Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Deutschen Universität.)

Zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Protisten.

Studie an *Paramaecium caudatum*.

Von
Hans Fortner (Prag).

(Hierzu 5 Textfiguren.)

Die Verdauungsvorgänge bei den Protisten haben für den Zellbiologen besonderes Interesse, da hier der Mangel an vorgebildeten Organen Wechselbeziehungen zum gesamten Stoffwechselmechanismus herstellt, die in hervorragender Weise geeignet erscheinen, tieferen Einblick in die plasmaphysikalischen Zusammenhänge zu gewähren. Wie alle vitalen Prozesse, die sich unter kolloidalen Zustandsbedingungen abspielen, haben wir es auch hier mit eigenartigen Verhältnissen zu tun, für deren Konvenieren ein funktionelles Sammelsurium der verschiedensten intermediären Komplexe verantwortlich gemacht werden muß. Trotz alledem lassen sich hinsichtlich des Effektes recht wohl gleichgerichtete Prozesse herausheben, deren Abhängigkeit von registrierbaren äußeren und inneren Faktoren einiges Licht in das Chaos zu werfen geeignet ist. Das Hauptmoment, der fermentative Charakter des Verdauungsvorganges selbst, trägt beim heutigen Stande der Kenntnisse über die Bildungsweise von Fermenten in zellsynthetischem Hinblick recht wenig zum Verständnis bei, da nach den bisher gemachten Erfahrungen (Nierenstein u. a.) nicht das Plasma in seiner Gesamtheit, sondern gewisse, morphologisch charakterisierte Körper an der Verdauung beteiligt sind; in weiterem Sinne handelt es sich natürlich um ein

allseitiges Zusammenwirken der dem lebenden Organismus eigentümlichen Fähigkeiten; denn abgesehen vom Vorgang der Nahrungsaufnahme selbst, steht die Membranbildung beim Entstehen von Hüllen im Plasma im Dienste der Verdauung. Diese Grundeigenschaft der Kolloide, besondere Grenzflächen gegen andere Medien auszubilden, möge es sich nun um Haptogenmembranen oder bloße Alveolarsäume handeln, kommt auch bei der Entstehung von Nahrungsvakuolen unmittelbar zum Ausdruck. Die Kombination von Alveolar- und Fällungsgrenzschichten kann sicher, ohne allzusehr andere Momente zu vernachlässigen, bei den Nahrungsvakuolen angenommen werden (vgl. Fortner, Arch. f. Protistenk. Bd. 56). Bei den vorliegenden Untersuchungen wird es sich auch nicht um Fragen von diesem Gesichtspunkte aus handeln; das Interesse ist vielmehr den physiologischen Beziehungen jener von Nierenstein entdeckten, morphologisch charakterisierten Körper, den sog. acidophilen Granula, zugewendet. Bevor die Problemstellung in nuce behandelt wird, möge eine kurze Darstellung der bisherigen, die acidophile Granula betreffenden Erfahrungen gegeben werden. Die Bezeichnung „acidophil" stammt von dem Verhalten Vitalfarbstoffen gegenüber. Neutralrot wird bei der Tinktion dieser Körper, zur saueren, kirschroten Variante; abgesehen von der scheinbar vorhandenen Fähigkeit, Farbstoffe zu speichern, ist also die ausgesprochen sauere Natur als erwiesen zu betrachten. Erst bei der postmortalen Alkalisierung des Plasmas geht diese Eigenschaft verloren, bleibt jedoch länger erhalten (Fortner), als die acide Charakteristik anderer Zellderivate. Ich sehe dieses Verhalten der acidophilen Granula als Beweis dafür an, daß es sich hier um keine vitalen Komplexe, sondern um schon ergastisch gewordene Gebilde handelt, über deren Produktionsstätten man noch sehr verschieden denkt. Dann rückt aber auch deren Schicksal in den Kreis des Interesses, denn die Träger jener Lyosome können kaum mit Reservekörpern identifiziert, oder doch wenigstens auf gleiche Stufe mit deren Wandlungen gestellt werden.

