

(Aus dem zoologischen Institut der deutschen Universität.)

Zur Frage der diskontinuierlichen Excretion bei Protisten.

Von

Hans Fortner (Prag).

(Hierzu 9 Textfiguren und Tafel 11.)

Einleitung.

Um die hier gestellten Probleme richtig erfassen zu können, wollen wir vorerst das rein Gestaltliche in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen. Der Satz: Besondere Funktion auf Grund besonderer Struktur, ebenso dessen Umkehrung, die dem Begriffe der funktionellen Anpassung in vitalem und mechanischem Sinne noch näher kommt und die Existenz einer durchgängigen lebendigen Elementarstruktur nur in physikalisch-chemischer Hinsicht, also als kolloidalen Zustand des Plasmas gelten läßt, sei auch hier der leitende Gedanke, da die Beurteilung der Zellorgane nur auf diesem Wege fruchtbare Ergebnisse zeitigen wird. Gerade der Nephridialapparat der Protisten ist in dieser Beziehung ein dankbares Untersuchungsobjekt, da uns hier die kolloidalen Umwandlungserscheinungen der lebenden Substanz, die Ökonomie der vitalen Arbeitsteilung in augenfälliger Weise entgegentritt; die ihm zufallende Hauptaufgabe ergibt sich notwendigerweise aus den inneren und äußeren Verhältnissen und dann auch aus dem Mangel einer anderen, gleichwertigen Vorrichtung. Hier ist es nun, wo die weitere Forschung anschließen muß, um die angeschnittenen Gedankengänge folgerichtig zu Ende zu führen und nur die Inkonsequenz

älterer Beobachtung hat ihre Fragestellung auf ein anderes Geleise geschoben und sich damit der Möglichkeiten einer, in unserem Sinne, restlosen Klärung der in Betracht kommenden Vorgänge beraubt. Dies ist offensichtlich aus der scheinbaren Unmöglichkeit einer erfolgreichen Weiterspinnung der Theorien auf Grund des vorhandenen Tatsachenmaterials zu verstehen. Die Fortschaffung der Stoffwechselendprodukte aus dem Organismus ist eine selbstverständliche Forderung aller vitalen Vorgänge; in welcher Weise das bei den verschiedenen Lebensformen geschieht, ist dann schon die Frage der spezifischen Energien, im engeren Sinne die Frage der betreffenden Entwicklungsstufe, auf der sich der Organismus befindet und damit kommen wir bereits auf das Gebiet der ökonomischen Determinierung, der Arbeitsteilung. Gerade die unbedingte Notwendigkeit der diskontinuierlichen Excretion bei den Protisten schien bisher das unlösbare Rätsel und man war wohl oder übel gezwungen anzunehmen, daß alles nur im Interesse der Ausscheidung von Stoffwechselgiften geschehe. Man hat die natürliche Ökonomie bona fide und aus Analogie auch hier als etwas Unumstößliches hingenommen und die physikalisch-chemischen Zusammenhänge der einzelnen Funktionskomponenten in das große Reservoir der vitalen Vorsehung und Zweckmäßigkeit geworfen und als gegeben betrachtet. Auf diese Weise war natürlich ein genaues und gewissenhaftes Beschreiben der morphologischen Verhältnisse ganz zwecklos, da es nicht dazu beigetragen hat, das Wesen der Sache in ein geeignetes Licht zu rücken. Wohl eben, weil der Kern des Problemes so offen daliegt, ist er bisher übersehen worden, denn schon das Vorhandensein einer determinierten Wasseransammlung im Plasma bietet die Beantwortung der Frage selbst. Nach den Gesetzen der Osmose und Ultrafiltration ergibt sich daraus mit unbedingter Konsequenz das diskontinuierliche Funktionieren der pulsierenden Vakuolen. Wir wollen die Hauptaufgabe derselben etwas näher ins Auge fassen. Zum Zustandekommen einer in vitalem Sinne zweckmäßigen Excretion müssen wir vor allem dem Plasma eine Elektivität zusprechen, die es ermöglicht, bestimmte Stoffe an bestimmten Stellen anzuhäufen. Diese Elektivität läßt sich am besten mit der Kolloidalstruktur des Plasmas erklären, da die auf diese Weise ineinandergeschachtelten osmotischen Systeme auf hindurchwandernde Stoffe siebend und sondernd wirken. Die Diffusion wird daher zu einem wichtigen Arbeitsmittel der plasmatischen Funktion. Damit ist aber durchaus noch nicht gesagt, daß Hyaloplasma und Enchylem (um uns der

gebräuchlichen Nomenklatur anzuschließen) stets dieselbe Konstitution aufweisen müssen, es wird auch hier innerhalb gegebener Grenzen ein Variieren nach den Gesetzen der funktionellen Anpassung stattfinden. Diese Veränderungen beziehen sich nun größtenteils auf die Diffusibilität und die Fähigkeit, gewisse Substanzen aufzuhalten, andere hingegen durchzulassen. Wir fassen alle diese Änderungen einer funktionellen Anpassung mit Hinblick auf die physikalisch-chemische Struktur des Plasmas als vitale Elektivität zusammen und wir können dieselbe als ein Hauptkriterium aller lebendigen Systeme auffassen. Die einzelnen Glieder der Entwicklungsreihe charakterisiert nun der verschiedene Grad der funktionellen Arbeitsteilung. Die ursprüngliche lebende Substanz müßten wir uns demnach omnipotent vorstellen. Dies ist aber ein Nonsens, da eben schon mit dem Entstehen derselben eine Anpassung an die Umgebung stattfindet, die sich in Form einer physiologischen Differenzierung kundgibt. Schon die einfachste Amöbe scheidet das Generative streng vom Somatischen und selbst das Somatische zerfällt wieder in Assimilations- und Dissimilationsbezirke. Die ciliaten Infusorien stehen nun in der Entwicklungsreihe der Protisten an oberster Stelle, weisen somit schon eine ganz enorm differenzierte Organisation auf. Daher wird es verständlich, daß uns der Funktionscharakter der Zellorgane in vieler Beziehung an den der höheren Metazoen gemahnt.

In folgendem soll nun die diskontinuierliche Excretion verschiedener Protistenformen mit deren Nephridialapparat in Zusammenhang gebracht werden und das Wesen der pulsierenden Vakuolen auf Grund spezifischer, funktioneller Anpassung entspringender Struktur, vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus behandelt werden.

Bevor wir jedoch näher auf diese Fragen eingehen, mögen aus oben angeführten Gründen die morphologischen Befunde verschiedener Forscher in natürlicher Reihenfolge besprochen werden.

Schon MÖBIUS betrachtet die kontraktile Vakuolen als unbeständige temporäre Bildungen, als Wasserbläschen im flüssigen Protoplasma, die von keinerlei membranartiger Hülle umgeben sind; diese Ansicht konnte nur in einer Zeit aufkommen, die in physikalisch-chemischer Beziehung noch sehr unbestimmte Vorstellungen besaß. Es wurden daher keinerlei prinzipielle Unterschiede zwischen den Nahrungs- und kontraktile Vakuolen angenommen, obwohl dazu im Widerspruche stand, daß ein wechselseitiges Zusammenfließen beider Bildungen nie beobachtet werden konnte. Die Lage der pulsierenden Vakuolen im Corticalplasma wurde aus ihrer Unbeeinflussbarkeit

durch Plasmaströmungen geschlossen. Sie liegen daher peripher, stets knapp unter der Pellicula. Die Berichte über die Vielzahl der Vakuolen bei manchen Formen (bis zu 100 und darüber) erscheinen höchst unglaubwürdig und beruhen wahrscheinlich auf einer Mystifikation. Die Variabilität der Vakuolenzahl ist bei manchen Ciliaten sicher vorhanden, ich selbst beobachtete sie bei *Paramaecium caudatum*, sie dürfte aber trotzdem zur Seltenheit gehören; Opalinen, besonders *Anoplophrya* zeigen mit wachsender Größe Vermehrung der kontraktilen Vakuolen.

Jedenfalls steht die Zahl, die Größe und die Frequenz der Vakuolen zur Intensität des intracellularen Stoffwechsels in direkter Proportion. Daraus können wir ersehen, wie lebhaft die Umsetzungen gerade bei den Ciliaten erfolgen; zu dieser frequenten Excretion trägt allerdings die zur Atmung notwendige große Wassermenge bei, da die Lösungskonzentration des darin enthaltenen Sauerstoffes verhältnismäßig gering ist.

Nun seien gleich die beiden Hauptarbeiten besprochen, die das Wesentliche des Excretionsapparates von *Paramaecium caudatum* EHRENB. in den Kreis ihrer Betrachtungen ziehen und in deren Sinne ich teilweise meine Untersuchungen fortsetzte.

