

(Aus dem physiologischen Laboratorium der University of Chicago.)

Ueber die Localisation der Athmung in der Zelle.

Von

Jacques Loeb und **Irving Hardesty.**

I.

Die Frage nach der Localisation des Athmungsvorgangs in der Zelle ist kürzlich von Demoor aufgeworfen und beantwortet worden¹⁾. Demoor beobachtete das Verhalten von Tradescantiazellen und Leucocyten im sauerstofffreien Raume. Er fand die früheren Beobachtungen von Kühne²⁾ bestätigt, dass ohne Sauerstoff die Protoplasmabewegung nach einiger Zeit aufhört. Allein Demoor ging dadurch über diese Beobachtungen hinaus, dass er auch das Verhalten des Kerns mit berücksichtigte. Indem er seine Aufmerksamkeit auf Tradescantiazellen richtete, die im Vorgang der Theilung begriffen waren, fand er, dass die Kerntheilung im Sauerstoffvacuum sich vollenden konnte, während die sonst regelmässig nachfolgende Zellfurchung ausblieb. Unter der Voraussetzung, dass die Kerntheilung durch active Bewegungen des Kerns herbeigeführt werde, während die Zellfurchung (resp. die Membranbildung) eine Function von Protoplasmabewegung ist, schliesst Demoor aus jenen Beobachtungen, dass nur das Protoplasma Sitz der Athmung sei, während der Kern sich ohne Sauerstoff bewegen können. „Le noyau conserve son irritabilité et son activité alors même que l'oxygène fait défaut. La respiration externe ne lui est pas nécessaire, la respiration intramoléculaire est suffisante pour lui faire reproduire les multiples activités dont il est le siège. Le noyau aurait donc dans ces circonstances et peut être même d'une manière permanente une vie anaérobique“. Wenn man diese Hypothese mit den von Demoor wirklich beobachteten Thatsachen vergleicht, so fällt die Incongruenz beider in die Augen. Demoor hat nämlich in Wirklichkeit nur

1) J. Demoor, Contribution à l'étude de la Physiologie de la cellule. Arch. de Biologie XIII. 1894.

2) Kühne; Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig 1864.

beobachtet, dass im Sauerstoffvacuum das Protoplasma ein wenig früher seine Beweglichkeit verliert als der Kern. Die Differenz scheint im Allgemeinen weniger als eine Stunde gewesen zu sein. Nun liegen aber eine Reihe von Beobachtungen über die Zelltheilung vor, die zeigen, dass ganz allgemein äussere Einflüsse früher resp. bei einer geringeren Intensität die Zelltheilung verhindern als die Kerntheilung. Da diese Vorgänge noch nie unter einem einheitlichen physiologischen Gesichtspunkt dargestellt worden sind, so wollen wir dieselbe zunächst im Zusammenhange betrachten.

II. Ueber Starrezustände lebender Substanz und deren Bedeutung für die Zelltheilung.

1. Wir verstehen bekanntlich nach Sachs unter der Reizbarkeit der lebendigen Substanz deren eigenthümliche Art, auf äussere oder innere Veränderungen (Reizursachen) zu reagiren. Soweit bei diesen Reactionen nur Bewegungsvorgänge (und nicht Empfindungen) in Betracht kommen, wie es z. B. bei der Zelltheilung der Fall ist, können wir auch den Begriff Reizbarkeit durch den Begriff spezifische Beweglichkeit ersetzen. Unter der spezifischen Beweglichkeit des Protoplasmas einer Zelle können wir uns eine Beweglichkeit vorstellen, die auf molecularen Aenderungen beruht, etwa von der Art, wie sie den Quincke'schen Ausbreitungsercheinungen zu Grunde liegen. In dergleichen Weise können wir von einer spezifischen Beweglichkeit des Kerns sprechen. Die Kerntheilungsvorgänge sind demnach u. A. Function der spezifischen Beweglichkeit des Kerns¹⁾, die Zelltheilung ist Function der spezifischen Beweglichkeit des Protoplasmas. Nun ist es bekannt, dass die Reizbarkeit oder spezifische Beweglichkeit des Protoplasmas nur innerhalb gewisser Grenzen der äusseren Umstände möglich ist, jenseits dieser Grenzen treten „Starrezustände“²⁾ ein. Nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen ist beispielsweise das Protoplasma reizbar. Ist die Temperatur zu niedrig, so verliert es seine spezifische Beweglichkeit, es wird „kältestarr“, ist die Temperatur zu hoch, so tritt Wärmestarre ein. So tritt ferner „Trockenstarre“ bei Wassermangel ein, sowie, wie schon Dutrochet