Wie gezeigt werden konnte, ist der Gehalt des Plasmas an acidophilen Granulen in keine Beziehung mit der vorhandenen Zahl oder Neubildung der Nahrungsvakuolen zu bringen. Wohl tritt bei größeren Mengen aufgenommener Nährstoffe eine vorübergehende Minderung der Dichtigkeit ihrer Verteilung im Plasma ein, doch ist eine Nahrungsvakuole nur mit verhältnismäßig beschränkter Aufnahmefähigkeit für acidophile Granula begabt, die auch von dem Charakter der zu verdauenden Substanzen abhängt, sich aber dann

auf einen entsprechend größeren Zeitraum ausdehnt, so daß der Verbrauch pro Zeiteinheit sich immer in gewissem Gleichgewicht befindet, daß nur durch abnorme Bedingungen gestört werden kann.

Morphologisch sind diese acidophilen Körper nicht ohne weiteres einem bestimmten Typus zuzuordnen; wird ein normales *Paramaecium* mit einer stark verdünnten Neutralrotlösung vitalgefärbt, so zeigt sich bei Anwendung von stärkeren und stärksten Vergrößerungen das Plasma durchsetzt mit intensiv kirschrot gefärbten, kugelgestaltigen Gebilden, deren Bewegungseigentümlichkeit im Verhältnis zum übrigen Plasma auf den Charakter von Öltröpfchen hindeutet. Vor allem aber fällt die Art der Färbung auf; bei gefärbten Ölkugeln müßte die Mitte der projizierten Kreisfläche dunkler als der Rand derselben erscheinen, da das Licht im ersten Falle eine dickere Schicht des gefärbten Mediums zu durchdringen hat. Bei den acidophilen Granula ist aber das Umgekehrte der Fall: der Rand erscheint dunkler als das Zentrum! Das Nächstliegende wäre, eine heterogene Beschaffenheit zu folgern, d. h. nur die Färbung eines Kugelmantels anzunehmen. Das Licht muß infolge der verschiedenen Neigungswinkel peripher eine dickere Schicht gefärbter Substanz durcheilen als zentral. Doch gibt es noch eine andere, wesentlich wahrscheinlichere Erklärung, die dasselbe Phänomen aus der Verschiedenartigkeit der Brechungsindices der in Kontakt stehenden Medien ableitet. Ist nämlich das Brechungsvermögen der acidophilen Granula entsprechend größer, als das der umgebenden Plasmakolloide, so wird das relativ zum Beobachter peripher auftreffende Licht stärker abgelenkt als das zentraler einfallende. Die Folge hiervon ist, daß nur das durch die Mitte hindurchtretende auch für den Beobachter wahrnehmbar wird, woraus der Effekt des hellen Zentrums und des dunklen Randes resultiert. Wie aus neueren, vom Verfasser gemachten Beobachtungen abzuleiten sein dürfte, handelt es sich hier jedoch wirklich um eine Zweiphasigkeit, die allerdings nicht als unmittelbarer Anlaß zu jenem optischen Phänomen anzusehen ist.

Die Größe der acidophilen Granula bewegt sich innerhalb ziemlich weitgesteckter Grenzen. Verdichtungen, Zusammentreten von diesen Körpern ähnlich dem von Quecksilbertropfen gehen wohl vor sich, doch glaube ich nicht, daß diesen Vorgängen allein die Schuld an den Dimensionsdifferenzen in die Schuhe zu schieben ist, vielmehr neige ich zu der Ansicht, daß die acidophilen Granula ihre Bildungsstätten schon in verschiedenen Ausmaßen verlassen, daß die Absonderung nicht ganz gleichmäßig in bezug auf die Quanten

erfolgt. Dies ist um so leichter zu verstehen, als wir es hier nicht mit morphologisch starren Derivaten zu tun haben, sondern mit tropfenartigen Gebilden, deren Bildungsgröße infolgedessen wesentlich von den herrschenden Oberflächenspannungsverhältnissen abhängt (TRAUBE'sches Stalagmometer), die als konstant anzunehmen wir aber keinesfalls berechtigt sind.