Als erster versuchte KHAINSKY¹⁾ auf Grund einer neuen histologischen Methode den Nephridialapparat von *Paramaecium* auf seine tektonischen Feinheiten näher zu prüfen. Die Neuartigkeit seiner Untersuchungstechnik beruht in der Hauptsache in den Fixierungsmethoden, die er an dem genannten Untersuchungsobjekt zur Anwendung brachte. Zum Studium der Strukturverhältnisse fixierte er die Individuen in Brom + Bromwasser, dem er eine Behandlung mit AgNO₃ folgen ließ; um nun nicht die histologischen Feinheiten infolge unregelmäßig ausfallender AgBr-Niederschläge im Plasma zu vernichten, wurden die Versuchstiere vor der Fixierung 3–6 Stunden bei 30° C im Thermostaten gehalten. Nach dieser Behandlung bildet das AgBr im ganzen Zelleib einen äußerst fein dispersen Niederschlag, in den kontraktilen Vakuolen findet hingegen fast keine Ausscheidung statt. Die so behandelten Tiere wurden nun in feine Schnitte zerlegt.

Die Vorzüge der genannten Methode liegen hauptsächlich in der unveränderten Erhaltung der verschiedenen Pulsationsstadien; auch die Bruchfestigkeit erleichtert ein günstiges Mikrotomieren.

KHAINSKY findet nun die Vakuolen im Diastolenstadium in proximaldistaler Richtung abgeplattet; die Pelliculareinsenkung bei der

¹⁾ Arch. f. Protistenk. Bd. 21.

Systole konnte durch die vorhandene Schrägstellung der Trichocysten einwandfrei nachgewiesen werden. Auch die Papilla pulsatoria ist auf seinen Schnitten gut sichtbar. Mit zunehmender Erweiterung der Invaginatio pulsatoria wächst dieselbe in horizontaler und vertikaler Richtung und wenn die pulsatorische Einsenkung beinahe vorüber ist, bleibt die Papille erhalten. Sie bildet einen äußeren Vorsprung, der sich über die allgemeine Pellicularoberfläche erhebt.

Die Papilla pulsatoria besteht in der Hauptmasse aus der Pellicula, die an dieser Stelle unmittelbar die kontraktile Vakuole bedeckt. Das Austreten des Diastoleninhaltes nach außen kann nur bei einem bestimmten Grade der Spannung der pulsatorischen Papille erfolgen. Die kontraktile Vakuole von *Paramaecium* zählt KHAINSKY zum zweiten Typus der pulsierenden Vakuolen, nämlich zu denjenigen, die Zuführungskanäle besitzen; nach ihm laufen dieselben dicht unter dem Corticalplasma in radiärer Richtung von der eigentlichen Vakuole; ihre Zahl schwankt zwischen 8 und 10. Bei starker Vergrößerung zeigen diese Kanäle vakuoläre Struktur; ebenso ist während der Diastole die Vakuolenblase von sehr zahlreichen kleinen Nebenvakuolen umgeben. Eine besondere Struktur der umgebenden Plasmamassen konnte der genannte Verfasser nicht nachweisen.

Von ganz anderen Gesichtspunkten trat v. GELEI²⁾ an die Frage heran. Durch die Forschungsergebnisse des californischen Gelehrten REES³⁾ angeregt, versuchte er zunächst, durch rein theoretisch-entwicklungsgeschichtliche Erwägungen bezüglich der Excretionsvorrichtung bei den Protisten zu einem allgemein geltenden Resultate zu gelangen. Sein Gedankengang war etwa folgender. Die bei allen höheren Protozoen im Dienste der Lebenserscheinungen stehenden komplizierten Einrichtungen erlaubten, zwischen Protozoen- und Metazoenorganisation Vergleiche anzustellen. „Wir konnten diese sonst überall geltende Parallele bloß bezüglich des Exkretionsapparates nicht ziehen, obwohl dieses Organ schon bei den Amöben in Form der kontraktilen Vakuole als allererste somatische Differenzierung des Protozoenkörpers auftritt. Gerade wegen dieses frühen Auftretens des genannten Organes wäre es zu erwarten, daß im Laufe der phylogenetischen Entfaltung eben dieses Gebilde die höchste Differenzierung erreicht. Wir wußten dagegen bei den Ciliaten bis jetzt nur soviel, daß an die kontraktile Vakuole sich hier Radialkanäle anschließen. Die Bedeutung dieser Bildung ist aber immer

²⁾ Biol. Zentralbl. Bd. 45 1925.

³⁾ Univ. Californ. Publ. Zool. Bd. 20 (14).

durch die Annahme der Autoren abgeschwächt worden, die ihnen morphologisch-anatomisch Bedeutung absprach und sie bloß als nicht vorgebildete Organe, das heißt als temporäre Bildungen gelten ließ.

v. GELEI gibt nun in seiner Arbeit einen vorläufigen Bericht über das Verfahren, das ihn praktisch zur Bestätigung des Theoretischen und zugleich Neuen führte. Nach Osmiumfixierung kam zuerst Alaun-Kaliumbichromat und nachher Ammon. molybdanat-Beize mit S.-Fuchsin-Toluidin und S.-Fuchsin-Lichtgrün Doppelfärbung zur Anwendung. 2- μ Schnitte führten ihn dann zu folgenden Resultaten: Das Excretionsorgan von *Paramaecium* besteht aus drei Hauptpartien, dem Nephridialporus mit Ausführkanal (Urethra) und Verschlußklappe, der Blase und den Radialkanälchen, die ebenfalls drei Teile, den terminalen und eigentlichen Nephridialkanal, die Ampulle (Bildungsvakuole der Autoren), und den Einspritzkanal erkennen lassen. Der Nephridialporus bzw. die zwei liegen zwischen denselben Längsfeldern zwei oder drei parallellaufender Cuticulinien und jeder einzelne Porus ist von einem dicken cuticularen Ring begrenzt. Über die Verschlußklappe weiß der Verfasser nur so viel zu sagen, daß sie ein dünnes protoplasmatisches Gebilde ist; ob sie zerreißt oder aufklappt, konnte er nicht feststellen. Die Vakuole selbst ist von einer feinen Membran umgeben, die selbst in entleertem Zustande unter der Pellicula nachweisbar ist, das umgebende Plasma besitzt keine besondere Differenzierung. Die Haut der Vakuole setzt sich in die der Radialkanäle fort, wird hier etwas dicker, um schließlich in das sog. Nephridialplasma überzugehen. Dieses durch seine färberischen und besonderen Struktureigenschaften hervorragende Plasma umhüllt den terminalen Teil der exkretorischen, spitz ausgezogenen Kanäle, so daß diese das Aussehen von Lampenbürsten erhalten. Das Nephridialplasma besitzt ausgesprochen radiäre Struktur, die ihm ein moosartiges Aussehen verleiht. Der Verfasser vergleicht dieses Plasma mit den ähnlich gearteten Teilen (Stäbchenepithel) der höheren Tiere. Ebenso charakterisiert er die Rolle der anderen Abschnitte. Die distale Hauptpartie der Radialkanälchen entspricht den tubuli contorti höherer Metazoen; ihr Kanallumen ist nur wenig erweiterungsfähig, woraus sich die Weiterleitung des Excretionswassers in die Ampulle ergibt. Diese entspricht den Nierenkelchen, wo ebenfalls die Exkretionsflüssigkeit gesammelt wird, um durch den Einspritzkanal (Ureter) in die Blase befördert zu werden. Der Verfasser berührt die Frage der Elektion von Vorblase und Einspritzkanal im Ver-

gleich mit den HENLE-Schleifen höherer Tiere. Die Sammelblase, also die eigentliche Vakuole besitzt im Gegensatz zur Harnblase eine nicht kontraktile Wandung.

In den physiologischen Betrachtungen kommt der Verfasser nicht über die Frage der diskontinuierlichen Excretion hinaus, betont nur, daß der osmotisch arbeitende Apparat im Interesse der vitalen Prozesse pulsierend arbeitet.

Am Schluß seiner Arbeit läßt er sich zu etwas zu weitgehenden Folgerungen hinreißen, die hier jedoch, da sie nicht zur Sache gehören, weggelassen werden sollen. Nur auf den schon berührten Vergleich mit den exogen arbeitenden Nephridien höherer Metazoen sei nochmals hingewiesen, da der Excretionsapparat von *Paramaecium* tatsächlich nicht mit den endogen (Flimmerepithel) arbeitenden Protonephridien verglichen werden kann.

Wenden wir uns nun am Schluß der Frage und Problemstellung vorliegender Arbeit zu. Es ist keineswegs meine Absicht gewesen, die Befunde der angeführten Forscher nachprüfen zu wollen, da ich die folgenden Ergebnisse schon vor geraumer Zeit in Form von Notizen niederlegte. Nichtsdestoweniger schließe ich mich gern den scharfsinnigen und geistvollen Diagnosen der erwähnten Autoren an und hoffe, nur im Suchen des rechten Weges temperierend und ausgleichend gewirkt zu haben.

Als Hauptfrage:

Warum erfolgt die Excretion durch die pulsierenden Vakuolen periodisch?

Als Anschlußfrage:

Welche Eigenschaften besitzen die an der Excretion beteiligten Membranen?

Als Nebenfragen:

Ist die Vakuolenmembran eine ständige oder temporäre Bildung?

Wodurch wird der Excretionsporus in der Systolenperiode verschlossen?