1) Die Function der Centrosome bei der Kerntheilung wollen wir hier, der Einfachheit halber, unberücksichtigt lassen.

2) Sachs, Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen I, S. 84.

fand¹⁾, eine Vacuumstarre bei Mangel an Sauerstoff. Die Starrezustände sind bekanntlich auch nicht auf die Erscheinungen an Pflanzen beschränkt, sie gehören vielmehr der allgemeinen Physiologie an und lassen sich ebensogut am Muskel wie an der Mimosa zeigen. Auch die Dunkel- und Lichtstarre, die in der Pflanzenphysiologie eine so grosse Rolle spielt, fehlt in der Thierphysiologie nicht. Loeb hat gezeigt, dass die Ansammlung von Planarien, Regenwürmern und anderen von ihm als „unterschiedsempfindlich“ bezeichneten Thieren an dunklen Stellen des Raumes darauf beruht, dass diese Thiere beim plötzlichen Uebergang aus Licht in Dunkel in einen Ruhezustand, eine Dunkelstarre, verfallen, aus der sie nach einiger Zeit übrigens auch ohne Aenderung der Lichtintensität wieder erwachen können²⁾.

2. Wir können nun die Frage aufwerfen, sind die Grenzen für die specifische Beweglichkeit des Kerns und Protoplasmas dieselben, oder mit a. W., treten die Starrezustände des Protoplasmas und Kerns unter qualitativ und quantitativ denselben Umständen ein? Die Zelltheilung folgt bekanntlich der Kerntheilung, sie ist auch eine Function der letztern. Wenn nun das Protoplasma in einen Starrezustand geräth, während die Beweglichkeit des Kerns nicht aufgehoben ist, so werden wir eine mehr oder weniger typische Kerntheilung erwarten dürfen, der aber keine Zelltheilung folgt. Wir werden der Reihe nach 2, 4, 8 etc. Kerne in der Zelle finden. Geht aber der Kern gleichzeitig oder noch früher in einen Starrezustand über, so werden wir weder Kern- noch Zelltheilung haben. So lassen sich die Vorgänge der Zelltheilung dazu benutzen festzustellen, ob die Bedingungen für die specifische Beweglichkeit des Kerns und Protoplasmas qualitativ und quantitativ gleich sind. Wir wollen nun die hierhin gehörigen Erscheinungen der Reihe nach kennen lernen.

Die Gebrüder Hertwig beobachteten 1887, dass Seeigeleier, welche nach der Befruchtung für einige Zeit in eine Chinin- oder Chloralhydratlösung gebracht worden waren, wenn sie später in Seewasser zurückkamen, eigenthümliche Furchungserscheinungen zeigten: Die Kerne theilten sich wiederholt, ehe das Protoplasma

1) Dutrochet, Du réveil et du sommeil des plantes. I Mémoires p. 238, Bruxelles 1837.