Wird ein mit Neutralrot gefärbtes *Paramaecium* zerquetscht und die allmählich erfolgende Vermischung von Plasma und Wasser beobachtet, so zeigt es sich, daß bei völliger Entfärbung der in BROWN'scher Bewegung durcheinanderschwirrenden Substanzpartikelchen die acidophilen Granula ihre Färbung noch beibehalten haben und daß diese im Maße ihres Kleinerwerdens allmählich zurückgeht, um schließlich ganz zu verschwinden. Es erübrigen sich zuletzt leicht gleitende, stark lichtbrechende Kügelchen, die von der Molekularbewegung heftig hin- und hergeworfen, sehr lange unverändert bleiben, so lange, daß über ihre weiteren Schicksale nichts ausgesagt werden kann. Wenn das Phänomen der Verkleinerung unter den physikalisch-chemischen Einflüssen des reinen Wassers nicht in täuschungsoptischen Zusammenhang mit der Entfärbung gebracht werden kann, so ist eine heterogene Zusammensetzung als folgerichtig anzunehmen. Doch wage ich über den Grad der objektiv-subjektiven Irreleitung des Beobachters nicht zu entscheiden; als wahrscheinlich erachte ich jedoch die Verschiedenartigkeit (in morphologischer Hinsicht) der an der Konstitution der acidophilen Granula beteiligten Substanzen, denn soweit Verschmelzungen derselben in der ganzen Dauer dieses Vorganges beobachtet werden konnten, findet die Vereinigung nicht in einer einzigen Phase statt, sondern zeigt eine Serie von Teilbildern (Abb. 1), die

Abb. 1.

auf eine bauliche Trennung in Kern- und Kugelmantel hindeuten. Über das optische Verhalten dieser beiden Komponenten wäre noch zu sagen, daß die Mantelsubstanz stärker refrägierend zu denken ist, als der Kern. Im Hinblick auf osmotische Einwirkungen zeigen sich die acidophilen Granula sehr resistent; mit den höchsten tonischen Potentialen gelingt es nicht, augenfällige Veränderungen herbeizuführen.

Alles dies führt zu der Überzeugung, daß hier phasenanaloge

Stoffe vorliegen, wie z. B. Öle oder ähnliches, keinesfalls aber Gebilde, deren Spumoidbau (RHUMBLER) weit voneinander entfernte Konstituten zuläßt. Dies ist alles, was aus eigener Erfahrung über die acidophilen Granula zu sagen gewesen wäre. Das Experimentell-Mikroanalytische ist noch offen.

Um der genetisch-finalen Bedeutung dieser Fermentträger (NIERENSTEIN) nun etwas näher zu kommen, wurde folgende Frage einer experimentellen Diskussion unterworfen:

Welche Beziehungen bestehen zwischen dem Gehalte des Plasmas an acidophilen Granula und äußeren, sowie inneren Stoffwechselbedingungen?

Die zur Ermittlung dieser Zusammenhänge in Anwendung gebrachte Methode ist in kurzen Worten dargetan. Um komparable Resultate zu gewinnen, wurden die Verteilungsmessungen der acidophilen Granula immer an gestaltlich gleichen Orten der Paramäcienzelle vorgenommen und zwar unterhalb des Kernes, wo immer für eine gleichmäßige Vermischung des Entoplasmas gesorgt ist. Es werden an dieser Stelle infolge der kleinen Cyklose (NIERENSTEIN) ständig Reibungsströmungen erzeugt, die den gewünschten Effekt der Durchmengung herbeiführen. Zur Sichtbarmachung der acidophilen Granula wurden die Individuen mit stark verdünnten Neutralrotlösungen behandelt; bei Simultanzählungen im Teilungsintervall wurde immer 10 Minuten nach erfolgter Färbung gezählt, und auch bei den anderen Versuchen, bei welchen es sich um Entwicklungsintoxikationen handelte, um einen Vergiftungseinfluß seitens des Farbstoffes auszuschließen. Die Zählungen selbst wurden mit Hilfe eines Okularnetzmikrometers ausgeführt und in drei aufeinanderfolgenden, zeitlich 2 Minuten auseinanderliegenden Momenten wiederholt; die Signale in den Diagrammen sind als Mittelwert dieser drei Zählungen eingetragen. Ich habe bei der graphischen Wiedergabe absichtlich nicht die Generalmittel in Kurvenform dargestellt, um dem Leser die innerhalb gleicher Versuchsbedingungen sich ergebenden Grenzwerte vor Augen zu führen. Die Beurteilung eines solchen Beobachtungsjournals ist leichter und gestattet es, die Fehlermöglichkeiten unmittelbar zu bewerten.

