

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und Contraction.

Von

Dr. **Fr. Schenck.**

Uebersicht.

	Seite
I. Der Einfluss des galvanischen Stromes auf Protisten, besonders Amöben.	242
1. Ueber die Beziehungen zwischen Gestalt und Erregungszustand der Amöben	242
2. Bisherige Beobachtungen über den Einfluss des galvanischen Stromes auf Amöben und ihre Deutung	245
3. Neue Versuche über den Einfluss des galvanischen Stromes auf Amöben	247
a) Versuchsplan.	247
b) Beschreibung der Versuche. Ergebniss derselben	250
4. Ueber einige andere Thatsachen, die scheinbar dem Gesetze Pflüger's widersprechen	257
a) Verhalten der Rhizopoden	257
b) Verhalten der Infusorienzellen	261
c) Verhalten des Flimmerepithels	263
d) Verhalten von Eizellen	264
II. Ueber Verworn's Contractionstheorie	264
1. Das Wesen von Verworn's Contractionstheorie	265
2. Verworn's Contractionstheorie steht in Widerspruch mit dem Gesetz der Erhaltung der Energie	266
3. Verworn's Contractionstheorie widerspricht den Lehren der Chemiker über die bei Verbindung der Atome wirksamen Anziehungskräfte	269
4. Ueber „Assimilationserregung“ und „Expansionserregung“	270
5. Ueber die Beziehungen zwischen Contractilität, Protoplasmabewegung und Protoplasmastructur	273
Anhang: Ueber Verworn's „Cellularphysiologie“	276
Nachtrag	283

I. Der Einfluss des galvanischen Stromes auf Protisten, besonders Amöben.

1. Ueber die Beziehungen zwischen Gestalt und Erregungszustand der Amöben.

Nach der zur Zeit herrschenden Ansicht beruhen die amöboiden Bewegungen einzelliger Organismen und die Muskelcontraction auf gleichartigen physiologischen Vorgängen. Man hat sich auch schon öfter bemüht, das den beiden Bewegungsarten gemeinsame Princip aufzudecken. Aus den bisherigen Untersuchungen lässt sich Folgendes entnehmen.

Bei oberflächlicher Betrachtung könnte das gemeinsame Princip sehr einfach und leicht erkennbar erscheinen. Die Protoplasmafortsätze zeigen nämlich bei den Bewegungen der Amöben Gestaltveränderungen, die der Gestaltveränderung der Muskelfaser gleichen: sie verkürzen sich, wenn sie eingezogen werden, sie verlängern sich, wenn sie ausgestreckt werden. Was scheint da einfacher als die Annahme, dass das Einziehen der Fortsätze wesensgleich der Muskelcontraction ist? Thatsächlich ist diese Annahme von Verworn¹⁾ gemacht worden und zwar auf Grund der Thatsache, dass gereizte Amöben ihre Pseudopodien einziehen.

Indessen hält diese Annahme einer eingehenden Kritik nicht Stand aus dem einfachen Grunde, weil das Einziehen der Pseudopodien auch vorkommen kann, wenn die Amöbe möglichst wenig erregt wird, d. i. in der Ruhe. Es geht das hervor aus dem, was über die Wirkung verschiedener Temperaturen auf Amöben beobachtet ist. Engelmann²⁾ schreibt hierüber: „Sinkt die Temperatur allmählich bis zum Minimum, so erlöschen die spontanen Bewegungen, nachdem sie zuvor immer langsamer geworden sind. Dabei tritt gewöhnlich eine Vereinfachung der Form ein, indem etwa vorhandene Ausläufer oder Verzweigungen sich langsam zurückbilden und neue nicht mehr entwickelt werden.“ Erwärmen der Amöben hat den Effect, dass zunächst bis zu einer gewissen Temperatur die Pseudopodien lebhafter ausgestreckt werden, dass aber schliesslich bei der höchsten zulässigen Temperatur die Amö-

1) M. Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena. 1892. S. 24.

2) Handbuch der Physiologie von Hermann, Bd. I. S. 359.

ben ihre Fortsätze wieder ganz einziehen und rund werden. Da nun nach allgemeinen physiologischen Gesetzen Erregbarkeit und Erregung der lebendigen Substanz um so grösser sind, je höher die Temperatur ist, so ergibt sich:

„Der kuglige Zustand eines nackten Protoplasmakörpers kann sowohl der völligen Ruhe, als der maximalen Erregung entsprechen¹⁾.“ Das lebhafte Ausstrecken der Pseudopodien beruht aber auf einem Zustand mässiger Erregbarkeit und Erregung.

Durch diese Thatsache ist die Ansicht Verworn's widerlegt.

Verworn könnte möglicherweise Einwendungen machen. Er könnte sich darauf berufen, dass die Pseudopodien durchaus nicht immer bei niedriger Temperatur eingezogen werden. Kühne²⁾, dem wir eine Reihe sehr sorgfältiger Beobachtungen über die Protoplasmabewegungen verdanken, sah bei Amöben und Actinophärium nicht Veränderung der Gestalt durch Abkühlung.

Dieser Einwand würde belanglos sein. Denn wenn auch das Einziehen der Pseudopodien nicht immer in der Ruhe erfolgt, so genügt doch die Thatsache, dass es erfolgen kann, um Verworn's Ansicht zu widerlegen. Der Muskel dagegen contrahirt sich nie im Ruhezustand.

Aus den bisher erwähnten Thatsachen ergibt sich, dass die Tendenz der Abrundung bei der kalten und warmen Amöbe verschieden stark ist.

Mithin müssen, durch den Bau der Amöbe bedingt, schon in der Ruhe Kräfte in ihr wirksam sein, die die Tendenz zur Abrundung bewirken. Diese Kräfte sind aber so gering, dass sie schon durch geringe ihnen entgegenwirkende Kräfte, beispielsweise durch die Adhäsion des Protoplasmas auf der Unterlage, verhindert werden, sich ins Gleichgewicht zu setzen. Immerhin müssen, damit ein Ausstrecken von Pseudopodien möglich ist, den in der Ruhe wirksamen physikalischen Kräften solche Kräfte entgegenwirken, die durch die Erregung wirksam werden, mithin als phy-

1) Engelmann a. a. O. S. 376. Das beste Beispiel für die Abrundung in der Ruhe liefern bekanntlich die Leucocyten von Warmblütern, die bei Zimmertemperatur rund sind und erst bei Erwärmen amöboide Bewegungen ausführen.

2) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma etc. 1864. S. 46 und 68.

siologische bezeichnet werden können. Da aber ferner auch bei maximaler Erregung die Tendenz der Abrundung vorliegt, so können ausser den die Ausstreckung der Pseudopodien bewirkenden physiologischen Kräften auch noch solche wirksam werden, die das Einziehen der Pseudopodien verursachen und die grösser sind, als jene ihre Antagonisten.

Die Thatsache, dass bei den amöboiden Bewegungen verschiedene physiologische Kräfte in antagonistischem Sinne wirken, ist zu beachten. Sie lehrt uns, dass die Bewegung der Amöbe nicht so einfach ist, wie die Contraction des Muskels, in welchem die sämtlichen physiologischen Kräfte in einer bestimmten Richtung und gleichsinnig wirken.

Wie die Amöbe sich in physiologischer Hinsicht zum Muskel verhält, das ergibt sich, wenn man den Bewegungsmodus der Amöbe mit dem eines höheren Thieres vergleicht.

Ein Mensch, dessen Muskeln etwa im Wundstarrkrampf oder im Strychnintetanus alle möglichst stark contrahirt werden, zeigt eine typische Haltung, an der unter anderem die Streckung der Extremitäten charakteristisch ist. Nun können wir einem ruhenden Menschen durch passende Lagerung eine Lage der Glieder geben, die genau gleich der Haltung im Tetanus ist. Bei dieser Lagerung würde also die Gestalt des betreffenden Individuums sowohl in der Ruhe, als auch bei maximaler Erregung dieselbe sein. Anders aber ist die Gestalt des Körpers bei den Ortsbewegungen, die durch zweckmässige abwechselnde Contraction antagonistischer Muskelgruppen verursacht und durch den Bewegungsmechanismus der hinteren Extremitäten — Beugung und Streckung — vermittelt werden. Die Analogie im Bewegungsmodus der Amöben und des Menschen liegt klar zu Tage: Bei beiden kann sowohl in der Ruhe als in maximaler Erregung dieselbe Gestalt vorkommen, bei beiden haben wir eine mannigfache Gestaltsveränderung bei mässiger, vor Allem zweckmässiger Erregung. Die Analogie liegt möglicher Weise noch viel tiefer, insofern als auch der ruhende menschliche Körper die Gestalt, die wir ihm durch passende Lagerung gegeben haben, vielleicht von selbst annimmt, wenn nach Aufhebung aller von aussen einwirkenden Kräfte, vor Allem der Schwere, die Glieder diejenige Stellung einnehmen, die ihnen zukommt bei Gleichgewicht der durch den Bau des Körpers bedingten elastischen Kräfte der ruhenden Muskeln.

Durch diese Ueberlegung kommen wir zu dem Schlusse, dass die Amöbe hinsichtlich ihrer physiologischen Bewegungen nicht als das einfachste contractile Element anzusehen ist, wie Verworn meint, sondern als Organismus mit einem Bewegungsmechanismus, der aus complicirt angeordneten Bewegungsorganen zusammengebaut ist.

Wir haben damit die Grundlage gewonnen, auf der auch die sinnreiche Theorie Engelmann's ¹⁾ über die Protoplasma-bewegung aufgebaut ist. In wie weit diese Grundlage zur Beurtheilung der contractionstheoretischen und cellularphysiologischen Anschauungen Verworn's dient, wird in Abschnitt II und im Anhang erörtert werden. Für das zunächst Folgende ist am wichtigsten der Satz, dass die Amöbe rund sein kann in Ruhe und bei maximaler Erregung, dagegen Fortsätze ausstreckt bei mässiger Erregung.

2. Bisherige Beobachtungen über den Einfluss des galvanischen Stromes auf Amöben und ihre Deutung.

Verworn ²⁾ hat den Einfluss des galvanischen Stromes auf Amöben untersucht, indem er ihn durch amöbenhaltiges Wasser leitete. Er beschreibt das Verhalten von *Amöba proteus* in seiner jüngsten Abhandlung mit folgenden Worten ³⁾: „Wurde der constante Strom geschlossen, so trat sofort an der Kathodenseite ein breites hyalines Pseudopodium aus dem Körper hervor, das sich länger und länger ausstreckte. Die Körnchen strömten aus allen anderen Gegenden des Körpers nach diesem Pseudopodium zusammen, so dass bald alle übrigen Pseudopodien eingezogen waren und die ganze Amöbe genau wie *Amöba limax* ein einziges grosses keulenförmiges Pseudopodium bildete, in dem ein axialer Körnerstrom nach der Kathode hinlief, um hier springbrunnenartig an der Peripherie nach hinten umzubiegen. Die Anodenseite dagegen zog sich mehr und mehr zusammen, wurde immer schmaler und bildete schliesslich einen höckerigen, unregelmässig contourirten Schwanz. In dieser Keulenform der *Amöba limax* kroch die Amöbe

1) a. a. O. S. 373.

2) Dies Archiv Bd. 46 u. Bd. 56.

3) Dies Archiv Bd. 56 S. 48–50.

genau in der Richtung von der Anode nach der Kathode hinüber, ohne auch nur ein Pseudopodium nach einer anderen Richtung auszusenden, solange der Strom geschlossen blieb.“

„Das Gleiche zeigt sich, wenn man den Strom, nachdem er einige Zeit durch die Amöbe hindurchgegangen ist, plötzlich wendet. Im Moment der Wendung sieht man die Körnchenströmung und die Bewegung der Amöbe stillstehen. Gleich darauf bricht an der contrahirten Seite, d. h. der früheren Anode und nunmehrigen Kathode ein breites hyalines Pseudopodium vor.“

Verworn schliesst aus seinen Beobachtungen, dass wir an der Amöbe einen „über alle Zweifel erhabenen“ Fall von contractorischer Schliessungserregung an der Anode, von „expansorischer“ Schliessungserregung an der Kathode vor uns haben. Die entsprechenden Erscheinungen, die er hier für *Amöba proteus* beschreibt, hat er schon früher auch bei anderen Amöben beobachtet.

Nach dem vorhin Gesagten ist es klar, dass hier Verworn unter „contractorischer Erregung“ denselben Vorgang versteht, der die Contraction des Muskels verursacht, unter „expansorischer Erregung“ aber den Vorgang, der die Erschlaffung des Muskels nach der Thätigkeit bewirkt.

Ich will hier schon kurz bemerken, dass die Annahme einer expansorischen Erregung durch nichts gerechtfertigt ist, ja dass die expansorische Erregung nach denjenigen Anschauungen über die Vorgänge in der lebendigen Substanz, die Verworn in seiner „Allgemeinen Physiologie“ wiedergiebt, eine Unmöglichkeit ist. Ich werde darauf später noch ausführlich eingehen.

Um den Thatfachen möglichst gerecht zu werden, können wir also behaupten, dass an der Kathodenseite der Amöbe derjenige physiologische Vorgang in ausgedehnterem Maasse ausgelöst wird, der die zur Ausstreckung der Pseudopodien nöthige Kraft erzeugt. Das lebhaftere Ausstrecken der Pseudopodien auf der Kathodenseite beruht also auf erhöhter Erregbarkeit und Erregung, gerade so wie die lebhafteren Bewegungen der erwärmten Amöbe.