I. Anatomie.

Bevor wir uns dem Thema zuwenden, möge einiges über Material gesagt sein. Als Repräsentanten des ersten Vakuolentypus⁴⁾ wurde

⁴⁾ Unter dem ersten Typus versteht man den ohne, unter dem zweiten den mit Zuführungskanälen.

eine Form der Familie *Peritromina*, *Gastrostyla* ENGELM. gewählt, da sie durch ihr massenhaftes Auftreten in Heuaufgüssen gut zur Untersuchung geeignet war. Ihre Kulturempfindlichkeit ist gering, so daß selbst bei wochenlanger Züchtung in derselben Infusion keine Degenerationserscheinungen bemerkt werden konnten. Zu dieser Eigenschaft kommt noch der Mangel einer ausgebildeten Cuticular- und Corticalplamaschicht, große Resistenz gegen heterogene Fixierungsagentien und bei geeigneter Behandlung auch eine gewisse Bruchfestigkeit, die beim Mikrotomieren wertvoll ist. Als Vertreter des zweiten Vakuolentypus kam *Paramaecium caudatum* EHRENB., das Kaninchen der Protozoophysiologie in Anwendung. Die zur Untersuchung zweckdienlichen Eigenschaften dieser großen Form sind so allgemein bekannt, daß es mir erspart bleibt, näher auf dieselben einzugehen. Alle Versuchskulturen wurden, da es sich ja um keine physiologischen Feststellungen handelte, in gewöhnlichen Heuaufgüssen gehalten, die eine für die Ernährung der Ciliaten entsprechend zusammengesetzte Bakterienflora entwickeln. Um eine ständige gute Durchlüftung der Kulturen zu bewerkstelligen, wurden diese in flachen Glasschalen gehalten. Die Entnahme erfolgte unter Berücksichtigung der negativen Geotaxis der Individuen; erschien zum Mikrotomieren eine große Menge Tiere auf ein kleines Volumen Flüssigkeit erwünscht, so wurden die geotaktisch angereicherten Infusionen noch zentrifugiert.

Die Lebendbeobachtung erfolgte meist unter dem Deckglase, um stärkere Vergrößerungen verwenden zu können. Da die Tiere infolge ihrer heftigen Bewegungen oft schwer zu untersuchen waren, kam einerseits der Deckglasdruck, andererseits die leider sehr unberechenbare Thigmotaxis zuhilfe.

Zur Vitalfärbung der azidophilen Granula der Nahrungsvakuolen bei *Paramaecium* wurde Neutralrot in den gebräuchlichen Verdünnungen (1:10 000, 1:100 000) herangezogen; Methylenblau im selben Verdünnungsgrad eignete sich oft zur Darstellung allerlei chromophorer Bestandteile im Ento- und Corticalplasma gut, doch fand ich Gemische von gleichen Teilen Neutralrot, Neutralviolett, Methylenblau und Toluidinblau in den angegebenen Verdünnungen empfehlenswerter, da die spezifischen Merkmale der Plasmakörper durch die elektive Farbstoffspeicherung besser hervortreten. Die Wandungen der pulsierenden Vakuolen und die der Zuführungskanäle bei *Paramaecium* konnten auf keine Weise in vivo färberisch dargestellt werden, wohl aber gelang die

submortale Tinktion gewisser Körperchen⁵⁾ in den Wandungen und der membranogenen Zone der pulsierenden Vakuolen.

Als Fixierungsagentien kam je nach der Bestimmung des Präparates Brom, HgCl_2 oder $\text{KCy}-\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ -Gemische⁶⁾ in Anwendung.

Mikrotomiert wurden hauptsächlich solche Objekte, die mit Brom oder HgCl_2 vorbehandelt worden waren. Die Individuen wurden in sämtlichen Flüssigkeiten zentrifugiert, über Xylol in Paraffin eingebettet, um schließlich in $1,5-2,0\ \mu$ starke Schnitte zerlegt zu werden.

Die Schnittpräparate wurden fast ausschließlich mit Methylenblau-Ammoniakgemischen⁷⁾ gefärbt, und zwar mit einem Gemische der rot- und blaustichigen Variante⁸⁾. Die bei alkalischer Aufbewahrung von Methylenblaulösungen auftretende Polychromasie ging teilweise in metachromatische Effekte über, die besonders zur Färbung des Nephridial- und Membranplasmas geeignet erschienen. Totalpräparate färbte ich, da bei diesen auf eine gewisse Durchsichtigkeit der Pellicula geachtet werden mußte, mit Fuchsin-Lichtgrüngemischen, denen geringe Mengen Äthyläther zugesetzt war, um die lipoiden und lipoidverwandten Zellerivate besser hervorzuheben.

Die von KHAINSKY nach der Bromfixierung angewandte AgNO_3 -Behandlung ließ ich aus Gründen der histologischen Konservierung fort. Die Individuen wurden nur sorgfältiger in den verschiedenen Alkoholstufen gewaschen, um eine möglichst gleichmäßige Färbbarkeit zu erhalten.

Vorerst wollen wir uns über die in histologischer Hinsicht grundlegenden Unterschiede von Membranen unterrichten, die einerseits Nahrungs- und Excretkörper, andererseits Wasseransammlungen im flüssigen und gelatinierten Protoplasma (Corticalplasma) umhüllen.

Es ist eine Tatsache, daß dort, wo flüssiges Entoplasma mit dem Wasser in Berührung kommt, infolge der kolloidalen Beschaffenheit des ersteren, Oberflächenschichten gebildet werden, die vom Charakter der chemischen Konstitution der verschiedenen Phasen abhängen. Dies ist zwar schon lange bekannt, doch noch

⁵⁾ HOWLAND, R. B., Experiments on the contractile vacuole of *Amoeba verucosa* and *Paramaecium caudatum*. J. Exper. Zool. Bd. 40 H. 2 1924.

⁶⁾ FORTNER, H., Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 42 1925.

⁷⁾ Ibid. Bd. 42 1925.

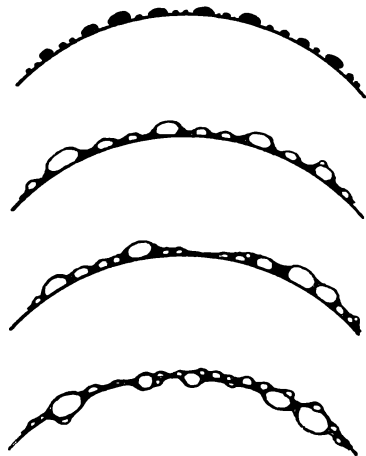
⁸⁾ WALSEM, ibid. Bd. 43.

nicht in seiner vollen Bedeutung für die Erscheinungen der Ernährung, besonders die der Protisten, gewürdigt worden. Die üblichen Vorstellungen von der Nahrungsaufnahme der Ciliaten laufen etwa auf Folgendes hinaus. Die durch die Peristombewimperung zusammengetriebenen Nahrungskörper werden mit Hilfe der undulierenden Membranellen im Cytopharynx gegen das am Ende desselben befindliche „nackte“ Entoplasma wie in einen Sack hineingestrudelt. Beim Auftreffen auf dessen Oberflächenschicht buchtet es sich infolge von Berührungsreizen aus, um schließlich die sich ansammelnden Partikelchen durch Abschnürung in das Entoplasma zu führen. Diesen Vorgang besser verfolgen zu können, verfiel schon PROWAZEK⁹⁾ darauf, die Untersuchungstiere vital zu färben. Neutralrot war der geeignete Farbstoff. Bei diesen Forschungen konnten nun gewisse Granulationen nachgewiesen werden, die nach NIERENSTEIN¹⁰⁾ für das Wesen der Verdauung von Bedeutung sind und als acidophile Granula bezeichnet wurden. In Taf. 11, Fig. 1 ist das Ende des Cytopharynx eines *Paramaeciums* mit Neutralrot gefärbt dargestellt. Wir sehen das ganze umgebende Protoplasma mit feinsten roten Pünktchen erfüllt, die sich an der Oberfläche des Entoplasmasackes zu erheblich größeren Granulis verdichten. Diese besitzen nun die Fähigkeit der Farbstoffspeicherung und sind ihrem chemischen Verhalten nach saure Zellerivate. Auf Taf. 11, Fig. 2, 3 und 4 sind nun verschiedene Stadien der Loslösung vom Cytopharynx abgebildet. Wir sehen die auf der Vakuolenoberfläche sich ansetzenden, winzigen roten Körperchen allmählich zu großen, intensiv rotgefärbten Granulis zusammentreten; durch die ständige Zufuhr dieser kleinen Körnchen wird der Granulabelag oft so dicht, wie es auf Taf. 11, Fig. 4 zeigt. Diese Anreicherung kommt meiner Ansicht nach folgendermaßen zustande. Die, durch Adsorptionskräfte an der Grenzfläche von Schlundwasser und Entoplasma entstandene Haptogenmembran übt auf die kleinen, überall im Protoplasma vorhandenen Mikrosomen (in rein morphologischem Sinne) eine Attraktionskraft aus, derzufolge sie sich in der Grenzmembran anreichern. Die Zusammenballung zu größeren Aggregaten vollzieht sich nun unter dem direkten Einflusse der Oberflächenspannung. Wie aus Textfig. 1 hervorgeht, werden die in der Membran liegenden Körnchen ihrer differenten Größe zufolge gegeneinander getrieben; und zwar attrahieren die größeren die kleineren Körner; je näher

⁹⁾ Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. Bd. 21 1901.

