

(Aus dem Zoologischen Institut der Deutschen Universität zu Prag.)

Untersuchungen an *Pelomyxa palustris* GREEFF. Studien zur Biologie und Physiologie des Tieres. I. Teil.

Von

Hans Fortner (Prag).

(Hierzu 9 Textfiguren, 1 Diagramm und Tafel 10 u. 11.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	382
II. Material	387
Die Standortsbeschaffenheit	387
Die Erscheinungsformen von <i>Pelomyxa</i>	389
Physiologische Charakteristik derselben	389
III. Methodik	403
Die Bestimmung des spezifischen Gewichts von <i>Pelomyxa</i>	404
IV. Struktur, Dynamik und Kinetik des Plasmas von <i>Pelomyxa</i>	409
1. Allgemeiner Überblick	409
2. Mathematische Erörterungen	412
A. Ermittlung des Restvolumens und des wahren Plasmavolumens	412
B. Reduktion der spezifischen Totalgewichte auf das spezifische Gewicht des stoffwechselnden Plasmas	421
C. Quellungsgrad und Binnenfläche	423
Die Beschaffenheit der am Plasmaaufbau beteiligten Komponenten	
3. Numerische Daten über das spezifische Gewicht, den Quellungsgrad, die Menge der aufgenommenen Nahrung usw.	425
4. Die Konstitution und Konfigurationsweise von Solbläschen und Plasmagrundmasse. — Plasmaströmungen	431
5. Nahrungsaufnahme und Verdauung	442
V. Die pulsierenden Vakuolen	443
Morphologie und Ausscheidung	443
Bildungsphysiologie	451
VI. Zusammenfassung nebst Schlußbemerkung zum I. Teil	454
Literatur	463
Tafelerklärung	464

I. Einleitung.

Der Anstoß zur Niederlegung vorliegender Untersuchungen wurde durch ein Massenaufreten von *Pelomyxa* in einer Limnetikonanlage unseres Institutes ¹⁾ gegeben. Dadurch, daß die Tiere zu ständiger Verfügung standen, war ich in der Lage, seinerzeit begonnene Experimente mit diesem Organismus in verschiedener Richtung fortzusetzen und auszubauen.

Denn mit der Aufrollung von physiologischen Problemen ergab sich die Notwendigkeit, über gewisse rein biologische Fragen näheren Aufschluß zu suchen. Diesem Bedürfnis hatte schon eine Standortsanalyse des engeren *Pelomyxen*biotops durch DEJDAR (1931) Rechnung getragen, wengleich die damit erhoffte Möglichkeit, *Pelomyxa* rationell kultivieren zu können, nicht in Erfüllung ging. Es ist erstaunlich, wie mangelhafte Kenntnisse gerade in Bezug auf die Fortpflanzung und die Enzystierung dieser Amöbe bestehen. Schuld an diesem Umstande trägt wohl hauptsächlich der Mangel an geeigneten Zuchtverfahren. Immerhin müßte es konsequente Beobachtung und Erforschung von Standortsmaterial zuzwege bringen, diese Verhältnisse wenigstens so weit zu durchleuchten, daß Aussagen über die Grenzen der Fortpflanzungsfähigkeit gemacht werden können.

Derselben Kategorie von Uninformiertheit sind die über die Erscheinungsformen von *Pelomyxa* in der Literatur enthaltenen Ansichten zuzuzählen. Seit der Entdeckung dieses Rhizopoden durch GREEFF, 1874 haben eine Reihe von Untersuchern (GRUBER, 1885; BLOCHMANN, 1894; WILSON, 1900; STOLČ, 1900; LEINER, 1924; OKADA, 1930 a und b), sich eingehender mit diesem Organismus befaßt, ohne jedoch zu einheitlichen Ergebnissen hinsichtlich der erwähnten Punkte zu gelangen. Besonders aber über die Existenz eines fraglichen Plurals der *Pelomyxen*spezies gehen die Meinungen weit auseinander, wengleich sich die meisten Autoren hierüber sehr reserviert äußern.