Das Einziehen der Fortsätze auf der Anodenseite braucht nun nicht nothwendiger Weise der Ausdruck maximaler Erregung zu sein, wie Verworn meint. Denn da die Amöbe auch in der Ruhe rund sein kann, so liegt auch die Möglichkeit vor, dass

gerade umgekehrt die Amöbe durch den constanten Strom auf der Anodenseite in Ruhe versetzt worden ist.

Die Frage, welche von den beiden möglichen Erklärungen der Beobachtung Verworn's die richtige ist, ist von grosser allgemein physiologischer Bedeutung, weil mit ihr die Frage entschieden wird, ob das von Pflüger beim Nerven gefundene Gesetz der polaren Erregung für jede lebendige Substanz gültig ist oder nicht. Dieses Gesetz sagt bekanntlich aus, dass bei der Schliessung des Stromes die Erregung und Erregbarkeitssteigerung an der Kathode eintritt, während an der Anode umgekehrt eine Verminderung der Erregbarkeit zu Stande kommt. Wenn Verworn Recht hat, so gilt Pflüger's Gesetz nicht bei Amöben. Die von mir versuchte Erklärung steht dagegen in Einklang mit Pflüger's Gesetz, weil sie Ruhe auf der Anodenseite, grössere Erregung auf der Kathodenseite annimmt.

3. Neue Versuche über den Einfluss des constanten Stromes auf Amöben.

a) Versuchsplan.

Um zu entscheiden, ob Verworn's oder meine Deutung der in Rede stehenden Erscheinung richtig ist, ging ich aus von folgender Ueberlegung. Nach meiner Ansicht ist die Erregbarkeit der Amöbe auf der Anodenseite vermindert. Was würde geschehen, wenn ich die Verminderung der Erregbarkeit wieder aufhobe oder gar übercompensirte durch einen anderen Einfluss, der Erregbarkeitserhöhung zur Folge hat, beispielsweise durch Erwärmen der Amöbe? Es würde dann die Möglichkeit gegeben sein, dass die Amöbe wieder fähig sein würde auch nach der Anodenseite Fortsätze auszustrecken, wenn meine Ansicht richtig ist. Nach Verworn müsste dagegen bei der künstlich reizbarer gemachten Amöbe auf der Anodenseite die „Contraction“ noch schneller, und also deutlicher erfolgen, wie bei der normalen Amöbe, — gerade so wie der warme Muskel schneller zuckt, als der kalte.

Auf der Kathodenseite könnte die durch Erwärmen reizbarer gemachte Amöbe dagegen nach meiner Ansicht die Pseudopodien leichter einzuziehen befähigt sein, weil schon ohne dies bei den höchsten zulässigen Temperaturen die Tendenz zur Abrundung durch maximale Erregung vorliegt. Nach Verworn würde aber

unter dem Einfluss des constanten Stromes die Abrundung der erwärmten Amöbe auf der Kathodenseite weniger leicht erfolgen, als bei der unbeeinflussten erwärmten Amöbe, weil auf der Kathodenseite durch die „expansorische Erregung“ das Ausstrecken der Pseudopodien begünstigt wird.

Durch die Erwärmung und den constanten Strom zusammen würden also Bedingungen für die Amöbe geschaffen, die Verworn in einem anderen Versuche auf anderem Wege geschaffen hat. Er hat beobachtet¹⁾, dass Amöben negativ thermotropisch sind, d. h. wenn sie auf einer Seite einer Temperatur von mindestens 35° C. ausgesetzt werden, während der übrige Protoplasmaleib sich unter niedrigerer Temperatur befindet, so kriechen sie von der warmen Stelle weg. Das kommt offenbar dadurch zu Stande, dass das Ausstrecken von Pseudopodien nur noch nach den Stellen von niedriger Temperatur erfolgt, während an der warmen Seite die Fortsätze durch Contraction eingezogen werden. In unserem Falle würden bei der erwärmten Amöbe durch den constanten Strom Bedingungen geschaffen werden, die auf der Anodenseite einer Erniedrigung, auf der Kathodenseite einer Erhöhung der Temperatur gleichbedeutend wären, wenn meine Vermuthung richtig ist, und die also den entsprechenden Effekt hervorrufen würden, wie in Verworn's Versuchen die einseitige Erwärmung, nämlich Wanderung zur Anode hin.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass die erwärmte Amöbe in derselben Weise, wie die nicht erwärmte, auf den constanten Strom reagiren muss, wenn Verworn Recht hat, aber umgekehrt reagirt, nach der Anode Fortsätze ausstreckt und wandert, wenn meine Ansicht die richtige ist. Die Umkehr, die in dem Verhalten der Amöbe bei steigender Temperatur meiner Ansicht nach eintritt, wird nun aber nicht plötzlich bei einer bestimmten Temperatur eintreten, sondern aus leicht begreiflichen Gründen allmählich, so dass mit steigender Temperatur das Verhalten der Amöbe gegen den Strom zunächst atypisch wird und erst bei den höchsten zulässigen Temperaturen die Wanderung zur Anode hin zu beobachten ist.

Nun muss freilich bedacht werden, dass in den Versuchen selbst die Versuchsbedingungen nicht mit Sicherheit so einfach zu

1) Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

gestalten sind, wie es eben beschrieben wurde, sondern dass sie durch folgende Umstände complicirt werden:

Erstens folgt auf den Zustand gesteigerter Erregbarkeit sehr bald bei andauernder Einwirkung der hohen Temperatur und weiterer Temperaturerhöhung ein Sinken der Erregbarkeit, das zur völligen Lähmung führen kann. Die Amöbe behält dabei ihre runde Gestalt bei. Wenn man gerade in diesem Stadium Beobachtungen macht, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass man nun auch bei hohen Temperaturen Wanderung zur Kathode sieht, auch wenn meine Hypothese richtig ist; denn es combinirt sich hier die Anodenlähmung mit der Lähmung durch die hohe Temperatur, während letztere auf der Kathodenseite durch die Erregbarkeitserhöhung bis zu einem gewissen Grade wieder aufgehoben sein könnte.

Ferner muss bedacht werden, dass uns ein Maass der Erregbarkeitsänderung durch die Temperatur und den Strom fehlt und dass wir demnach von vorneherein nicht sagen können, ob wir sicher im Stande sind, die Anodenlähmung durch Temperaturerhöhung gerade aufzuheben oder gar zu übercompensiren, sowie die Erregbarkeitserhöhung durch Temperatur und Strom auf der Kathodenseite genau so zu gestalten, dass hier sicher Tendenz zur Abrundung vorliegt.

Schliesslich ist zu beachten, dass unseren bisherigen Betrachtungen die Annahme zu Grunde liegt, die Erregbarkeitsänderung durch den Strom und durch die Temperatur seien von gleicher Art. Wenn das nicht der Fall wäre, wenn z. B. der Strom durch etwaige polarisatorische Vorgänge Besonderheiten in seiner Wirkung auf die lebendige Substanz der Amöbe hätte, so ergäben sich damit Complicationen, über die im Voraus nichts auszusagen wäre.

Berücksichtigt man diese Complicirtheit der Versuchsbedingungen, so wird man mir zugeben, dass meine Ansicht nicht widerlegt sein würde, wenn man auch Fälle beobachtet, in denen das von Verworn beschriebene Verhalten auch bei hohen Temperaturen noch eintreffen würde. Wenn also in der Regel das Verhalten der erwärmten Amöben gegen den Strom atypisch ist und wenn dabei zweifellos Fälle vorkommen, in denen die Amöben zur Anode wandern, so genügt das, um die Richtigkeit meiner Ansicht zu beweisen, weil nach Verworn die Abrundung auf der

Anodenseite mit steigender Temperatur immer deutlicher werden müsste und die Wanderung zur Kathode fortbestehen müsste, bis bei den höchsten Temperaturen die Amöbe wärmestarr und damit reactionslos werden würde.

b) Beschreibung der Versuche. Ergebniss derselben.

Auf einem Objectträger wurde ein Stück befeuchteten Fliesspapiers ausgebreitet, in dessen Mitte ein Loch war. In dieses Loch kam der Wassertropfen mit der Amöbe. Darüber wurde das Deckglas gelegt. Das Einschieben des Fliesspapiers hatte einen doppelten Zweck: einmal diente es dazu, einen Raum zwischen Objectträger und Deckglas zu schaffen, in dem die Amöbe sich frei bewegen konnte, ohne gedrückt zu werden, aber doch der Beobachtung mit stärkeren Vergrösserungen zugänglich war; zweitens diente das Fliesspapier zur Zuleitung des Stromes, indem auf seine unter dem Deckglas frei herausragenden Stücke die Electroden aufgesetzt wurden.

Als Electroden wurden verwendet die von Du Bois-Reymond angegebenen unter dem Namen der Stiefelectroden bekannten unpolarisirbaren Electroden. Der Strom wurde geliefert von einer Chromsäuretauchbatterie. Die Stromstärke wurde variirt durch Veränderung der Zahl der hinter einander geschalteten Elemente. Im Ganzen konnten bis zu 40 Elemente verwendet werden, die allerdings bei dem grossen äusseren Widerstand einen Strom von höchstens 5 Milliampère lieferten. Dieser Strom reichte freilich für alle Versuche aus. In den Stromkreis waren noch eingeschaltet: ein Schlüssel, ein Stromwender und ein Milliampèremeter.

Die Erwärmung der Amöben geschah mit Hilfe eines gewöhnlichen heizbaren Objecttisches. Damit beim Erwärmen der Versuch nicht durch Wasserverdunstung gestört wurde, wurde von Zeit zu Zeit etwas Wasser mit einem Pinsel auf das Fliesspapier aufgetupft.

Was die zur Untersuchung verwendeten Amöben anlangt, so bin ich Herrn Professor Boveri zu grösstem Danke verpflichtet dafür, dass er mir in der zum Aufsuchen von Amöben im Freien ungünstigen Jahreszeit Material aus den Aquarien seines Instituts bereitwilligst zur Verfügung stellte, sowie auch dem Assistenten des zoologischen Instituts Herrn E. Fürst für seine freundliche

Beihilfe bei Aufsuchen des Materials. Die zur Verwendung gekommenen Amöben waren meist *Amoeba proteus*; daneben kamen auch noch einige andere Arten vor, die ich der äusseren Form nach als *Amoeba verrucosa*, *diffuens* und *polypodia* bestimmte. Ob die Bestimmung in allen Fällen zweifellos richtig war, will ich bei der Schwierigkeit, die die Bestimmung der Amöben nach der äusseren Form macht, dahingestellt sein lassen, aber darauf kommt es hier auch nicht so sehr an, weil nach Verworn alle Amöbenarten das von ihm beschriebene Verhalten zeigen und weil in meinen Versuchen festgestellt werden sollte, ob Amöben, die bei Zimmertemperatur Galvanotropismus zur Kathode hin zeigten, bei höheren Temperaturen sich anders verhielten.

Die Versuchsergebnisse entsprachen im Allgemeinen ganz meinen Erwartungen. Die erwärmten Amöben reagierten meist atypisch; es kamen zweifellos Fälle vor, in denen die erwärmte Amöbe zur Anode wanderte unter Einziehen der Fortsätze auf der Kathodenseite. Das Verhalten, das die erwärmten Amöben nach Verworn hätten zeigen müssen, ist niemals mit Sicherheit beobachtet worden.

Ueber einen Versuch, der ganz in meinem Sinne gelungen ist, giebt das Protokoll folgende Auskunft.

Versuchs-Nr. XIII. Eine Amöbe, die bei Beginn des Versuchs zusammengeballt war und dem Aussehen nach *Amoeba verrucosa* war. Später beim Wandern hatte sie eine Form, die mehr der *Amoeba diffuens* entsprach.

Unter 25° wurde mit 30 hintereinander geschalteten Elementen, die eine Stromstärke von rund 3 Milliampère lieferten, das von Verworn beschriebene Verhalten deutlich beobachtet insofern, als das Ausstrecken von Fortsätzen und Wanderung zur Kathode hin überwog. Allerdings war die Wirkung des Stromes auf der Anodenseite nicht sehr deutlich, indem hier die Fortsätze, die vor Durchleitung des Stromes entwickelt waren, während der Dauer des Stromes nicht immer eingezogen wurden.

Die Amöbe wird nun erwärmt. Als das Thermometer des Objecttisches 30° C. angab, wurde die Erwärmung unterbrochen und nun beobachtet:

- 1) Stromrichtung im Gesichtsfeld: links —, rechts +. 20 Elemente, Stromstärke 2,5 Milliampère: Wanderung und Fortsätze zur Anode. Nach einigen Minuten:
- 2) Stromwendung (links +, rechts —). Stromstärke wie bei 1: Zuerst Fortsätze und Wanderung zur Kathode, später zur Anode.
- 3) Wendung (links —, rechts +): Erst wieder Kathodenwanderung, nachher Fortsätze und Wanderung zur Anode.
- 4) Wendung (links +, rechts —): Erscheinungen wie bei 3.

