist näherliegend als die Annahme, die rein physikalische Adhäsion sei in beiden Fällen entsprechend verschieden.

Was die Art und Weise betrifft, wie der plötzliche Umschlag der expansorischen Protoplasmaströmung in die contractorische und die Centripetalbewegung der Stärkekörner u. s. w. durch ihre chemische Einwirkung herbeigeführt wird, so könnte man hier an zwei verschiedene Möglichkeiten denken, eine einfachere, physikalisch-chemische und eine mehr physiologische²⁾. Für beide gilt zunächst die Annahme, dass das Pseudopodienprotoplasma bei der Berührung der Stärkekörner u. s. w. diese alsbald zu verdauen beginnt und sich mit den Verdauungsproducten belädt.

Für den weiteren Verlauf könnte man nun erstens annehmen, dass durch die Einverleibung der Kohlehydratmoleküle die molekulare Concentration des Protoplasmas und damit die Werthe von k und α derart zunehmen, dass die Pseudopodien die mechanischen Eigenschaften von contractorisch erregten erhalten. Wenn wir berücksichtigen, dass der grösste Theil der Pseudopodienoberfläche

1) Mit der Theilnahme einer Thigmotaxis ist hier wohl nicht zu rechnen.

2) Kaum einer Widerlegung bedarf wohl der Einwurf, dass die Pseudopodien sich auch ohne Einwirkung der Stärke etc. nach einiger Zeit contrahirten; dies ist nämlich einerseits nicht der Fall, und andererseits kann man stets innerhalb bestimmter Zeit durch die entsprechenden chemisch wirksamen Körper die Einziehung erzwingen.

schon an sich zur Contraction geneigt ist¹⁾, und dass diese in Folge der Stärke-Einwirkung thatsächlich sehr gemächlich von Statten geht, so dürfen wir uns die erforderliche Zunahme der beiden Constanten gering genug vorstellen, um sie durch die vermehrte Molekülzahl ausreichend erklären zu können. Mit diesen Vorstellungen hätten wir dann ferner noch die Thatsache in Einklang zu bringen, dass die Stärkekörner auch während der Einziehung der Pseudopodien an diesen haften bleiben. Man möchte nämlich vielleicht ein Loslassen erwarten, auf Grund der Erfahrung, dass das sich contrahirende Protoplasma im Allgemeinen die Fähigkeit einbüsse, sich an ungelösten Körpern festzuhalten²⁾. Doch gilt dies wohl nur für starke contractorische Erregung und für das Verhalten gegen chemisch unwirksame Körper; es kann daher die Oberflächenänderung des Protoplasmas schon eine für das Zustandekommen der Contraction ausreichende sein, ohne dass gleichzeitig auch schon die Benetzung chemisch wirksamer Substanzen aufzuhören braucht. Auch dürfte sich kaum etwas darüber aussagen lassen, welcher Art die mechanischen Eigenschaften des Protoplasmas an der Stelle seien, wo es mit dem chemisch wirksamen Körper gewissermaassen zusammengeschmolzen ist.

Die andere Erklärung der centripetalen Fortführung der Stärkekörner lautet folgendermaassen: In Folge der Aufnahme der verdauten Stärke durch die Pseudopodien wird daselbst alsbald auch die Assimilirung verstärkt und die lebendige Substanz dadurch überwerthig. Hat diese Ueberwerthigkeit ein gewisses Maass erreicht, so führt sie nach dem Princip der „inneren Selbststeuerung des Stoffwechsels“ eine autonome absteigende Aenderung herbei³⁾. Und der Augenblick, wo die letztere zum Durchbruch kommt, ist nun derjenige des Umschlagens der centrifugalen in die centripetale Protoplasmaströmung der Pseudopodien. Inwiefern die aus der absteigenden Aenderung hervorgehende Unterwerthigkeit der Substanz eine Erhöhung des Oberflächendruckes der Pseudopodien und damit ihre Einziehung anbahnt, haben wir oben gesehen⁴⁾. Bezüglich des Haftenbleibens der Amylumkörner an den Plasmafäden trotz ihrer Contraction gilt das zuvor Ausgeführte.