Schon BLOCHMANN läßt die Alternative offen, ob es sich bei den *Pelomyxen* mit verschiedenartigem Aussehen um unterscheidbare Spezies, für die er für alle Fälle Namen vorschlägt, oder nur um Ernährungszustände ein und derselben Form handelt. GRUBER, 1885 und PENARD, 1902, treten entschieden für eine Tren-

¹⁾ CORI, C. I., 1925. Die künstliche Anlage von Freilandwasserbecken und Sumpfräben für Zwecke biologischer und experimenteller Studien und für den Unterrichtsbetrieb. ABDERHALDEN, Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. 9, Teil 2, II.

nung der verschieden aussehenden *Pelomyxen* in eigene Spezies ein. LEINER, 1924 kommt auf Grund seiner Beobachtungen zu der Ansicht, daß nur die weißen *Pelomyxen* — es gibt graue, gelbe und weiße — fortpflanzungsfähig wären, während die Grauen und Gelben die ausgesprochene Neigung zur Enzystierung besäßen, also nur als Übergangsstadien zur Dauerform aufgefaßt werden könnten. OKADA (1931) hingegen schließt hieraus, daß die weißen die jüngsten, die gelben die ältesten Tiere seien, während die Grauen eine Zwischenstufe der vegetativen Periode in der Individualexistenz repräsentierten. Diese Folgerung wird vor allem durch seine Funddurchmusterung und das daraus gewonnene Häufigkeitsverhältnis der einzelnen Formen gestützt. Da die Weißen die Gelben zahlenmäßig um etwa das Zehnfache überwiegen und außerdem die niedersten Maße aufweisen, scheint sein Schluß tatsächlich gerechtfertigt.

Viel verwickeltere Anschauungen über die Fortpflanzung haben GREEFF, PENARD und BOTT, die zum Teil sogar einen Generationswechsel festgestellt haben wollen. Auch GRUBER beschreibt nicht weniger als 28 — ursprünglich sogar 48 — *Pelomyxen*arten, für deren jede er eine genaue Speziesdiagnose aufstellt. Allen diesen Formen ist die Schaumstruktur des Plasmas eigentümlich.

Eine Bestätigung einer derart großen Zahl von Arten scheint in der späteren Literatur, so weit mir diese zugänglich war, nicht vorhanden zu sein. Bei der Seriosität des genannten Autors dürften diesbezügliche Erhebungen hingegen im Interesse unserer Kenntnisse dieser Organismengruppe gelegen sein, besonders im Hinblick auf deren Milieubedürfnisse und eigentümliche Organisation.

Da mir die Angelegenheit trotz dieser Grundlagen noch sehr erörterungsbedürftig erschien, habe ich diesbezügliche Recherchen meinen Untersuchungen eingeflochten und glaube auf Grund derselben die reale Basis für die Ursachen des beobachtbaren Formwechsels von *Pelomyxa* gewonnen zu haben.

Im Zusammenhang mit diesen Erhebungen konnte ich bei *Pelomyxa* ferner pulsierende Vakuolen nachweisen, die meines Wissens bisher noch keinem Beobachter aufgefallen waren¹⁾. Naturgemäß waren diese Befunde ohne ein eingehendes Studium der Plasma-verhältnisse nicht denkbar. Die diesbezüglichen Ergebnisse scheinen mir von einiger Bedeutung für das Verständnis der Lebensweise dieser Rhizopoden zu sein, so daß ich mich bewogen sah, den ur-

²⁾ Nach DOFLEIN (Lehrb. d. Protozoenk. 1929) sind kontrakt. Vakuolen nicht nachgewiesen.

sprünglich für deren Niederlegung vorgesehenen Raum erheblich zu erweitern.

Dadurch erwuchs andererseits das Bedürfnis nach einer Reihe von Versuchen, die zwar in ihrer Art nichts Neues darstellen, aber infolge der angewendeten Methodik und der ihnen zugrunde gelegten gedanklichen Voraussetzungen zu neuen Resultaten führten. Besonders aufschlußreich war die bei *Pelomyxa* leicht zu bewerkstelligende Bestimmung des spezifischen Gewichtes.

