

mit der von Harnack angegebenen (einfachen oder verdoppelten) Formel leicht in Uebereinstimmung gebracht werden können.

Zum Schlusse will ich die Gelegenheit ergreifen, die angenehme Pflicht zu erfüllen und dem hochverehrten Herrn Prof. Sal-kowski für die Rathschläge, die er mir bei meiner Untersuchung angedeihen liess, meinen innigsten Dank öffentlich abzustatten.

Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung.

Von

Max Verworn,

Dr. med. et phil., Jena.

Hierzu 3 Holzschnitte.

Nachdem die grundlegenden Arbeiten von Purkyně und Valentin über die Physiologie der Flimmerbewegung eine ziemlich reichhaltige Litteratur hervorgerufen hatten, scheint mit den ausgezeichneten Untersuchungen von Engelmann das Interesse für diesen Gegenstand fast gänzlich erschöpft zu sein, denn in den letzten 20 Jahren haben sich nur wenige Forscher zu einem eingehenderen Studium der Flimmerbewegung angeregt gefühlt. Der Grund dafür ist offenbar nur in der einseitigen Entwicklung der heutigen Physiologie zu suchen, sonst wäre diese Erscheinung sehr auffallend, weil einerseits die grosse Verbreitung der Flimmerbewegung, selbst in jeder kleineren Abtheilung des Thierreiches und zum Theil auch im Pflanzen- und Protistenreiche, der Flimmerbewegung eine weitgehende biologische Bedeutung verleiht und weil andererseits grade die Hauptfragen, nämlich die, welche sich auf das Zustandekommen der Vorgänge bei der Flimmerbewegung beziehen, noch nicht beantwortet, ja zum Theil noch garnicht genügend präcisirt worden sind. Letzteres gilt für das Problem, das den Ausgangspunkt der folgenden Untersuchungen bildete, für das Problem der Coordination der Flimmerbewegung, d. h.

für die Frage, wie es kommt, dass die Wimpern einer Zelle oder einer Epithelreihe im normalen Zustande sich völlig gesetzmässig stets der Reihe nach, nie ausser der Reihe bewegen.

Ein Frühljahrsaufenthalt in dem durch seine reiche pelagische Fauna bekannten *Villa franca*, der mir z. Th. durch die Verleihung des Blumenbach'schen Reisestipendiums seitens der Medicinischen Facultät der Universität Göttingen und einer Unterstützung aus der Paul von Ritter-Stiftung von Seiten des Herrn Prof. Haeckel ermöglicht wurde, bot mir Gelegenheit, diese Frage, der ich schon früher in meinen „psychophysiologischen Protistenstudien“¹⁾ näher getreten war, weiter zu verfolgen, und zwar an einem Object, das in vieler Beziehung für das Studium der Flimmerbewegung als ideal betrachtet werden kann, den Schwimmlättchen der Ctenophoren. Herrn Professor Korotneff, dem Director der Station russe de Zoologie in Villafranca, der mir in liberalster Weise die Mittel seines Laboratoriums zur Verfügung stellte, möchte ich nicht versäumen für seine ausserordentliche Liebenswürdigkeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

I. Die Versuchsobjecte.

Als Objecte für die folgenden Versuche wurde besonders *Beroë ovata*, daneben auch *Eucharis multicornis* und *Cestus Veneris* benutzt. Wenn man von dem etwas abweichenden Bau von *Cestus Veneris* absieht, sind die Ctenophoren charakterisirt durch 8 lange, von dem aboralen, dem sog. Sinnespol nach dem Mundpol hin verlaufende Rippen oder Reihen von Schwimmlättchen, welche durch ihre Thätigkeit das Hauptmoment für die Locomotion dieser Thiere liefern. Um die Berechtigung nachzuweisen, dass die an diesen Reihen von Schwimmlättchen beobachteten Vorgänge ohne weiteres mit den Erscheinungen der Flimmerbewegung identificirt werden dürfen, sei hier zunächst kurz an die morphologischen Verhältnisse derselben erinnert²⁾. Die Plättchen jeder Rippe beginnen in einiger Entfernung vom „Sinneskörper“ und laufen in einfacher Reihe unter einander stehend

1) Jena, 1889. Verl. v. Gustav Fischer.

2) Genauere Einzelheiten sind nachzusehen in der vortrefflichen Monographie der Rippenquallen von K. Chun: „Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte.“ Leipzig 1880.

nach dem Mundpol (Fig. 1). Jedes Plättchen besteht aus einer Summe von eng untereinander verbundenen Flimmerhaaren, deren zugehörige Zellen eine Leiste, das sog. Basalpolster bilden (Fig. 2). Die Verbindung der Wimpern untereinander ist mehr eine Ver-

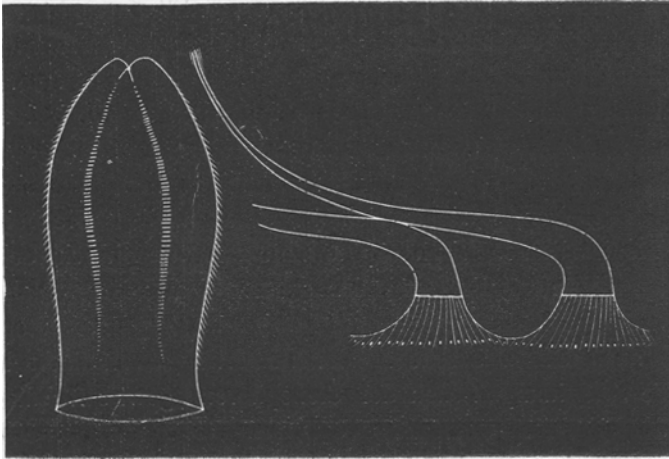


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1. *Beroë ovata*. Oben der Sinnespol, unten der Mundpol. 4 von oben nach unten laufende Rippen sind sichtbar.

Fig. 2. Zwei ruhende Schwimmlättchen von *Beroë* in der Profilsicht. Unten die Basalpolster aus langen cylindrischen Zellen bestehend. Schematisch.

klebung als eine eigentliche Verschmelzung ihrer Substanz zu nennen, da sich leicht Wimpern durch mechanische Insulte, Druck mit Deckglas oder Nadel oder durch chemische Einwirkungen von der Masse trennen lassen. An Macerationspräparaten constatirte Chun, dass zu jeder Flimmerzelle des Basalposters eine grössere Menge feiner Flimmerhärchen gehört. Die Zellen des Basalposters sind Cylinderzellen und bilden eine einfache Lage, wie Chun bereits im Gegensatz zu früheren Beobachtern hervorhebt, und wie ich an Präparaten, die mit Pierokarmin gefärbt wurden, bestätigen konnte. Was an den Flimmerzellen für den Physiologen aber besonders wichtig ist, das ist die enorme Länge der Flimmerhaare. Die Plättchen sind nämlich bei *Beroë* durchschnittlich 2 mm lang, d. h. die Wimpern übertreffen die Länge des Zellkörpers ungefähr um das zehnfache. Es ist erklärlich, dass der motorische Effect dieser langen, zu kräftigen Platten verbundenen Wimpern ein bedeutender sein kann und dass die Thätig-

keit der Platten die active Locomotion der doch durchschnittlich 5—10 cm grossen Thiere allein zu besorgen im Stande ist. Diese morphologischen Verhältnisse mögen genügen um zu zeigen, dass die Rippen der Ctenophoren als ein Homologon der Flimmerepithelien aufzufassen sind, oder vielmehr als ein Flimmerepithel selbst, das in Anpassung an die Function der Locomotionsvermittlung sich in eigenthümlicher Weise entwickelt hat. Die Anordnung der Plättchen zu einzelnen, einfachen Reihen, dann die bedeutende Grösse derselben, welche es gestattet die Vorgänge der Bewegung makroskopisch zu beobachten und an den Plättchen makroskopisch zu experimentiren, sowie endlich der Umstand, dass die bei allen Flimmerepithelien so sehr lästige und nie ganz vermeidliche Schleimsecretion hier fortfällt, sind die grossen Vortheile, welche die Ctenophoren für das Studium der Flimmerbewegung bieten und welche auch Chun bereits zu der Bemerkung veranlasst haben, dass die Schwimmlättchen der Ctenophoren „gewiss für das Studium der Flimmerbewegung dereinst noch die geeignetsten Objecte abgeben“ werden. Auch ich möchte die Ctenophoren allen späteren Experimentatoren besonders empfehlen, denn die Schwimmlättchen sind nicht nur in morphologischer Beziehung als Reihen von eigenthümlich differenzirtem Flimmerepithel zu betrachten, sondern zeigen auch in physiologischer Hinsicht bis in die kleinsten Einzelheiten genau alle Erscheinungen der Flimmerbewegung, wie man sie von den Infusorien bis zu den höchsten Thieren hinauf an den verschiedensten histologischen Objecten kennt. In der Ruhelage sind die Plättchen über ihrer Wurzel nach dem Mundpol zu umgebogen (Fig. 2), so dass sie fast parallel der Körperoberfläche liegen und sich bei ihrer dachziegelförmigen Anordnung berühren. Die Bewegung findet in der Weise statt, dass das Plättchen nach dem Sinnespol zu einen energischen Schlag ausführt und dann wieder in seine Ruhelage zurückgleitet. Eine Schilderung der feineren Verhältnisse wird später folgen. Die Plättchen einer Rippe schlagen unter normalen Verhältnissen stets der Reihe nach in regelmässiger Aufeinanderfolge, also nicht synchron, sondern metachron, wie ich dieses Verhältniss bezeichnen möchte. Die Metachronie des Plättchenschlages erweckt den Anschein, als ob fortwährend vom Sinnespol aus Wellen nach dem Mundpol hin verliefen, also im umgekehrten Sinne des Schlages, eine optische Erscheinung, auf die ich nicht näher einzugehen brauche, da sie

von H. Kraft¹⁾ vor kurzem an Flimmerepithelien bereits eingehender beleuchtet wurde. Da die Plättchen infolge ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen in perlmuttartigem Glanze erscheinen und je nach ihrer Stellung ihre prächtigen Farben wechseln, so bieten die über die 8 Rippen der zarten Thiere dahinflaufenden Wimperwellen einen ungemein fesselnden Anblick und machen die Betrachtung der Ctenophoren zu einem grossen optischen Genuss. In der Regel ist der Schlag der Plättchen dauernd rhythmisch, schneller oder langsamer, doch kommt es auch bei normalen Individuen in bestimmten Fällen vor, dass spontan der Schlag einiger Plattenreihen vorübergehend ganz sistirt resp. unregelmässig intermittirend wird. Diese Erscheinungen haben Eimer²⁾ dazu veranlasst, bei der Plättchenbewegung der Ctenophoren zwei Arten zu unterscheiden, eine unwillkürliche, repräsentirt durch die gewöhnliche, rhythmische und eine willkürliche, repräsentirt durch jene unregelmässig wechselnde Form, die besonders beim Schwimmen des Thieres häufig vorkommt. Nach Eimers Ansicht würde die erstere Form der gewöhnlichen Flimmerbewegung entsprechen, während bei der zweiten Form die gewöhnliche Flimmerbewegung von Seiten des Nervensystems in gewisser Weise beeinflusst wird. Es soll an dieser Stelle die Frage nach dem vielumstrittenen Nervensystem der Ctenophoren und damit die Beeinflussung der Plättchenbewegung von einem solchen nicht erörtert werden, da dieselbe für den vorliegenden Zweck vollkommen indifferent ist. Für die folgenden Betrachtungen genügt es zu wissen, — worin übrigens alle Beobachter übereinstimmen, — dass die gewöhnliche Plättchenbewegung an sich ohne Thätigkeit eines Nervensystems zu Stande kommt. Aus demselben Grunde gehe ich hier nicht auf die Frage nach der Beeinflussung der Plättchenbewegung von Seiten des sog. Sinneskörpers ein, besonders, da ich diese Frage später in einer speciellen Mittheilung zu berühren gedenke. Dagegen will ich nicht unterlassen, auf eine mechanische Beeinflussung der Plättchenbewegung von Seiten des

1) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren.“ In Pflügers Arch. Bd. 47, 1890.