1) Vgl. S. 374 f.

2) Vgl. S. 377 f.

3) Vgl. S. 371 und 374 Anm. 3; ferner E. Hering l. c.

4) Vgl. S. 371 ff.

Von den dargelegten zwei Erklärungsmöglichkeiten möchte ich entschieden der letzteren den Vorzug geben. Zu ihren Gunsten sprechen mehrere Umstände. Es ist an sich wahrscheinlich, dass durch die reichliche Darbietung eines guten Nahrungsstoffes eine Beeinflussung des Stoffwechsels der Zellsubstanz statfinde, wobei man zunächst an eine aufsteigende Aenderung¹⁾ und sich anschliessende Ueberwerthigkeit denken wird²⁾. Eine solche würde sich auch aus der assimilatorisch-expansorischen Erregung des Protoplasmas durch das Amylum ergeben, deren Vorhandensein sich als wahrscheinlich herausgestellt hatte³⁾; ferner unterstützt ein hernach (S. 416, Anm. 1) zu erörternder Grund diese Meinung, und endlich lässt sich in demselben Sinne das Verhalten des kernlosen Protoplasmas⁴⁾ gegen Stärke verwerthen. Wenn nämlich die centripetale Fortführung des Amylums von einer vorhergehenden Ueberwerthigkeit der lebendigen Substanz abhängt, so muss die erstere unterbleiben, wenn in Folge der Entkernung des Protoplasten seine Assimilirung verkümmert und daher die Entwicklung einer grösseren Ueberwerthigkeit vereitelt wird⁵⁾. Ist somit erst einmal die Annahme einer Ueberwerthigkeit als Vorbedingung der zu erklärenden Centripetalbewegung erhärtet, so ergibt sich daraus leicht die einer nachfolgenden autonomen absteigenden Aenderung mit anschliessender Unterwerthigkeit der Substanz. Dass die Selbststeuerung des Stoffwechsels, die beim Muskel ja ein allbekanntes Vorkommniss ist, bei

1) Jedenfalls zu verwerfen wäre die Vorstellung, dass das Amylum die Pseudopodien unmittelbar dissimilatorisch-contractorisch erzeuge; denn eine solche Wirkung eines Nahrungskörpers wäre doch sehr befremdlich, zumal in Anbetracht der bekannten chemischen Natur des aufgenommenen Körpers; dagegen spricht aber auch der Umstand, dass kernloses Protoplasma, welches noch sehr wohl dissimilatorisch erregbar ist, auf Stärke nicht reagirt.

2) Nach Untersuchungen von E. Pflüger (Pflüger's Archiv Bd. 54 S. 333. 1893) und B. Schöndorff (ebenda S. 420) werden durch Erhöhung der Nahrungszufuhr die assimilatorischen Processe der Zellsubstanz und damit secundär auch die dissimilatorischen gesteigert.

3) Vgl. S. 412 und 415.

4) Vgl. S. 405 ff.

5) Zwar ist nicht gerade ausgeschlossen, dass das kernlose Protoplasma sehr bald auch schon die Verdauung der Stärke unterbricht; in diesem Falle wäre seine mangelnde Fähigkeit, die letztere centripetal fortzuführen, auch mit der ersteren der obigen Erklärungen (vgl. S. 412 f.) vereinbar. Indessen erlöschen die fermentativen Leistungen der Zellsubstanz im Allgemeinen langsamer, als es hier angenommen werden müsste.