Zuerst wurden Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf den Gehalt des Plasmas an *Az* (acidophilen Granula) vorgenommen. Wie aus Diagramm 1 ersichtlich ist, liegt das

Verteilungsoptimum bei etwa 26° C. Interessant ist nun die Tatsache, daß die optimale Temperatur nicht für alle Entwicklungsstufen die gleiche ist. Knapp nach der Teilung ist der Intervall, innerhalb welchem sich das Maximum des *Az*-Gehaltes des Plasmas bewegt weitaus größer, als knapp vor der Teilung; es erstreckt sich, wie Diagramm 1 zeigt, zwischen 18° und 28° C, während

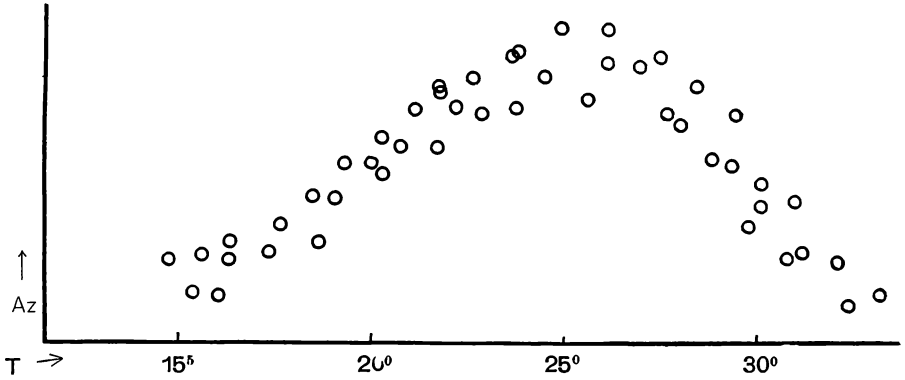

Diagramm 1.

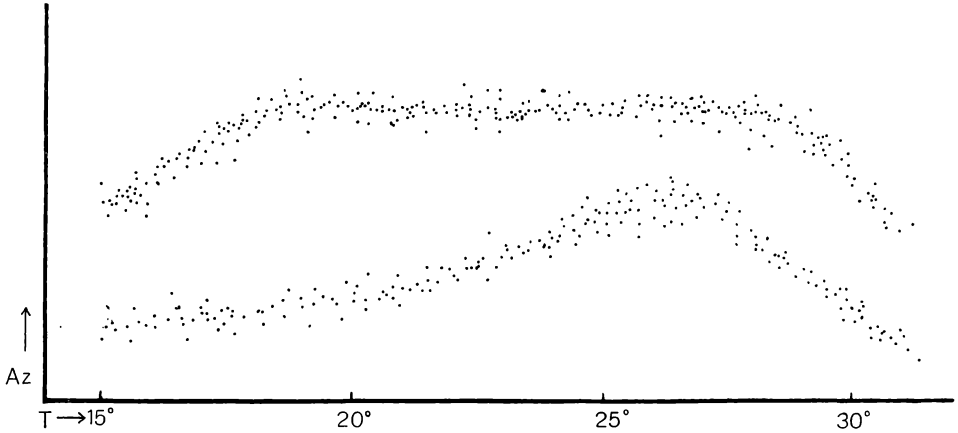

Diagramm 1 a.

es vor der Teilung fast genau lokalisierbar ist (Diagramm 1a). Die Größe der Temperaturtoleranz wird also mit wachsender Entwicklungsintoxikation bezüglich der *Az* immer kleiner, mit anderen Worten: Die Fähigkeit der Zelle, sich den physikalischen Umweltsbedingungen anzupassen, sie in positivem Sinne auswerten zu können, verringert sich mit wachsender Zellgröße; sie ist nach der Teilung am größten, um

knapp vor der nächsten Teilung ein Minimum zu erreichen. Es ist hieraus zu ersehen, daß die relative Oberfläche auch zur Temperatur in mittelbarer Beziehung steht.