2) Pflüger's Arch. Bd. 54, S. 101. Bd. 56, S. 255.

an den Theilungserscheinungen theilnahm¹⁾. Ueber die Auffassung der Erscheinungen bemerkt O. Hertwig später (1893): „Durch die Experimente, die mein Bruder und ich sowie neuerdings Loeb an durchsichtigen Echinodermeneiern angestellt haben, sind die Wechselbeziehungen, die zwischen Kern und Protoplasma bei störenden Eingriffen stattfinden, im Grossen und Ganzen klargestellt worden. Es hat sich dabei gezeigt, dass der Kern viel weniger durch thermische, mechanische und chemische Eingriffe geschädigt wird, als das Protoplasma, er beginnt stets wieder viel früher in Thätigkeit zu treten und sich zu theilen, während das Protoplasma an diesen Vorgängen noch nicht in normaler Weise theilnimmt“²⁾. Wir würden sagen, der durch die Giftwirkungen hervorgerufene Starrezustand verliert sich früher wieder beim Kern als beim Protoplasma.

Später fand Chabry, dass bei Eiern, die einseitigem Druck unterliegen, eine „segmentation bornée au noyau“ stattfindet. Eine Erklärung für diese Erscheinung hat er soviel wir wissen nie versucht.

3. Loeb veröffentlichte 1892 Versuche über den Einfluss der Wasserentziehung auf die Kern- und Zelltheilung³⁾. Seeigeleier wurden gleich nach der Befruchtung, noch ehe eine Furchung stattfand, in Seewasser gebracht, dem ungefähr 2% NaCl zugefügt war. In diesem Medium konnte der Kern sich theilen, während keine Spur einer Zelltheilung eintrat. Die Erklärung, die Loeb für die Erscheinung gab, führte die Vorgänge der Zelltheilung auf die Reizbarkeit des Protoplasmas zurück. Er nahm an, dass die Zelltheilung eine Function der Kerntheilung sei, insofern die Kerne, nachdem sie sich getheilt haben, einen „Reiz“ auf das Protoplasma ausüben, der nunmehr das letztere zur Theilung veranlasst. Erhöht man die Concentration des Seewassers um einen gewissen Betrag, so verliert das Protoplasma Wasser und die Folge ist, dass das Protoplasma seine Reizbarkeit verliert, es geräth, wie wir mit Sachs sagen können, in den Zustand der Trockenstarre. Unter denselben Umständen aber hat der Kern seine specifische Beweg-

1) O. und R. Hertwig, Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eis etc. Jen. Zeitschr. f. Nat. Bd. XX, 1887.

2) Ueber den Werth der ersten Furchungszellen. Arch. f. mikrosk. Anat. 1893. Bd. 42, S. 776.

3) Experiments on Cleavage. Journal of Morphology 1892. Vol. VII.

lichkeit noch bewahrt, es fährt fort sich zu theilen, aber das Protoplasma kann dem Reiz, den die Kerne, ausüben nicht mehr folgen. Gibt es nun bloss eine Trockenstarre für das Protoplasma oder auch für den Kern? Die weiteren Versuche zeigten, dass letzteres der Fall ist. Erstens ging die Kerntheilung in der concentrirteren Lösung nicht nur erheblich langsamer vor sich als normal, sondern sie kam auch nach ungefähr 6 Stunden meist ganz zum Stillstand. Zweitens aber war es nur nöthig die Concentration des Seewassers ein wenig zu erhöhen, um auch den Kern an der Theilung zu verhindern. Brachte man dann solche Eier in normales Seewasser zurück, so theilte sich der Kern wieder. Es ist also möglich, den Kern wie das Protoplasma durch Wasserentziehung in vorübergehende Trockenstarre zu versetzen, nur ist die Concentration des Seewassers, bei der der Kern seine specifische Beweglichkeit verliert, höher als die Grenze der Concentration, bei der das Protoplasma trockenstarr wird. Zur Erläuterung der Versuche hatte Loeb die Bemerkung hinzugefügt, dass Wasserentziehung auf das Protoplasma denselben Effect habe wie Temperaturherabsetzung und dass mit Zunahme des Wassergehaltes wie der Temperatur die Reizbarkeit des Protoplasmas wachse. Diese Bemerkung veranlasste Driesch, die Erklärung von Loeb zu beanstanden. Driesch hatte nämlich gefunden, dass auch bei ausnahmsweise hoher Temperatur (ca. 31°) gelegentlich Kerntheilung ohne Zelltheilung eintrete¹⁾ und ein Jahr später hat er das gleiche auch beobachtet bei Eiern, deren Wassergehalt erheblich erhöht war (durch Verdünnung des Seewassers mit 66% Süßwasser)²⁾. Driesch argumentirt nun folgendermaassen: Da nach Loeb's Angabe mit wachsendem Wassergehalt die Reizbarkeit zunimmt, und dabei doch Kerntheilung ohne Zelltheilung stattfindet, so kann Loeb's Erklärung der durch Wasserentziehung herbeigeführten Kerntheilung ohne Zelltheilung unmöglich richtig sein und die Hereinziehung des Begriffes Reizbarkeit in diesen Vorgang ist unberechtigt. Driesch übersieht nun dabei, dass die Reizbarkeit oder specifische Beweglichkeit des Protoplasmas nur