den Foraminiferen thatsächlich in die Erscheinung treten kann, beobachtet man besonders leicht in Fällen, welche die Umkehrung des oben besprochenen darstellen: wenn nämlich eine allonome absteigende Aenderung eine autonome aufsteigende in's Leben ruft. So hat ein kurz dauernder mechanischer Reiz bei normalen Pseudopodien stets, nachdem die entsprechende contractorische Erregung abgelaufen, eine verstärkte Expansion zur Folge, wie besonders an den centralen Enden durchschnittener Protoplasmafortsätze zu erkennen ist. Ferner findet man häufig in der Nähe der contractorisch erregten Pseudopodien ein Anwachsen der expansorischen Bewegung¹⁾. Die Zeiträume, innerhalb deren die Selbststeuerung des Stoffwechsels in den letztgenannten Fällen in die Erscheinung tritt, sind übereinstimmend mit denjenigen, innerhalb deren bei den obigen Versuchen die Wirkung der Stärke u. s. w. zum Ausdruck gelangt. Dass die Verschiedenheit der Foraminiferenarten und der chemisch wirksamen Körper Unterschiede in den zeitlichen Verhältnissen bedingt, ist in Anbetracht der wohl ungleichen Lebhaftigkeit des Stoffwechsels²⁾ und der verschiedenen Verdaulichkeit der betreffenden Körper ohne Weiteres verständlich³⁾.

Auf die soeben dargelegten Factoren kann auch der etwas complicirter erscheinende Einverleibungsvorgang von Protoplasma-massen in späteren Stadien der Degeneration⁴⁾ im Wesentlichen zurückgeführt werden. Hier nimmt zunächst die Vorbereitung der normalen Pseudopodiensubstanz zur Centripetalbewegung, wie wir oben sahen, eine beträchtlichere Zeit in Anspruch. Der währenddessen stetig wachsende Zufluss von Pseudopodienplasma zu der körnig zerfallenen Materie ist ohne Zweifel der Ausdruck einer assimilatorisch-expansorischen Erregung⁵⁾. Es scheint, als ob das Protoplasma die zerfallenen Massen ganz durchsetze und theilweise

1) Vgl. S. 393.

2) Wie langsam dieser bei den Rhizopoden ist, zeigt ein Vergleich mit den quergestreiften Muskeln, wo die Selbststeuerung mit grösster Geschwindigkeit functionirt (vgl. P. Jensen, Zur Analyse der Muskelcontraction. Pflüger's Arch. Bd. 86 S. 52. 1901).

3) Es ist bemerkenswerth, dass *Amphistegina* sich gegen das Amylum und Nuclein völlig indifferent verhält (S. 402), dieselben also, wie es scheint, nicht zu verdauen vermag.

4) Vgl. S. 397 ff.

5) Hierauf wurde früher (S. 414 Anm. 3) verwiesen.

wieder verflüssige, und als ob sich auf diese Weise erst eine contractionsfähige Substanz herausbilde. Sobald aber der Umschlag der centrifugalen in die centripetale Protoplasmaströmung als Anzeichen der erfolgten absteigenden Aenderung eingetreten ist, so sieht man die in Bewegung gesetzte Masse jetzt in stetig anschwellendem, starkem Strome gegen den centralen Plasmakörper hinfließen. Hat sich erst ein dickerer Verbindungsstrang zwischen diesem und dem Haupttheil des aufzunehmenden Materials gebildet, so gewinnt man leicht den Eindruck, als werde von dem letzteren aus die Substanz gegen den ersteren hingepresst. Gleichzeitig mit dieser lokalen absteigenden Aenderung entfaltet sich gewöhnlich in der Umgebung des grossen Centrifugalstromes das Pseudopodiennetz in zunehmendem Maasse durch eine vermehrte Expansionsbewegung, — offenbar der Ausdruck einer autonomen aufsteigenden Aenderung, welche durch die in den benachbarten Protoplasmapartien verlaufende absteigende Aenderung ausgelöst wird¹⁾.

Hängt die degenerirte Masse in sich nur noch locker zusammen, so wird sie wohl auch in einzelnen Theilen eingebracht. Unter solchen Umständen kann gleichzeitig an einer Stelle jener Masse der centripetale Strom hervorbrechen, während zu anderen Punkten derselben das Protoplasma noch hinausströmt. Wenn wir die verschiedenen Zustände, in denen sich die kernlose Substanz befinden kann, gebührend berücksichtigen, so dürften sich die ziemlich mannigfache Erscheinungen darbietenden Einverleibungsvorgänge im Wesentlichen nach den hier verwertheten Gesichtspunkten verstehen lassen.