2) Eimer: „Versuche über künstliche Theilbarkeit von *Beroë ovatus*. Angestellt zum Zweck der Controle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres. In Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1880.

darunter liegenden Gewebes hinzuweisen, weil sie wohl das einzige störende Moment bei den Versuchen repräsentirt.

Berührt man nämlich eine Rippe etwas unvorsichtig, so versenkt sie sich sofort in die Tiefe des Gewebes, indem die Gallertsubstanz sich zu beiden Seiten über ihr zusammenschliesst. Die Bewegung der Plättchen wird natürlich durch die mechanische Verbindung im selben Moment sistirt. Eine Reizung des ganzen Körpers, etwa eine Erschütterung kann momentan alle 8 Rippen in die Tiefe des Gallertgewebes treten und so die Bewegung an ihnen aufhören lassen. Je stärker die Reizung ist, um so vollständiger ist die Bedeckung von dem sich zu beiden Seiten herüberwölbenden Gallertgewebe. Schwache Reizung lässt die Reihen nur eben merklich in die Tiefe treten, wobei aber ihre Bewegung nichtsdestoweniger ebenfalls sistirt wird. Nach mehr oder weniger langer Zeit, bei geringer Reizung oft sofort beginnt sich die Reihe wieder zu heben und sobald sie wieder in ihre normale Lage zurückgekehrt ist, tritt auch die Bewegung wieder ein. Der Mechanismus, der diese Retraction der Rippen in die Tiefe des Gallertgewebes vermittelt, ist ein muskulöser. Von dem unterhalb der Rippe im Gallertgewebe, parallel zu dieser verlaufenden Gefäss ziehen feine, glatte Muskelfäden senkrecht zur Rippe und

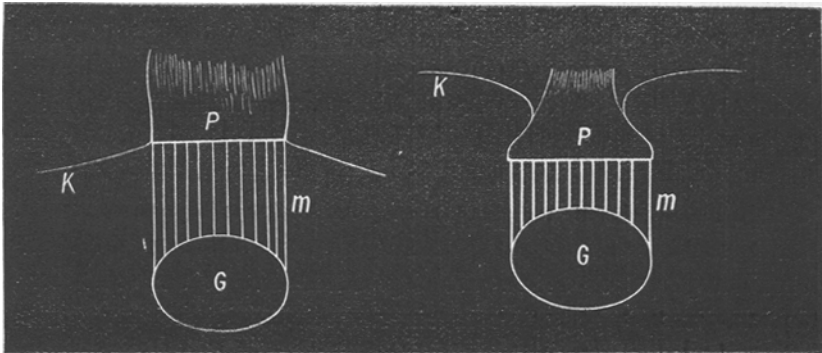


Fig. 3 a.

Fig. 3 b.

Fig. 3 a. Querschnitt durch eine ausgestreckte Rippe. *P.* Schwimmplättchen, *K.* Körperoberfläche, *G.* Gefäss, *M.* Muskelfasern.

Fig. 3 b. Querschnitt durch eine retrahierte Rippe.

inseriren sich dicht unterhalb der Plättchen (Fig. 3a). Contractiren sich nun diese Muskelfasern in Folge eines Reizes, so tritt die angegebene Retraction der Reihe ein (Fig. 3b). Ausser den

vom Gefäss zur Rippe verlaufenden, sich senkrecht an dieser ansetzenden Fasern giebt es noch andere, besonders Längsfasern, die parallel mit der Rippe dicht unter ihr verlaufen und bei *Eucharis* schliesslich auch Querfasern zwischen den einzelnen Rippen. Die Thätigkeit dieser Fasern kommt indessen für die Retraction der Rippe weniger in Betracht. Da die Ctenophoren sehr sensible Thiere sind und da sich manche Individuen noch durch besondere Reizbarkeit auszeichnen, so bildet diese Erscheinung in der That bisweilen ein störendes Moment. Ich versuchte daher durch Anwendung verschiedener chemischen Mittel diese störenden Muskelbewegungen auszuschliessen, ohne jedoch in dieser Beziehung glücklicher gewesen zu sein als Krukenberg¹⁾, als er zur Erforschung des Nervensystems der Ctenophoren Versuche mit verschiedenen Alkaloiden anstellte. Uebrigens kann man bei einiger Uebung die folgenden Versuche bald so vorsichtig anstellen, dass nicht die geringste Spur von Retraction eintritt, besonders wenn man nicht allzu sensible Individuen zu den Versuchen nimmt. Ich fand es zweckmässig, die Thiere nicht gleich nach dem Einfangen zu benutzen, sondern etwa erst einen halben oder ganzen Tag später. Mir schien es, als ob dann die Reizbarkeit geringer geworden wäre.

Da es dringend nöthig ist, für die folgenden Fragen bis zu cellularen Verhältnissen vorzugehen, so werden ausser den Ctenophoren gelegentlich auch einige bereits a. a. O.²⁾ von mir mitgetheilte und neuerdings zum Theil wiederholte Versuche an ciliaten Infusorien mit in den Kreis der Betrachtung gezogen werden.

II. Die Autonomie der Flimmerelemente³⁾.

Der folgende Versuch ist bereits von Eimer an *Beroë ovata* ausgeführt worden, doch sind Eimer einige Momente entgangen, die ich noch hervorheben möchte.

Als Versuchsobject dient *Beroë* oder in diesem Fall noch besser *Eucharis*. Das Versuchsthier wird in ein flaches,

1) Krukenberg: „Vergleichend-physiologische Studien“. I. Reihe, 3. Abth. 1881: „Der Schlag der Schwimmlättchen von *Beroë ovatus*“.

2) Verworn: „Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen“. Jena 1889.

3) Als „Flimmerelement“ soll im Folgenden der Kürze halber jede Wimper mit ihrem anhaftenden Protoplasma bezeichnet werden.

nicht zu grosses Glasgefäss mit Seewasser gesetzt, so dass es horizontal liegen muss und keine Locomotion ausführen kann. Die Bewegung auf den Rippen ist normal, es laufen fortwährend rhythmisch aufeinander folgende Wellen vom Sinnespol kommend nach dem Mundpol hin. Wird nun mit einer schmalen und spitzen Lanzette etwa in der Mitte einer Rippe zwischen zwei Schwimmplättchen ein ganz flacher Einschnitt gemacht, resp. bei Eucharis der schmale je zwei Plättchen mit einander verbindende Streifen von Flimmerzellen mit der Spitze der Lanzette durchtrennt, so tritt in der Regel in Folge des durch die Operation verursachten Reizes eine schwache Retraction der Rippe ein, während welcher die Plättchenbewegung ganz stillsteht. Bei Eucharis lässt sich die Operation so sanft ausführen, dass die Retraction ganz ausbleibt. Hat nun die Retraction entweder nachgelassen oder ist sie ganz ausgeblieben, so bemerkt man in dem nach dem Mundpol zu gelegenen Abschnitte der Rippe eine ungeheure Beschleunigung der Bewegung: die erste Platte unterhalb der Schnittstelle ist in fieberhaft schnellen Schlägen begriffen und ihre Schläge pflanzen sich über den ganzen oralen Abschnitt der Rippe fort. Nach einiger Zeit (nach einigen Secunden bis zu mehreren Minuten) hört plötzlich diese rasende Bewegung ganz auf und der orale Abschnitt der Rippe bleibt jetzt mehr oder weniger lange Zeit (oft nur wenige Minuten, zuweilen eine Stunde und länger) in Ruhe. Danach beginnen vereinzelt Wellen von der ersten Platte ausgehend aufzutreten, die nach und nach zahlreicher werden, bis schliesslich der untere Abschnitt ganz rhythmisch wie eine unverletzte Rippe thätig ist. Bei vorsichtiger Operation mit möglichst geringer Verletzung des unter der Rippe gelegenen Gewebes, wie sie besonders Eucharis leicht gestattet, geschieht es nur sehr selten, dass das Erregungsstadium ausbleibt, und auch in diesen Fällen immer nur nach längerer Retraction der Rippe. Wird dagegen eine grosse Verletzung gemacht, der Einschnitt tief ausgeführt und mehrere Platten zerquetscht oder zerschnitten, so dauert die Retraction sehr lange und nach ihrer Lösung fehlt häufig das Erregungsstadium, so dass in dem oralen Abschnitt sofort nach der Operation für längere Zeit, zuweilen bis über 2 Stunden völlige Ruhe herrscht. Im aboralen Abschnitt tritt ebenfalls bei ganz vorsichtiger Operation nur eine kurze, bei Eucharis mitunter gar keine Retraction ein und die Wellen gehen nach kurzer Unterbrechung in normaler Weise

weiter. Bei tiefer eingreifender Operation bleibt dagegen die Retraction und die damit verbundene Ruhe im aboralen Abschnitt häufig auch sehr lange bestehen. Ist in beiden von einander getrennten Abschnitten der Reihe die Bewegung wieder eingetreten, so findet sie in jedem „unabhängig“ und meistens in anderem Rhythmus statt, d. h. die Metachronie ist an der Schnittstelle unterbrochen.