Die Möglichkeiten, die mir in einem Ausbau der hierzu erforderlichen technischen Voraussetzungen zu liegen scheinen, sind gewiß so mannigfaltig, daß es bei der kargen Zahl von quantitativen Methoden in der biologischen Forschung nicht gerechtfertigt wäre, Verzicht darauf zu leisten.

Zur Ergänzung der spezifischen Gewichtsbestimmungen habe ich ferner Volumsmessungen an *Pelomyxa* ausgeführt, denen diese Form infolge ihrer Größe und ihrer Taxien sehr entgegenkommt. Besonders bei den im Anschluß an die Zerschneidungsversuche angestellten Transplantationen haben sie in diagnostischer Hinsicht gute Dienste geleistet.

Die letzterwähnten Experimente waren mir weniger um ihrer selbst Willen interessant, als vielmehr durch den sich mit ihrer Ausführung bietenden Weg, den plasmatischen Reflexapparat und Reaktionsmechanismus näher kennenzulernen. Offensichtlich lassen sich hier Beziehungen zu den, besonders von amerikanischen Forschern vertretenen Anschauungen über Polarität des Rhizopodenorganismus herstellen. Gesichtspunkte, deren Bedeutung für die gesamte Plasmaforschung heute nicht mehr anzweifelbar ist.

Die Ernährungsphysiologie von *Pelomyxa* wurde nur in Zusammenhang mit den Untersuchungen über Plasmastruktur erörtert. Sie nimmt, was Instruktivität anlangt, durchaus keine Sonderstellung unter den bei anderen Protozoen beobachtbaren Verdauungsvorgängen ein; sie eingehender zu erforschen, läßt daher keine wesentlich neuen Aufschlüsse erwarten.

Eine andere, hiermit verwandte Frage mußte zunächst noch offengelassen werden. Ich meine hier die den Protoplasten von *Pelomyxa* durchsetzenden Bakterien, deren Bedeutung für die Existenz ihrer Wirte noch völlig unaufgeklärt ist. Vielleicht handelt es sich um eine besondere Art von Symbionten, die bezüglich der Anlagerung und Aufspaltung der bei *Pelomyxa* beobachtbaren Reservestoffe in gewissem Sinne nützlich oder gar notwendig sind.

In Verbindung mit dem der *Pelomyxa* eigenen Plasmabau, den ich nicht strukturell im Sinne von physikalisch-chemischen Zuständen verstanden wissen möchte, sondern ihn zur morphologischen, also anpassungsmäßig fixierten Eigenart — zur Binnenmorphe — der Organismen zähle, wurden die Plasmaströmungsphänomene verhandelt.

Die diesbezüglichen Darlegungen tragen nicht nur ergänzenden Charakter in Bezug auf die übrigen Untersuchungen, sondern sollen ein Beitrag zu der von mir vorbereiteten mikrokinematographischen Analyse des Wesens der Plasmaströmungen überhaupt sein.

Weiterhin werden die beigebrachten Erörterungen über den intraplasmatischen Wasserwechsel auf Grund der durchgeführten Quellungs- und Entquellungsbestimmungen ergänzungsbedürftig erscheinen. Hierzu möchte ich bemerken, daß ich hinsichtlich dieser Dinge bewußt Einschränkungen getroffen habe, hauptsächlich, um den Rahmen vorliegender Untersuchungen nicht zu sprengen, da eine Ausführung jener Betrachtungen auch ein Eingehen auf die dazugehörigen experimentellen Voraussetzungen notwendig gemacht hätte. Diese aber sind so umfangreich und leiten zum Teil zu derart vom Charakter dieser Arbeit abweichenden Denkbezirken, daß ich sie wohl unter eigenem Titel werde veröffentlichen müssen.