Bei einer weiteren Verfolgung der Stoffwechselvorgänge im Protoplasma nach der Aufnahme eines ungelösten Nahrungskörpers drängt sich die Frage auf, wie lange die absteigende Aenderung resp. Unterwerthigkeit der bei der Einziehung betheiligten Substanz währen möge. Es liegt nahe anzunehmen, dass diese Veränderung bald wieder zurückgehe, indem bei der andauernden Zufuhr der gelösten Stärke u. s. w. sich allmählig ein Stoffwechselgleichgewicht auf einem höheren Niveau einstelle²⁾. Dass dem in der That so sei, dafür spricht auch das Verhalten des Protoplasmas gegen die Stärkekörner einige Zeit nach ihrer Einverleibung. Wie wir sahen,

1) Vgl. auch S. 415. Auf den oben erwähnten Sachverhalt bezieht sich der Hinweis von S. 416.

2) Vgl. hierzu S. 414 Anm. 2.

werden bei Rhizoplasma schon etwa 24 Stunden nach der letzteren die einzelnen Stärkekörner nach allen Richtungen auf den Pseudopodien umhergetragen¹⁾. Dass das Amylum jetzt schon so weit verdaut oder sonst dermaassen verändert sei, dass es die frühere chemische Wirkung *ceteris paribus* nicht mehr auszuüben vermöchte, ist recht unwahrscheinlich²⁾; man könnte daher vermuthen, die Pseudopodiensubstanz enthalte schon so viel gelöste Stärke, dass sie durch eine weitere Bereicherung von Seiten des ungelösten Amylums zur Zeit keine erhebliche Aenderung ihres physiologischen Verhaltens mehr erfahre³⁾. Erst unter solchen Umständen hätte das Foraminifer den vollen Nutzen von dem aufgenommenen Nahrungskörper: eine allgemeine Hebung des Stoffwechsels als Grundlage für eine gesteigerte Protoplasmaströmung und grössere Entfaltung des Pseudopodiennetzes⁴⁾ und eine möglichst gleichmässige Vertheilung des Assimilirungsmateriales⁵⁾.

Zum Schluss sei nochmals darauf hingewiesen, dass dieselben physiologischen Processe, welchen für die besprochenen Vorgänge bei den Foraminiferen eine so wichtige Rolle zuertheilt wurde, vielleicht bei den analogen Aufnahmehätigkeiten aller rhizopodoïden Protoplasten in irgend. welchem Maasse mitwirken, im Besonderen auch bei der Resorption von Fetttröpfchen durch die Darmepithel-Zellen. Und ferner wäre es von Interesse, zu untersuchen, wie weit es möglich ist, die oben geschilderte Mechanik auch der Fortbewegung der Fetttröpfchen durch die Zellen zu den Chylusräumen und den Wanderungen von Nahrungskörpern in Infusorienzellen⁶⁾ u. s. w. zu Grunde zu legen.

1) Siehe S. 402 f. Bei Orbitolites tritt diese Erscheinung wohl immer erst später ein; vgl. S. 394.

2) Anderenfalls würden sich die Pseudopodien der chemisch indifferenten Körner wohl bald entledigen; vgl. L. Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Im Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. 7. 1898.

3) Das wäre leicht durch den Versuch zu entscheiden, indem man frische Stärkekörner auf ein derartiges Pseudopodiennetz aussäte. Ich habe mir die gedachte Frage leider nicht während des Aufenthaltes bei El Tôr vorgelegt.

4) Vgl. hierzu S. 390 unten.

5) Meines Erachtens stellen auch die auf den Pseudopodien mitströmenden Körnchen zum grössten Theil ein im Ueberschuss ungelöstes, fein vertheiltes Assimilirungsmaterial dar.

6) Vgl. M. Verworn, Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., S. 159 ff. Jena 1901.