Man kann nun den unteren Abschnitt der Rippe mit beliebig viel oder wenig daran hängendem Gewebe aus dem Körper ganz ausschneiden. Nach dem Aufhören der dadurch bedingten Retraction und ev. nach einem geringen Ruhestadium tritt die Bewegung allmählich wieder in ganz normaler Weise ein, die Wellen verlaufen wieder rhythmisch vom ersten Plättchen ausgehend nach dem ursprünglich oralen Ende zu. Schneidet man jetzt von diesem Präparat ein kleines Stück, etwa 3 oder 4 Plättchen enthaltend, ab, so treten an diesem wieder genau dieselben Erscheinungen auf wie nach jeder tiefergehenden Durchschneidung einer ganzen Rippe. Nach einem mehr oder weniger langen Ruhestadium, das sich bis über zwei Stunden erstrecken kann, setzt anfangs unregelmässig, bald aber rhythmisch die Bewegung wieder ein und verläuft metachron über alle 3 oder 4 Plättchen. Von *Cestus Veneris* hatte ich ein ca. 1,5—2 mm grosses Stück mit 3 Plättchen losgetrennt, das sich bald abrundete und nach einem Ruhestadium noch ca. 2 Tage lang mit wenigen Unterbrechungen rhythmische, metachrone Schläge der Plättchen machte, ja sogar zeitweilig dadurch Locomotionen ausführte.

Man kann noch weiter gehen. Es gelingt in vorsichtiger Weise ein einzelnes Plättchen mit daranhängendem Basalpolster fast ganz ohne weitere histologische Elemente mit Hilfe der Lanzette abzutrennen. Bei *Cestus* kann man sogar ein Plättchen mit der Pincette an seiner Spitze fassen und mit sammt seinem Basalpolster, fast völlig ohne anderes Gewebe ausreissen. Die Zerquetschung der Wimperspitze stört dabei nicht weiter. Solche isolirte Plättchen, auch wenn sie nicht mit der Pincette gequetscht sind, zeigen sehr häufig sofort nach der Lostrennung das bekannte Erregungsstadium, in welchem sie fieberhaft schnelle rhythmische Schläge ausführen und sich zuweilen auf diese Weise selbstständig durch das Wasser bewegen. Häufig bleibt jedoch auch das Erregungsstadium aus. Jedenfalls folgt aber ein mehr oder weniger langes Ruhestadium, das nicht selten mehrere Stunden währt, so

dass man in diesen Fällen das Plättchen schon für todt halten könnte, wenn nicht seine Durchsichtigkeit und sein Perlmutterglanz, die nur dem lebenden Plättchen zukommen, sein Leben noch bewiesen. Auch gelingt es stets eine gewisse Zeit nach der Lostrennung durch Berühren mit einer Nadel die Plättchen zu einem Schläge zu veranlassen. Nach Ablauf des Ruhestadiums beginnen dann einzelne durch lange Pausen von einander getrennte spontane Schläge aufzutreten, die später häufiger werden und sich bei wenig insultirten Plättchen wieder zu einem rhythmischen Schlagen entwickeln. Bei vielen isolirten Platten jedoch beschränkt sich die Thätigkeit auf vereinzelte Schläge. Immer aber tritt die spontane Thätigkeit ausnahmslos stets viel später auf als die durch Reize zu erzielenden Schläge.

Schliesslich kann man sogar mit einer feinen Lanzette ein einzelnes Plättchen der Länge nach, d. h. parallel zur Wimperstreifung durchschneiden und in mehrere schmale Streifen zerlegen, die aus einer Anzahl basaler Zellen mit daranhängenden verklebten Wimperhaaren bestehen. Alle diese Streifen verhalten sich genau so wie ganze Platten.

Zur Ergänzung dieser Beobachtungen an Ctenophoren sei hier an einige zum Theil bereits bekannte Thatsachen von anderen mit Flimmerbewegung versehenen Objecten erinnert. Bei den Schwimmlättchen der Ctenophoren ist es nicht leicht möglich, einzelne Flimmerzellen zu isoliren, wie es dagegen bei manchen Flimmerpithelien gelingt. So kann man durch Zerzupfen der Kiemen von Lamellibranchiaten nicht selten isolirte Zellen erhalten, die nach ihrer Lostrennung die rhythmischen Bewegungen noch lange Zeit fortsetzen.

Die Beobachtungen reichen noch weiter. Es ist mehrfach constatirt worden, dass selbst Fetzen von Flimmerepithelzellen, welche nur aus dem oberen, die Wimpern tragenden Theil der Zelle bestanden, nichtsdestoweniger ihre Flimmerbewegung in der gewöhnlichen Weise fortsetzten. Am schönsten aber konnte ich diese Erscheinung an ciliaten Infusorien beobachten. Die adoralen Wimperstreifen der grossen heterotrichen Ciliaten sind für die mikroskopische Untersuchung der Flimmerbewegung ein ungemein günstiges Object. Mit geeigneten, feinen Instrumenten gelang es mir unter dem Mikroskop bei Stentor und Spirostomum Stücke aus diesen Peristomwimperreihen herauszuschneiden, welche ausser

einer Anzahl von Wimpern nur einen schmalen Streifen von Protoplasma ohne Kern enthielten. Solche Stücke konnten unter zweckmässigen Bedingungen, selbst wenn sie sehr klein waren, noch stundenlang am Leben erhalten werden, während dessen die Bewegung der Wimpern nach Ueberwindung eines Stadiums gesteigerter Thätigkeit sich in nichts von der normalen rhythmischen und metachronen Bewegung am unverletzten Infusor unterschied. Auch weitere Theilungen grösserer herausgeschnittener Stücke waren noch möglich, die eine Anzahl von Theilstücken des Wimperstreifens ergaben, von denen jedes nach Ueberwindung eines kurzen Erregungsstadiums seine normalen Bewegungen fortsetzte und zwar schlugen alle Stücke in demselben Rhythmus mit ihren Wimpern wie vorher am ganzen Infusor. Soweit die technischen Schwierigkeiten es nicht verbieten, lassen sich die Theilungen stets mit demselben Erfolge ausführen. Eine rohere Methode, die des Zerdrückens unter dem Deckglas, liefert bisweilen noch viel kleinere Theilstücke als sie durch Zerschneiden zu erreichen sind, und auch hier kann man an Stücken, die nur noch 2—3, ja nur noch eine einzige Wimper besitzen, dieselben Thatsachen constatiren.

Beim Zerschneiden der Infusorien, noch häufiger aber beim Zerdrücken mit dem Deckglas kommt es bisweilen vor, dass die Theilstücke von der Wundstelle her zu zerfliessen beginnen, ein Vorgang, den ich, da er als Endproduct einen losen Körnerhaufen liefert, a. a. O. als körnigen Zerfall bezeichnet habe. Der körnige Zerfall schreitet mehr oder weniger schnell von der Wundfläche aus vorwärts. Beobachtet man nun bei *Spirostomum* ein Theilstück des Peristoms, welches zu zerfallen beginnt, so findet man, dass während der Zerfall langsam von der Wunde aus nach der Wimperreihe hin vorrückt, die Wimpern noch immer in normaler Thätigkeit bleiben und ihre regelmässigen, metachronen Bewegungen fortsetzen. Die Grenze des zerfallenden Protoplasmas ist ziemlich scharf und man kann ihr Vorrücken genau verfolgen. Solange nur noch ein ganz kleines Streifchen unzerfallenen Protoplasmas an der Basis der Wimpern vorhanden ist, dauert die Thätigkeit derselben fort. Im Moment aber, wo der Zerfall die Pellicula, d. h. die äussere Grenzschicht des Protoplasmas erreicht, hört augenblicklich die Bewegung der daraufstehenden Wimpern auf. Da die Grenze nie eine grade Linie darstellt, so erreicht sie an einzelnen Stellen früher, an anderen später die Pellicula. So

kann man an der Oberfläche häufig die einzelnen Wimpern nacheinander mitten in ihrer lebhaften Thätigkeit stillstehen sehen. Mit dem Zerfall des ganzen Stückes lösen sich auch die Wimpern los und bleiben, ohne je wieder eine Spur von activer Bewegung zu zeigen, vollkommen ruhig im Wasser liegen. Auch durch schnelles Zerdrücken habe ich bei *Vorticella* und *Spirostomum* häufig ganz plötzlich einzelne der langen Peristomwimpern vom Körper losgerissen, die im Moment der Trennung sofort ihre Bewegung einstellten. Diese seit mehreren Jahren öfter beobachteten Erscheinungen hatten in der Frage nach der spontanen Bewegungsfähigkeit isolirter Wimpern meine Ueberzeugung bereits gebildet, dass den Wimpern, ebensowenig wie z. B. den Stielmyoïden der Vorticellen eine eigene Bewegungsursache innewohne, dass sie vielmehr Bewegungen nur im Zusammenhange mit dem dazugehörigen Protoplasma ausführen können, d. h. dass die Ursachen für ihre Bewegung nicht in den Wimpern selbst, sondern im daranhängenden Protoplasma gelegen ist.

Bekanntlich hat die Frage nach der Autonomie isolirter Flimmerhaare sich angeklammert an die öfter beobachtete Thatsache, dass sich Schwänze von Spermatozoën nach ihrer Lostrennung vom übrigen Körper noch spontan zu bewegen im Stande sind. Man hat den Schwanz des Spermatozoons ohne Weiteres mit der Geißel eines flagellaten Infusors homologisiren zu dürfen geglaubt. Mir scheint diese Homologie mindestens nicht sicher. Zwischen Protoplasma des Spermatozoën-Körpers und -Schwanzes besteht entschieden keine so scharfe Differenzirung wie zwischen dem Körperprotoplasma und der Geißel der flagellaten Infusorien. Ich möchte mich der Ansicht Engelmanns anschliessen, der die Schwänze der Spermatozoën eher mit Protoplasmafäden verglichen wissen will, wie sie z. B. als unregelmässig pendelnde Pseudopodien bei manchen Rhizopoden beobachtet werden. Jedenfalls dürften die Beobachtungen an Spermatozoën nicht für die Frage nach der Autonomie isolirter Wimpern als entscheidend zu betrachten sein. Da indessen die Frage immer noch nicht begraben ist und sogar in der neueren Litteratur noch bisweilen erscheint, so glaubte ich bei dem für ihre Behandlung so ungemein geeigneten Material, wie es die langen Wimperhaare der Ctenophoren-Schwimmplättchen bieten, derselben noch einmal näher treten zu sollen.