- 5) Wendung (links —, rechts +): Nur Wanderung zur Kathode.
- 6) Wendung (links +, rechts —): Zuerst werden nach allen Richtungen Fortsätze ausgestreckt, dann wieder Wanderung zur Anode hin.
- 7) Von nun ab: 30 Elemente, die eine Stromstärke von 4 Milliampère lieferten.

Stromrichtung (links +, rechts —). Fortsätze und Wanderung zuerst stark nach links (zur Anode), dann nach oben mit sonst eingezogenen Fortsätzen.

- 8) Stromwendung (links —, rechts +): Erst Wanderung nach oben, dann zur Kathode, auch ein Fortsatz zur Anode ausgestreckt; dann werden nach allen Richtungen hin Fortsätze ausgestreckt, dann Tendenz der Wanderung nach rechts (zur Anode).
- 9) Wendung (links +, rechts —): Zuerst Fortsätze nach allen Richtungen, dann Wanderung und Fortsätze zur Anode, die rechte Seite ziemlich rund.
- 10) Wendung (links —, rechts +): Wanderung nach unten, auch nach oben werden Fortsätze ausgestreckt. Mit den unteren Fortsätzen hat die Amöbe erst die Tendenz nach links, später nach rechts zu kriechen.

Die Temperatur war inzwischen auf 25° C. gesunken. Es wird nun eine Pause gemacht, während dessen weiter erwärmt wird bis auf 33°.

Danach:

- 11) Stromrichtung (links +, rechts —): In der ersten Minute nach Stromeschluss nichts, dann Anodenfortsatz, der aber wieder eingezogen wird, nach 2 Minuten werden einige Kathodenfortsätze, die von Anfang an bestanden auch eingezogen. Keine Wanderung. Nach 3 Minuten
- 12) Wendung (links —, rechts +): In der ersten Minute nach der Wendung deutlich drei neue Fortsätze zur Anode, von denen zwei wieder eingezogen werden; auf der Kathodenseite erfolgt nichts. 1 Minute nach der Wendung: Fortsätze und Wanderung zur Anode unter Abrundung der Kathodenseite. Nach 2 1/2 Minuten: grosser Fortsatz zur Anode und nach unten.
- 13) Wendung (links +, rechts —): In den nächsten drei Minuten wieder unzweifelhaft Wanderung und neue Fortsätze zur Anode.

Die Temperatur ist inzwischen auf 29° gesunken. Es wird eine Pause von 5 Minuten gemacht, während dessen die Amöbe auf 35° erwärmt wird. Danach

- 14) Stromrichtung (links +, rechts —). Langsam Fortsätze und Wanderung zur Anode, unter Abrundung der Kathodenseite. Nach 1 Minute
- 15) Wendung (links —, rechts +): 2 Minuten hindurch Fortsätze und Wanderung zur Anode unter Abrundung der Kathodenseite.
- 16) Wendung (links +, rechts —): 3 Minuten hindurch Wanderung zur Anode, zuletzt ballt sich die Amöbe zusammen, es erfolgt nichts mehr.
- 17) Wendung (links —, rechts +): Inzwischen ist die Amöbe weiter erwärmt worden, das Thermometer giebt 42° an. Nochmals deutlich ein

kurzer Anodenfortsatz, der aber wieder eingezogen wird. Die Amöbe ist abgerundet, zusammengeballt.

- 18) Wendung (links +, rechts -): Temperatur 43°. Keine Reaction. Wärmestarre.

Zu bemerken ist zu dem Versuchsprotokoll noch, dass ein Theil der Beobachtungen von Herrn Dr. Gürber angestellt sind, der auch bei dieser Gelegenheit controllirte, dass die Versuchsaufstellung fehlerfrei und in der Bestimmung der Stromrichtung kein Fehler vorgekommen war.

Noch in einem zweiten Versuche (Nr. XV) zeigte die erwärmte Amöbe recht typisch Wanderung zur Anode hin. Es war eine *Amoeba diffluens*, die bei 25° das von Verworn beschriebene Verhalten — allerdings auch hier nicht sehr ausgesprochen — zeigte. Bei 30—35° war das Verhalten umgekehrt: Immer Wanderung und Fortsätze zur Anode, bei Stromwendung kehrte sich die Bewegungsrichtung immer um. Bei 40—45° wurden die Bewegungen langsamer, es fand aber immer noch Anodenwanderung statt. Bei 45° trat die Wärmestarre ein. In diesem Falle haben sowohl Herr Professor Fick, als auch wieder Herr Dr. Gürber meine Beobachtungen und die Versuchsaufstellung controllirt.

So typisch, wie in den mitgetheilten Versuchen XIII und XV, ist allerdings der Galvanotropismus zur Anode bei den erwärmten Amöben sonst nicht aufgetreten, sondern meist verhielten sich die erwärmten Amöben atypisch, wobei in den Einzelversuchen aber oft das Ausstrecken neuer Fortsätze zur Anode beobachtet wurde. Auch das Protokoll eines solchen Versuches sei mitgetheilt.

Versuchs-Nr. VIII. *Amoeba proteus*. Verwendet werden 25 Elemente, die eine Stromstärke von rund 3 Milliampère liefern. Unter 35° C. deutlich Verhalten gegen den constanten Strom im Sinne Verworn's. Nun wird auf 35° erwärmt und während weiter (bis zum Ende des Versuchs auf 47°) erwärmt wird, werden bei Verwendung von jedesmal 25 Elementen folgende Beobachtungen gemacht.

- 1) links -, rechts +. Zuerst Fortsätze zur Anode unter Abrundung auf der Kathodenseite, dann überwiegt deutlich die Wanderung in der Richtung zur Kathode, schliesslich Fortsätze und Wanderung wieder zur Anode.
- 2) Wendung (links +, rechts -). Fortsatz nach unten (quer zur Stromrichtung). Seitlich beiderseits Abrundung.

- 3) Wendung (links —, rechts +). Ganz deutlich Fortsatz zur Anode, auf der Kathodenseite Abrundung.
- 4) Wendung (links +, rechts —): Nach Anode deutlich Fortsätze.
- 5) Wendung (links —, rechts +): Seitlich nichts, Fortsätze nach oben (quer zur Stromrichtung).
- 6) Wendung (links +, rechts —): Fortsätze und Wanderung zur Kathode überwiegen, aber auch zur Anode hin Fortsätze.
- 7) Wendung (links —, rechts +): Fortsätze und Wanderung zur Kathode, ohne Einziehen der Fortsätze nach der Anode hin.
- 8) Wendung (links +, rechts —): Erfolg wie bei 7. Nach einer kurzen Pause, in der der Strom geöffnet war:
- 9) Wendung (links —, rechts +): Zuerst Fortsatz zur Anode, nachher auch zur Kathode ein Fortsatz, der nicht grösser ist, als der Anodenfortsatz; letzterer wird nicht eingezogen.
- 10) Wendung (links +, rechts —). Fortsätze sowohl nach der Kathode, als auch 3 Fortsätze zur Anode.
- 11) Wendung (links —, rechts +): Nichts Typisches. Nun Pause von einigen Minuten, in der auf 45° erwärmt wird.
- 12) Links +, rechts —: Nach unten rechts (Kathode) ein Fortsatz.
- 13) Wendung (links —, rechts +): Nach rechts (+) ein neuer Fortsatz, nach links (—) geringe Hervorwölbung des ganzen Körpers.
- 14) Wendung (links +, rechts —) nach unten und etwas nach links ein neuer Fortsatz.
- 15) Wendung (links —, rechts +): Nichts Typisches.
- 16) Pause. Weitere Erwärmung auf 47°. Darauf:
Stromrichtung: links +, rechts —: Deutlich ein neuer Fortsatz zur Anode, die Fortsätze zur Anode bleiben bestehen, auf der Kathodenseite Abrundung.
- 17) Wendung (links —, rechts +): Nichts Typisches. Die Amöbe ballt sich zusammen, Wärrestarre.

Manchmal ist es vorgekommen, dass im Allgemeinen auch bei der erwärmten Amöbe noch der Galvanotropismus zur Kathode hin überwog, aber nie in der Art, wie es nach Verworn erwartet werden musste, d. h. nie so, dass dieser Galvanotropismus bei erwärmten Amöben deutlicher war, als bei Zimmertemperatur. In demjenigen meiner Fälle, der für Verworn am günstigsten ausfiel, zeigte sich das von ihm beschriebene Verhalten auch deutlich bei der Erwärmung der Amöbe, bis schliesslich bei der höchsten Temperatur, als die Amöbe sich schon abrundete und in Wärrestarre überzugehen sich anschickte, ein Fortsatz zur Anode hervorschoß. Hätte ich zufällig nicht gerade zu dieser Zeit beobachtet, wäre in Folge dessen dieser Anodenfortsatz meiner Beobachtung

entgangen, so würde ich einen Fall bekommen haben, der von Verworn zu seinen Gunsten hätte ausgelegt werden können. Ich hebe das ausdrücklich hervor, weil ich durchaus nicht die Möglichkeit bestreiten will, dass unter Umständen das von Verworn beschriebene Verhalten auch bei der erwärmten Amöbe zu beobachten ist. Ich betone aber hier nochmals, dass solche Fälle wegen der Complicirtheit der Versuchsbedingungen nicht gegen meine Ansicht sprechen. Verworn's Auffassung muss aber durch meine Beobachtungen widerlegt gelten, weil es zu ihrer Widerlegung genügt, wenn bei der erwärmten Amöbe auch nur in einzelnen Fällen Galvanotropismus zur Anode auftritt.

Bei den Versuchen an erwärmten Amöben kommen leicht Störungen vor dadurch, dass bei hoher Temperatur die Amöbe sich abrundet und vom Boden ablöst. Sie bewegt sich nun frei in der Flüssigkeit und erleidet beim Durchleiten des Stromes Ortsveränderungen, die passiv sind und offenbar durch kataphorische Wirkungen des Stromes verursacht werden. Da bei der Elektrodifffusion die Flüssigkeit zur Kathode strömt, so muss ein beweglicher poröser Körper, durch den die Diffusion hindurch erfolgt, umgekehrt zur Anode sich hinbewegen. Thatsächlich sah ich meine vom Boden losgelösten Amöben bei Schluss des Stromes zur Anode hin gehen. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, dass ich solche passive Bewegung nicht mit activen Wanderungen zur Anode hin verwechselt habe, da es leicht ist zu entscheiden, ob die Amöbe schwimmt oder kriecht. In den drei Versuchen, deren Protokolle vorhin mitgetheilt wurden, ist übrigens eine Ablösung der Amöben nicht aufgetreten, die Amöben blieben hier bis zum Schlusse des Versuches am Boden haften.

Soviel über die erwärmten Amöben. Ich kann nun aber nicht einige Bemerkungen über den Eindruck unterdrücken, den ich bei Beobachtung der zimmerwarmen Amöben hatte. Nach der Darstellung, die Verworn von der Wirkung des Stromes auf diese giebt, hatte ich erwartet, dass die Fortsätze auf der Anodenseite nach Schluss des Stromes in der Art eingezogen werden, dass man hier den unmittelbaren Eindruck der Thätigkeit, der aktiven Contraction bekommt. Davon ist nichts zu sehen; das erste, was man nach Schluss des Stromes auf der Anodenseite sieht, erweckt den Eindruck d e r R u h e. Die Fortsätze, die auf dieser Seite sich befinden, bleiben zunächst ausgestreckt und verändern ihre Gestalt

erst, wenn durch die Ausbreitung der Protoplasamassen nach der Kathode hin die Anodenseite nachgeschleppt wird. Diese Veränderung macht gar nicht den Eindruck des Activen, sondern den des Passiven. Es gehört wahrlich viel Phantasie dazu, um diese Veränderung für dasselbe zu halten, wie die Muskelcontraction.

In manchen Fällen habe ich übrigens beobachtet, dass im Moment der Umkehr eines Stromes die Amöbe ihre vorherige Bewegungsrichtung noch einige Zeit beibehielt und dann erst umkehrte. Man hat auch hier den Eindruck, dass die Bewegung in der alten Richtung erst langsam zur Ruhe kommt, ehe die neue Richtung eingeschlagen wird, nicht aber dass nach der Wendung eine active Abrundung auf der Anodenseite eintritt. Schliesslich sei noch bemerkt, dass in einigen Fällen — es handelte sich um kleine Individuen von *Amoeba proteus* — eine Wirkung des Stromes überhaupt nicht zu beobachten war. Die Bewegungsrichtung der Amöben wurde in diesen Fällen nicht durch den Strom beeinflusst, einerlei ob der Strom gleich oder entgegengesetzt der Bewegung gerichtet war.