1) Entwicklungsmechanische Studien. (IV.) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 55. 1892.

2) Entwicklungsmechanische Studien. (VIII.) Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel 11. 1893.

innerhalb gewisser Grenzen mit dem Wassergehalt resp. Temperaturgrad zunimmt und dass schliesslich Wasserstarre resp. Wärmestarre des Protoplasmas eintritt. Die Wasserstarre und Wärmestarre treten aber wieder früher für das Protoplasma als für den Kern ein. Die von Driesch beobachteten Erscheinungen entsprechen also der Theorie von Loeb und ordnen sich derselben in befriedigender Weise unter, während Driesch selbst angiebt, dass er keine einheitliche Auffassung der Erscheinungen zu bieten vermöge.

Wir müssen nun die Frage aufwerfen: Ist nur das Protoplasma der Wasserstarre und Wärmestarre ausgesetzt, oder kann auch der Kern denselben Starrezuständen unterliegen? Loeb hat beobachtet, dass bei frisch befruchteten Seeeggeleiern, die in Seewasser gebracht werden, dem 100% seines Volumens Süßwasser zugesetzt sind, keine Kerntheilung und erst recht keine Zelltheilung eintritt, selbst wenn man sie 2 Stunden in einer solchen Lösung lässt, dass sie sich aber regelmässig furchen, wenn man sie in normales Seewasser zurückbringt. Der Kern geräth also ebenso in Wasserstarre wie das Protoplasma, nur muss die Verdünnung des Seewassers stärker sein als nöthig ist, um Wasserstarre des Protoplasmas allein hervorzurufen. In Bezug auf die Abhängigkeit der Reizbarkeit oder specifischen Beweglichkeit der Zelle vom Wassergehalt ihrer Elemente lässt sich also folgendes sagen: 1. Der Kern ist wie das Protoplasma nur innerhalb gewisser Grenzen der Concentration des Seewassers (resp. des Wassergehaltes der Zelle) reizbar. 2. Die Grenzen der Reizbarkeit sind für das Protoplasma enger und liegen innerhalb derjenigen für den Kern.

Aehnliches findet sich in Bezug auf die Temperatur: Kern und Protoplasma erliegen der Wärme- und Kältestarre, aber die Grenzen für den Eintritt der Starrezustände sind für das Protoplasma enger und liegen innerhalb derjenigen für den Kern.