In den betreffenden Versuchen wurden lebensfrische, isolirte:

Schwimmplättchen oder schmale Streifen von solchen, die in rhythmischer Thätigkeit begriffen waren, unter dem Mikroskop im offenen Tropfen oder im Uhrsälchen in der Weise durchgeschnitten, dass das Basalpolster ziemlich dicht an der Basis von der verklebten Wimpermasse möglichst scharf abgetrennt wurde. Die Folge war stets, dass die isolirten Wimpern im Moment der Durchschneidung jede Bewegung einstellten, während die Stümpfe auf dem Basalpolster infolge der Reizung des Schnittes häufig in einem beschleunigten Tempo weiter schlugen. Da man bei diesem Versuch mit negativem Resultat den Einwurf machen kann, dass aus irgend welchen anderen Gründen zufällig im einzelnen Fall die Thätigkeit der isolirten Wimpern ausbliebe, so habe ich den Versuch wohl fast hundert Mal wiederholt und jedesmal mit demselben Erfolge. Häufig sterben die isolirten Wimpern, wenn man sie auf dem Objectträger lässt, schon nach ganz kurzer Zeit, was sofort daran zu erkennen ist, dass ihre Substanz trübe braun und undurchsichtig wird. Makroskopisch sehen die abgestorbenen Plättchen weisslich aus und haben ihren Perlmutterglanz verloren. Unter geeigneten Bedingungen, in viel Wasser im Uhrsälchen gelingt es indessen, die Wimpern noch längere Zeit unverändert in ihrer normalen Beschaffenheit zu erhalten, ohne dass auch nur eine Spur von activer Bewegung an ihnen wahrzunehmen wäre. Ist dagegen bei der Durchschneidung selbst nur ein winziges Stückchen Protoplasma, ein kleines Fetzen einer Zelle an einem Wimperbündel haften geblieben, so schlagen die Wimpern häufig noch längere Zeit weiter. Ich erhielt bei vorsichtiger Operation mehrmals Bündel, die aus wenigen verklebten Wimpern von ca. 1 mm Länge bestanden, an deren Basis sich ein kleines Knöpfchen von Protoplasma von ca. 0,02—0,03 mm Durchmesser befand. Diese Wimpern schlugen noch einige Minuten rhythmisch, wenn auch langsam weiter. Nur Stücke, die bei der Durchschneidung zu sehr insultirt werden, schlagen, selbst wenn sie noch Protoplasma an der Basis besitzen, in der Regel nicht mehr.

Wenn ich einerseits die grosse Anzahl der Versuche in Betracht ziehe, welche sämmtlich zu dem gleichen negativen Ergebniss führten, und andererseits die Gegenprobe berücksichtige, welche durch die häufig beobachtete Bewegung von Wimpern mit geringer Menge basalen Protoplasmas gegeben ist, und wenn ich endlich noch die zahlreichen Versuche an Infusorien ins Auge fasse, die

ebenfalls denselben Erfolg hatten, so glaube ich mich zu dem Schlusse berechtigt, dass isolirte Wimpern keine spontanen Bewegungen mehr ausführen, dass also die Ursache für die Wimperbewegung im Zellprotoplasma gelegen ist.

Nun wäre es eine durchaus verkehrte Anschauung, wenn man annehmen wollte, dass die Wimpern nur passiv vom Protoplasma bewegt würden, ohne activ thätig zu sein. Zur Widerlegung dieser Ansicht genügt es, die Formveränderungen, welche eine Wimper resp. ein Wimperplättchen bei seiner Bewegung ausführt, genauer zu verfolgen, was grade bei den grossen Wimpern der Schwimmplättchen sehr leicht ist. Wie bereits bemerkt, sind die Plättchen in der Ruhelage an ihrer Wurzel nach dem Mundpol des Thieres hin umgebogen und liegen dachziegelförmig sich berührend über einander. Im Profil betrachtet hat das ruhende Plättchen die Gestalt von Fig. 4a. Es ist eine Krümmung von kleinem Radius dicht über der Basis und eine Krümmung in entgegengesetztem Sinne von grossem Radius im oberen Drittel des Plättchens vorhanden. Bei der progressiven Phase jedes Schlages streckt das Plättchen sich nun an der basalen Krümmungsstelle sehr energisch, während gleichzeitig durch den Wasserdruck anfangs auch die obere Krümmung einen grösseren Radius annimmt, so dass ein Moment eintritt, wo das Plättchen fast gestreckt erscheint. Aber noch ehe die extreme Lage erreicht ist, wird die obere Krümmung wieder grösser, ihr Radius also kleiner. Ist die extreme Lage erreicht, so wird der Radius der oberen Krümmung durch den Druck des Wassers noch kleiner. Zugleich krümmt sich das Plättchen wieder an der Basis und wenn es dadurch in die Ruhelage zurückgekehrt ist, wird auch die obere Krümmung wieder kleiner, so dass das Plättchen wieder die normale Gestalt annimmt. Die Grösse dieser Formveränderung ist verschieden und nach ihr richtet sich die Amplitude der Bewegung. Aus der Art dieser Formveränderung geht deutlich hervor, dass die Bewegung der Wimper nicht passiv zu Stande kommen kann, sondern dass in der progressiven Phase des Schlages eine Contraction der dem Sinnespol zugekehrten Seite der Wimpern stattfindet, die in Gestalt einer Welle von unten nach der Spitze zu verläuft. In der regressiven Phase lässt die Contraction wieder nach und zwar in derselben Richtung. Eine Contraction der dem Mundpol zuge-

kehrten Seite der Wimpern in der regressiven Phase des Schlages ist aus den Formveränderungen beim normalen Schlage nicht zu entnehmen. Dieselbe ist auch unwahrscheinlich, da um den locomotorischen Effect nicht wieder aufzuheben, die Rückkehr in die Ruhelage nothwendiger Weise langsamer geschehen muss. Aus

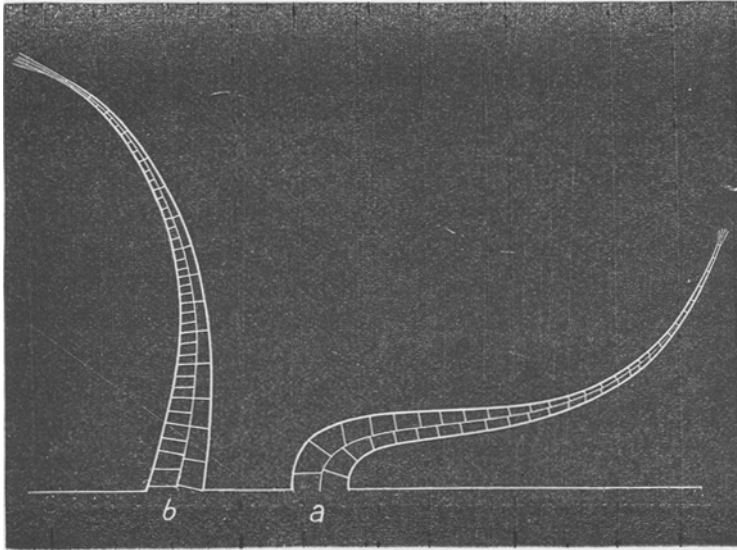


Fig. 4.

Fig. 4 a. Gestalt eines Plättchens in der Ruhelage. Profilsansicht.

Fig. 4 b. Gestalt desselben in der extremen Lage der progressiven Schwingungsphase.

In den Umriss ist ein Schema der Gestaltveränderung der Reihe beider Seiten des Schwimmlättchens eingezeichnet. In der Ruhelage sind die contractilen Elemente auf beiden Seiten in gleicher Grösse gezeichnet. Beim Schlag contrahiren sich die Theilchen auf der dem Sinnespol zugekehrten Seite, während die auf der Gegenseite durch die convexe Krümmung etwas gestreckt werden.

mechanischen Gründen leuchtet ferner ein, dass die Existenz der beiden entgegengesetzten Krümmungen in Verbindung mit dem wellenförmigen Verlauf der Contraction von unten nach oben für den Effect des Schlages von grosser Bedeutung ist. Auf Grund der activen Bewegung der Wimpern im Zusammenhange mit dem Protoplasma wird man also ihr Verhältniss zum Zellkörper in derselben Weise aufzufassen haben, wie etwa das der Stielmyoide zum Körper der Vorticellen.

Den Thatsachen gegenüber, die ich im Vorhergehenden zur Constatirung der Autonomie der Theile von Flimmerorganen mitgeteilt habe, könnte man vielleicht noch die Möglichkeit erwägen, ob die Bewegung der Theile nach ihrer Trennung aus der Continuität nicht lediglich Reizwirkung sei, verursacht durch den Reiz der Lostrennung, und dass die Autonomie nur dem unverletzten Ganzen als solchem zukomme. Sollte dieser Einwand wirklich erhoben werden, so liesse er sich leicht widerlegen. Einerseits ist die Wirkung des Reizes der Operation sowohl bei Ctenophoren als bei Infusorien sehr deutlich zu erkennen und von der normalen Erscheinungsweise der Bewegung zu unterscheiden. Die Reizwirkung besteht immer in einer bedeutenden Beschleunigung der Flimmerbewegung, die bei Ctenophoren sogar durch eine mehr oder weniger lange Pause, jedenfalls in Folge der Ermüdung, von dem Wiederauftreten der normalen Bewegung getrennt ist. Andererseits dürfte die Thatsache, dass sich kleine losgerissene Theile von Infusorien, ebenso wie Stücke von Ctenophoren mit nur 3—4 Schwimmlättchen unter günstigen Verhältnissen noch über 2 Tage, ganze Beroë's, denen der Sinnespol und damit der Anfangstheil der Plättchenreihen abgeschnitten ist, noch über 2 Wochen in normaler Bewegung am Leben halten lassen, einen Zweifel an der Spontaneität dieser Bewegungen wohl völlig beseitigen.