Verworn könnte mir übrigens noch einwenden, dass ein von ihm beschriebener Versuch der Deutung widerspricht, die ich seinen Beobachtungen gebe. Diesen Versuch beschreibt er mit folgenden Worten¹⁾: „Lässt man nun durch eine Amöbe, die man mit starken Reizen zu kugliger Contraction veranlasst hat, einen constanten Strom hindurchfliessen, so beginnt im Moment der Schliessung an der Kathode die Contraction zu weichen und Expansionserscheinungen greifen Platz, d. h. ein mächtiges Pseudopodium fliesst vor, während am entgegengesetzten Pol die Contractionerscheinungen noch deutlicher werden.“ Auch hier verfällt Verworn wieder in den Irrthum, die runde Amöbe für maximal erregt zu halten. Die maximale Erregung, die wir durch künstliche Reizung hervorgeufen haben und die die Abrundung bewirkt hat, kann weichen, die Amöbe ganz zur Ruhe kommen, ohne dass die runde Form verändert wird. Gerade so wenig, wie beim Stacheligel, der auf Reizung hin sich zusammengekugelt hat und nun ruhig zusammengeballt liegen bleibt, sämmtliche Muskeln contrahirt sind, braucht

1) M. Verworn, Erregung u. Lähmung. Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte 1896.

auch nicht die maximale Erregung der Amöbe anzuhalten, so lange sie rund ist. Wenn nun auf eine ruhende runde Amöbe der Strom wirkt, so kann die Erregbarkeitserhöhung auf der Kathodenseite bewirken, dass sie früher nach dieser Seite Fortsätze auszustrecken beginnt, als sie ohne Beeinflussung durch den Strom gethan haben würde. Also steht auch dieser Versuch Verworn's ganz im Einklang mit meiner Auffassung.

Durch meine Versuche dürfte die Deutung, die Verworn seinen Beobachtungen gegeben hat, widerlegt sein. Es liegt also vorläufig kein Grund vor, die Giltigkeit des Pflüger'schen Gesetzes der polaren Erregung bei Amöben zu bezweifeln.

4. Ueber einige andere Thatsachen, die scheinbar dem Gesetze Pflüger's widersprechen.

Ausser an Amöben sind auch an anderen Zellen Erscheinungen beobachtet worden, die bei oberflächlicher Betrachtung dem Gesetze Pflüger's zu widersprechen scheinen. Ich will versuchen, zu zeigen, dass auch diese Erscheinungen sich erklären lassen, ohne dass man die Allgemeingiltigkeit von Pflüger's Gesetz preisgeben muss.

Wenn man die polaren Wirkungen, die der Strom auf die Gestalt von Zellen hat, deuten will, so muss man sich folgende Fragen vorlegen:

1. Ist die Gestaltveränderung bedingt durch eine der Muskelcontraction analoge Erregungserscheinung oder nicht?

2. Wenn unzweifelhaft Kriterien vorliegen, die eine Erregung beweisen, so ist weiter zu fragen: Kommt die Erregung zu Stande dadurch, dass der Strom direct auf den erregten Theil der Zelle gewirkt hat, oder dadurch, dass er auf einen anderen Theil der Zelle gewirkt hat, von dem der Erregungszustand des erregten Theiles abhängig ist?

Von diesen Gesichtspunkten aus werden wir die in Betracht kommenden Erscheinungen zu beurtheilen haben.

a) Verhalten der Rhizopoden.

Zwei Kriterien sind es, die von den Autoren zur Beurtheilung der Wirkung des Stromes auf die Rhizopoden herangezogen worden sind:

Erstens das Verhalten der Fortsätze, und zwar hat man betreffs dessen angenommen, dass das Einziehen der Pseudopodien auf contractorischer Erregung beruht. Dasselbe, was über das Verhalten der Fortsätze vorhin bei den Amöben gesagt wurde, gilt nun aber auch für alle übrigen Rhizopoden: Einziehen der Fortsätze ist nicht nur Ausdruck der maximalen Erregung, sondern kann auch in der Ruhe vorkommen. Ausstrecken der Fortsätze ist Ausdruck mässiger Erregung, indess können auch in der Ruhe die Fortsätze ausgestreckt bleiben.

Zweitens sind es gewisse Degenerationerscheinungen: Zerfall des Protoplasmas, die auch als Ausdruck der Erregung angesehen worden sind, weil erregbare Gebilde bei zu starker Erregung Lähmungs- und Zerfallserscheinungen aufweisen. Schon Löb und Maxwell¹⁾ haben darauf aufmerksam gemacht, dass die Zerfallserscheinungen nicht nothwendiger Weise als Ausdruck der Erregung angesehen werden müssen. Ich schliesse mich ihren Ausführungen an, weil ja auch Zerfallserscheinungen nach Lähmungen ohne vorausgegangene Erregungserscheinungen vorkommen.

Dass der Strom bei Rhizopoden leicht Degenerationerscheinungen hervorruft, liegt nach Löb und Maxwell²⁾ daran, dass er durch Polarisationsvorgänge im Protoplasma Vergiftungserscheinungen hervorrufen könnte. Verworn³⁾ hält diese Erklärung für falsch, weil er auch bei Anwendung von unpolarisirbaren Elektroden die Degenerationerscheinungen gesehen hat. Darauf ist zu erwidern, dass die unpolarisirbaren Elektroden den Zweck haben, bei physiologischen Versuchen solche Polarisationen auszuschliessen, die bloss in den physikalischen Bedingungen der Versuchsanordnung liegen, dass sie dagegen Polarisationen im Protoplasma weder verhindern können, noch sollen. Die polare Erregung beruht ja gerade auf Polarisationserscheinungen, sie würde unmöglich sein, wenn der Strom nicht jene auf Polarisation beruhenden Aenderungen des chemischen Zustandes bewirkte, die im Elektrotonus in Erscheinung treten.

Die beiden Erscheinungen, die man bisher als durch contractorische Erregung bedingt angesehen hat, beweisen also nicht den

1) Dies Archiv Bd. 63. S. 140.

2) a. a. O.

3) Dies Archiv Bd. 65. S. 47.

Eintritt einer solchen Erregung. Da diese Erscheinungen aber die einzigen sind, auf die man bisher die Annahme einer Anodenerregung bei Rhizopoden gestützt hat, so ist es klar, dass eine Anodenerregung mit Sicherheit noch nicht nachgewiesen worden ist, dass man mithin auch Pflüger's Gesetz für die Rhizopoden gelten lassen kann.

Von Interesse ist es, die einzelnen Beobachtungen an verschiedenen Rhizopoden zu vergleichen mit unseren Beobachtungen an erwärmten Amöben. Verworn hat die bisher bei Schliessung des constanten Stromes beobachteten Erscheinungen zusammengestellt ¹⁾. Aus seiner Zusammenstellung ergibt sich, dass wir drei Fälle von Schliessungswirkung unterscheiden können:

1. Nur Anodenerregung bei Actinophrys, Polystomella, Amoeba, Aethalium, Pelomyxa, Rhizoplasma.
 2. Nur Kathodenerregung bei Hyalopus.
 3. Sowohl Anoden-, als Kathodenerregung bei Actinosphaerium, Orbitolites, Amphistegina, Peneroplis,
- wobei unter „Erregung“ das Einziehen der Fortsätze eventuell mit Degeneration verstanden ist.

Unsere Versuche haben nun ergeben, dass Amöben, die bei Zimmertemperatur das für die erste Gruppe charakteristische Verhalten zeigen, bei höherer Temperatur auch die für die zweite und dritte Gruppe geltenden Erscheinungen aufweisen. Denn es ist manchmal auch beobachtet worden, dass die erwärmte Amöbe auf beiden Seiten sich abrundete, dagegen in querer Richtung zum Strome neue Fortsätze austreckte. Letzteres würde dem Verhalten der quer durchströmten Protoplasmafäden von Actinosphaerium entsprechen, die unverändert bleiben.

Wenn also ein und dieselbe Amöbe bei verschiedenen Erregbarkeitszuständen alle die verschiedenen Wirkungen des galvanischen Stromes aufweist, die für die verschiedenen Rhizopodenarten charakteristisch sind, und wenn wir die Erscheinungen an der Amöbe mit Leichtigkeit aus Pflüger's Gesetz erklären können, so liegt es nahe anzunehmen, dass Pflüger's Gesetz für alle Rhizopoden gilt und dass die anscheinend verschiedenen Wirkungen des Stromes auf die einzelnen Arten nur auf typischen Verschiedenheiten der Erregbarkeit dieser Arten beruhen.

1) Dies Archiv Bd. 62. S. 435.

Nun ist noch darauf aufmerksam zu machen, dass den bisherigen Erörterungen eine Annahme zu Grunde liegt, die möglicher Weise nicht richtig ist. Wir nehmen mit Verworn an, dass alle die lebendigen Molecüle im Protoplasma einer Rhizopodenzelle physiologisch gleichwerthig sind. Diese Annahme ist vielleicht deshalb nicht richtig, weil, wie früher bemerkt, die Rhizopodenzelle als Organismus angesehen werden muss, der alle die Functionen in sich vereinigt, die wir bei den höheren Organismen auf Nervensystem, Sinnesorgane und Bewegungsapparate vertheilt sehen. Ausser dem früher Gesagten spricht auch noch für diese Anschauung die Thatsache, dass die Amöben sich selbstständig und zweckmässig, anscheinend willkürlich bewegen. Sollte nun, wie bei den höheren Organismen, auch schon bei den Amöben eine Differenzirung der physiologischen Functionen, eine Vertheilung derselben auf verschiedene Theile des Zelleibes vorhanden sein, so müsste bei der Deutung der galvanischen Erregungserscheinungen natürlich nicht bloss berücksichtigt werden, dass der Strom auf die eigentliche bewegliche Substanz wirkt, sondern noch besonderen Einfluss haben kann auf das hypothetische Centralorgan der Zelle. Wenn das der Fall wäre, so wäre die Deutung dieser Erscheinungen natürlich sehr erschwert.

Man wird mir einwenden, dass zur Annahme solcher Einrichtungen kein Anlass vorliegt. Demgegenüber bemerke ich, dass ich mit meinen Erörterungen nicht bezwecke, allen Ernstes eine neue Theorie über physiologische Differenzirungen in Rhizopodenzellen aufzustellen, sondern nur auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass die physiologischen Vorgänge in den Amöben viel complicirter sein könnten, als man vielfach glaubt. Dass die morphologische Beschaffenheit dieser Organismen einfach ist, zwingt ja nicht zu der Annahme, dass sie auch physiologisch die einfachsten lebendigen Dinge sind. Die galvanotropischen Erscheinungen der Proctisten sind möglicherweise nicht weniger complicirt, als die der höheren Thiere.

Giebt man jene Möglichkeit zu, dann folgt, dass alle die Deutungen, die man den Beobachtungen über den Einfluss des galvanischen Stromes auf Rhizopoden gegeben hat, den Charakter des Hypothetischen haben, und dass es zur Zeit unmöglich ist, aus jenen Erscheinungen mit aller Sicherheit bestimmte Gesetze

über die Wirkung des Stromes auf die lebendige Substanz überhaupt zu folgern.

b) Verhalten der Infusorienzellen.

Die eingehendsten Studien über die Wirkung des Stromes auf Infusorienzellen sind von Verworn's Schüler Ludloff¹⁾ an *Paramecium aurelia* angestellt. Verworn²⁾ hält den Beweis erbracht, dass *Paramecium* an der Anode erregt wird und zwar aus folgenden Gründen:

1. Die Paramäcien stossen auf der Anodenseite ihre Trichocysten ab. Das Abstossen der Trichocysten wird zwar meist als Erregungserscheinung angesehen, weil es bei Einwirkung von Reizen erfolgt. Indess kann in dieser Erscheinung nicht der Beweis einer Anodenerregung gesehen werden, weil dazu erst mit Sicherheit die Möglichkeit ausgeschlossen werden müsste, dass wir es hier mit einer Zerfallserscheinung zu thun haben können, die auch ohne Erregung erfolgen kann.

2) Die Gestalt des Paramäciumkörpers verändert sich unter dem Einfluss des constanten Stromes in charakteristischer Weise: Geht der Strom in der Längsrichtung durch den Körper, so bildet sich auf der Anodenseite ein Zipfel, geht der Strom quer durch, so krümmt sich der Körper mit der Concavität zur Anode hin. Diese Erscheinungen sollen nach Verworn durch Contraction bedingt sein.

Der Beweis, dass diese Gestaltveränderungen auf Contractionsvorgängen beruhen, wird absolut nicht erbracht. Wenn man die Bilder, die Ludloff und Verworn von der Gestaltveränderung geben, anblickt, so bekommt man den Eindruck, dass es sich hier um eine Schrumpfung des Protoplasmas auf der Anodenseite, eine Quellung auf der Kathodenseite handelt. Worauf die Schrumpfung und Quellung beruhen, das ist nicht ohne Weiteres ersichtlich. So scheint mir z. B. noch nicht einmal die Möglichkeit sicher ausgeschlossen, dass wir es hier einfach mit kataphorischen Wirkungen des constanten Stromes zu thun haben, durch die eine Flüssigkeitsströmung zur Kathodenseite hin bewirkt worden sein könnte.

1) Dies Archiv Bd. 59.

2) Dies Archiv Bd. 62. S. 438.

Bemerkenswerth ist, dass Verworn bei der Deutung dieser Erscheinungen übrigens seinen allgemeinen Anschauungen über die Contraction des Protoplasmas widerspricht. Er stellt in verschiedenen seiner Arbeiten den Satz auf, dass das Protoplasma bei der Contraction die Tendenz hat, Kugelform anzunehmen. Nun ist bei der Gestaltveränderung der Paramäcien wahrzunehmen, dass auf der Kathodenseite die Tendenz vorliegt, Kugelform anzunehmen, während auf der angeblich contractorisch erregten Anodenseite durch die Zipfelbildung ein Protoplasmafortsatz entsteht (vergl. Fig. 11 b, Tafel VII, dies Archiv Bd. 59). Ich vermag mir diese Widersprüche in den Anschauungen Verworn's nicht zu erklären.