Als Schlußstein habe ich der vorliegenden Arbeit den Versuch einer Deutung der bei *Pelomyxa* gegebenen baulichen Verhältnisse (Binnenmorphe) als Anpassungserscheinung an das von ihr ausschließlich besiedelte Biotop angefügt. Der so naheliegende Vergleich mit *Actinosphaerium* ist, um engere Beziehungen aufstellen zu wollen, zu parabolisch. Nichtsdestoweniger scheint mir darin vielleicht das einzig erwähnenswerte Pendant der Reduktion von plasmatischer Grundsubstanz ohne gleichzeitiger Anlagerung von Skelettsubstanzen als morphologisches Arbeitsmittel verwirklicht.

In großen Zügen finden sich auch bei dem soweit angepaßten Organismus von *Pelomyxa* alle der Rizopodenorganisation charakteristischen Eigenheiten.

Das Zusammenwirken der im einzelnen beschränkten Leistungen ergibt immer wieder das Phänomen der vitalen Inhärenz und diese ist es, welche das stückweise analytische Vordringen in den lebendigen Ablauf häufig ganz aussichtslos erscheinen läßt. Ich habe mich trotz hoher Einschätzung der quantitativen Erfassung des Details bemüht, dem Wesen des Ganzen

näherzukommen und es mit der Unzulänglichkeit der Kleinarbeit auszusöhnen.

Wenn es mir zum kleinen Teil gelungen ist, hierfür nützliche Beziehungen aufgestellt zu haben, sind meine Bestrebungen nicht vergeblich gewesen.

Prag, Anfang Juni 1933.

Verlagstechnische Umstände haben mich genötigt, die experimentellen Ergebnisse vorliegender Untersuchungen in zwei Teilen zu veröffentlichen, deren erster hiermit zum Abdruck gelangt. Der zweite erscheint demnächst an gleichem Orte.

Das in der Einleitung erörterte Programm gilt für die beiden getrennt erscheinenden Folgen. Ich hoffe, daß hierdurch der Zusammenhang der einzelnen Kapitel besser gewahrt bleibt, als wenn ich nur der in diesem Teile behandelten Abschnitte gedacht hätte. Am Schlusse derselben habe ich eine kurze Zusammenfassung ihrer Ergebnisse angefügt, auf welche ich in den dem zweiten Teile vorangeschickten programmatischen Bemerkungen zurückgreifen werde. Auch hiermit glaube ich den Leser zum Teil der Mühe des Nachschlagens enthoben zu haben. Der am Schlusse der zweiten Folge unternommene Versuch, die Binnenmorphe des *Pelomyxen*-protoplasten als Anpassungserscheinung zu deuten, involviert naturgemäß die gesamten an *Pelomyxa* angestellten Untersuchungen. Es hat sich daher nicht vermeiden lassen, dortselbst auch auf den vorliegenden Teil der Arbeit engeren Bezug zu nehmen, weshalb mir eine den zweiten Teil einleitende Disposition der im ersten Teil verhandelten Beobachtungen und experimentellen Befunde auch in dieser Hinsicht gerechtfertigt erscheint.

Das Abbildungsmaterial war von vornherein derart geordnet, daß es ohne Schwierigkeiten den einzelnen Kapiteln eingegliedert werden konnte. Dort, wo ein Zurückgreifen oder Vorwegnehmen hinsichtlich der Figuren sich als notwendig erwiesen hat, bitte ich die damit verbundene Mühe des Aufsuchens derselben nicht zu scheuen. Ich habe es so einzurichten getrachtet, daß sich dies erst im zweiten, nicht aber im vorliegenden Abschnitt dieser Arbeit ereignet, um auf diese Weise die hier aufgeworfenen Fragen geschlossener behandeln zu können. Antezipationen in begrifflicher Hinsicht habe ich ohnehin zu vermeiden gesucht.

Der mit der Zerteilung der Arbeit für die Lesung derselben immerhin verknüpfte Mehraufwand an Geduld fällt zu Lasten des Lesers, den ich bei einem Urteil über diesen Punkt um Berücksichtigung der heute an und für sich erschwerten Publikationsvoraussetzungen bitte.