¹⁰⁾ Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1905.

sich dieselben beieinander befinden, desto intensiver wirkt die Anziehung. Sobald sie sich direkt berühren, verschmelzen sie zu den erwähnten Granulis. Nun beginnt auch der Vereinigungsprozeß mit der Membran selbst. Es ist dies der Moment, in welchem die Fermentkörper in das Innere der schon angesäuerten Nahrungsvakuole dringen. Wenn wir nun die Beschaffenheit der Nahrungsvakuolenmembran zusammenfassend charakterisieren, kommen wir zu dem Ergebnisse, daß zwischen den Fermentkörpern und der Grenzschicht Wasser-Entoplasma gewisse Beziehungen bestehen müssen, die bei Nichtvereinigung eine derartig vollkommene Durchdringung beider Komponenten ermöglichen. Auf Taf. 11, Fig. 5, 6 und 7 sind mit Methylenblau-Ammoniak gefärbte Schnitte von Nahrungsvakuolen in aufeinanderfolgenden Stadien dargestellt; zur besseren Übersicht ist die Abbildung etwas schematisiert. Weiter unten wollen wir dann die in Frage kommenden Grenzschichthypothesen in zellphysikalischer Hinsicht näher betrachten.



Textfig. 1.

Nun haben wir die nötigen Anhaltspunkte bezüglich der Nahrungsvakuolenmembran beisammen, um mit denjenigen der Kontraktionsvakuolen Vergleiche anstellen zu können, die uns in den Stand setzen, theoretisch die in Frage kommenden Oberflächenkonstitutionen näher zu beleuchten.

Der erste Vakuolentypus sei der entwicklungsmechanischen Momente wegen vorausgenommen. Als Vertreter desselben wurde, wie schon bemerkt, *Gastrostyla* ENGELM. untersucht.

Auf Taf. 11, Fig. 8 sehen wir ein Habitusbild der Vakuole dieser Form im Diastolenstadium. Die die Vakuole umschließende, in dunkelblauvioletten Farbtönen erscheinende Zone ist unschwer als das GÖLLER'sche Nephridialplasma zu erkennen. Die Diastolenblase selbst ist hier Reservoir und Wasserzuführungsmechanismus gleichzeitig. Durch einen in der Pellicula deutlich sichtbaren dunkelbegrenzten Ring, dem Excretionsporus erfolgt bei genügender Spannung der Verschlußmembran die Systole. Es ist nun interessant festzustellen, wodurch der Verschluß des Porus stattfindet; bei sorg-

fältiger Lebendbeobachtung können wir wahrnehmen, wie bei der Entleerung der Diastolenblase das umschließende Nephridialplasma konzentrisch zusammenläuft. Die Bildung der Primäranlage der folgenden Vakuole findet in beträchtlichem Abstand von der Exkretionsstelle statt (der Abstand beträgt etwa einen halben Diastolendurchmesser. Hierdurch wird es mehr als wahrscheinlich, daß die, die Vakuole direkt umschließende Membran eine temporäre Bildung ist, die nach erfüllter Aufgabe den Excretionsporus verschließt. Da hierzu natürlich nur ein verhältnismäßig kleiner Teil benötigt wird, wird der Überschuß vom umgebenden Plasma resorbiert.

Wir müssen uns also im Inneren der zusammengeschobenen Nephridialplasmamasse ein membranogenes Zentrum denken, das bei genügend großer Wasserspeicherung in demselben in Aktion tritt. Theoretisch ist dies gar nicht so unvorstellbar, wie es auf den ersten Augenschein hin aussieht. Wir müssen uns nur vergegenwärtigen, was unter einer Wasseransammlung im Plasma zu verstehen ist; physikalisch-chemisch genommen ist dieselbe nichts anderes, als ein grob disperses Kolloidsystem, in dem das Dispersoid, hier das Excretionswasser, in überwiegender Menge vorhanden ist. Durch dieses Mißverhältnis von Dispersoid und Dispersionsmittel wird die Oberflächenspannung so beeinflusst,

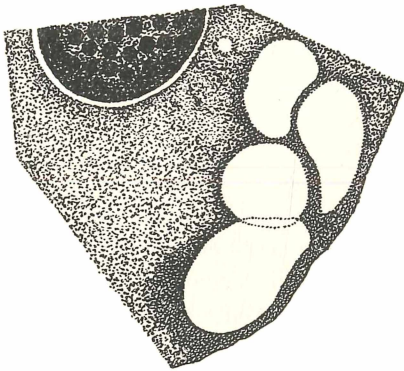


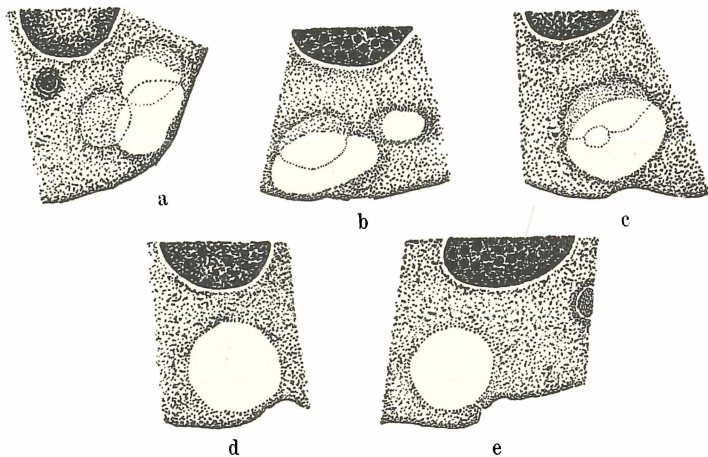
Fig. 2. Vergr. ca. 1200 $\times$.

daß ein Ineinanderplatzen der durch Lamellen der anderen Phase getrennten Wasserräume stattfindet und somit ein Hohlraum entsteht, an dessen Grenze zum umgebenden Plasma sich die Emulsionswaben in Form eines Alveolarsaumes anlagern. Nun ist die Primäranlage zur Bildung einer, wie wir später sehen werden, nur teilweise impermeablen Grenzmembran gegeben; denn eine Wasservakuole kann nur dann

bestehen, wenn sie entweder vom Nephridialplasma oder von einer impermeablen Membran umschlossen wird.

Wie aus Textfig. 2 zu ersehen ist, sind die Verhältnisse oft etwas komplizierter, als beschrieben wurde. Prinzipiell besteht aber doch keine Unterschiedlichkeit, da sich die Mehrzahl der wasserführenden

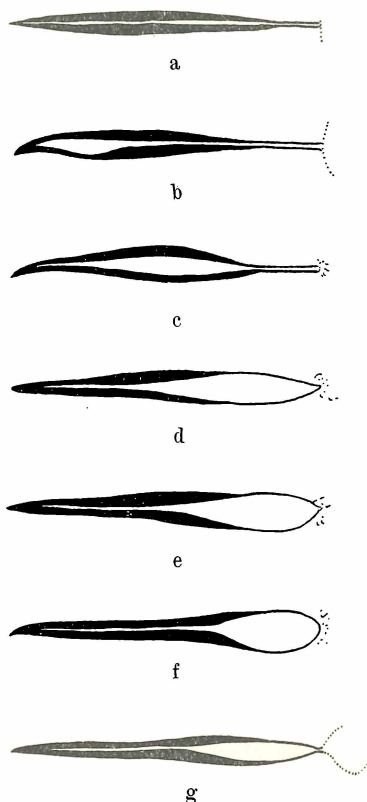
Hohlräume zu einem einzigen vereint. Übrigens ist das dargestellte Bild durchaus nicht die Norm, meist ist nur eine Vakuole mit blindsackartigen Ausbuchtungen vorhanden, wie Textfig. 3 in fünf aufeinanderfolgenden Stadien zeigt; *e* ist im Momente der Excretion, wo der Porus in vivo oft gut sichtbar ist. Das physikalisch-chemische Zustandekommen dieser Erscheinung ist im II. Kapitel eingehend behandelt. Nachdem wir an diesem primitiven Typus schon alle histologisch wichtigen Merkmale des Excretionsapparates kennen gelernt haben, gehen wir zu der physiologisch höher entwickelten Form, dem Nephridialapparate von *Paramaecium* über. Es ist überflüssig, eine reihenfolgerichtige Kontraktionsbeschreibung abzugeben, da dies ohnehin schon in der Einleitung geschehen ist.



Textfig. 3. Vergr. ca. 800 $\times$.