III. Die Metachronie der Flimmerbewegung.

Besteht auf der einen Seite Autonomie selbst der kleinsten isolirten Theile, soweit sie ein Flimmerelement repräsentiren, so steht derselben auf der andern Seite die Metachronie der Bewegung im zusammenhängenden Organ gegenüber. Sie steht ihr gegenüber, denn es ist zunächst nicht einzusehen, weshalb die einzelnen Elemente, wenn sie doch in ihren Bewegungen autonom sind, sich nicht regellos jedes für sich bewegen, sondern alle nur in bestimmter Aufeinanderfolge. Schlägt die eine Wimper oder Platte, so schlägt auch die folgende, steht die eine still, so steht auch die folgende still. So lange nicht von der ersten Wimper oder Platte eine Bewegung ausgeht, ist die ganze Reihe ohne Bewegung. Da die Elemente unmöglich im Verbande mit benachbarten Elementen die bewegungsproducirende Ursache selbst einflüssen können, so beweist die Metachronie, dass die Autonomie

der einzelnen Elemente im Verbande bis zu gegebener Gelegenheit unterdrückt ist. Das Latentbleiben der Autonomie jedes Elements, so lange sich nicht das vorhergehende Element bewegt hat, ist aber nothwendige Vorbedingung für das Zustandekommen der Metachronie. Das Problem der Metachronie enthält demnach zwei Fragen, einmal diejenige nach der Art und Weise der Unterdrückung der Autonomie und ferner die nach der Art und Weise der Fortpflanzung der Bewegung von einem Flimmerelement auf das andere. In Bezug auf die erstere Frage hatte ich bereits l. c. p. 183 u. ff. die Ansicht ausgesprochen, dass sich die Aufhebung der Autonomie nur erklärt unter der Annahme eines mechanischen Abhängigkeitsverhältnisses jedes Elements vom benachbarten, welches jede einzelne, zwischen zwei benachbarte eingeschlossene Wimper verhindert, für sich allein eine Bewegung auszuführen. Zugleich war es mir gelungen, die Ansicht von einer mechanischen Abhängigkeit zu stützen und besonders ihren Sitz festzustellen. Macht man nämlich an der oralen Wimperreihe eines grossen heterotrichen Infusors (*Spirostomum* oder *Stentor*) eine dem Eimer'schen Durchschneidungsversuche der Ctenophorenrippe entsprechende Operation, indem man die adorale Wimperzone in die Mitte nur flach einschneidet, ohne das Infusor ganz zu durchschneiden, so findet man, dass die Bewegung im oberen und unteren Abschnitt der Wimperreihe unabhängig stattfindet, was besonders bemerkbar wird, wenn der eine Abschnitt seine Wimpern in anderer Amplitude und Geschwindigkeit schlagen lässt, so dass die Länge der Wellen dadurch von der im anderen Abschnitt deutlich verschieden wird. Dieser Versuch zeigt, dass der Mechanismus, welcher das Abhängigkeitsverhältniss der Wimpern von einander bedingt, in dem Basalprotoplasma der Wimpern, nicht an einer andern Stelle des Zellkörpers gelegen sein muss.

Meine jetzigen Beobachtungen und Versuche über die Fortpflanzung der Bewegung auf den Rippen der Ctenophoren geben nun der Ansicht vom Vorhandensein einer solchen mechanischen Vorrichtung eine neue Stütze und zeigen, dass sich die beiden Fragen, welche dem Problem der Metachronie zu Grunde liegen, aus einem einheitlichen Princip beantworten lassen. Die Vorstellung von der Art des Abhängigkeitsverhältnisses der Wimpern gewinnt dadurch eine festere und präcisere Form. Ehe ich jedoch zur Mittheilung der bezüglichen Versuche übergehe, scheint

es mir zweckmässig, erst einige Wirkungen der Reize auf die Bewegungen der Schwimmlättchen zu besprechen.

Reizwirkungen. Die Wirkungen von Reizen auf Flimmer-epithelien sind schon von Kraft¹⁾ ausführlich dargestellt worden, so dass ich mich hier bezüglich der Ctenophorenrippen kurz fassen kann.

Berührt man an einer in Ruhe befindlichen Rippe bei *Beroë* an irgend einer Stelle ein Plättchen momentan mit einer Nadel und zwar nicht zu stark, damit keine Retraction eintritt, so führt das gereizte Plättchen einen Schlag aus, der sich auf alle oralwärts gelegenen Plättchen fortpflanzt und so zur Erscheinung einer von der Reizstelle oralwärts verlaufenden Welle Anlass giebt. Die nach dem Sinnespole zu gelegene Strecke der Rippe bleibt dabei in Ruhe. Berührt man mehrmals hintereinander, so erzielt man mehrere Wellen, da jede Berührung einen neuen Schlag auslöst. Eine rhythmisch fortgesetzte Berührung kann auf diese Weise ganz rhythmische Wellen erzeugen, die sich sämtlich oralwärts fortpflanzen. Wird das Plättchen nicht einen Moment, sondern längere Zeit continuirlich berührt, so geräth dasselbe während der ganzen Dauer der Berührung in lebhaft rhythmische Schwingungen, die sich als ebenso viele Wellen oralwärts fortsetzen. Bei etwas stärkerer dauernder Berührung geräth die gereizte Platte in eine förmliche rhythmische Zitterbewegung. Reizt man noch stärker, so tritt in der Regel die oben angeführte Retraction der gereizten Stelle ein, die nur bei weniger reizbaren Thieren ausbleibt. Indessen kann man auch die zu Retractionen geneigteren Individuen mit einiger Geduld durch immer von Neuem wiederholte Berührung derselben Stelle schliesslich dazu bringen, dass die Retraction ausbleibt. Ist dies der Fall, so bemerkt man häufig bei starker Reizung, namentlich der Basis des Plättchens, dass nicht nur oralwärts Wellen verlaufen, sondern dass sich auch Wellen in entgegengesetzter Richtung fortpflanzen, indem die von der Reizstelle aus nach dem Sinnespol gelegenen Plättchen in umgekehrter Reihenfolge ihre Schläge ausführen, so dass die Reizstelle den Ausgangspunkt zweier nach beiden Richtungen verlaufender Wellensysteme bildet. Die Bewegung und Formveränderung und in Folge dessen auch der ev. locomotorische Effect ist dabei in beiden

1) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren.“ In Pflügers Archiv Bd. 47. 1890.

Richtungen derselbe, doch pflanzen sich die Wellen nach dem Sinnespol zu stets viel langsamer fort und verlaufen meist nicht bis an das Ende der Rippe, sondern nur eine kürzere Strecke aufwärts. Es stimmt diese Erscheinung vollkommen mit der von Kraft (l. c.) an Flimmerepithelien der Wirbelthiere beobachteten Reizwirkung überein, bei denen sich auch die Beschleunigung der Bewegung nach aufwärts nur auf kürzere Entfernung fortsetzt. Die Erscheinung der rückläufigen Wellen habe ich bei unverletzten Thieren, welche nicht in irgend einer Weise gereizt waren, niemals bemerkt. Dagegen habe ich sie bisweilen beobachtet an operirten Thieren und an Thieren, die in Wasser von anderer Temperatur oder Concentration gesetzt worden waren. Besondere Neigung, als Ausgangspunkt rückläufiger Wellen zu dienen, hat das letzte Plättchen einer Rippe bei operirten oder in ihrer Totalität gereizten Individuen. Man kann bei solchen öfter beobachten, wie sowohl vom Sinnespol als vom Mundpol Wellen ausgehen, die an irgend einem Punkt zusammentreffen und hier dann gewöhnlich erlöschen; manchmal aber überwiegen die vom Sinnespol kommenden Wellen und laufen dann nach dem Zusammentreffen noch bis an den Mundpol weiter, während die vom Mundpol kommenden nach dem Zusammentreffen erlöschen. Die Erscheinung der rückläufigen Wellen dürfte lediglich als Reizwirkung aufzufassen sein und scheint unter normalen Bedingungen nicht spontan vorzukommen.

Wie gross die Reizbarkeit der Plättchen ist, erläutert die folgende Beobachtung, die ich besonders häufig an *Eucharis* gemacht habe. Wie oben mitgetheilt, schlägt einige Zeit nach einer zwischen zwei Plättchen ausgeführten Continuitätstrennung einer Rippe der oralwärts gelegene Abschnitt derselben in einem Tempo weiter, das von dem des anderen Abschnitts unabhängig ist. Ist nun durch die Continuitätstrennung keine sehr breite Wunde gemacht worden, so kann man, was Eimer (l. c.) bereits bei seinen Versuchen gesehen hat, beobachten, dass nach kurzer Zeit die vom Sinnespol kommenden Wellen wieder ungehindert über die Schnittstelle verlaufen, dass die Metachronie der ganzen Reihe wieder hergestellt ist, während andererseits eigene Wellen, die während des Stillstandes des oberen Abschnittes von der Schnittstelle nach dem Mundpol verlaufen, zeigen, dass noch eine gewisse Unabhängigkeit in der Bewegung des unteren Abschnitts besteht. Bei

genauerer Untersuchung des Verhältnisses stellt sich Folgendes heraus. Wie bereits bemerkt, berühren sich an der unverletzten Rippe die dachziegelförmig übereinander liegenden Plättchen. Bei einer schmalen Continuitätstrennung tritt nun bei den fortwährenden schwachen Körpercontractionen des Thieres nach kurzer Zeit ein Aneinanderrücken der beiden von einander getrennten Platten ein, welches wieder bis zur Berührung der beiden Plättchen führt. Sobald die Berührung hergestellt ist, laufen die vom Sinnespol kommenden Wellen wieder über die Schnittstelle fort. Andererseits kann auch das erste Plättchen des oralen Abschnitts bei Stillstand des oberen selbst Ausgangspunkt eigener Wellen werden. Rücken aber in Folge von Streckungen des Thieres die beiden Wundränder wieder weiter von einander ab, so ist die Metachronie an der Schnittstelle wieder unterbrochen. Dieses Verhältniss kann alle Augenblicke wechseln. Später indessen, häufig schon nach 5—6 Stunden, tritt eine Verheilung der Wunde ein und die Trennung der beiden Plättchen verschwindet wieder vollkommen auf regenerativem Wege. Alsdann verhält sich die operirte Rippe in jeder Beziehung wieder wie eine unverletzte. Das Verhalten der beiden getrennten Plättchen vor der definitiven Heilung zeigt also, dass die blossе Berührung des einen Plättchens durch den Schlag des anderen genügt, um an ersterem selbst einen Schlag auszulösen, der als Welle dann oralwärts verläuft. Diese grosse Reizbarkeit führte mich zu der Idee, dass es durch geeignete Uebertragung der Bewegung des oberen Abschnittes auf den unteren auch bei einer sehr breiten Wunde gelingen müsse, in dem letzteren, wenn er vorher in Ruhe war, gleichrhythmische Bewegungen zu erzeugen, resp. dass es sogar möglich sein müsse, die Bewegung von dem oberen Abschnitt einer Rippe nach dem unteren, in Ruhe befindlichen Abschnitt einer anderen Rippe zu übertragen. Nun stösst eine geeignete Uebertragung der Bewegung, d. h. eine genügend feine äussere mechanische Verbindung zweier weit von einander getrennter Plättchen auf grosse technische Schwierigkeiten, und es gelang mir trotz grosser Geduld nur drei Mal, dieselbe in ausreichender Weise herzustellen. Die Verbindung wurde theils durch Schleimfäden, wie sie sich an Wunden des Thieres bilden, theils durch feine Baumwollfasern hergestellt, welche sich wegen ihrer Fähigkeit, leicht haften zu bleiben, unter günstigen Umständen so anbringen lassen, dass sie bei der Be-

wegung des oberen Plättchens einen Zug auf das untere resp. das einer anderen Rippe ausüben. In den Fällen, wo es gelang, diese Verbindung herzustellen, zeigte sich denn auch in der That, dass der vorher in Ruhe befindliche untere Abschnitt jetzt mit dem oberen in gleichem Tempo zu schlagen begann, indem das gereizte Plättchen durch seine Schläge Ausgangspunkt für abwärts verlaufende Wellen wurde. Wurde die Bewegung im oberen Abschnitt spontan oder durch Reizung des Sinnespols momentan sistirt, so war auch die im unteren Abschnitt erloschen, trat sie oben wieder ein, so geschah dies auch unten, bis allmählich eine Verschiebung des Fädchens und damit eine Lösung der mechanischen Verbindung eintrat.