II. Material.

Die Standortsbeschaffenheit.

Zunächst möchte ich einige Worte über die Verhältnisse sagen, unter welchen in einem Limnetikonbecken unseres Institutes (vgl. CORI, l. c.) die *Pelomyxen* auftraten. Im Detail auf die verschiedenen physikalischen und chemischen Milieufaktoren einzugehen erübrigt sich, da die von DEJDAR (l. c.) ausgeführte Standortsanalyse im Aufschluß hierüber erschöpfend ist.

Seinerzeit (1931) fanden sich die *Pelomyxen* vorzüglich in einem Becken, das nicht durchströmt war, sondern seine durch Verdunstung bedingte Wassereinbuße lediglich nach Art eines kommunizierenden Gefäßes aus dem mit ihm in Niveauverbindung stehenden Gerinne ergänzte. Dieses Becken ist im Laufe der letzten zwei Jahre verhältnismäßig arm an den Tieren geworden, obwohl keinerlei erfaßbare Änderungen im Nahrungsnachschub, der hauptsächlich aus Algen und abgefallenen Syringenblättern besteht, vor sich gegangen war. Dagegen wurde das darunterliegende Becken — die Becken sind abfallend angeordnet — welches von dem die ganze Anlage versorgenden Gerinne letztendlich durchströmt wird, stark besiedelt. Seinem Grundcharakter nach muß es zu den polytrophen Gewässern gezählt werden, wenngleich für die Vollgültigkeit dieses Begriffes manche Voraussetzungen fehlen.

Besonders im Spätherbst und Vorfrühling fanden sich im Kubikdezimeter Schlamm oft bis gegen 400 Individuen von *Pelomyxa*. Exakte Zählungen wurden systematisch nicht durchgeführt.

Was für Ursachen dieser „Übersiedlung“ zugrunde liegen, läßt sich nur vermutungsweise angeben. Die tropholytische Zone, innerhalb welcher sich die Tiere bewegten, war etwa 25 cm mächtig, aber nur bis etwa 10 cm Tiefe besiedelt. Jahreszeitliche Schwankungen verschieben diese Tiefengrenze. So wurden im Sommer und Herbst die *Pelomyxen* noch in wesentlich tieferen Schichten — bis 15—20 cm — angetroffen, während sie im Winter in der Schlammoberfläche, bzw. mit nur ganz geringfügiger Wan-

derungstendenz nach unten beobachtet werden konnten. Das hängt mit der Sauerstoffzehrung einerseits und mit der Produktion von Fäulnisstoffen andererseits zusammen. Die im Sommer vorhandene trophogene obere Schlammregion bildet sich in der lichtarmen Jahreszeit zurück und nimmt den tropholytischen Charakter der tieferen Schlammschichten an.

Schon die diesbezüglichen Beobachtungen von ENGELMANN und BLOCHMANN (l. c.) weisen darauf hin, daß trotz der anaeroben Lebensweise von *Pelomyxa* ein gewisses Sauerstoffminimum gegeben sein muß, um den Tieren, die mit oligoerob bezeichnet werden müßten, ein gedeihliches Fortkommen zu ermöglichen. Es wurden Versuche darüber angestellt, wie sich die Tiere gealtertem, im Dunkeln aufbewahrten Schlamm gegenüber verhielten. Tatsächlich stiegen sie in sehr kurzer Zeit aus demselben heraus und verblieben dann an der Grenzfläche Wasser-Schlamm.

Abgesehen von den photophoben Wanderungen, die *Pelomyxa* unternimmt und bei denen Kriechgeschwindigkeiten von 20 cm in 24 Stunden erreicht werden, die BLOCHMANN als „eine ganz anständige Leistung für einen Rhizopoden“ bezeichnet (ENGELMANN gibt übrigens viel höhere Werte an: $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ mm Kriechweg pro Minute), lassen sich periodische Auf- und Niederbewegungen im Schlamm beobachten, denen teils heterogene, teils endogene Ursachen zugrunde liegen dürften. Jedenfalls ist eine so einfache Erklärung, wie sie BLOCHMANN für die Tag- und Nachtwanderungen abgibt, ausgeschlossen.