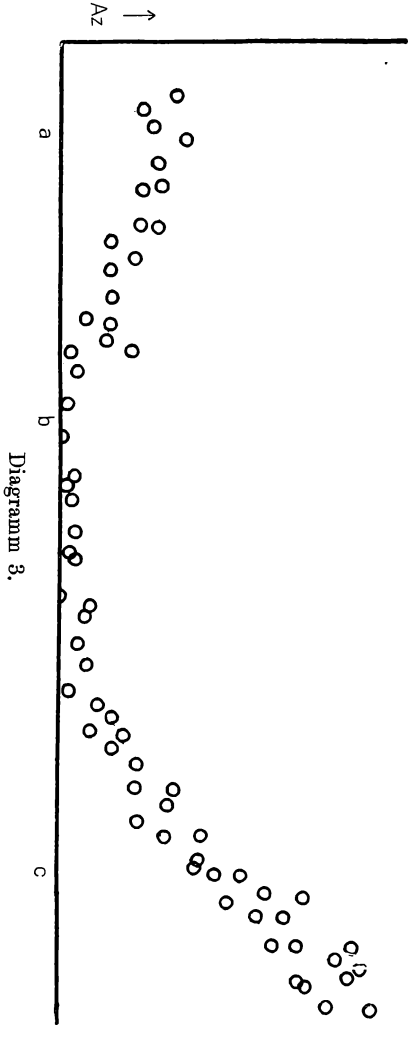

Diagramm 3.

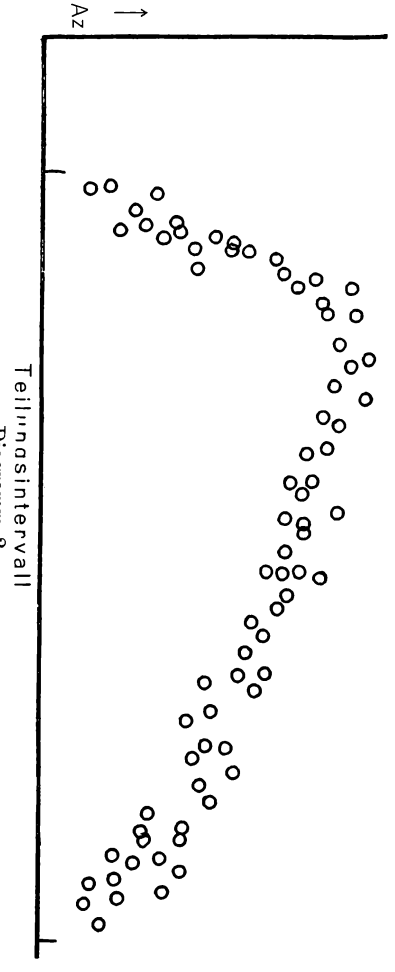

Diagramm 2.

Um die funktionelle Abhängigkeit der *Az* von der Entwicklungsintoxikation[1]) noch einleuchtender vor Augen zu führen, sei auf Diagramm 2 verwiesen; die diesbezüglichen Messungen wurden der vergleichbaren Resultate wegen bei streng

[1]) FORTNER: Das Intoxikationstheorem, Protoplasma 1928.

konstant gehaltener Temperatur ausgeführt. Nach der Teilung beginnt ein rascher Anstieg des *Az*-Gehaltes des Plasmas, um im ersten Fünftel des Teilungsintervalles das Maximum zu erreichen. Nun beginnt ein langsames Absinken bis zur nächsten Teilung, als Folge der, mit dem Kleinerwerden der relativen Oberfläche steigenden Entwicklungsintoxikation.