4. Nicht anders aber ist es für die Vacuumstarre, und damit kommen wir zu den Versuchen von Demoor zurück. Es existirt nicht, wie Demoor schliesst, ein qualitativer Unterschied der Art, dass die Beweglichkeit des Protoplasma vom atmosphärischen Sauerstoff abhängig ist, während der Kern ohne Sauerstoff beweglich bleibt, sondern es besteht nur ein quantitativer Unterschied von der Art, wie wir ihn in Bezug auf Wassergehalt und Temperatur eben festgestellt haben: Bei Sauerstoffentziehung ver-

schwindet die spezifische Beweglichkeit des Kerns sowohl wie die des Protoplasmas; nur dauert es etwas länger bis die Vacuumstarre beim Kern eintritt als beim Protoplasma. Mit dieser Annahme decken sich auch die Beobachtungen von Demoor. Wollte man aber in der Weise schliessen, wie es Demoor gethan hat, so müsste man nach dem ersten Theil von Loeb's Versuchen behaupten, dass nur das Protoplasma zu seiner Reizbarkeit Wasser nöthig habe, dass aber der Kern anhydrobisch sei, was aber durch den zweiten Theil seiner Beobachtungen widerlegt wird; gerade wie eine Weiterführung der Versuche Demoor's zweifellos dessen Schlussfolgerung widerlegen und unsere Auffassung bestätigen würde.

Wir sind auf diese Dinge deshalb so ausführlich eingegangen, weil die Bedingungen der Reizbarkeit von Kern und Protoplasma von fundamentaler Bedeutung für die Physiologie sind. Der Gedanke, dass in Bezug auf die Reizbarkeit und Starrezustände der Kern und das Protoplasma nur quantitativ verschiedenes Verhalten zeigen, erhält übrigens dadurch eine weitere Stütze, dass der Kern bekanntlich (neben Nucleinen) auch „Protoplasma“ oder jedenfalls doch Eiweissverbindungen enthält.

III. Ueber Veränderungen des Kerns bei der Erstickung.

1. Die interessanten Versuche Demoor's sind, wie wir sahen, ihrer Natur nach ungeeignet, über die Localisation der Athmung in der Zelle Aufschluss zu gewähren, sie sind nur ein weiterer Beitrag zur Lehre von den Starrezuständen von Protoplasma und Kern. Ist es aber überhaupt wahrscheinlich, dass die Athmung der Zelle nur auf eins ihrer morphologischen Elemente, nämlich Kern oder Protoplasma beschränkt sei?

Die Athmung ist ein chemischer Vorgang und daher könnte von einer derartigen Localisation nur dann die Rede sein, wenn entweder der Kern oder das Protoplasma allein die zur Athmung erforderlichen chemischen Verbindungen enthielte. Nun enthält der Kern aber Eiweissverbindungen, wie das Protoplasma, nur die Nucleine sind den ersteren allein eigenthümlich. Spielt sich der respiratorische Gaswechsel in den Eiweissverbindungen oder den anderen Bestandtheilen des „Protoplasmas“ ab, so müssen beide, Kern und Protoplasma an der Athmung theilnehmen. Vollzieht sich der respiratorische Gaswechsel dagegen ausschliesslich in den

Nucleinverbindungen, so könnte oder müsste allerdings die Athmung auf den Kern beschränkt sein. Das letztere ist aber mehr als unwahrscheinlich, da durch die Versuche von Pflüger, Speck und Zuntz festgestellt ist, dass das Muskelgewebe am respiratorischen Gesamtgaswechsel einen wesentlichen Antheil hat und weil gerade dieses Gewebe besonders arm an Nucleinverbindungen ist. Der Sitz der Athmung wird also, wenn nicht ausschliesslich so doch hauptsächlich in denjenigen Verbindungen zu suchen sein, die im „Protoplasma“ vorhanden sind und die also auch im Kern nicht fehlen. Indem wir so auf Grund der schon bekannten Thatsachen zu der Ueberzeugung gelangen, dass auch der Kern an Athmungsvorgängen theilnimmt (weil er eben „Protoplasma“ enthält), können wir die Frage aufwerfen, ob bei der Erstickung auch am Kern morphologische und microchemische Veränderungen auftreten. Daneben lässt sich gleichzeitig noch eine andere Frage erledigen. Es ist bekannt und noch neuerdings wieder von Speck in seinem werthvollen Buche über das menschliche Athmen betont worden, dass die Erstickungserscheinungen bei blossem Sauerstoffmangel von den durch CO_2 überschuss hervorgerufenen verschieden sind. Es war von Interesse zu erfahren, ob diesem Unterschiede morphologische Unterschiede im Verhalten von Kern und Protoplasma (Zellkörper) entsprechen. Wir stellten unsere Versuche der Bequemlichkeit halber an einzelligen Organismen — *Paramecium aurelia* — an.