3) Die Wimpern des Paramäciums werden auf der der Kathode zugewendeten Hälfte nach dem vorderen Körperende, an der Anodenhälfte nach dem hinteren Körperende umgebogen.

Die Wimpern, mit denen die Oberfläche des Paramäciumkörpers besetzt ist, schlagen bei den Ortsbewegungen des Thieres nach hinten stärker, als nach vorn, so dass dadurch die Vorwärtsbewegung des Thieres zu Stande kommt. Unter Umständen, z. B. wenn das Paramäcium irgendwo mit dem vorderen Ende anstösst, zuckt es zurück, und dabei schlagen die Wimpern nach vorne stärker als nach hinten.

Verworn und Ludloff sehen nun in der Stellung, die die Wimpern bei Einwirkung des Stromes einnehmen, eine contractorische Erregung der die Wimpern nach hinten bewegenden contractilen Theile an der Anodenseite, eine expansorische Erregung dieser Theile an der Kathodenseite.

Gerade so gut wie eine Anodencontraction und Kathodenexpansion der die Wimpern nach hinten bewegenden contractilen Gebilde können wir aber auch eine Kathodencontraction und Anodenexpansion der die Wimpern nach vorne biegenden contractilen Gebilde vor uns haben. Dann hätten wir also nicht, wie Verworn meint, Anodenerregung, sondern Kathodenerregung der Wimpern!

Bei dieser Sachlage hat es keinen Zweck, über die Frage noch ein Wort zu verlieren, ob die durch den galvanischen Strom hervorgebrachten Wimperstellungen für oder gegen Pflüger's Gesetz sprechen. Nur kurz sei noch folgendes hervorgehoben. Die geordneten Bewegungen der Wimpern des Paramäciums sind

nur dadurch möglich, dass im Körper des Thieres ein Organ vorhanden ist, das sozusagen als nervöses Centralorgan die Bewegungen beherrscht. Ob ein solches Organ anatomisch nachweisbar ist oder nicht, ist gleichgiltig; dass es existirt, ist ein physiologisches Postulat. Selbst wenn also Verworn Recht haben sollte, dass eine Anodenerregung der Wimpern eintritt, so könnte diese doch noch erklärt werden unter Aufrechterhaltung des Pflüger'schen Gesetzes aus besonderen Wirkungen des Stromes auf dieses Organ, geradeso, wie auch die galvanotropischen Erscheinungen höherer Thiere durch die Einwirkung des Stromes auf das Nervensystem zu erklären sind. Es ist nicht schwer, in den Körper des *Paramäciums* hinein ein „Nervensystem“ zu hypostasiren, welches durch den Strom so beeinflusst wird, dass die von Verworn vermurtheten Wirkungen auf die Wimpern resultiren.

Auch bei anderen Infusorien ist bisher keine Thatsache gefunden worden, die eine Anodenerregung beweist. Verworn stützt auch hier seine Ansicht, dass Anodenerregung vorkommt, auf galvanotropische und Degenerationserscheinungen, die nicht eindeutig sind.

c) Verhalten des Flimmerepithels.

Kraft¹⁾ hat an Flimmerepithelien von Wirbelthieren gesehen, dass beim Durchfliessen des constanten Stromes die Flimmerbewegung an beiden Polen beschleunigt wurde.

Diese Beobachtung beweist auch nicht das Vorkommen einer Anodenerregung. Denn man muss bedenken, dass die Bewegung der Flimmerhaare durch Erregung vom Zellkörper aus entstehen, und dass bei der Durchleitung des Stromes durch eine Schicht Flimmerepithel natürlich jede einzelne Zelle für sich beeinflusst wird. Es kommt, wie Hermann²⁾ sagt, „nicht auf die äussere Kathode und Anode des Stromes an, sondern auf die Aus- und Eintrittsstellen desselben an den Protoplasmen der wirksamen Gebilde“, d. s. im vorliegenden Falle die einzelnen Zellen. Es steht also jede einzelne Zelle sowohl unter der Wirkung der Kathode, als auch der Anode, und es könnte dabei die Kathodenwirkung aufs Protoplasma so überwiegen, dass insgesamt eine stärkere

1) Dies Archiv Bd. 47. S. 196.

2) Dies Archiv Bd. 57. S. 405.

Erregung aus dem Zellprotoplasma auf die Flimmerhaare übergeht. Dass die Zellen in der Nähe der äusseren Kathode und Anode dabei am stärksten erregt werden, könnte daran liegen, dass hier der Strom am dichtesten ist, in den anderen Zellen aber weniger dicht in Folge der Stromvertheilung in der ganzen Schleimhaut.

d) Verhalten von Eizellen.

Roux¹⁾ hat an Froscheiern eigenthümliche Veränderungen durch den Strom gesehen, darunter auch „starke, eventuell bis zur Zerstörung gehende Contraction an den Polseiten, besonders stark an der Grenze der veränderten Polfelder gegen den nicht oder in anderer Weise veränderten elektrischen Aequator der Zellen“. Falls Roux diese Bemerkung dahin aufgestellt wissen möchte, dass seiner Ansicht nach die „Contraction“ an den Polseiten als eine contractorische Erregung analog der der Muskelcontraction aufzufassen ist, möchte ich widersprechen und bemerken, dass die Erscheinungen auch erklärt werden können, ohne die Annahme einer wirklichen Contraction. Es könnte sich, wie bei den Rhizopoden, auch hier um Gestaltsänderungen und Degenerationen ohne Contraction handeln. Folglich beweisen auch diese Beobachtungen nichts gegen Pflüger's Gesetz.

Ich glaube damit zur Genüge gezeigt zu haben, dass die Beobachtungen, die von den Autoren gegen Pflüger's Gesetz angeführt worden sind, nicht eindeutig sind, und ich bin mit Hermann und Matthias²⁾, mit Loeb und Maxwell³⁾ der Ansicht, dass bisher noch keine Thatsache gefunden ist, die gegen die Allgemeingiltigkeit von Pflüger's Gesetz der polaren Erregung spricht.

II. Ueber Verworn's Contractionstheorie.

Auf die Annahme, dass das Einziehen der Pseudopodien der Rhizopoden wesensgleich ist der Muskelcontraction, gründet Ver-

1) Dies Archiv Bd. 63.

2) Dies Archiv Bd. 57.

3) a. a. O.

worn ausser den eben discutirten Hypothesen auch ferner seine Contractionstheorie¹⁾. Ich habe schon früher kurz gezeigt²⁾, dass diese Theorie grosse Bedenken erweckt. Verworn hat ohne Berücksichtigung meiner Einwände seine Theorie unverändert in seiner „Allgemeinen Physiologie“ wiedergegeben. Aus diesem Grunde komme ich hier nochmals auf diese Theorie zurück, ferner aber auch, weil diese merkwürdige Theorie in manchen Kreisen nicht nur ernst genommen worden ist, sondern sogar grosse Anerkennung gefunden hat³⁾.

1. Das Wesen der Contractionstheorie Verworn's.

Verworn gründet seine Theorie auf die von Hermann⁴⁾ zuerst geäusserte, von Pflüger⁵⁾ später ausführlich begründete und specialisirte Vorstellung, dass die lebendigen Molecüle des Protoplasmas leicht zersetzbar sind. Die Zersetzung erfolgt in geringem Umfange schon spontan, in grösserem Umfange nach Reizung. Bei dem Zerfall werden gewisse Zersetzungsproducte, vor allem Kohlensäure und Wasser abgeschieden. Der Rest der Molecüle besitzt die Fähigkeit, unter Aufnahme von organischen, den Nahrungsstoffen entstammenden Substanzen und Sauerstoff sich zum lebendigen Molecül wieder zu regeneriren.

Verworn stellt sich vor, dass der nach der Zersetzung bleibende Rest der Protoplasmatheilchen oder Biogene, wie er die lebendigen Molecüle in seiner „Allgemeinen Physiologie“ nennt, sich regenerirt, weil er freie Affinitäten hat. Zunächst sollen Affinitäten zu gewissen Stoffen bestehen, die vom Kern gebildet werden und demnach bei den Rhizopoden in der Mitte der Zelle liegen. Die chemische Affinität bewirkt, dass die Protoplasmatheilchen zu den Kernstoffen hingezogen werden. Die Bewegung der Theilchen ist der „unmittelbare Ausdruck chemischer Affinität“. Es wird das eine Molecül durch das andere direct ange-

1) M. Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.

2) Dies Archiv Bd. 53. S. 418.

3) Die Senkenbergische Gesellschaft in Frankfurt a. M. hat das Buch, in dem Verworn seine Theorie niedergelegt hat, mit einem Preise gekrönt.

4) Untersuch. üb. d. Stoffwechsel d. Muskeln. 1867.

5) Dies Archiv Bd. 10.

zogen. Dadurch kommt die „Contraction“, d. h. das Einziehen der Pseudopodien zu Stande.

Wenn die sich regenerirenden Biogene die Kernstoffe aufgenommen haben, so sollen sie nun freie Affinitäten zum Sauerstoff haben. Die unmittelbare Wirkung dieser freien Affinitäten ist ein Wandern der Protoplasmatheilchen nach aussen zum Sauerstoff hin. Das ist die der Erschlaffung des Muskels wesensgleiche Expansionsphase. Durch die chemische Affinität zu dem Sauerstoff wird die Oberflächenspannung an den Stellen vermindert, wo die sauerstoffgerigen Moleküle liegen, und so kommt es zum Ausstrecken von Pseudopodien. Es können übrigens unter Umständen auch andere chemische Stoffe, besonders Nahrungsstoffe im umgebenden Medium, welche chemische Affinität zu Theilen des Protoplasmas haben, Ausbreitungserscheinungen veranlassen.

Verworn kommt so zu einer Contractionstheorie, nach der, wie er meint, die mechanische Energie der Expansion sowohl, wie der Contraction direct aus chemischer Energie stammt, ohne dass die chemische Energie erst auf Umwegen, z. B. als Wärme, in mechanische Energie übergeführt wird.

2. Verworn's Contractionstheorie steht im Widerspruch mit dem Gesetz der Erhaltung der Energie.

Unter der Annahme, dass der chemische Process in der Art, wie Verworn es sich vorstellt, überhaupt möglich ist, will ich zunächst erörtern, ob seine Theorie mit den Lehren der physikalischen und chemischen Energetik zu vereinigen ist oder nicht.

Jede allgemeine Contractionstheorie wird den Thatsachen gerecht werden müssen, die über den Kraftumsatz bei der Muskelcontraction bekannt sind. Verworn's Theorie führt die Muskelcontraction auf genau dieselben chemischen Processe zurück, wie diejenigen, die die Amöbenbewegung in der eben geschilderten Weise bewirken. Folglich müssen wir fragen, ob durch sie die Thatsachen betreffend die Arbeitsleistungen der Muskeln erklärlich sind.

Die Arbeitsleistung der Muskeln geschieht bekanntlich auf Kosten der Kraft, die bei den chemischen Processen im thätigen Muskel frei wird. Die Muskelmaschine kann in günstigen Fällen einen mechanischen Nutzeffect von 25% der ganzen bei den che-

mischen Processen frei gewordenen Kraftmenge haben. Folglich muss der chemische Process, der die Ursache der Contraction ist, von solcher Art sein, dass bei ihm mindestens 25 % der Kraftmenge frei wird, die bei der Verbrennung sämtlicher Nahrungsstoffe umgesetzt wird.

Die chemischen Prozesse, die Verworn annimmt, sind folgende drei:

1. Der Zerfall der Biogene, d. i. ein Uebergang einer labilen Verbindung in stabilere Moleküle. Es werden dabei speciell einerseits Sauerstoffatome, anderseits Kohlenstoff- und Wasserstoffatome, die vorher in sehr lockerer Bindung waren, fester gebunden, so dass die Verbindungen: Kohlensäure und Wasser sich abspalten. Bei solchen Zersetzungsprocessen werden erhebliche Mengen Kraft frei, wie das bekannte Beispiel der Zersetzung des Dynamits lehrt.

2. Die Vereinigung des Restes der Protoplasmatheilchen mit den Kernstoffen, ein Vorgang, der nach unseren allgemein physiologischen Anschauungen zu den Assimilationsprocessen gerechnet werden muss. Assimilationsprocesse sind aber solche Synthesen, bei denen eher Kraft gebunden als frei wird.

3. Die Aufnahme des Sauerstoffs, ein Oxydationsprocess, bei dem aber auch nicht erhebliche Mengen Kraft frei werden können, weil der Sauerstoff sich nicht gleich mit dem Kohlenstoff und Wasserstoff verbindet, sondern in lockerer Bindung im Biogen aufgestapelt wird.

Da nach Verworn der zweite der Vorgänge die Contraction bewirkt, so ist es klar, dass er sie durch einen Vorgang bedingt sein lässt, bei dem unmöglich die nöthige Kraftmenge frei werden kann.

Pflüger¹⁾ hat die Hypothese aufgestellt, dass die leichte Zersetzbarkeit des lebendigen Eiweisses dadurch bedingt ist, dass Kohlenstoff und Stickstoff in der sehr lockeren Bindung des Cyans in ihm enthalten sind. Verworn²⁾ schliesst sich dieser Ansicht Pflüger's vollständig an. Bei der Aufnahme der „Kernstoffe“ in das sich regenerirende Eiweiss würde diesem Eiweiss der Kohlenstoff wieder einverleibt werden, den es bei der Zersetzung durch

1) Dies Archiv Bd. 10.