Mit den sog. Bildungsvakuolen werden wir uns zunächst zu beschäftigen haben, da sich hier der zur Bildung der Vakuole wichtigste Vorgang abspielt. In morphologischer Hinsicht stellen Zuführungskanäle etwa 10—30 μ lange, spitz ausgezogene, im entleerten Zustand unter dem Corticalplasma kaum sichtbare, spaltenähnliche Bildungen dar, deren Ausschnitt je nach dem Grade der Dehnung, die sie erleiden, rund bis schlitzförmig sein kann. Auf Taf. 11 Fig. 9 sehen wir auf beiden Seiten der Diastolenblase je einen sehr schräg von der Schnittebene getroffenen Kanal. Die nicht ganz regelmäßige Beschaffenheit seiner Wandungen rührt von der Behandlung mit den verschiedenen Agenzien her und hat keine besondere Bedeutung. Hingegen fällt uns die, bei den nach der Methylenblau-Ammoniakmethode behandelten Schnitten, intensiv

dunkelblauviolette Umsäumung des Kanallumens auf. Es ist zweifellos das GELEI'sche Nephridialplasma, da die Diastolenblase diese Bildungen nicht erkennen läßt. Es verläuft ohne allzuschärfe Grenzlinie ins umgebende Plasma und reicht, wie Taf. 11 Fig. 10 zeigt, nicht bis zum zentralen Teil der Nephridialkanäle. Wie eine mantelartige Hülle umgibt es den mittleren und terminalen Teil derselben, erreicht keine besondere Mächtigkeit und

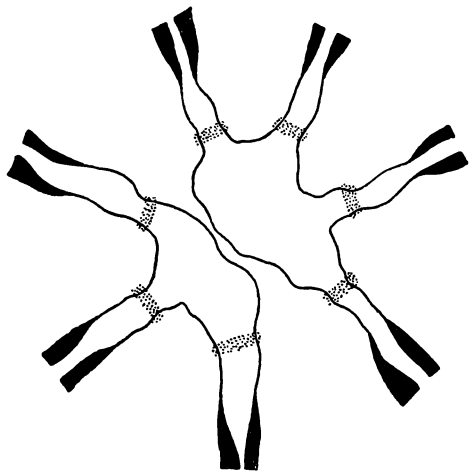


Textfig. 4.

nicht mit unbedingter Sicherheit nachweisbar. Erst bei der Tätigkeit erkennt man, daß es sich hier um besondere Verhältnisse handelt. Textfig. 4 zeigt uns die fortlaufenden Veränderungen eines solchen Zuführungskanals in schematischer Darstellung. *a* führt ihn uns knapp vor dem Maximum der Diastole vor Augen; er ist völlig entleert. Kurze Zeit vor der Systole sehen wir ihn in *b* terminal anschwellen. Nun setzt sich die peristaltische Welle fort, bis das gesamte Excretionswasser in die Ampulle befördert ist.

steht mit dem Corticalplasma in keinem nachweisbaren Zusammenhang; die Dehnbarkeit des mittleren und terminalen Teiles ist gegenüber dem zentralen, der Ampulle, gering, doch findet beim Wasserdurchtritt immerhin eine Dehnung auf das 4–6fache ihrer ursprünglichen Weite statt, wohingegen die Ampulle oft auf das 30fache ihres, im entleerten Zustand angenommenen Volumens anschwillt. Die von v. GELEI auf Grund seiner Färbemethoden (siehe Einleitung) festgestellte Radiärstruktur des Nephridialplasmas konnte mittels der Methylenblau-Ammoniakfärbung nicht nachgewiesen werden; dies ist wahrscheinlich durch die, in diesem Falle von der starken Alkalität des Farbstoffes herrührende Quellung bedingt. Nun betrachten wir den Teil, den der eben genannte Forscher als Einspritzkanal oder Ureter bezeichnet. Histologisch fällt er in keiner Weise auf und eine Membranverdickung ist

b ist auch das Stadium, in dem der zentrale Teil von der Diastolenblase abreißt. Wenn nun die Spannung in der Ampulle einen gewissen Grad erreicht hat, wird die Hemmungszone durchbrochen, wobei sie sich etwa auf ein Drittel des Vorblasenvolumens ausdehnt; dieser Vorgang spielt sich mit so ungeheurer Schnelligkeit ab, daß er sehr schwer zu beobachten ist; um ihn nun doch der Untersuchung zugänglich zu machen, wurden Morphinlösungen in großer Verdünnung zugesetzt (1 : 1000 und mehr). Nun ließ sich folgendes feststellen. Die in ungefärbtem Zustande nicht wahrnehmbare Tröpfchenansammlung, die die bis zur Höchstspannung angeschwollene Ampulle (Textfig. 4 *c-f*) kallottenartig umhüllt, dehnt sich im Momente der Durchbrechung der Hemmungszone rasch aus, um die aus den Enden ausgetretene Wasserblase als Membran zu umgeben. Bei der gegenseitigen Berührung der von 7—10 Seiten vorschießenden membranogenen Säckchen vereinigen sich dieselben augenblicklich zu einer einzigen Vakuole, der hiermit neugebildeten Diastole (Fig. 5). Nachdem der Inhalt sämtlicher Ampullen in dieselbe entleert ist, reißt sich die Hemmungszone von derselben ab und der Vorgang beginnt von neuem. Nur noch einige Worte über die membranogenen Granula. HOWLAND⁵⁾ konnte feststellen, daß sich die Wandungen der kontraktilen Vakuole von Paramäcien aus Tröpfchen



Textfig. 5.

konstituieren, die durch Verflüssigung kleiner Granulae entstehen. Diese Granulae scheinen nun an den Kalotten der Ampulle besonders dicht aufzutreten, wodurch die Annahme einer membranogenen Zone gerechtfertigt erscheint. In Taf. 11 Fig. 11 ist die submortale Färbung derselben mit Alizarinblau vorgenommen; wir sehen deutlich die blaugrün schimmernde Anhäufung von kleinen, tropfenähnlichen Körperchen. Nun können wir zu den Membranen der Nahrungsvakuolen eine Parallele ziehen. Während es sich bei diesen um zwei ganz gesonderte Bildungen, nämlich den Alveolar-

saum und die acidophile Granula handelt, die sich infolge von Oberflächenkräften auf demselben anlagert, um dann durch die Oberflächenspannung durch denselben hindurchzuwandern, können wir im Falle der pulsierenden Vakuolenmembran eine gewisse Einheitlichkeit der Bildung annehmen, die darin besteht, daß zwischen den Tröpfchen und Phasenlamellen der Grenzalveolarschichte gewisse, charakteristische Verwandtschaftsbeziehungen bestehen, die ein Verschmelzen derselben gestatten. In Textfig. 6 ist der Ideal-



Textfig. 6.

schnitt durch die Wandung der pulsierenden Vakuole *a* und die Membran der Nahrungsvakuole *b* kurz nach deren Abschnürung vom Cytopharynx gezogen. Wir können einerseits die Kompaktheit, andererseits die Zweiphasigkeit des Aufbaues konstatieren. Wenn wir nun nach der Beschaffenheit der membranbildenden Substanzen fragen, gelangen wir auf hypothetisches Gebiet. Die „Lipoidhypothese“ OVERTON'S¹¹⁾ betrachtet die Lecithine und Cholesterine als hauptsächlich am Membranaufbau beteiligte Substanzen, während RUHLAND, TRAUBE und KLEBS (ebenda) eiweißähnliche Stoffe und Kohlehydrate annimmt. Für die hier betrachteten Grenzschichten möchte ich mich hier der ersten (OVERTON'S) Annahme zuneigen, doch wage ich nicht apodiktisch über deren Natur zu urteilen. Hier öffnet sich eben noch ein gewaltiges Forschungsgebiet, das uns bei geeigneter Beleuchtung noch viele tiefe und weite Blicke in den Kosmos der vitalen Vorgänge eröffnen wird.

Das weitere Schicksal der Diastole ist in wenigen Worten dargestellt; sobald sie zu genügender Größe angewachsen ist, vereinigt sich ihre Membran mit dem, den Excretionsporus verschließenden Rudiment der vorangegangenen Diastolenmembran und bildet auf diese Weise die Papilla pulsatoria (Taf. 11 Fig. 9 u. 10). In Fig. 10 ist das Überbleibsel der teilweise zusammengepreßten Diastolenhaut deutlich zu sehen.

Nun möge noch eine kurze Übersicht der hauptsächlichsten Merkmale beider besprochenen Vakuolentypen gegeben sein, bevor wir uns dem physiologischen Teil der Probleme zuwenden.

¹¹⁾ A. MEYER, Physiologische und morphologische Analyse der Zelle. Jena 1922.

Die Unterschiedlichkeit beider, prinzipiell gleichgearteten Nephridien, besteht im Grade der speziellen Differenzierung und daher Arbeitsteilung. Während beim ersten Typus die Vakuolenmembran direkt vom Nephridialplasma umhüllt ist und somit permeabel für die Excretionsstoffe sein muß, sind beim zweiten Typus für Sonderung und Speicherung des letzteren besondere, getrennt funktionierende Vorrichtungen vorhanden. Aus diesem Grunde dürfen die Membranen des ersten niemals mit denen des zweiten Typus verwechselt werden, da es sich einerseits um elektive Ultrafiltrationsschichten, andererseits um bloße Determinierungsflächen handelt.

Ich hoffe hiermit die charakteristischen Merkmale bezüglich der Morphologie der Ciliatennephridien in hinlänglicher Weise hervorgehoben zu haben, um nun an eine Betrachtung der physiologischen Seite des Problems mit Erfolg herantreten zu können.

II. Excretionsmechanik.

Nachdem wir uns die morphologischen und histologischen Eigenschaften des Excretionsapparates zu eigen gemacht haben, wollen wir denselben nun von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten aus betrachten und vom Gestaltlichen zum Funktionellen eine Brücke schlagen.