2. Ueber die Methode der Untersuchung ist folgendes zu bemerken. Wir entwickelten die Kohlensäure in der üblichen Weise und legten besonderen Werth darauf, dieselbe sorgfältig auszuwaschen. Im Falle der Erstickung durch blosse Sauerstoffentziehung bedienten wir uns entweder eines Wasserstoffstromes, oder einer alkalischen Pyrogallolösung; im letzteren Falle war die Versuchsanordnung ähnlich wie in Bunge's bekannten Versuchen. Als Gaskammer benutzten wir im Allgemeinen die von Kühne in seinen Versuchen angewandte, nur mit dem Unterschied, dass in unseren Versuchen Quecksilber als Sperrflüssigkeit diente und dass unser Apparat die directe Beobachtung der *Parameccien* während des Versuches gestattete. Im Allgemeinen setzten wir einen Versuch so lange fort, bis Bewegungslosigkeit der *Parameccien* eintrat. Dann wurden sie rasch in kochende gesättigte Sublimatlösung gebracht, gehärtet und geschnitten und schliesslich auf dem Object-

träger mit dem Biondi-Ehrlichschen Farbungemisch gefärbt. Ehe wir die Resultate der histologischen Untersuchung mittheilen, wollen wir kurz das Verhalten, die Lebensdauer und die Absterbeerscheinungen der Paramaecien in Kohlensäure und im Sauerstoffvacuum schildern.

3. Sobald der Kohlensäurestrom durch die Gaskammer geht, verlassen die auf einem Objectträger befindlichen und mit Deckglas bedeckten Paramaecien den Rand des Deckglases und sammeln sich im Centrum des Tropfens. Das dauert etwa 10—15 Minuten. Hierbei könnte es sich um positiven Chemotropismus gegen Sauerstoff oder um negativen Chemotropismus gegen Kohlensäure handeln. Ersetzt man aber die Kohlensäure durch sorgfältigst ausgewaschenen Wasserstoff, so bleibt diese Reaction aus. Die Paramaecien sind also negativ chemotropisch gegen Kohlensäure. Gegen vö l l i g r e i n e n Wasserstoff sind sie gleichgültig. Gegen Sauerstoff sind die Paramaecien positiv chemotropisch, wie schon Verworn angab¹⁾. In einer sehr einfachen Weise gelang es uns das zu zeigen, wenn wir eine oder mehrere Luftbläschen unter das Deckglas brachten und das Ganze einer Wasserstoffatmosphäre aussetzten. Die Infusorien schaarten sich in wenigen Minuten dicht um die Oberfläche der Luftbläschen, bis aller Sauerstoff daraus verdrängt war. Diese Erscheinungen laufen so rasch und deutlich ab, dass sie besonders geeignet sind positiven und negativen Chemotropismus in einer Vorlesung zu demonstrieren.

4. Die Lebensdauer der Paramaecien in einer reinen Kohlensäureatmosphäre beträgt $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$ Stunden, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, sie ist um so kürzer je wärmer es ist. Die Infusorien fangen alsbald an sich langsamer zu bewegen, sie überschlagen sich häufig und machen nur kurze Progressivbewegungen, diese hören schliesslich ganz auf, während die Cilien noch schwache Bewegung zeigen. Dann geht auch diese zu Ende. Die Thiere sterben dann, ohne andere makroskopisch wahrnehmbare Veränderung, als dass ihr Körper ein wenig mehr abgerundet und kugelförmig ist.