Die letzten Thatsachen führen den Gang der Untersuchung wieder auf die Frage nach dem Modus der Fortpflanzung der Bewegung von einem Element auf das andere zurück. Offenbar muss nämlich die Erscheinung, dass die blossе Berührung eines Plättchens durch den Schlag eines anderen mit ihm protoplasmatisch nicht unmittelbar zusammenhängenden genügt, um dieses selbst zu einem Schläge zu veranlassen, die Vermuthung sehr nahe legen, dass die Reizübertragung und somit die Fortpflanzung der Bewegung auch auf der unverletzten Rippe nur durch diese äussere Reizung bei der Berührung zu Stande kommt. Diese Vermuthung gewinnt noch mehr an Boden, wenn man berücksichtigt, dass das Princip der Berührung der Flimmerelemente im ganzen Verlauf der Rippen streng durchgeführt ist, und dass schon vom Sinneskörper an, wo die Bewegung der Aufhängfedern des sog. Otolithenkörpers den Ausgangspunkt für die über die Rippen verlaufenden Wellen bildet, eine lediglich durch Flimmerzellen hergestellte Verbindung mit dem ersten Plättchen jeder Rippe die Bewegungsübertragung vermittelt. Diese Vermuthung würde unter der Voraussetzung eines die Autonomie unterdrückenden Mechanismus die Erscheinung der Metachronie ohne Weiteres erklären. Es war mir daher dringend erforderlich, diese Vermuthung durch Versuche über die weiteren Verhältnisse der Bewegungsleitung experimentell entweder zu beweisen oder zu widerlegen.

Die Versuche über die Bewegungsleitung hatten ihren Ausgangspunkt in der Beobachtung einer Erscheinung, die bei der oben beschriebenen Reizretraction der Rippen eintritt. Berührt man nämlich mit einer Nadel eine in Bewegung befindliche Rippe in

ihrer Mitte so, dass nur eine locale Retraction stattfindet, so bemerkt man, dass die ungestört vom Sinnespol kommenden Wellen an der Retractionsstelle erlöschen, ohne auf dem oralwärts gelegenen Abschnitt der Rippe wieder zum Vorschein zu kommen, obwohl hier nicht die geringste Retraction besteht. Durch andauernd und vorsichtig ausgeübte locale Reizung lässt sich die gereizte Stelle lange Zeit in Retraction erhalten, ohne dass während dieser Zeit die vom Sinnespol kommenden Wellen sich unterhalb der Retractionsstelle fortsetzen. Erst nachdem die Reizung aufgehoben ist und die retrahierte Stelle allmählich wieder ganz hervorgetreten ist, so dass die Plättchen derselben nun selbst wieder mitschlagen können, laufen die vom Sinnespol kommenden Wellen wieder continuirlich über die ganze Rippe fort. Die erste von oben kommende Welle, welche die Retractionsstelle wieder passiren kann, ist auch die erste, welche den unteren Abschnitt wieder passirt.

Nach dieser Beobachtung sind für das Ausbleiben der Wellen an dem oralwärts gelegenen Abschnitt der Rippe nur zwei Ursachen möglich. Entweder ist durch die mechanische Wirkung der Retraction eine etwaige innere Leitung in den Zellen der Basalpolster unterbrochen, so dass eine vom Sinnespol kommende Reizwelle nicht über die Retractionsstelle fortlaufen kann, oder das Stillstehen der Plättchen an sich ist die Ursache, weshalb sich die Bewegung nicht auf den oralen Abschnitt der Rippe fortsetzt. Die erstere Möglichkeit hat schon von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich, wenn man die ungeweine Zartheit und Weichheit des sog. Gallertgewebes, die besonders Eucharis auszeichnet, berücksichtigt. Es ist nicht wohl anzunehmen, dass eine protoplasmatische Leitung, die man sich wie eine Nervenleitung vorstellt, durch diesen verschwindend kleinen Druck unterbrochen werden soll, während man von Nerven weiss, dass sie sogar ziemlich stark gezerzt und gequetscht werden können, ohne ihre Leitungsfähigkeit einzubüssen. Auch das sofortige Wiedereintreten der Bewegung, im selben Momente wo die Retraction erloschen ist, spricht dagegen, dass das Aussetzen der Bewegung auf einer durch mechanischen Insult bedingten Unterdrückung einer nervenähnlichen Leitung beruht. Indessen lässt sich auch experimentell beweisen, dass es nicht Unterdrückung einer nervenähnlichen Leitung ist, welche die Bewegung nicht weiter fortschreiten lässt, sondern lediglich

die Hinderung des Plättchenschlages. Bei nicht allzu erregbaren Thieren lässt sich nämlich folgender Versuch leicht ausführen. Das Versuchsthier, eine Beroë, liegt in einem flachen Gefäss und zwar so, dass man von oben gerade die Profilsicht einer in Bewegung befindlichen Rippe hat. Führt man nun vorsichtig die Spitze einer nur etwa Millimeter breiten dünnen Lanzette zwischen zwei Plättchen ein und biegt man das eine Plättchen in der Richtung nach dem Sinnespol soweit zurück, wie es selbst bei grösster Amplitude zu schlagen pflegt, so kann man seine Bewegung rein äusserlich verhindern, ohne dass die leiseste Retraction erfolgt. Die Wirkung ist nun die, dass, wenn das Plättchen vollkommen an jeder Bewegung verhindert ist, die Wellen an dieser Stelle stehen bleiben und sich nicht auf das nächste Plättchen fortsetzen. Der orale Abschnitt verharret, so lange das Plättchen festgehalten wird, in vollkommener Ruhe. Im Moment aber, wo man das Plättchen fallen lässt, laufen auch ungehindert die vom Sinnespol kommenden Wellen wieder über die ganze Rippe fort. Der Versuch gelingt bei einiger Vorsicht, so oft man ihn auch anstellt, mit einer Exactheit, wie man sie überhaupt nur wünschen kann. Bei wenig zu Retractionen geneigten Thieren kann man sogar das Plättchen mit einer feinen Pincette festhalten, anstatt es mit der Lanzette zurückzubiegen. Fixirt man es aber, sei es durch Pincette oder Lanzette nicht vollkommen in seiner extremen Lage, so dass es noch ganz kleine Excursionen zu machen im Stande ist, so laufen die vom Sinnespol kommenden Wellen ungestört über dasselbe hinweg bis an das Ende der Rippe. Statt das Plättchen rückwärts, d. h. nach dem Sinnespol zu biegen, kann man es auch sanft in seine Ruhelage niederdrücken, wobei die Wellen ebenfalls, wenn die Bewegung des Plättchens ganz gehindert wird, hier Halt machen, wenn sie nur etwas eingeschränkt wird, dagegen ungehindert bis zu Ende der Rippe verlaufen. Auf beide Weisen kann man auch leicht das Plättchen in eine solche Lage bringen, dass es bei der Möglichkeit, sich noch zu bewegen, doch das nächste Plättchen nicht berührt resp. vom vorhergehenden nicht berührt werden kann, sondern dass zwischen beiden ein ziemlich weiter Abstand bleibt. In diesem Fall läuft ebenfalls jede Welle wie im normalen Zustande über die ganze Rippe hinweg. Man kann die gegenseitige Berührung der Plättchen auch verhindern,

indem man mit der Pincette nur die Spitze des Plättchens festhält, während der Basis noch genug Spielraum für ihre Bewegung bleibt. Der Erfolg ist dann derselbe. Diese Versuche entscheiden über die oben aufgeworfene Frage nach der äusseren Bewegungsleitung, indem sie zeigen, dass die äussere Berührung der Plättchen nicht nöthig ist, um die Bewegung von einem auf das andere zu übertragen.

Wird bei reizbareren Individuen das betreffende Plättchen nicht ganz in einer seiner extremen Schwingungslagen fixirt, so geräth es häufig in Folge der Reizung in schnellere Schwingungen, die sich alle als Wellen oralwärts fortsetzen. Es ist dies der schon oben unter den Reizwirkungen beschriebene Fall. Auch bei völliger Fixirung des Plättchens, aber nur an sehr reizbaren, namentlich eben eingefangenen Exemplaren kann man in Folge stärkeren Niederdrückens bisweilen beobachten, dass das nächstfolgende Plättchen in lebhafte Schwingungen geräth, die natürlich auch oralwärts weiterverlaufen, aber in ihrem Rhythmus von den ruhigen, vom Sinnespol kommenden Wellen des oberen Abschnitts völlig unabhängig sind. Dass dies Wirkungen der durch das Fixiren des Plättchens bedingten Reizung sind, wird ohne weiteres klar, nachdem man die Wirkungen der Reize kennen gelernt hat; besonders wurde oben bereits gezeigt, dass in Folge stärkerer Reizung die Metachronie des Schlages an der Reizstelle unterbrochen wird.