Die Aufgabe des vorliegenden Nephridialapparates besteht in erster Linie in der Fortschaffung des durch Diffusion durch die gesamte freie Pellicularoberfläche eingedrungenen Wassers, welches den gelösten Atemsauerstoff in den Protoplast gelangen läßt. Nach übereinstimmender Angabe vieler Forscher dürfte derselbe schon in und knapp unterhalb des Corticalplasmas veratmet werden. Auf welche Weise dies geschieht, können wir uns folgendermaßen vorstellen. Nach den Forschungen von OTTO WARBURG¹²⁾ erfolgt die Atmung durch die Wirkung zweier Komponenten: 1. der unspezifischen Oberflächenkräfte, die ihr Zustandekommen gewissen Plasmakolloiden zu verdanken haben, an deren Oberfläche der O₂ dank der physikalisch-chemischen Eigenschaften dieser Körper verdichtet wird, und 2. den spezifischen, aktiv (in chemischem Sinne wirkenden Katalysatoren, deren O₂ übertragenden Bestandteil der genannte Gelehrte im Eisen fand, das in ungeheuer kleinen

¹²⁾ Über Eisen, den Sauerstoff übertragenden Bestandteil des Atmungsfermentes. Ber. d. deutsch. chem. Ges. Jahrg. 58 1925.

Quanten zur Wirksamkeit gelangt; niemals reagiert molekularer Sauerstoff ohne Eisen im lebendigen Organismus.

Ist nun das Diffusionswasser auf diese Weise seines Sauerstoffgehaltes beraubt, wird ein notwendiger Teil an das Entoplasma abgegeben, während das Übrige in und knapp unterhalb des Corticalplasmas infolge der hier vorhandenen Anlagerung hydrophiler Kolloide festgehalten wird. Durch das ständig nachdiffundierende Wasser steigt nun auch der Innendruck des Protoplasten fortwährend. Um nun eine Excretion desselben zu ermöglichen, müssen Vorrichtungen vorhanden sein, die es auf dem Wege der Ultrafiltration von der Interfilarflüssigkeit der Zelle sondern. Um Irrtümer zu vermeiden, sei bemerkt, daß hier unter Interfilarflüssigkeit wäßrige Lösungsphasen im Plasma, die Salze, Zucker, Eiweiße und andere Stoffe enthalten, verstanden werden. Zum geringsten Teil ¹³⁾ hat die Vakuole das mit der Nahrung eingestrudelte Wasser zu entleeren, das also nur auf dem Wege der Cyklose durch das Entoplasma zu derselben gelangen kann. Diese Tatsache rechtfertigt um so mehr die Annahme einer notwendigen Ultrafiltration, da hier von keiner, durch die vielleicht reversiblen Kolloide des Corticalplasmas bedingten Wasserscheidung gesprochen werden kann. Wir müssen demnach die Elektivität des vorliegenden Nephridialorganes in diejenigen Partien verlegen, denen wir morphologisch, histologisch und physiologisch die Aufgabe der Ultrafiltration zuschreiben. Bevor wir auf die Frage der diskontinuierlichen Exkretion eingehen, wollen wir die in Betracht kommenden Membranen näher ins Auge fassen. Über deren färberisches Verhalten wurde bereits berichtet, so daß wir jetzt die physikalisch-chemischen Eigenschaften im Anschluß an das Vorangegangene zu betrachten haben.

Wie ich schon in einer meiner früheren Arbeiten ¹⁴⁾ erwähnt habe, ändern sich die Grenzmembranen der Vakuolen flüssigen Inhaltes bei Einwirkung heterotoner Lösungen. In normalem Zustande besitzen alle von den pulsierenden Vakuolen und deren Zuführungskanälen gebildeten Grenzmembranen die Fähigkeit, bei bloßer gegenseitiger Berührung ineinander überzugehen, zu verschmelzen. Sobald jedoch die osmotischen Druckverhältnisse in irgendwelcher Beziehung geändert werden, geht diese, für den Excretionsmechanismus so außerordentlich wichtige Eigenschaft verloren,

¹³⁾ v. GELEI fand, daß ein Zehntel des durch die Vakuolen ausgeschiedenen Wassers vom Peristom stammt.

¹⁴⁾ Biol. Zentralbl. Bd. 45 1925.

und das geordnete Zusammenströmen bzw. Verschmelzen der in der membranogenen Zone gebildeten Nephridialsäckchen kann nicht mehr stattfinden, daher erweckt ein derartig gestörter Apparat den Eindruck aneinander vorübergleitender Tröpfchen unreinen Quecksilbers. Dieses Verhalten membranumschlossener Wasseransammlungen im Protoplasma gestattet uns Rückschlüsse bezüglich der Permeabilitätsfaktoren der Membranen zu ziehen und damit kommen wir der Frage der Diskontinuität der Excretionsvorgänge nicht nur näher, sondern können die logischen Konsequenzen zu ihrer vollständigen Klärung ziehen.

Die alle freien Wasseransammlungen im Protoplasten umschließenden Membranen müssen notwendig die Eigenschaft der völligen Impermeabilität für Wasser und demnach natürlich auch für alle wäßrigen Lösungen besitzen. Denn sonst würden die auf irgendeine Weise zustande gekommenen Wasserabsonderungen von den übrigen löslichen Bestandteilen des Protoplasmas sofort infolge von osmotischen Gesetzen verschwinden, die besagen, daß die verdünntere Lösung durch eine semipermeable Wand hindurch zur konzentrierteren Lösung wandert. Aus dem Vorhandensein einer Vakuole überhaupt geht also zwingend deren Grenzmembranbeschaffenheit hervor; denn daß der Vakuoleninhalt aus so konzentrierten Lösungen, die ein derartiges osmotisches Gefälle nicht aufkommen ließen, bestünde, ist unmöglich, da das Protoplasma auf diese Weise in kürzester Zeit aller wasserlöslicher Stoffe beraubt sein würde. Aus diesen Gründen ist, da der Protoplast stets das System der konzentrierteren Lösung darstellt, unter normalen Druckverhältnissen nur eine allgemeine Diffusionsrichtung möglich: nämlich die von außen nach innen! Die Excretion kann also zum Schutze der vitalen Turgeszenz nicht auf osmotischem Wege erfolgen.

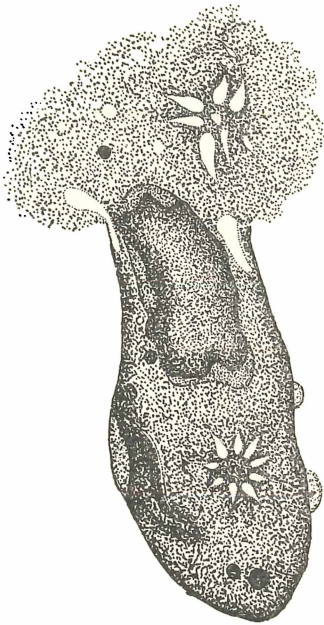
Wenn das auf osmotischem Wege in den Zellkörper eingedrungene Wasser kontinuierlich entleert werden würde, müßte in der Pellicula eine Stelle vorhanden sein, deren Membraneigenschaften denen der übrigen Außenhülle entgegengesetzt geartet ist. Dies ist natürlich aus physikalisch-chemischen Gründen nicht möglich, da die Diffusionsrichtung in den Protoplast eben durch höhere Konzentration der Interfilarflüssigkeit (in angeführtem Sinne zu verstehen) bedingt ist.

Um nun doch eine Excretion zu ermöglichen, wird das im Protoplast sich ansammelnde Wasser solange gestaut, bis es imstande ist, den von außen wirkenden Druck zu überwinden. Dann erfolgt

die Sprengung der Papilla pulsatoria. Um den Druck der gesamten Plasmamasse ausnützen zu können, umgibt sich die Vakuole mit einer impermeablen Membran, auf deren freier Oberfläche dann sich die rein mechanischen Druckkräfte auswirken.

Nun ist auch leicht zu verstehen, warum die pulsatorische Papille von der vorangehenden Diastolenmembran gebildet wird. Zum Verschlusse freier Öffnungen im Zellkörper kommen immer nur solche Membranen in Betracht, die für Wasser impermeabel sind oder doch keine größere Permeabilität als die gesamte übrige Pellicula besitzen, da es sonst bald zu einer Sprengung der Zelle kommen würde.

Obwohl das Vorhandensein einer determinierten Wasseransammlung im Plasma allein schon genügt, die Impermeabilität der dieselbe umschließenden Membran zu beweisen, seien noch einige Momente angeführt, die eine unbedingte Bestätigung dieser Tatsachen bringen.

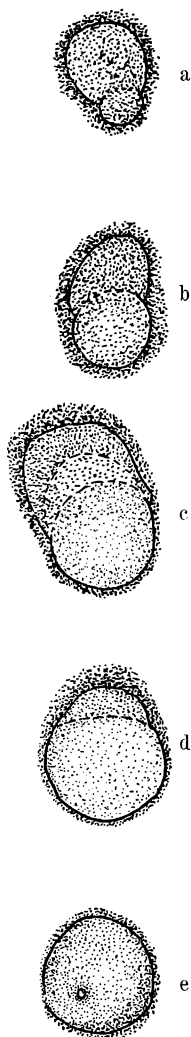


Textfig. 7. Vergr. ca. 300.