Ganz anders ist das Verhalten der Paramaecien in reinem Wasserstoff oder Stickstoff. Sie bleiben völlig beweglich und erst nach 24 Stunden fangen sie an bei gewöhnlicher Zimmertemperatur abzusterben, und zwar unter sehr stürmischen Gestalt-

1) Psychophysiolog. Protistenstudien. Jena 1889.

veränderungen. Das vordere Körperende verbreitert sich, es bilden sich hier und an der unteren Fläche blasenförmige Ausbuchtungen, diese letzteren zerplatzen und das Protoplasma wird hier herausgepresst. Nur das hintere Körperende bleibt unzertrümmert. Es ist nun merkwürdig, dass unter dem Einfluss des constanten Stromes die Paramaecien unter den gleichen Erscheinungen zu Grunde geben. Wir hatten das schon gelegentlich beobachtet, als Ludloff die morphologischen Veränderungen der Paramaecien unter dem Einfluss des galvanischen Stromes beschrieb¹⁾. Ludloff hat diese Aenderungen der Körperform auf polare Wirkungen des Stromes bezogen. Bei der Sauerstoffentziehung durch Pyrogallol ist von einer polaren Wirkung äusserer Kräfte keine Rede und doch treten dieselben polaren Aenderungen der Form der Paramaecien ein. Wir dürfen also schliessen, dass diese Aenderungen wenigstens bei Paramaecium nicht ausschliesslich auf polare Wirkungen des galvanischen Stromes zurück zu führen sind. Was die Entstehung der Blasen bei Sauerstoffmangel betrifft, so beobachteten wir gelegentlich, dass derselben Zunahme im Volum und der Zahl der Vacuolen vorausgeht. Es wäre denkbar, dass eine Zunahme der Secretionsthätigkeit durch den Sauerstoffmangel hervorgerufen wird. Vielleicht handelt es sich um Aehnliches bei der Anwendung starker Ströme.

Die lange Erhaltung der Beweglichkeit der Paramaecien bei Fehlen des atmosphärischen Sauerstoffs verdient Beachtung, weil die vor 30 Jahren ausgesprochene Vermuthung Kühne's, dass zur Protoplasmaabewegung vielleicht die direkte Berührung mit atmosphärischem Sauerstoff nöthig sei, neuerdings von Verworn zum Gegenstand einer besonderen Broschüre gemacht wurde. Allein die Entdeckung von Hermann, dass der Muskel ohne auspumpbaren Sauerstoff Arbeit zu leisten vermag, die ähnlichen Beobachtungen von Pflüger, Bunge's Beobachtung, dass gewisse Würmer eine Woche lang ohne Sauerstoff sich bewegen können, die Versuche von Loeb über die Entwicklung von Fisch-eiern ohne Sauerstoff, endlich die hier vorliegenden Beobachtungen an Paramaecien harmoniren mit der Anschauung, dass die unmittelbare Quelle der Energie für die Bewegung protoplas-

1) Untersuchungen über den Galvanotropismus. Pflüger's Archiv Bd. 59. 1895.

matischer Substanzen in Spaltungsvorgängen zu suchen ist, und dass die Oxydationsvorgänge nur eine weitere Energiequelle sind. Nur auf längere Dauer ist die Bewegung ohne Sauerstoff unmöglich. Dass die Zeit, in welcher die Protoplasmabewegungen der Leucocyten und Tradescantiazellen im Vacuum zur Ruhe kommen, erheblich kürzer ist als bei Paramaecien steht mit dieser Anschauung nicht im Widerspruch.