2) Allgemeine Physiologie S. 469.

Abspaltung der Kohlensäure verlor. Damit der Kohlenstoff bei der Zersetzung des neu zu bildenden Molecüls sich leicht mit dem Sauerstoff bindet, muss er vorher jene überaus lockere Bindung mit dem Stickstoff eingehen, die die Zersetzbarkeit des lebendigen Eiweiss ermöglicht. Der Vorgang, auf den Verworn die Contraction zurückführt, besteht also in der Bildung einer höchst lockeren Verbindung. Die Anziehungskräfte, die jene Bindung bedingen, sind so schwach, dass die Bildung der Verbindung überhaupt nur möglich ist unter Kraftzufuhr. Pflüger äussert sich über die Assimilationsvorgänge wie folgt:

Dies Archiv Bd. 10, S. 308: „Bei der Gewebsneubildung wird also eine Arbeit geleistet, durch welche die Cohäsion des Eiweissmolecüls ausserordentlich gelockert erscheint.“

S. 334: „Bei der Bildung von Zellsubstanz, d. h. von lebendigem Eiweiss aus Nahrungseiweiss, findet eine Veränderung derselben, wahrscheinlich mit gleichzeitiger bedeutender Wärmebindung statt, indem die Stickstoffatome mit Kohlenstoffatomen in cyanartige Bindung treten.“

S. 336: „Eine andere Folgerung ist die, dass durch Einführung des Cyans in das Eiweissmolecül ein mit grosser Kraft ausgerüstetes Radical auftritt. Dies wird wesentlich gestützt dadurch, dass 1 gr Kohle im Cyan 43 % mehr Verbrennungswärme entwickelt, als 1 gr freier Kohlenstoff.“ Es ist „durch die vielen Cyanradicale ein Moment innerer starker Bewegung in die lebendige Materie eingeführt worden“.

Die Anziehungskräfte, die den Stickstoff mit dem Kohlenstoff verbinden, sind so schwach, dass dadurch die starke innere Bewegung im lebendigen Eiweiss ermöglicht wird, die für das Leben charakteristisch ist.

Solch schwache Kräfte sollen nun nach Verworn die enorme Arbeit des Muskels leisten, während die bei der Oxydation wirksamen Kräfte nutzlos verloren gehen!

Da also Verworn die Contraction herleitet von einem Process, bei dem unmöglich die zur Arbeitsleistung nöthige Kraft frei werden kann, so widerspricht seine Theorie dem Gesetz der Erhaltung der Energie.

3. Verworn's Contractionstheorie widerspricht den Lehren der Chemiker über die bei der Verbindung von Atomen wirksamen Anziehungskräfte.

Verworn glaubt in seiner Theorie die Contractionerscheinungen auf die directen Wirkungen chemischer Affinitäten zurückgeführt zu haben. Er glaubt, dass die sich regenerirenden Protoplasmatheilchen durch die chemische Affinität direct zuerst von den Kernstoffen, nachher vom Sauerstoff angezogen werden.

Dazu ist zu bemerken: Selbst wenn die chemischen Anziehungskräfte als Zugkräfte in mechanischem Sinne aufgefasst werden dürfen — was die Chemiker vielfach leugnen, — so können sie doch nur dann bewegend auf die Atome wirken, wenn die Atome einander fast bis zur Berührung genähert sind. Eine Vereinigung der Atome durch Fernwirkung chemischer Kräfte, wie sie Verworn annimmt, giebt es nicht. Wenn die Reste des lebendigen Eiweiss nach der Zersetzung freie Affinitäten haben und nichts in ihrer unmittelbaren Nähe ist, das sie binden können, so kann nichts anderes eintreten, als dass die freien Affinitäten sich unter einander binden, und dann sind die „Zugkräfte“ nicht mehr wirksam.

Was speciell den Sauerstoff der Luft anlangt, so kann er überhaupt keine Zugkräfte entwickeln, weil er in seinem Molecül keine freien Affinitäten hat. Uebrigens würde durch die Zugkräfte des Sauerstoffs auch nicht das lebendige Eiweiss zum Sauerstoff hingezogen werden können, sondern umgekehrt der Sauerstoff zum Eiweiss, weil sich der Sauerstoff leichter bewegt als das Eiweiss, und weil der bewegliche Sauerstoff gar keinen Halt hat, um „ziehen“ zu können.

Zu welch merkwürdigen Consequenzen Verworn's Lehre von der Zugwirkung des Sauerstoffs führt, lehrt ein specieller Fall. Bekanntlich kriechen Protoplasamassen von *Aethalium septicum* an aufgehängtem Fliesspapier, an dem man einen Wasserstrom nach unten leitet, entgegen dem Wasserstrom nach oben. Dieses Kriechen kommt so zu Stande, dass das Protoplasma Pseudopodien nach oben erhebt, die am Fliesspapier festklebend die andere Protoplasma-masse nachziehen. Nach Verworn's Theorie ist die Zugkraft des Sauerstoffs die letzte Ursache der ganzen Er-

hebung. Da ist ja die Myxamöbe der reinste Münchhausen, der sich selbst an seinem Schopfe in die Höhe zieht!, nur besteht der Unterschied, dass Münchhausen's Erzählung ein Scherz ist, während Verworn seine Theorie bitter ernst nimmt!

Mit einigen Worten sei noch die Auffassung Verworn's vom Wesen des Chemotropismus erörtert. Der Chemotropismus besteht bekanntlich darin, dass frei bewegliche Organismen, die einseitig chemisch gereizt werden, oder auf einer Seite stärker als auf den andern, sich in vielen Fällen zur Reizquelle hin oder von ihr weg bewegen. Die Erscheinungen beruhen zweifellos darauf, dass in dem Organismus durch die Reize Processe ausgelöst werden, die ihrerseits erst die charakteristischen Bewegungserscheinungen verursachen.

Verworn erklärt nun, „dass die bisher so räthselhafte (!) Erscheinung des Chemotropismus auf ihrer niedrigsten Stufe nichts weiter ist, als der unmittelbare Ausdruck chemischer Affinität. Die Anziehung eines Molecüls durch ein anderes chemisch verwandtes Molecül ist der Elementar-Vorgang des Chemotropismus“. Verworn bezeichnet also mit dem einen Worte Chemotropismus zwei grundverschiedene Vorgänge, einmal jene Bewegung durch directe Fernwirkung chemischer Affinitäten, zweitens die Ortsbewegungen, die nach Reizung der Bewegungsorgane mit chemischen Reizen auftreten. Wenn Verworn also meint, er habe sämtliche Erscheinungen auf ein Princip, den Chemotropismus, zurückgeführt, so übersieht er dabei, dass das Princip kein einheitliches ist, weil nach ihm die chemotropischen Erscheinungen auf verschiedenartigen Vorgängen beruhen.

Uebrigens ist die Contractionstheorie Verworn's insofern auch keine einheitliche, als die Expansion nach ihm auf zwei verschiedenen Vorgängen beruhen kann, einmal der Wirkung der Affinitäten der Protoplasmatheilchen zum Sauerstoff, das andere Mal zu Nahrungsstoffen.

4. Ueber „Assimilationserregung“ und „Expansions- erregung“.

Beachtenswerth ist an der Contractionstheorie Verworn's, dass er insofern mit den landläufigen Ansichten sich in Widerspruch stellt, als er die Contraction nicht durch einen Dissimila-

tionsprocess, sondern durch einen Assimilationsprocess bedingt sein lässt. Er spricht dementsprechend auch von Assimilationserregung¹⁾. Es fragt sich, ob eine Assimilationserregung möglich ist.

Die Erregung ist die Wirkung der Reize. Hierüber sagt nun Verworn²⁾: „Die Wirkung der Reize, die Auslösung des Reizerfolges besteht darin, dass die Reize die Umsetzung von aufgespeicherter potentieller Energie in actuelle Energie veranlassen.“ Bei der physiologischen Erregung handelt es sich speciell um Auslösung chemischer Spannkraft³⁾.

Ueber die Bedeutung des Wortes „Assimilation“ sagt er S. 473 (Allg. Physiol.) aus:

„Assimilation ist die Gesamtheit aller derjenigen Umsetzungen, welche zum Aufbau der Biogene führen.“

Nach Pflüger's Theorie, der sich Verworn anzuschliessen behauptet, besteht die Assimilation in einem Vorgang, der mit bedeutender Wärmebindung einhergeht.

Mithin kann die Assimilation nicht durch Erregung, d. h. durch Auslösen von Spannkraften zu Stande kommen. In dem Worte „Assimilationserregung“ steckt ein Widerspruch.

Von den „Reizen“, die die Assimilationserregung veranlassen, erwähnt Verworn: „Erhöhte Zufuhr von Nahrungsmaterial und Sauerstoff, ferner bei grünen Pflanzenzellen die Einwirkung von Lichtstrahlen, dann alle die Reize, welche die Production von Fermenten anregen, die zur Lösbarmachung fester Nahrungsstoffe erforderlich sind.

Die drei ersten Reize sind: die Stoffe, die die chemische Reaction bei dem angeblichen Erregungsprocess eingehen und die Kraft, die dabei verbraucht wird. Wenn das Reize und die Assimilation demnach ein Erregungsvorgang sein sollen, dann sind

1) Allgemeine Physiologie S. 477.

2) Allgemeine Physiologie S. 355.

3) Verworn ist sich allerdings nicht ganz klar über die Bedeutung des Wortes „Reiz“, denn auf S. 359 (Allg. Physiol.) spricht er davon, dass es auch lähmende Reize(!) giebt. Er spricht davon, dass in der Physiologie nicht selten durch die meist stillschweigend angenommene „falsche“ Vorstellung, dass ein Reiz stets Erregung erzeugen müsse, grosse Verwirrung entstanden ist. Verworn schreibt hier ganz willkürlich und im Gegensatz zu anderen seiner Aeusserungen dem Worte „Reiz“ eine Bedeutung zu, die nicht dem Sprachgebrauch entspricht.

sämtliche chemische Processe, die es in der belebten und unbelebten Natur giebt, Erregungsvorgänge. Was aber den zuletzt erwähnten Reiz, die Bildung der Fermente, anlangt, so wüsste ich nicht, in welcher directen Beziehung das zu Assimilationsvorgängen steht.

Da es also eine „Assimilationserregung“ nicht geben kann, so führt Verworn die „contractorische Erregung“ zurück auf einen Process, der gar kein Erregungsprocess ist!

Unter „Expansionserregung“ wäre die Auslösung des Vorgangs zu verstehen, der die Erschlaffung des Muskels nach der Thätigkeit oder das Ausstrecken der Pseudopodien bei Rhizopoden verursacht. Nach Verworn's Contractionstheorie gehört auch dieser Vorgang zu den Assimilationsvorgängen, kann also auch nicht durch Erregung bedingt sein. Uebrigens ist ja auch die „Expansion“ im Sinne der Theorie Verworn's als eine Folge der „Contraction“ aufzufassen, die nicht selbstständig für sich allein ausgelöst werden kann.

Verworn wird mir einwenden, dass Thatsachen hier gegen mich sprechen. Er schreibt (Allg. Physiol. S. 412):

„Aus den Untersuchungen Biedermann's geht hervor, dass der constante Strom am Muskel bei der Schliessung nicht nur eine contractorische Erregung an der Kathode, sondern gleichzeitig eine expansorische Erregung an der Anode bewirkt. Dass aber die Anode bei der Schliessung expansorisch erregend wirkt, wird sofort sichtbar, wenn man die Reizung an glatten oder quergestreiften Muskeln ausführt, die sich in partiellem Contractionszustande befinden. Im Moment der Schliessung erfolgt alsdann unmittelbar an der Anode sofort eine locale Expansion.“

Darauf erwidere ich: Aus Biedermann's Untersuchungen geht einzig und allein hervor, dass die Verkürzung des Muskels an der Anode geringer wird. Ob das auf Verminderung der Contractionserregung oder auf Verstärkung der „Expansionserregung“ beruht, kann zur Zeit Niemand entscheiden. So lange wir aber annehmen dürfen, dass der Nachlass der Verkürzung an der Anoden-seite durch die bekannte von Pflüger beim Nerven nachgewiesene Erregbarkeitsverminderung an der Anode bewirkt wird, haben wir nicht den mindesten Anlass, an eine „Expansionserregung“ zu glauben.

3) Ueber die Beziehungen zwischen Contractilität, Protoplasmabewegung und Protoplasma-structur.

Zur Zeit herrscht unter den Physiologen im Allgemeinen die von Fick und Pflüger begründete Ansicht, dass im Muskel die chemische Energie sich direct in mechanische verwandelt, dass mithin die Contraction der unmittelbare Ausdruck der chemischen Processe im Muskel ist. Auch Verworn hat sich dieser Ansicht angeschlossen, wie vorhin schon erwähnt wurde. Nur vereinzelt findet man noch andere Anschauungen vertreten.