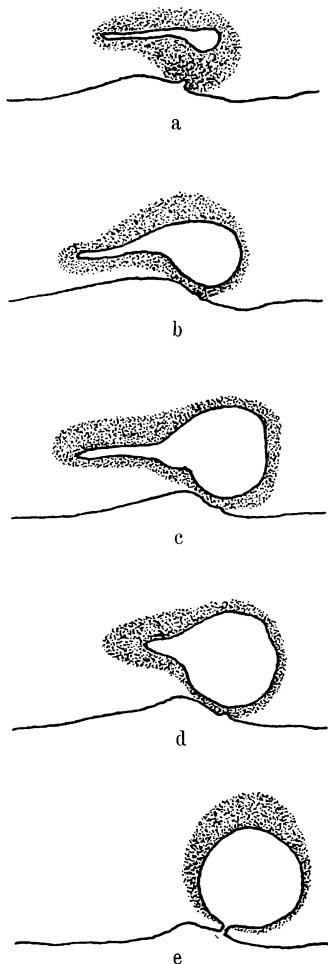
Wie sich experimentell feststellen ließ, verhielten sich die aus Individuen ausfließenden Vakuolen, welche in hypertonen Lösungen zerdrückt wurden (Textfig. 7), so, daß eine völlige Undurchlässigkeit der sie umschließenden Häutchen unbedingte Forderung war. Ebenso färbte sich der Inhalt der pulsierenden Vakuolen bei Behandlung mit verschiedenen molekulardispersen Farbstoffen niemals, da dieselben eben nicht durch deren Wandungen hindurchgelangen können.

Es erübrigt sich nun noch, die festgelegten Faktoren im allgemeinen und speziellen auf die Funktion der pulsierenden Vakuolen mit und ohne Zuführungskanälen zu übertragen. Wie schon im ersten Kapitel dieser Arbeit gesagt wurde, kam als Untersuchungsobjekt für den ersten Typus der Ciliadennephridien *Gastrostyla* ENGELM. in Anwendung. Da diese Form kein durchgehendes Cilienkleid besitzt, lassen sich die subpellicularen Erscheinungen gut beobachten. In Textfig. 8 und 9 sind die verschiedenen Pulsationsstadien dieser Vakuolen im Grund- und Aufriß

gezeigt. Das Nephridialplasma umschließt, da Zuführungskanäle fehlen, die Vakuolenblase selbst, deren Membran, wie schon beschrieben, der der Bildungsvakuolen bei *Paramaecium* ähnlich ist, mit dem Unterschiede, daß die Elastizitätsverhältnisse



Textfig. 8.



Textfig. 9.

anders geartet sind, da es sich hier nicht um ein Zuleitungsorgan, sondern ein Reservoir handelt. Einige Zeit nach der Systole sehen wir ein kleines unregelmäßiges Gebilde auftreten, das in proximal-distaler Richtung stark abgeplattet erscheint und das erste Stadium

der Wasserdeterminierung (Textfig. 8a u. 9a) darstellt. Durch den steigenden Innendruck des Protoplasten wächst es nun langsam heran, indem sich der seitlich abzweigende, sehr flache und unscharf begrenzte Hohlraum weiter ausdehnt, doch ferner vom Nephridialplasma umhüllt bleibt, während der Überzug desselben über die nun schon als Diastolenblase gut erkennbare zentrale Ansammlung immer dünner wird. Wir haben also auch hier eine Art von Zuführungskanälen vor uns, mit dem Unterschiede, daß eine Trennung von dem eigentlichen Wasserreservoir durch besondere Differenzierungen fehlt. Am Schlusse der Diastole hat sich die Vakuole völlig abgekugelt und ist, wie Textfig. 8e zeigt, von Nephridialplasma umhüllt. Nun erfolgt eine Entleerung durch den vorgebildeten, wenn auch primitiven Porus, der in lebendem Zustande als kleines dunkelbegrenztes Ringelchen sichtbar ist. Ist die Exkretion vorüber, bleibt noch eine Zeit hindurch eine Invaginatio pulsatoria erhalten, die manchmal auch gar nicht verschwindet. Die Pause zwischen erfolgter Systole und Beginn der nächsten Diastole ist mit der Prozeßdauer selbst verglichen, verhältnismäßig lang. Der Grund hierfür wird uns weiter unten klar werden.

Die Vorgänge beim zweiten Typus der pulsierenden Vakuolen, also denjenigen, die Zuführungskanäle besitzen, sind prinzipiell vom ersten nicht verschieden. Hier haben wir es mit eben schon weiter entwickelten, in der Arbeitsteilung vorgeschritteneren Apparaten zu tun. Wir haben gesehen, daß schon während dem Endstadium der Diastole die terminalen Enden der Nephridialkanälchen anzuschwellen beginnen; dies ist durch den hohen Druck bedingt, der durch den Verdrängungsraum der noch nicht entleerten Diastole so gesteigert wird, daß das Wasser auf dem Wege der Ultrafiltration durch die vom Nephridial- oder ebensogut vom Filterplasma umgebenen Zuführungskanäle hindurchgepreßt wird. Nun erfolgt mit der Sprengung der pulsatorischen Papille die Systole. Der Druck fällt etwas, so daß die wenig erweiterungsfähigen terminalen Enden der Bildungsvakuolen infolge ihrer Wandungselastizität das in ihnen enthaltene Wasser in den metabolen Teil der Ampulle drängen; das durch die Pellicula ständig nachdiffundierende Wasser steigert nun wieder den Innendruck, so daß wieder bis zum Vereinigungsmomente der membranogenen Säckchen die Ultrafiltration, d. h. die Volumzunahme der Ampulle fortgeht. Schließlich ist der Druck in derselben so gewaltig angewachsen, daß die Hemmungszone durchbrochen wird und die membranogenen Plasmazellen bzw. Papillen sackartig in das Entoplasma vorschießen, mitein-

ander verschmelzen, sich gegen die *Invaginatio pulsatoria* dehnen, um sich dort mit dem Rudimente der vorangegangenen Diastolenmembran zu vereinigen; daß das in der eigentlichen Vakuole angesammelte Wasser nicht wieder in die Bildungsvakuolen zurückgepreßt wird, dafür sorgt die Hemmungszone, die, je höher der Druck in der Diastolenblase ansteigt, desto fester schließt, und die ihrer funktionellen und wie schon erwähnt, ihrer histologischen Beschaffenheit nach ein Rückschlagventil darstellt. Sobald die Kommunikation zwischen Diastolenblase und den Radialkanälen unterbrochen ist, beginnen die terminalen Teile derselben anzuschwellen und der Prozeß beginnt von neuem. Nun ist auch die lange Pause, die bei den Vakuolen vom ersten Typus zwischen zwei Excretionsperioden liegt, leicht zu erklären. Während beim ersten Vakuolentypus die noch nicht entleerte Diastolenblase durch ihr nicht unbeträchtliches Volumen den Druck im Zellinnern so steigert, daß die zur Ultrafiltration benötigte Energie vorhanden ist, ist beim ersten Typus der Vakuolen durch die Entleerung der Blase selbst ein starkes Abfallen des inneren Druckes der Zelle die Folge, so daß erst durch das in den Protoplasten nachdiffundierende Wasser die zur Bildung der Primäranlage benötigte Spannung entsteht, was natürlich einige Zeit in Anspruch nimmt. Wenn wir alles, was physiologisch in den Bereich des Nephridialapparates der Ciliaten fällt, zusammenfassen, ergibt sich folgendes Grundschem a, das uns bei allen Nephridien genannter Art, in verschieden weitgehender Differenzierung und Arbeitsteilung, je nach ihrem Platze in der phylogenetischen Reihe, unveränderlich entgegentritt.

„Das auf dem Diffusionswege in den Protoplast gelangende Wasser wird in den Corticalplasmaschichten durch kolloidale Absorptionsvorgänge des in ihm gelösten Sauerstoffes beraubt, um dann teilweise zur Deckung des vitalen Wasserbedarfes an das Entoplasma abgegeben zu werden. Der größere Teil muß nun zum Schutze der vitalen Turgeszenz wieder aus dem Zellkörper fortgeschafft werden. Die Sonderung des Wassers geschieht nun auf doppeltem Wege: 1. Durch Absorption und Abgabe von reversiblen hydrophilen Kolloiden, die durch chemische Vorgänge die entsprechenden Umänderungen erfahren, 2. durch eine, den Innendruck als Energiequelle benützende Ultrafiltration. Auf jede dieser Art findet eine Sonderung von Stoffwechselendprodukten, überflüssigem Wasser und den lebenswichtigen Substanzen der Interfilarmasse statt, man kann also beiden

Wegen die Elektivität zusprechen. Diese, auf diese Weise im übrigen Protoplasma determinierten Wasseransammlungen können nun nicht auf osmotischem Wege aus dem Zellkörper entfernt werden, da unter normalen Verhältnissen nur eine Diffusionsrichtung vorhanden ist, die aus dem umgebenden Medium in den Protoplasten verläuft. Deshalb wird der Außendruck rein mechanisch überwunden und da dies aus schon bekannten Gründen der vitalen Turgeszenz nicht ständig geschehen kann, und sonst der ungespeicherte Innendruck nicht zur Überwindung des Außendruckes ausreicht, so findet an bestimmten Orten eine Wasserakkumulation so lange statt, bis der gesamte, auf deren impermeabler Umhüllung lastende Plasmadruck die, mit einer impermeablen Lamelle überspannte Papille sprengt, welche teilweise dem Rudiment der vorangegangenen Diastolenmembran entspricht. Der Vakuoleninhalt wird nun gleichsam von der gesamten Plasmamasse nach außen gedrängt.