Wenn aus den vorhergehenden Versuchen, die an *Beroë* und *Eucharis* angestellt wurden, folgt, dass bei dem normalen Schlagen der Plättchen einer ungereizten Rippe die Bewegung jedes vorhergehenden Plättchens nöthig ist, damit das folgende seine Bewegung ausführen kann, so kann ich hier das abweichende Verhalten von *Cestus Veneris*, der sich überhaupt wegen der eigenthümlichen, durch seine langgestreckte Gestalt bedingten Anordnung seiner Plättchen weniger zu diesen Versuchen eignet, nicht unerwähnt lassen. Ich beobachtete nämlich mehrmals, dass trotz des Fixirens eines Plättchens bei *Cestus* doch die Wellen über die betreffende Stelle ungestört hinwegliefen, eine Erscheinung, die mich um so mehr in Erstaunen setzte, als bei den beiden andern Formen, *Beroë* und *Eucharis*, die Versuche ohne Ausnahme stets mit der grössten Sicherheit zu dem oben geschilderten Ergebniss führten. Ich fand indessen bald,

dass *Cestus* überhaupt nicht zu diesen Versuchen benutzt werden kann, und zwar aus folgendem Grunde. Man kann nämlich bei manchen Exemplaren dieser Form mit der Pincette ein, ja sogar zwei Plättchen vollständig ausreissen, ohne dass die vom Sinnespol kommenden Wellen dadurch an der betreffenden Stelle eine Unterbrechung erfahren. Dass die Zellen des Basalpolsters dabei an den ausgerissenen Plättchen haften bleiben, und nicht an der Rippe, zeigt die mikroskopische Untersuchung. Wenn also sogar die Lostrennung der Flimmerzellen selbst die Wellen nicht an der Fortpflanzung hindert, so kann es nicht auffallen, wenn das äusserliche Fixiren des Plättchens keinen anderen Erfolg hat. Jedenfalls aber geht aus dieser Thatsache hervor, dass bei *Cestus* neben den Zellen des eigentlichen Plättchens noch eine andere Flimmerleitung vorhanden sein muss, worauf besonders auch die Thatsache hinweist, dass eine quere Durchtrennung der Rippenbasis die Metachronie sofort unterbricht. Nun ist von Chun bereits beschrieben worden, dass neben und zwischen den Plättchen bei jungen Exemplaren von *Cestus* noch continuirliche Streifen von Flimmerzellen bestehen. Nach dieser Angabe ist es mir im Hinblick auf das eben geschilderte abweichende Verhalten von *Cestus* kaum zweifelhaft, dass auch bei mittelgrossen Exemplaren, wie sie von mir zu den Versuchen benutzt wurden, ebenfalls noch eine solche neben den Plättchen bestehende Flimmerleitung vorhanden ist, und dass sich eine solche, wenn auch vielleicht rudimentär, event. selbst noch an ganz erwachsenen Individuen finden dürfte. Sicherlich aber zeigt die Möglichkeit, ein Plättchen ohne Unterbrechung der Metachronie auszureissen, dass das Verhalten von *Cestus* nicht als ein Einwand gegen den obigen, sich aus der Untersuchung von *Beroë* und *Eucharis* ergebenden Schluss benutzt werden kann.

Zum Schluss mögen noch einige kurze Bemerkungen Platz finden über das Verhalten der Amplitude bei der metachronen Bewegung der Schwimmlättchen einer Rippe. Bei der ungestörten Thätigkeit einer Rippe schwingen die einzelnen Plättchen alle mit derselben Amplitude. Wird aber ein Plättchen auf die oben beschriebene Weise in eine solche Lage gebracht, dass es nur noch mit sehr geringer Amplitude schwingen kann, so ist oralwärts von demselben nur in den allernächsten Plättchen die Amplitude ebenfalls verringert, gleicht sich aber weiter abwärts sehr schnell aus,

so dass schon dicht hinter der betreffenden Stelle die normale Amplitude wieder besteht, wie sie die ganze übrige Reihe zeigt. Dieselbe Erscheinung kann man bisweilen sehr schön beobachten an Rippen, welche in ihrer Mitte zur Retraction veranlasst worden waren. Wenn sich die Retraction zu lösen begonnen hat, so kommt ein Zeitpunkt, an welchem die betreffenden Plättchen bereits wieder anfangen zu schlagen, aber noch nicht ihre normale Amplitude entfalten können, da die noch nicht völlig verschwundene Retraction sie noch in ihrer Bewegung einschränkt. Wenn auch dieser Zustand meist nur wenige Secunden dauert, so genügt diese Zeit doch, um zu sehen, wie von der Retractionsstelle aus oralwärts sich die kleine Amplitude ziemlich schnell wieder zu ihrem normalen Umfange ausgleicht, so dass von der Retractionsstelle aus nur wenig oralwärts bereits wieder dieselbe Amplitude besteht, wie an dem nach dem Sinnespol gekehrten Abschnitt der Rippe.

IV. Zur Theorie der Flimmerbewegung.

Nachdem durch die im Vorstehenden mitgetheilten Beobachtungen und Versuche eine Reihe von Thatsachen gewonnen ist, erübrigt es nun, dieselben für die Gestaltung unserer Ansichten von der Flimmerbewegung zu verwerthen. Die Frage, welche besonders nahe betroffen wird, ist die nach der Uebertragung der Bewegung von einem Element auf das andere, mit anderen Worten die Frage nach dem Zustandekommen der Metachronie. Das Problem ist offenbar dasselbe für die Elemente einer einzigen Flimmerzelle, wie sie z. B. die adorale Wimperzone der ciliaten Infusorien repräsentirt, wie für die Elemente eines Verbandes von Flimmerzellen, wie sie die Flimmerepithelien und in besonders einfacher und übersichtlicher Weise die Rippen der Ctenophoren darstellen, denn an einer protoplasmatischen Verbindung der Zellen eines Flimmerepithels wird wohl kein Zweifel bestehen. Die Erscheinungen der Flimmerbewegung sind an allen diesen Objecten dieselben.

Stellt man sich eine einfache Reihe, in gerader Linie hinter einander angeordneter Flimmerelemente vor, gleichgültig, ob sie einer Zelle oder einem Verbande von Zellen angehören, so mag das Ende, von dem die Wellen ihren Ursprung nehmen, als oberes, das entgegengesetzte als unteres bezeichnet werden. Denkt man

sich nun, dass vom oberen Ende eine einzelne Welle nach dem unteren zu verläuft, so ist bisher diese Erscheinung immer so aufgefasst worden, als ob innerhalb der Zellen vom oberen Ende bis zum unteren eine continuirliche Erregung verlief, welche in jedem Flimmerelement, das sie passirt, eine Schlagbewegung veranlasst. Man hat sich immer mehr oder weniger klar eine „nervenähnliche Leitung“ einer vom oberen bis ans untere Ende laufenden Erregung vorgestellt, deren sichtbarer Ausdruck die Schlagwelle ist. Die Erregung würde demnach nur an einem Punkte, am oberen Ende producirt und durch alle Elemente bis unten hin fortgeleitet. Im Hinblick auf die Thatsache der Autonomie der Elemente macht eine einfache Ueberlegung die Unhaltbarkeit dieser Annahme sofort klar. Die Autonomie beweist nämlich, dass ebenso wie im ersten Element auch in jedem anderen die bewegungserzeugende Ursache, nennen wir sie Erregung, producirt wird. Es würde also demnach schon nicht eine einzige von oben kommende Erregung sein, die bis ans untere Ende fortgeleitet wird, sondern jedes folgende Element würde ebenso Ausgangspunkt für eine selbständige, zum unteren Ende verlaufende Erregung sein. Hieraus geht aber wieder hervor, dass auch die Fortleitung jeder Erregung bis ans untere Ende eine Unmöglichkeit ist, denn sonst würde man eine nach unten stetig wachsende Erregung haben, die bald eine so enorme Höhe erreichte, dass die Flimmerelemente unten in der fieberhaftesten Thätigkeit wären, während die oberen in ruhigem Tempo schlugen. Es ist also unter keinen Umständen möglich, dass die in den einzelnen Elementen producirte Erregung bis ans Ende der Reihe fortgeleitet wird und noch weniger, dass eine continuirliche Erregungswelle die Reihe von oben bis unten durchliefe. Die Erregungsleitung in der Flimmerreihe darf man sich daher keinesfalls als nervenähnlich vorstellen, dem Protoplasma der Flimmerzellen kann kein ausgedehnteres, kein besseres Leitungsvermögen zukommen wie jedem anderen, nicht besonders für die Function der Leitung differenzierten Protoplasma, und dieses im Verhältniss zum Nerven äusserst geringe Leitungsvermögen dürfte höchstens dazu dienen, die kleinen Differenzen, welche sich in der Erregung der einzelnen Elemente geltend machen, auszugleichen. Dass übrigens normaler Weise diese Differenzen verschwindend sind, beweist die Thatsache, dass man die adorale Wimperzone eines Infusors, welche eine bestimmte Geschwindigkeit

ihres Wimperschlages hat, in beliebig viele Stücke zerlegen kann, deren jedes mit derselben Geschwindigkeit weiterschlägt. Es herrscht also in der normalen ungereizten Flimmerreihe im Grossen und Ganzen an allen Punkten dauernd gleiche Erregung. Dieses Verhältniss erfährt nur eine Aenderung bei localer Reizung der Flimmerreihe, wobei das Erregungsgleichgewicht an der Reizstelle durchbrochen wird und die Erregung sich von hier, wie bei jedem Protoplasma, je nach ihrer Intensität mehr oder weniger weit verbreitet. Letzterer Fall ist auch realisiert in den Versuchen von Kraft (l. c.), in denen er zeigt, dass eine durch Wärmereize bewirkte starke Erregung in einem Flimmerepithel auch durch eine künstlich in Ruhe oder geringer Bewegung gehaltene Partie nach einer abwärts gelegenen, unter normalen Verhältnissen befindlichen Stelle durch die protoplasmatische Leitung fortgepflanzt werden kann.

Es sei übrigens bemerkt, dass die Produktion der Bewegungsenergie im Protoplasma jedes Elements sicherlich eine continuirliche und nicht eine rhythmische ist. Denn da aus den Versuchen dauernder Reizung eines Schwimmlättchens hervorgeht, dass auch jede continuirliche Erregung sich stets in rhythmischen Schlägen (vgl. pag. 166) und nicht in continuirlicher Starre der Wimpern in der Lage der progressiven Bewegungsphase äussert, ist damit der Beweis geliefert, dass die Ursache des Rhythmus, d. h. der periodischen Rückkehr der Wimper in die Ruhelage in der Mechanik des Wimperschlages selbst gelegen ist. Es liegt daher kein Grund vor zur Annahme, dass ausserdem auch noch das Protoplasma selbst in rhythmischer Weise Bewegungsenergie producire.