Im Allgemeinen kann man sich diese Theorie durch folgende Betrachtung veranschaulichen. Man denke sich, dass bei der Zersetzung des lebendigen Molecüls zunächst eine Umlagerung der Atome vor sich geht, die eine Gestaltveränderung des Molecüls bedingt. Diese Gestaltveränderung wird durch einen gleich darauf folgenden Vorgang wieder rückgängig gemacht. Bei der Gestaltveränderung müssen schon einzelne Atome des Molecüls in festere Bindung treten, weil die Gestaltveränderung mit grosser Kraft erfolgt. Ob der Vorgang, der die Gestaltveränderung verursacht, ein Dissimilationsprocess, der darauf folgende Restitutionsvorgang eine Assimilation ist, oder ob der ganze Vorgang ein in zwei Phasen verlaufender Dissimilationsprocess ist, das kann hier dahin gestellt bleiben. Die chemische Reaction kann natürlich auch darin bestehen, dass zwei oder mehrere Molecüle zusammen eine Reaction eingehen, aber es müssen in dem Falle die Molecüle vor Beginn der Reaction eine bestimmte Lage zu einander haben und die Reaction muss die ganze Gruppe so verändern, dass die Gesamtgestalt anders wird.

Liegen die einzelnen gestaltändernden Molecüle oder die Molecül-Gruppen nun regellos durch einander, wie es in einer Lösung oder Emulsion oder überhaupt bei flüssigem Zustande des Protoplasmas der Fall sein würde, so könnte sich die chemische Reaction nur in gesteigerter ungeordneter Molecularbewegung, d. i. Wärme, äussern. Damit die Gestaltänderung der Molecüle sich unmittelbar in einer Gestaltänderung des ganzen Protoplasmaleibes äussert, müssen die Molecüle eine ganz bestimmte Anordnung zu einander haben, gerade so wie die Molecüle eines Kristalls, die auch durch ihre regelmässige Anordnung die Gestalt des Kristalls

bedingen. Die Contraction besteht demnach also darin, dass die „Kristallform“ des Muskels durch eine gleichzeitige und gleichsinnige chemische Veränderung der die Kristallform bedingenden Molecüle sich verändert.

Da eine so regelmässige Anordnung der Molecüle nur in einer festen, nicht in einer flüssigen Substanz bestehen kann, so folgt mit Nothwendigkeit aus unserer Theorie¹⁾, dass die contractile Substanz fest ist. Contractiles Protoplasma muss eine bestimmte Structur haben, darf nicht als Flüssigkeit angesehen werden.

Verworn²⁾ ist anderer Ansicht, er hält das Protoplasma, auch das contractile, für flüssig. Damit stellt er sich in Widerspruch zu seiner Ansicht, dass bei der Contraction chemische Energie direct in mechanische verwandelt wird. Um diese einander widersprechenden Ansichten zu vereinigen, muss daher Verworn zu einer Auffassung von dem Contractionsprocesse kommen, die, wie vorhin gezeigt wurde, den wissenschaftlichen Anforderungen, die an eine Theorie der unmittelbaren Energieumwandlung zu stellen sind, nicht genügt.

Um Missverständnisse zu vermeiden, betone ich übrigens, dass nach unserer Theorie zunächst nur die contractile Substanz des Protoplasmas fest sein muss, alles übrige aber sich wie eine Flüssigkeit verhalten darf.

Verworn wird mir einwenden, dass es eine Reihe von Thatsachen gibt, die zu der Annahme zwingen, dass das Protoplasma flüssig ist. Er hat dieselben in seiner „Allgemeinen Physiologie“ S. 97 ff. angeführt.

Zunächst führt er die Protoplasmaströmung an. Ich gebe ohne weiteres zu, dass das „strömende“ Protoplasma mit seinen beweglichen Einschlüssen (Körnchen und dergl.) sich wie eine Flüssigkeit verhält. Aber es liegt nicht der mindeste Grund vor zu der Annahme, dass das „strömende“ Protoplasma auch das „contractile“ ist. Das strömende Protoplasma ist ebenso wenig contractile Substanz, wie Blut, Lymphe, Speisebrei und Koth in einem höhern Organismus.

1) Uebrigens fordern auch die anderen zu Zeit noch bestehenden Contractionstheorien die Annahme, dass die contractile Substanz fest ist.

2) Allg. Physiol. S. 97 u. 98.

Wenn die zur Zeit herrschende Ansicht richtig ist, dass die Bewegungen nackter Protoplasamassen auf „Contractilität“ beruht, dann sind wir auf Grund der Theorie des unmittelbaren Kraftumsatzes gezwungen zu der Annahme, dass das strömende Protoplasma passive Bewegungen erleidet, dass es bewegt wird durch besondere mit contractiler Substanz versehene Bewegungsmechanismen, über deren Natur zur Zeit freilich noch nichts Thatsächliches, sondern höchstens Vermuthungen anzugeben sind.

Ebenso wenig, wie die Protoplasmaströmung spricht gegen unsere Theorie die Thatsache, dass Protoplasamassen, die durch Zerquetschen aus der Zelle herausquellen, oder strömendes Protoplasma bei Reizung die Tendenz hat, Kugelform anzunehmen. Bei der Deutung dieser Erscheinungen muss auch wieder berücksichtigt werden, dass nur ein Theil des Protoplasmas fest ist, dass ferner die festen Theile ausserordentlich biegsam sein können und dass beim Zerfall auch die festen Theile zerfallen. Ganz ungerechtfertigt ist die Ansicht Verworn's, in dem Kugligwerden der zerfallenden Protoplasamassen eine „Contractionsercheinung“ zu sehen. Das Kugligwerden braucht kein physiologischer Vorgang zu sein, sondern kann durch rein physikalische Eigenschaften (Cohäsion, Oberflächenspannung) bedingt sein.

Verworn wird mir noch einwenden, dass man ein festes contractiles Gerüst nicht immer in den contractilen Protoplasmassen sieht. So sieht z. B. hyalines Protoplasma aus, wie eine homogene Flüssigkeit¹⁾. Darauf ist zu antworten: Die Thatsache, dass man im hyalinen Protoplasma keine Structur sieht, beweist nicht, dass keine da ist, denn wenn die feste Substanz denselben Brechungsindex hat, wie die umgebende Flüssigkeit, kann man sie nicht sehen. Verworn gleicht hier in seinen Anschauungen dem Vogel der gegen eine Fensterscheibe fliegt, weil er sie nicht sieht und daher an ihrem Orte keinen festen Gegenstand vermuthet.

Im Anfang meiner Abhandlung habe ich den Satz aufgestellt, dass die Amöbe hinsichtlich ihrer physiologischen Bewegungen anzusehen ist als Organismus mit einem Bewegungs-Mechanismus, der aus complicirt angeordneten Bewegungsorganen zusammengesetzt ist. Wenn wir nun annehmen dürfen, dass die bewegenden

1) Allg. Physiol. S. 89.

physiologischen Kräfte contractile Kräfte sind, so ergibt die jetzige Betrachtung weiter, dass wir uns die contractilen Kräfte im Protoplasma etwa so angeordnet denken müssen, wie es Engelmann¹⁾ in seiner bekannten Lehre von den Inotagmen angibt, wobei wir allerdings abweichend von Engelmann unter Inotagmen die durch den chemischen Process eine Gestaltveränderung erleidenden lebendigen Molecüle verstehen. Zur Erklärung aller Einzelheiten wird Engelmann's Theorie vielleicht noch in manchen Punkten Abänderungen und Zusätze erleiden müssen, aber im Principe reicht sie zunächst zur Erklärung der Erscheinungen aus. Näher darauf einzugehen würde mich hier zu weit führen.

Verworn²⁾ wendet gegen die Theorie Engelmann's ein, dass sie das Ausstrecken sehr langer Pseudopodien nicht genügend erkläre. Wenn man mit Engelmann versuchen wollte, das Ausstrecken von Pseudopodien auf die Erschlaffung contractiler Theilchen von sehr langgestreckter Gestalt zurückzuführen, so wird man allerdings vielleicht auf Schwierigkeiten stossen. Aber es steht dem doch nichts im Wege, anzunehmen, dass in den Rhizopoden vielleicht ein Mechanismus besteht, der es gestattet, ganze Inotagmengruppen und -reihen in radiärer Richtung aus dem Zellkörper hinauszuschieben. Wie das geschieht, kann man sich in verschiedener Weise vorstellen. Um einen solchen Vorgang anschaulich zu machen, erinnere ich an den Mechanismus der modernen Feuerleitern, die sich durch Verschiebung der einzelnen Bestandtheile gegeneinander in eine beliebig lange Leiter verwandeln lassen. Und doch hat die ganze Leiter ein festes Gefüge und besteht nur aus festen Theilen. In den Pseudopodien von Actinosphären sind ja übrigens starre Strahlen nachgewiesen, die Verworn für Stützsubstanz hält.

Mag dem aber sein wie ihm wolle — ich bezwecke hier nicht eine bis in alle Details gehende Theorie der Protoplasmabewegungen zu geben, sondern nur darauf aufmerksam zu machen, dass im Sinne der Theorie des unmittelbaren Kraftumsatzes die contractile Substanz fest sein muss und dass dies zu berücksichtigen ist bei Aufstellung von Theorien über Protoplasmastructur.

1) Handbuch der Physiologie Bd. I. S. 373.

2) Bewegung der lebendigen Substanz S. 9.

Anhang:

Ueber Verworn's „Cellularphysiologie“.

Verworn's Contractionstheorie und seine damit zusammenhängenden allgemein physiologischen Anschauungen sind so unwissenschaftlich, dass man sich erstaunt fragt: Wie kommt er zu seinen Hypothesen? Wunderbar ist dies hauptsächlich noch aus dem Grunde, weil Pflüger in der Abhandlung, in der er seine von Verworn anerkannte Hypothese von den physiologischen Oxydationsprocessen niedergelegt hat, schon ganz bestimmt die Wege zeigt, auf denen man zu einer Contractionstheorie kommt, die die Contraction aus einer directen Verwandlung chemischer Energie in mechanische in wissenschaftlicher Weise erklärt.

Nun, begreiflich sind die Irrlehren Verworn's doch und zwar aus folgendem Grunde. In seinen Irrthümern steckt System. Sie sind einfach bedingt durch eine merkwürdige Einseitigkeit, die Verworn bei der Erforschung und Auffassung physiologischer Probleme zeigt.

Verworn theilt uns in der Einleitung zur „Allgemeinen Physiologie“ mit, dass wir „wenn wir genau die einzelnen Gebiete der Physiologie durchmustern, bisher eigentlich nichts kennen gelernt haben, als die groben mechanischen und chemischen Leistungen des Wirbelthierkörpers. Die Ursachen, auf denen diese Leistungen beruhen, sind uns bisher noch zum grössten Theil völlige Räthsel“¹⁾. „Ueberall, auf allen einzelnen Gebieten der Physiologie, wo wir uns auch umblicken mögen: sobald wir die groben Leistungen des Körpers etwas tiefer verfolgen, bis da, wo sie der Thätigkeit der einzelnen Zellen entspringen, immer stossen wir auf ungelöste Räthsel“²⁾.

Verworn wirft nun die Frage auf, ob wir vielleicht deshalb nicht zum Ziele gelangt sind, weil wir auf falschem Wege sind, weil unsere Fragestellung an die Natur fehlerhaft war, und beantwortet sie mit ja. Die Schuld an unserer Unkenntniss trägt die „Organphysiologie“. „Um die elementaren Räthsel zu lösen, müssen wir einen ganz anderen Weg einschlagen Längst

1) Allg. Physiol. S. 28.

2) a. a. O. S. 29.

hat uns die Zellenlehre gezeigt, dass die Zelle der Elementarbaustein des lebendigen Körpers, der „Elementarorganismus“ ist, in dem die Lebensvorgänge ihren Sitz haben In der Physiologie hat man bis fast in die neueste Zeit hinein die einfache und mit so logischer Schärfe auftretende Consequenz in praxi wenigstens nicht gezogen, die Consequenz, dass, wenn die Physiologie die Erforschung der Lebenserscheinungen als ihre Aufgabe betrachtet, dass sie dann die Lebenserscheinungen an dem Orte untersuchen muss, wo sie ihren Sitz haben, wo der Herd der Lebensvorgänge ist, d. i. in der Zelle“¹⁾. Die elementaren Lebenserscheinungen kann die Physiologie nur dann erklären, wenn sie zur „Cellularphysiologie“ wird. „Die Organphysiologie beginnt ins Stadium der Erschöpfung zu treten“²⁾. „Wenn die Physiologie in der Erklärung der Lebenserscheinungen ihre Aufgabe sieht, so kann die allgemeine Physiologie nur eine Cellularphysiologie sein“³⁾. Weiter werden wir dann belehrt, dass „die denkbar günstigsten Objecte für cellularphysiologische Zwecke die freilebenden einzelligen Organismen, die Protisten“ sind.

Dementsprechend ist auch Verworn's Auffassung von den Methoden zur Erforschung der Contractionerscheinungen. Es erscheint ihm selbstverständlich, dass man die Behandlung des Problems der Contraction „dort aufzunehmen hat, wo man sowohl die Contractionerscheinungen als auch deren Substrat in möglich einfachster Form vor sich hat, d. i. am nackten, formlosen, undifferenzierten Protoplasma der amöboiden Zelle. Die lebendige Substanz der rhizopoiden Zelle mit ihrer Bewegung muss Ausgangspunkt für die Untersuchung der Contractionerscheinung sein. Es heisst die Lösung des Contractionsproblems unnöthig erschweren, wenn man die Behandlung bei der quergestreiften Muskelzelle beginnt, wo die Differenzirung der lebendigen Substanz und ihre einseitige Anpassung an eine bestimmte Leistung ihren höchsten Entwicklungsgrad und ihre grösste Complication erreicht hat. Leider ist dieser Fehler fast ohne Ausnahme von allen Physiologen begangen worden“⁴⁾.