Dies ist das Prinzip, nach dem alle vakuolenähnlichen Excretionsvorrichtungen der Protozoen geartet sind und je nach dem Platze auf der phylogenetischen Entwicklungsreihe werden wir von den einfachsten somatischen Differenzierungen der Amöben bis zum komplizierten Nephridialorgan der Ciliaten gelangen.

Zum Schlusse mögen noch einige Worte über den oxydativen Stoffwechsel der vakuolenfreien Meeresbewohner gesagt werden. Da hier das Atemwasser nicht in den Protoplast (oder gegenüber den vakuolenführenden, süßwasserbewohnenden Formen doch nur in verschwindend kleinem Maße) gelangen kann, muß die freie Oberfläche der Individuen, die sonst in tieferen Schichten liegenden sauerstoffabsorbierenden kolloidalen Fermente tragen, um sich so auf dem direkten Wege den nötigen, im Wasser gelöst vorhandenen Sauerstoff zuführen zu können. Wie M. ZUELZER¹⁵⁾ gezeigt hat, konnte durch geeignete langsame Überführung vakuolenführender Amöbenformen in Meerwasser die pulsierende Vakuole zum Verschwinden gebracht werden. Da die Individuen vollkommen lebensfähig blieben, muß angenommen werden, daß der Sitz der Atmungsfermente nicht an bestimmte Orte im Zellkörper gebunden ist, sondern je nach Bedarf in oder unter die freie Zelloberfläche verlegt werden kann.

¹⁵⁾ Der Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 29 1910.

Wir haben also gesehen, in welcher Weise die Nephridialapparate der Protisten funktionieren und daß eben auf Grund der kolloidalen Emulsionsstruktur der lebenden Substanz nicht im histologischen, sondern im rein physikalisch-chemischen Sinne die Stoffwechselendprodukte und das überschüssige Wasser an bestimmten Stellen gesammelt, um dann als Abfall aus der Zelle entfernt zu werden.

Zusammenfassung.

Die pulsierenden Vakuolen der Protisten arbeiten zum Schutze der vitalen Turgeszenz periodisch. Dies geht aus dem Vorhandensein einer Wasseransammlung im Protoplasma überhaupt hervor, da eine solche nur bestehen kann, wenn sie von einer für Wasser und wässrige Lösungen impermeablen Membran umgeben ist.

Da die Diffusionsrichtung infolge der Konzentrationsverteilung in den Protoplasten führt, kann das Wasser nicht auf osmotischem Wege ausgeschieden werden. Da nun im Interesse der vitalen Turgeszenz der Zelleib nicht ständig offen gehalten werden kann, wird das sich darin ansammelnde Wasser solange gestaut, bis es imstande ist, den Außendruck rein mechanisch zu überwinden.

Wie aus der Untersuchung am lebenden und gefärbten Objekt eindeutig hervorgeht, ist die Membran der pulsierenden Vakuolen eine temporäre Bildung, die nach erfüllter Aufgabe den Excretionsporus in der Systolenperiode verschließt. Alle am Excretionsvorgang beteiligten Grenzschichten haben die Fähigkeit unter normalen Umständen bei bloßer Berührung miteinander zu verschmelzen.

Prag, 21. Juni 1926.

Tafelerklärung.

Fig. 1—4 und Fig. 7 wurden aus zahlreichen Skizzen nach der Natur zusammengestellt. Die übrigen Zeichnungen gelangten mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates zur Ausführung.

Fig. 1. Sich abschnürende Nahrungsvakuole (*Paramecium caud.*). B. L. = Basallamelle, U. M. = undulierende Membran, Neutralrot. 1800 $\times$.

Fig. 2. Vorgeschnitteneres Stadium der Abschnürung. B. L. = Basallamelle, U. M. = undulierende Membran, Neutralrot. 1800 $\times$.

Fig. 3. Vollkommene Loslösung vom Cytopharynx, Neutralrot. 1800×.

Fig. 4. Nahrungsvakuole kurz nach der Abschnürung von Cytopharynx mit auffallend reichlichem Granulabelag, Neutralrot. 1800×.

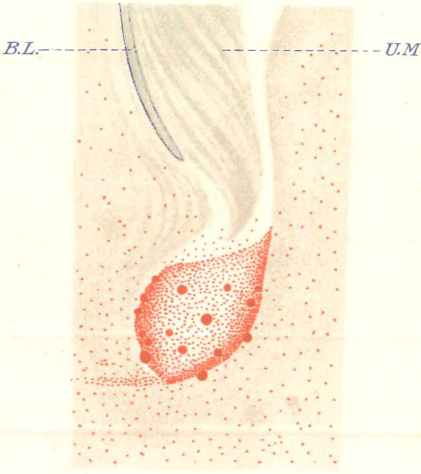
Fig. 5—7. Schnitte durch Nahrungsvakuolen in aufeinanderfolgenden Stadien. A. Gr. = acidophile Granula, Methylenblau-Ammoniak. 2300×.

Fig. 8. *Gastrostyla* ENGELM. Diastole der pulsierenden Vakuole. N.Pl. = Nephridialplasma, E.p. = Excretionsporus, Methylenblau-Ammoniak. 1200×.

Fig. 9. *Paramaecium caudat.* Diastolenstadium der pulsierenden Vakuole, Schnitt 2 μ . N.Pl. = Nephridialplasma, Methylenblau-Ammoniak. 2000×.

Fig. 10. Systolenstadium derselben Form, Schnitt 2 μ . N.Pl. = Nephridialplasma, Methylenblau-Ammoniak (Invaginatio pulsatoria!). 2000×.

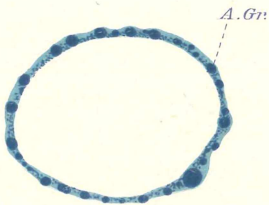
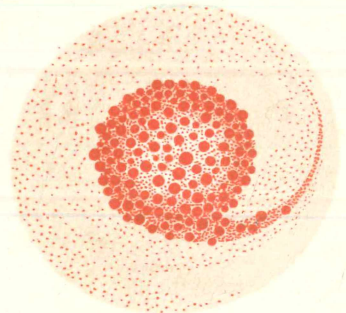
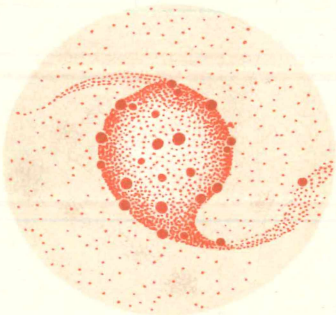
Fig. 11. Membranogene Zone und Säckchen der Bildungsvakuolen bei *Paramaecium*. Mbg.Gr. = membranogene Granula, submortale Färbung mit Alizarinblau. 2300×.



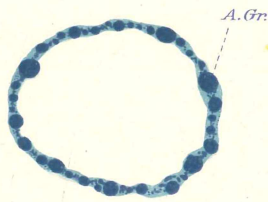
1



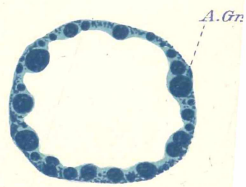
2



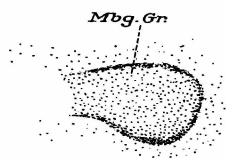
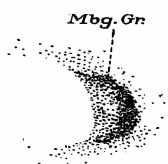
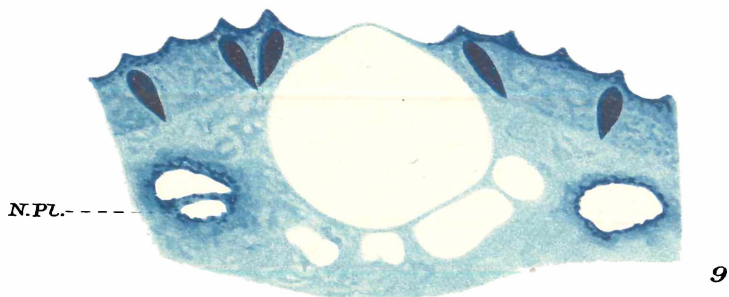
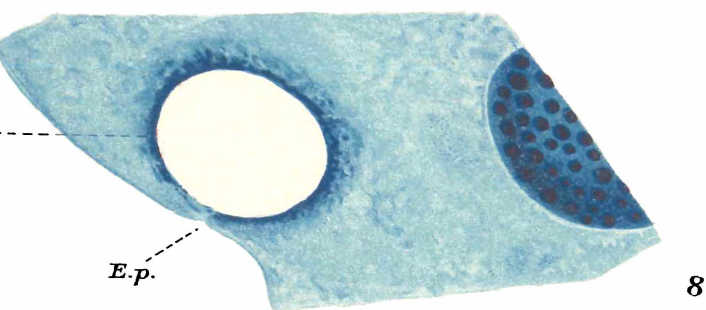
5



6



7



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1926

Band/Volume: [56_1926](#)

Autor(en)/Author(s): Fortner Hans

Artikel/Article: [Zur Frage der diskontinuierlichen Excretion hei Protisten
295-320](#)