Ist man nun einerseits gezwungen, die unhaltbare Annahme einer continuirlich von oben nach unten verlaufenden Erregung für die Erklärung der Metachronie fallen zu lassen, so bieten andererseits die mitgetheilten Thatsachen das Material für eine andere, allen Erscheinungen gerecht werdende Vorstellung derselben. Aus der Thatsache, dass die autonome Bewegung der Flimmerelemente im Zusammenhange derselben unter einander verhindert ist, geht hervor, dass ein Abhängigkeitsverhältniss der Elemente von einander bestehen muss. Nach den Verhältnissen der Erregungsleitung im Flimmerepithel ist es klar, dass diese Abhängigkeit nicht, wie man vielleicht annehmen könnte, durch die Art der protoplasmatischen Leitung bedingt sein kann. Es bleibt demnach nur die

Möglichkeit, dass das Moment, welches die Bewegung verhindert, ein grobmechanisches ist. In der That beweisen die Einschneidungsversuche der adoralen Wimperstreifen heterotricher Infusorien die Richtigkeit dieser Vorstellung (vgl. pag. 165). Sobald der Schnitt ausgeführt ist, kann sich die erste Wimper unterhalb derselben selbständig bewegen, d. h. sie ist nicht mehr von der oberen abhängig, und doch ist durch den Schnitt nur der mechanische Zusammenhang der Wimperreihe selbst unterbrochen, während die beiden durch den Schnitt getrennten Abschnitte derselben durch den Zellkörper nach wie vor protoplasmatisch zusammenhängen und in leitender Verbindung mit einander stehen. Die Ursache der Bewegungsverhinderung muss demnach in einer eigenthümlichen mechanischen Fixirung der basalen Wimpertheile aneinander gesucht werden.

Würde nun dieser Mechanismus an einem beliebigen Flimmerelement nach einer Seite der Flimmerreihe verschoben werden, so würde das nächste Element nicht mehr in seiner Lage fixirt sein, sondern würde jetzt ebenfalls Spielraum für eine Bewegung haben. Dieser Fall wird bei jedem Schlage realisirt, denn es folgt bei dem Verlauf einer Welle über eine Flimmerreihe bei ruhiger Thätigkeit auf jede Bewegung der einen Wimper stets auch die Bewegung der folgenden, es muss also durch die Bewegung der vorhergehenden Wimper das mechanische Hinderniss für die nächste momentan aufgehoben sein. Dass es nun lediglich der mechanische Act der Bewegung an sich ist, darüber geben die Versuche der äusserlichen Fixirung von Schwimmlättchen in einer Lage, welche keine Bewegung gestattet, Aufschluss (vergl. pag. 171 u. 172). In diesem Falle macht die von oben kommende Welle an dem fixirten Plättchen Halt, ohne sich jenseits weiter fortzusetzen, d. h. die Bewegung eines Plättchens ist nothwendige Vorbedingung für den Schlag des nächsten.

Wie bemerkt, gilt dies nur für die ungestörte normale Flimmerbewegung. Sobald aber durch einen Reiz eine übernormale Erregung an einer Stelle gesetzt wird, wird die Kraft des betroffenen Flimmerelements gross genug, um das mechanische Hinderniss zu durchbrechen, und man sieht einen Schlag der betreffenden Wimper, ohne dass die vorhergehende Wimper in Bewegung gewesen wäre, einen Schlag, der sich dann nach abwärts in Gestalt einer Welle weiter fortpflanzt (vergl. pag. 166). Es folgt hieraus, dass der verbindende Mechanismus kein ganz starrer sein kann, sondern wie dies ja auch seiner protoplasmatischen Beschaffenheit nach zu

erwarten ist, eine grosse Elasticität besitzt. Seine Consistenz vermag nur dem Bewegungsstreben der Wimpern bei mittlerem Erregungszustande, wie er unter normalen Verhältnissen besteht, Widerstand zu leisten. Diese festweiche Consistenz des Mechanismus erklärt auch die Erscheinung, dass die Amplitude unter abnormen Verhältnissen, wie gezeigt wurde, in zwei benachbarten Partien einer Rippe verschieden sein kann (vergl. pag. 173). Da in allen Elementen einer Reihe der gleiche Erregungszustand herrscht, wird unter normalen Verhältnissen auch überall gleiche Amplitude sein. Wenn aber wie bei nachlassender Retraction einer Stelle die Amplitude local eingeschränkt ist, so wird es die Consistenz des Mechanismus gestatten, dass sich abwärts von dieser Stelle die Amplitude allmählich wieder bis zu der dem allgemeinen Erregungszustande entsprechenden Grösse ausgleicht (vgl. pag. 174).

Es bleibt nun noch die Frage übrig, wie es kommt, dass die Schlagwellen unter normalen Verhältnissen stets vom ersten Flimmerelement der Reihe ausgehen. Wenn jedes zwischen zwei andere eingeschlossene Flimmerelement durch den Mechanismus an der selbständigen Bewegung verhindert ist, so sind jedenfalls das erste und das letzte Element diejenigen, welchen der geringste Widerstand im Wege steht, denn sie werden nur von einer Seite festgehalten. Wenn also überhaupt irgendwo, so kann nur an diesen beiden Stellen die in der Norm producirt Energie ausreichen, den Widerstand zu überwinden. Dass nun von beiden Flimmerelementen in Bezug auf die Bewegungsfreiheit wieder das erste entschieden günstiger gestellt ist als das letztere, ist leicht begreiflich, wenn man sich erinnert, dass die beiden Seiten einer Wimper, welche dem Anfang und dem Ende der Reihe zugekehrt sind, für die aktive Bewegung, d. h. die Formveränderung ganz ungleichwerthig sind (vergl. pag. 162 u. 163). Während die dem Anfang der Reihe zugekehrte Seite den activen Theil repräsentirt, von dem die Initiative der Bewegung, die Contraction ausgeht, tritt die andere Seite erst in der zweiten Phase der Bewegung in Wirksamkeit, indem sie die Wimper durch ihre Elasticität in ihre Ruhelage zurückgleiten lässt. Bei der letzten Wimper einer Flimmerreihe ist nun die active Seite fixirt und nur die passiv durch ihre Elasticität wirkende frei, bei der ersten Wimper dagegen ist die active Seite unbehindert, es darf daher nicht auffallend erscheinen, wenn von ihr stets die Initiative der über die ganze Reihe verlaufenden

Wellen ausgeht. Dass nächst dem ersten Elemente dem letzten noch eine grössere Selbständigkeit zukommt, als den übrigen von beiden Seiten eingeschlossenen, wird übrigens durch die Thatsache bestätigt, dass das letzte Schwimmlättchen einer Rippe nach Operationen oder totaler Reizung des Thieres sich durch besondere Neigung als Ausgangspunkt rückläufiger Wellen zu dienen, vor den Plättchen inmitten der Reihe auszeichnet (vergl. pag. 167).

Somit sind alle Momente, welche zu einem völligen Verständniss der metachronen Bewegung erforderlich und ausreichend sind, beisammen: die in jedem Element producirte Energie, die Verhinderung der autonomen Bewegung bis zur gegebenen Gelegenheit, die Aufhebung des Hindernisses durch die Bewegung des vorhergehenden Elements und schliesslich die ungehinderte Autonomie des ersten Elements. Man wird sich demnach den Vorgang der metachronen Bewegung folgendermaassen zu denken haben. Die in dem ersten Element einer Flimmerreihe producirte Energie veranlasst dieses, da es nicht an der Bewegung gehindert ist, zum rhythmischen Schlag. Jeder Schlag desselben giebt dem folgenden die Möglichkeit, seine eigene Autonomie zu äussern, d. h. selbst einen Schlag auszuführen, der seinerseits wieder dieselbe Wirkung auf das nächstfolgende Element ausübt u. s. f., so dass jeder Schlag als Welle bis ans Ende der Reihe verläuft und die rhythmischen Schläge des ersten Elements also ein System rhythmischer über die ganze Reihe abwärts verlaufender Wellen erzeugen. Ob jeder Schlag auf dem Wege des basalen Mechanismus ausserdem noch als bewegungsauslösender Reiz auf das folgende Element wirkt, also direkte Veranlassung zum Schlage wird, ist vorläufig aus den Thatsachen nicht zu entnehmen, doch ist die Möglichkeit durchaus nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Sicher ist in jedem Falle, dass nicht eine einzige continuirliche, von einem Punkte aus durch das Protoplasma der Flimmer-elemente hinlaufende Erregung Ursache der metachronen Bewegung derselben ist, sondern dass die Ursache der Bewegung jedes einzelnen Elements in diesem selbst producirt wird. Diese Einrichtung sichert der Bewegungsfortpflanzung in der Flimmerreihe den Vortheil, dass der motorische Effect an allen Punkten der Reihe gleich gross ist, und nicht wie bei rein protoplasmatischer Reizleitung mit der Entfernung vom Punkte seiner Entstehung aus abnimmt.

Um schliesslich noch zu erwähnen, dass der durch die phy-

siologischen Verhältnisse geforderte Wimperbasenmechanismus auch anatomisch nicht völlig in der Luft schwebt, will ich an einige in neuerer Zeit beobachtete Differenzirungen des an den Basen der Wimpern gelegenen Protoplasmas erinnern, ohne damit behaupten zu wollen, dass die beobachteten Verhältnisse in jeder Einzelheit mit dem Wimperbasenmechanismus zu identificiren sind. Ein Beweis dürfte erst durch die Beobachtung der Function der betreffenden morphologischen Einrichtungen zu erbringen sein. Die in Frage stehenden Verhältnisse bei Flimmerzellen betreffen die in der äussersten Protoplasmaschicht direct an der Basis der Wimpern gelegenen Differenzirungen. Ausführlicher wurden zuerst von Engelmann¹⁾ 1880 an verschiedenen Flimmerzellen solche an den Basen der Wimpern im äusseren Protoplasma gelegene Differenzirungen beschrieben. Diese Fusstücke der Wimpern stellen sehr regelmässig angeordnete, dicht aneinandergereihte kurze als Stäbchen erscheinende Bildungen vor, welche senkrecht zur Oberfläche der Zellkörper stehen und die Verlängerung der Wimpern in der äusseren Protoplasmaschicht bilden. Engelmann mochte für die Function dieser Einrichtungen keine definitive Deutung geben. Mir scheinen dieselben, wenigstens zum Theil, mit der neuerdings von Bütschli²⁾ u. A. in der äusseren Körperschicht der ciliaten Infusorien entdeckten, äusserst feinen und regelmässigen Wabenstructur des Protoplasmas identisch zu sein, die zu den Wimperpapillen in unmittelbarer Beziehung steht. Zur genaueren Kenntnissnahme dieser Verhältnisse muss ich auf die betreffenden Arbeiten selbst verweisen. Ich halte es als sehr wahrscheinlich, dass die von Bütschli beschriebenen, sehr weit gehenden Differenzirungen der Alveolarschicht als Theile eines Mechanismus aufzufassen sind, der die oben beschriebene Function versieht, doch bedarf es, wie gesagt, der directen Beobachtung und keiner Speculation, um darüber sicheren Aufschluss zu erlangen.

1) Engelmann: „Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen.“ In Pflügers Arch. Bd. 23. 1880.

2) Bütschli: „Die Protozoën“. In Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. 3. 1887—1889.