Das Verhalten der *Az* bei einer Depressionsintoxikation[1]) wird in Diagramm 3 deutlich; bei absteigendem *Az*-Gehalte setzen bei *a* die aufeinanderfolgenden Mitosen des Micronucleus ein; die sichtbare Destruktion des Macronucleus beginnt bei *b*; die vollständige Wiederherstellung desselben erfolgt nun oft erst nach der 2. bis 3. Teilung; um hier einigermaßen verläßliche *Az*-Werte zu erhalten, wurden bei den Tochterindividuen die Zählungen immer am selben Punkt des Teilungsintervalles vorgenommen, bzw. die Mittelwerte einer in verschiedenen Entwicklungsstadien ausgeführten Messung notiert.

Es kann also aus den bisher gemachten Erfahrungen geschlossen werden, daß der Macronucleus in hervorragender Weise an der Bildung der acidophilen Granula beteiligt ist. Wie schon bemerkt wurde, konnten diese Beziehungen niemals direkt beobachtet werden. Es bleibt also die Frage offen, ob es sich hier von seiten des Kernes um einen bloßen Hormonisierungsanstoß oder unmittelbare Produktion handelt. Meiner Ansicht nach ist der letztere Modus ziemlich ausgeschlossen, da die direkte Beobachtung aber auch nicht die geringsten Anhaltspunkte zur Rechtfertigung einer derartigen Annahme bietet. Die Möglichkeit einer Verquickung beider Modi ist natürlich gegeben und zwar etwa in der Weise, daß vom Kerne Stoffe ausgeschieden werden, die selbst noch nicht die Eigenschaft der Acidität besitzen, aber infolge ihrer Konstitution bzw. Affinität solche Stoffe aus dem Plasma aufzunehmen imstande sind; auf diesem Wege wäre die Nichtnachweisbarkeit mit Hilfe von Neutralrot durchaus verständlich. Ferner kann als gesichert angenommen werden, daß die acidophilen Granula nicht unbeschränkt im Plasma erhalten bleiben, da sonst die Beobachtungen über deren Zurückgehen bei unterbundener Nahrungsaufnahme unerklärlich wären. In welcher Art diese Resorption erfolgt, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben; wie die Erfahrung lehrt, können unter abnormen Ernährungsbedingungen manchmal große Anhäufungen von *Az* im Peristomende der Individuen auftreten. Im Kernende kommen sie mitunter wohl auch zustande, sind aber dann bei weitem weniger auffallend. Werden solche

Akkumulationstiere plötzlich auf schmale Kost gesetzt, verschwinden die erwähnten Bildungen äußerst bald, ohne daß eine nachweisbare Anreicherung im übrigen Plasma zu beobachten wäre; ja im Gegenteil ist damit auch ein Rückgang der totalen Verteilungsdichte einhergehend.

Es ist nach dem Gesagten sehr wahrscheinlich, daß die Produktion und Resorption dieser Fermentträger mit dem allgemeinen Reservestoffwechsel in nahem Zusammenhange steht, wo ja die Lyosome in des Begriffes weitester Fassung eine ausschlaggebende Rolle spielen. Die Mobilisierung von totem Kapital im Zellorganismus ist immer, ob nun direkt oder indirekt, mit der Verschiebung der normal geltenden Gleichgewichtslage verknüpft und geht daher auf Kosten der Abwicklung von Funktionen, die von einem Thesaurierungsstoffwechsel verschiedenartig sind.

Die Versuche, die diesbezüglich noch angestellt wurden, seien kurz besprochen. Diagramm 4 zeigt die Messungsergebnisse bei der Entwicklung eines Inanitionszustandes. Zu den Experimenten wurden nur solche Individuen herangezogen, die frei von sichtbaren Reservestoffen waren. Der Gehalt an *Az* nimmt ziemlich rasch und gleichmäßig ab, um bei fortdauerndem Inerscheinungtreten der Lebensfunktionen konstant zu bleiben. Die Versuchstiere wurden in ständig reichlich durchlüftetem Wasser gehalten, dessen Keimgehalt den des Leitungswassers nicht überstieg, also eine nennenswerte Nahrungsaufnahme völlig auszuschließen war.