5. Den Beobachtungen über die histologischen Veränderungen des Kerns bei der Erstickung müssen wir folgende Bemerkung vorausschicken. Es ist nöthig, dass die Dicke der zu vergleichenden Schnitte von normalen, Kohlensäure- und Wasserstoffparamaecien genau die gleiche sei und dass auch die Expositionsdauer derselben beim Färben und Entfärben genau die gleiche sei. Man erreicht das bekanntlich, indem man die 3 Paraffinstücke, in denen die 3 Versuchsobjecte eingebettet sind, zusammenschmilzt, gleichzeitig schneidet und auf demselben Objectträger befestigt und färbt. Unter diesen Umständen zeigt sich bei genügender Vergrößerung, dass der Kern normaler Paramaecien amoeboide Form hat¹⁾, feine Granulationen zeigt und schwach blau gefärbt ist. Der Kern der in Kohlensäure erstickten Paramaecien war im Allgemeinen kugelförmig und contrahirt. Die Granulationen (Chromatinsubstanz) waren viel gröber, es sah aus als ob mehr als 1 Nucleolus darin vorhanden sei. Der Kern war viel dunkler gefärbt als bei den normalen Paramaecien. Ob das letztere ausschliesslich eine Folge der stärkeren Contraction des Kerns war, oder ob der Kern etwas saurer geworden war vermögen wir nicht zu entscheiden. In manchen Fällen war die Farbe des Kerns mehr grünlich als bei den normalen. Der Kern der in Wasserstoff oder Stickstoff erstickten Paramaecien hatte Amöbenform, war aber etwas mehr rundlich als der normaler Paramaecien. Die Granulationen waren klein wie im normalen Kern. Seine Farbe war entweder die der normalen Kerne oder etwas mehr in's röthliche spielend. Bei der Erstickung in Kohlensäure zeigt also der Kern deutliche Veränderungen, während bei der Erstickung in Wasserstoff und Stickstoff die stürmischeren Veränderungen im Protoplasmakörper allein stattfinden. Damit wollen wir den Bericht über diese Versuche abschliessen, mit deren Fortsetzung an anderen Formen wir beschäftigt sind.

1) Bei Behandlung mit kochender Sublimatlösung.

Unsere Abhandlung führt demnach zu folgenden Ergebnissen:

1) Die Reizbarkeit oder specifische Beweglichkeit des Kerns und Protoplasmas besteht nur innerhalb gewisser Grenzen der äusseren Einflüsse; jenseits dieser Grenzen gerathen Kern und Protoplasma in Starrezustände.

2) Die Bedingungen für den Eintritt der Starrezustände sind qualitativ die gleichen für Kern und Protoplasma, quantitativ aber sind die Grenzen für das Protoplasma enger und liegen innerhalb derjenigen des Kerns.

3) Wenn das Protoplasma theilungsfähiger Zellen sich bereits oder noch in Starre befindet, während die Grenze für den Starrezustand des Kerns noch nicht erreicht oder schon wieder geschwunden ist, so tritt Kerntheilung ohne Zelltheilung ein.

4) Da das Muskelgewebe einen hervorragenden Antheil am respiratorischen Gaswechsel hat, der Nucleingehalt desselben aber relativ gering ist, so ist es wenig wahrscheinlich, dass der chemische Vorgang der Athmung sich ausschliesslich in den Nucleinverbindungen abspiele; derselbe muss ganz oder in hervorragendem Maasse in den Eiweissverbindungen oder den übrigen Bestandtheilen des „Protoplasmas“ stattfinden. Da „Protoplasma“ aber auch im Kern nicht fehlt, so müssen beide morphologische Elemente, Kern und Zellkörper, an der Athmung theilnehmen.

5) Bei der Erstickung in Kohlensäure zeigt auch der Kern der Paramaecien stärkere Veränderungen; er verliert seine amoeboide Form, wird kuglig, seine Granulationen werden gröber. Bei der Erstickung in Wasserstoff und Stickstoff finden die stärkeren Veränderungen (Blasenbildung, Bersten) im Zellkörper der Paramaecien statt, während der Kern weniger stark verändert ist.

6) Die Aenderungen der Form des Zellkörpers der Paramaecien bei Erstickung in Wasserstoff und Stickstoff gleichen denjenigen bei Einwirkung starker constanter Ströme.