1) a. a. O. S. 52 u. 53.

2) S. 54.

3) S. 571.

4) Die Bewegung der lebendigen Substanz. S. 3.

Zu diesem wissenschaftlichen Glaubensbekenntniss Verworn's muss Folgendes bemerkt werden:

Zunächst ist es falsch, dass „die allgemeine Physiologie nur eine Cellularphysiologie sein kann“. Die allgemeine Physiologie ist die Lehre von den allgemeinen Lebenserscheinungen, d. h. die Lehre von den Eigenschaften, die jedem lebendigen Ding, auch dem einfachsten, eigenthümlich sind. Das einfachste lebendige Ding ist aber nach den herrschenden Ansichten, die übrigens Verworn in seiner „Allgemeinen Physiologie“ auch vertritt, nicht die Zelle, sondern das „lebendige Molecül“. Folglich ist die allgemeine Physiologie die Lehre von den Eigenschaften des lebendigen Molecüls, nicht der Zelle, und Untersuchungsobject der allgemeinen Physiologie ist jedwede lebendige Substanz, nicht die Zelle allein. Wenn Verworn nun behauptet, dass wir bisher „eigentlich nichts kennen gelernt haben, als die groben mechanischen und chemischen Leistungen des Wirbelthierkörpers“, so kann man ihn auf Grund seiner eigenen Darstellung der allgemeinen Physiologie Lügen strafen. Im Anfang des sechsten Kapitels seiner „Allgemeinen Physiologie“ setzt er ausführlich auseinander, wie beschaffen das lebendige Molecül ist und er versucht aus der Beschaffenheit des lebendigen Molecüls die Lebenserscheinungen, auch die grob mechanischen und chemischen Leistungen des Organismus zu erklären. Alle die Gedanken, die er dort vorbringt, stammen aber, so weit sie ernst zu nehmen sind, weder von ihm, noch von einem anderen „Cellularphysiologen“, sondern sie sind gewonnen worden durch die „organphysiologischen“ Untersuchungen. Die grossartigen theoretischen Erfolge, die ein hervorragender „Organphysiologe“, nämlich Pflüger, auf allgemein physiologischem Gebiete erzielt hat durch die von Verworn so verächtlich behandelten organphysiologischen Untersuchungen werden von ihm hier rückhaltlos anerkannt. Er steht nicht an Pflüger's Ansicht, dass Kohlenstoff und Stickstoff im lebendigen Molecül zu Cyan vereinigt sind, für kaum noch zweifelhaft zu halten. Was hat zu diesem Erfolge die „Cellularphysiologie“ im Sinne Verworn's beigetragen? Nichts! und sie allein würde mit ihren einseitigen Methoden auch niemals solche Erfolge erzielen können.

Die geschmähte „Organphysiologie“ ist im Grunde genommen nichts anderes, als „Cellularphysiologie“. Denn die physiologischen Eigenschaften der Organe beruhen doch auch auf den Eigen-

schaften der Zellen, die die Organe zusammensetzen. Wenn wir also die physiologischen Eigenschaften eines Organs studiren, so untersuchen wir im Grunde doch die Eigenschaften der Zellen des Organs.

Hier wird Verworn sagen: Gewiss, aber diese Art der Cellularphysiologie ist nicht die richtige. Nur durch cellularphysiologische Studien an den einfachsten Lebewesen, den Protisten, können wir wesentliche Fortschritte erzielen, weil hier die Lebenserscheinungen am einfachsten sind.

Der unbegreifliche Irrthum, in den hier Verworn verfällt, ist der, dass er die morphologisch einfachsten Lebewesen auch für die physiologisch einfachsten hält, während doch unsere ganze physiologische Erkenntniss zu der Auffassung zwingt, dass die physiologischen Vorgänge in den morphologisch einfachsten Organismen viel complicirter sind, als dem einfachen Aussehen dieser Organismen entspricht. In den Protisten finden wir schon im Wesentlichen dieselben physiologischen Vorgänge, wie in den höheren Organismen. Bei den höheren Organismen lassen sich die physiologischen Vorgänge aber viel leichter studiren, als an den niedrigen, weil sie da in vielen Fällen streng localisirt sind und weil die Organe, in denen sie localisirt sind, leicht einer genauen morphologischen, physikalischen und chemischen Untersuchung zugänglich sind, während am einzelligen Organismus kaum mehr, als einige morphologische Aenderungen durch physiologische Processe zu beobachten sind.

Um das an einem Beispiel zu erläutern, komme ich wieder auf die Contractionerscheinungen zurück.

Ueber die Contractionerscheinungen haben Aufschluss zu geben die Untersuchungen der Eigenschaften des einzelnen contractilen Elements. Nun behauptet Verworn, die Amöbe sei das einfachste contractile Element. Die bisher angestellten Betrachtungen haben aber ergeben, dass die Amöbe nicht ein einzelnes contractiles Element ist, sondern ein Organismus mit einem aus vielen complicirt angeordneten contractilen Elementen bestehenden Bewegungsmechanismus.

Aber zugegeben Verworn's Ansicht sei richtig, in wiefern ist dann der Muskel eine complicirtere Bewegungsmaschine als die Amöbe? Der Muskel ist aufgebaut aus einer grossen Zahl von contractilen Elementen, die aber in sehr einfacher Weise angeordnet

sind, nämlich in Reihen hinter und nebeneinander. Complicirt ist diese Anordnung keinenfalls. Das contractile Element des Muskels unterscheidet sich aber in einer Hinsicht sehr wesentlich von der Amöbe. Während die Amöbe vielerlei Gestalt annehmen kann, geht die Gestaltänderung des Muskelements immer nur in einer bestimmten Richtung vor sich. Die Contractionerscheinungen sind in Folge dessen im Muskelement nicht complicirter, sondern im Gegentheil viel einfacher als bei der Amöbe. Die einfachen Contractionerscheinungen des Muskelementes äussern sich in Folge der einfachen Anordnung der Muskelemente ebenfalls einfach in der Gestaltveränderung des ganzen Muskels, weil alle Elemente gleichzeitig und in gleichem Sinne wirken. Es kommt die Contraction des Elementes nur in vergrössertem Maassstabe, nicht in complicirter Form, zum Ausdruck durch die Muskelcontraction. Diese einfache Betrachtung lehrt, dass nicht die Amöbe sondern der Muskel das geeignetste Object zur Beobachtung der Contractionerscheinungen ist. Bedenken wir nun schliesslich noch, dass die Erscheinungen des Kraft- und Stoffwechsels, die zur Beurtheilung des Wesens der contractilen Substanz bekannt sein müssen, nicht bei der Amöbe, wohl aber im Muskel in messbarer Grösse der Untersuchung zugänglich sind, so drängt sich uns geradezu die Ansicht auf, dass es ganz verkehrt ist, die Protisten zum Ausgangspunkt für die Lösung des Contractionsproblems zu machen.

Bei dieser Sachlage ist es begreiflich, dass die Protistenstudien dazu geführt haben, die Protoplasmaströmung für den einfachsten Contractionsvorgang zu halten, jene Strömung, welche wahrscheinlich nichts weiter ist als eine der Blutcirculation analoge, den Stoffwechsel des Protisten vermittelnde, durch besondere „Circulationsorgane“ bewirkte Saftbewegung.

Verworn behauptet, dass die bisherigen „organphysiologischen“ Untersuchungen nichts über das Wesen der Muskelcontraction aussagen könne¹⁾. Nun abgesehen davon, dass die schon erwähnte, von Verworn anerkannte Theorie Pflügers auch über die Natur der Contraction Aufschluss gibt, lässt sich noch an einem anderen Beispiele zeigen, dass wir weiter gekommen sind, als

1) Allg. Physiologie S. 28 u. 29.

Verworn den Lesern dieses Buches berichtet. Fick hat bekanntlich aus einigen wenigen Thatsachen, die über den Gesamtkraftwechsel im Muskel Anschluss geben, erschlossen, dass der Muskel keine thermodynamische Maschine sein kann, sondern dass in ihm chemische Energie direct in mechanische verwandelt wird. Freilich würde diese Schlussfolgerung nicht möglich sein, wenn jene Thatsachen allein für sich existirten; sie wird möglich durch Heranziehung der Lehrsätze der Physik zur Beurtheilung physiologischer Vorgänge. Wir berühren hier einen neuen Punkt, den Verworn in seinem Angriff auf die Organphysiologie ganz verschweigt: Die „Organphysiologie“ vermag sehr oft zu allgemein physiologischen Gesetzen zu gelangen, wenn sie die direct zu beobachtenden „grobe mechanischen und chemischen Leistungen des Wirbelthierkörpers“ durch Anwendung der Gesetze der Physik und Chemie zu logischer Schlussfolgerung zu verwerthen weiss. Aber auch die Cellularphysiologie kann, so lange man die Atome im lebendigen Molecül nicht sehen kann, nur auf diesem Wege beitragen zur Erweiterung unserer allgemein physiologischen Kenntnisse. Verworn ignorirt die Lehren der Physik und Chemie und glaubt, das grosse Problem des Lebens einfach lösen zu können, dadurch, dass er einige Protisten unter dem Mikroskop ansieht. Nun, seine theoretischen Erfolge sind, wie wir gesehen haben, dementsprechend ausgefallen; sie bedeuten gegen die bisherigen Errungenschaften der allgemeinen Physiologie geradezu einen Rückschritt.

Verworn sagt¹⁾: „Es könnte paradox erscheinen, dass erst fünfunddreissig Jahre, nachdem Rudolf Virchow in seiner „Cellularpathologie“ das cellulare Princip als Grundlage der gesamten organischen Forschung erklärt hat, jetzt erst die Physiologie beginnt, aus einer Organphysiologie zu einer Zellphysiologie sich zu entwickeln“. Hat Virchow denn etwa gelehrt, die Krankheiten an Amöben und Paramäcien zu studiren?

Ich hoffe, die vorstehende Kritik der Cellularphysiologie Verworn's wird nicht dahin missverstanden, dass ich physiologische Untersuchungen an einzelligen Organismen für werthlos halte. Das ist gar nicht meine Ansicht; im Gegentheil glaube

1) Allg. Physiologie S. 53.

auch ich, dass diesen Organismen von physiologischer Seite mehr Beachtung geschenkt werden dürfte, als es bisher geschehen ist. Das, wogegen ich Verwahrung einlege, ist nur die anmaassende und einseitige Ueberschätzung der Versuche an Protisten und ihre kritiklose Verwerthung für allgemeine physiologische Theorien.

Das Irrige der „Cellularphysiologie“ Verworn's ist so offenkundig, dass die ausführliche Erörterung darüber unnöthig erscheinen könnte. Demgegenüber will ich zum Schlusse bemerken, dass verschiedene Vorkommnisse der letzten Zeit geradezu zwingen, auf jene Irrlehren ausführlich einzugehen, weil Verworn's Bestrebungen, wenn auch nicht unter den Physiologen, so doch in manchen anderen ernsthaft zu nehmenden Kreisen grosse Anerkennung gefunden haben, obwohl schon von einigen Physiologen vor der Cellularphysiologie Verworn's — freilich in sehr milder Form — gewarnt worden ist.

Nachtrag.

Während der Untersuchung, die im Vorstehenden mitgetheilt worden ist, erschien die 3., und nach Absendung meines Manuscripts an die Redaction die 4. Mittheilung „Zur Theorie des Galvanotropismus“ von Loeb¹⁾. In letzterer bringt er neue und allgemein wichtige Gesichtspunkte zur Beurtheilung der Frage der Wirkung des Stromes auf Protisten vor. Er zeigt, dass viele Erscheinungen, die bisher als Ausdruck einer Anodenerregung angesehen worden sind, verursacht sein können durch Polarisationen im äusseren Medium, d. i. in der umgebenden Flüssigkeit an der Grenze zwischen dieser und dem Protoplasma. Diese Wirkung würde also gleichbedeutend sein derjenigen bei Verwendung von nicht unpolarisirbaren Elektroden, und sie würde unterschieden

1) Dies Archiv Bd. 65. S. 308 u. 518.

werden müssen von den inneren Polarisationen des Protoplasmas, auf denen die Erscheinungen des Pflüger'schen Gesetzes beruhen. Obwohl durch die neueste Arbeit Loeb's vieles von meinen Erörterungen überflüssig geworden ist, glaubte ich doch meine Abhandlung nicht dementsprechend ändern zu müssen, einmal weil sie schon zur Drucklegung eingereicht war, als ich Loeb's Arbeit erhielt, und zweitens weil neben den von Loeb in den Vordergrund gestellten Polarisationen des Mediums natürlich auch noch die inneren Polarisationen von Wirkung sein können, auf die ich die galvanotropischen Erscheinungen der Amöben zurückführen zu können glaubte. Gerade die Wirkung des Stromes auf die Protoplasmaabewegung scheint mir leichter durch die innere, als die äussere Polarisation erklärlich zu sein. Loeb's Theorie würde also durch meine Ausführungen noch in passender Weise ergänzt werden.