Abgesehen vom Zweckgedanken, der sich einem bei der Bewertung dieses Resultates aufdrängt, weist ein derartiges Verhalten immer wieder nachdrücklich auf das Prinzip des Intoxikationsstoßes und der Kettenintoxikation hin. Die physiologischen Regulatoren im Zellgeschehn sind mit dem latenten Spannungszustand, der zwischen den einzelnen biogenen Phasen herrscht, ein Kompaktum, dessen Inwirkungtreten eben immer nur durch eine Störung dieses Spannungszustandes, gleichgültig ob in dieser oder jener Richtung, herbeigeführt werden kann. Der Begriff des vitalen Gleichgewichtes involviert die demselben subsummierten Gruppen- und Teilprozesse und läßt diesen Begriff als ein biologisches Gesetz, so wie in der Physik das von der Erhaltung der Energie und Materie, in Geltung treten.

Die Toleranz der *Az* (Sauerstoffmangel gegenüber) ist im Vergleich zur Inanition größer. Diagramm 5 bringt das zum Ausdruck. Eine langsame, sehr gleichmäßige Herabminderung der *Az* charakterisiert den Verlauf der Messungen, die so ausgeführt

wurden, daß mittels einer wasserstoffgefüllten (vgl. hierzu: Fortner, Zool. Anz. Bd. 57, 1924) Kapillarpipette eine luftfreie Neutralrotlösung, den anäroben Kulturen, die sich zwischen vaselinumrandeten

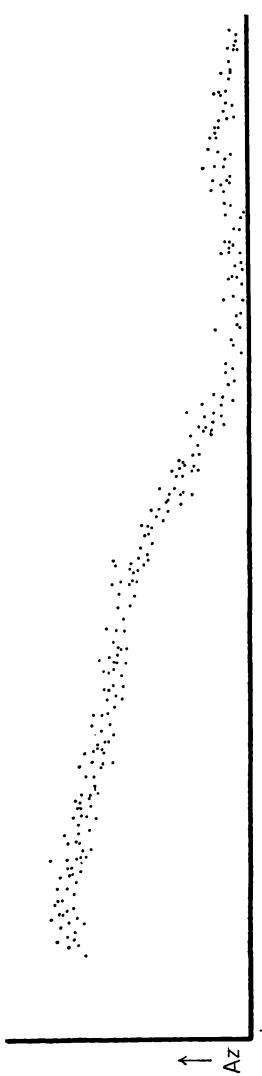

Diagramm 4.

Diagramm 5.

Deckgläsern befanden, zugeführt wurde. Die Zählungen kamen auch hier unter Berücksichtigung gleicher Entwicklungsstadien zur Ausführung.

Wie aus alldem hervorgeht, verbleibt noch ein Großteil von unbeantworteten Fragen und ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich sage, daß die zielbewußte Erforschung der Verdauungsvorgänge bei den Protozoen wohlgeeignet ist, eine nützliche Anzahl von Beziehungen herzustellen und auch in schon bekannte mehr Licht dringen zu lassen, den verschiedenen Deutungen eine gesicherte Grundlage zu verleihen.

Wenn wir die Zusammenhänge von acidophiler Granula mit den In- und Umweltsbedingungen kurz resumieren, ergeben sich nachfolgende Hauptmomente:

1. Die Abhängigkeit von rein physikalischen Faktoren,
2. die Abhängigkeit vom Kerne,
3. die funktionellen Beziehungen im Hinblick auf eine wechselseitige Beeinflussung beider Komponenten.

Die Qualität dieser Beziehungen kann am besten direkt aus den Diagrammen entnommen werden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Sommermonaten 1927 an der Station zoologique russe zu Villefranche sur mer mit Hilfe eines, von der Česka Academie věd a uměni verliehenen Stipendiums ausgeführt, um am Zoologischen Institut der Deutschen Universität in Prag beendet zu werden.

Prag, am 3. November 1927.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: 61_1928

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

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Protisten. Studie an Paramaecium caudatum 282-292