BLOCHMANN sagt hierüber folgendes: „Nachdem die Gläser mit dem frisch von dem natürlichen Fundorte geholten Schlamm eine Zeitlang gestanden hatten, begann die Fäulnis in dem Schlamm eine intensivere zu werden. Der dadurch entstehende Sauerstoffmangel trieb in der Nacht die *Pelomyxen* der Oberfläche zu, das Tageslicht war ihnen offenbar noch unangenehmer als der geringe Sauerstoffmangel (soll wohl heißen: Sauerstoffgehalt!) und scheuchte sie wieder in die Tiefe. Die abwechselnde Wirkung beider Faktoren veranlaßte die regelmäßigen Wanderungen, die unterblieben, als durch Einbringen von *Elodea* der Sauerstoffmangel gehoben wurde.“

Bei den durch längere Perioden, die unabhängig von hell-dunkel zu sein scheinen, gekennzeichneten Wanderungen der Amöben habe ich den Eindruck, als ob hier ganz besonders den trophogenen und tropholytischen Wandlungen, die sich in den oberen Schlamm

schichten abspielen, eine entscheidende Rolle zukäme. Diese Ansicht wird in erster Linie durch das Auftreten verschiedenartiger *Pelomyxen*formen im selben, eng begrenzten biotopischen Bezirk gestützt.

Die Erscheinungsformen von *Pelomyxa*.

Wie ich schon in der Einleitung bemerkt habe, lassen sich die durch ihr unterschiedliches Aussehen charakterisierten Varianten von *Pelomyxa* nicht als Subspezies einer gegebenen Stammform aufrechterhalten. Es handelt sich offenbar um stoffwechselphasische Formen, die sekundär zur Bevorzugung dieser oder jener Nahrungsstoffe neigen. OKADA (l. c.), der diesen Varianten noch eine gewisse Stabilität im Sinne einer artgebundenen Typenbildung beimessen möchte, äußert sich hierzu folgendermaßen:

„Wenn man eine Anzahl (*Pelomyxen*) aus dem Schlamme herausgelesen hat, und in ein Gefäß mit klarem Wasser überführt hat, zeigen sie sich keineswegs von einheitlicher Erscheinung; es waren wenigstens drei verschiedene Erscheinungsformen¹⁾ zu unterscheiden. Die Amöben des ersten¹⁾ Typus waren klein, kugelig oder höchstens birnförmig und im allgemeinen von milchig weißer Farbe, gewöhnlich mit bräunlichen Flecken. Die des zweiten¹⁾ Typus sind groß und keulenförmig und haben ein stielartiges Hinterende, ihre Farbe ist grünlich-grau. Die der dritten¹⁾ Gruppe sind immer gelb gefärbt und undurchscheinend, ihre Gestalt ist kugelig oder birnenförmig wie die der ersten Gruppe und ebenfalls nicht groß.“

Auch in dem von mir verarbeiteten Material waren die diesbezüglichen Verhältnisse analog. Das hat seinen Grund in der gleichen Provenienz von OKADA'S und meinem Material; in beiden Fällen handelte es sich um künstliche Freilandwasserbecken. Nur bezüglich der Nahrungsbevorzugung fanden sich zu den von OKADA gemachten Angaben kleine Abweichungen, die mir hinsichtlich der Unterscheidung der einzelnen Typen nicht unwichtig erscheinen.

Physiologische Charakteristik.

Für die weißen Formen gibt OKADA hauptsächlich die Reste höherer Pflanzen als Nahrung an. Daneben finden sich geringfügige Mengen mineralischer Bestandteile. Ich kann diese Fest-

¹⁾ Von mir gesperrt

stellung in gewissem Sinne bestätigen. Nur ist es von Belang hinzuzufügen, daß der weiße Amöbentypus eindeutig derjenige ist, welcher im Vergleich zu den zwei übrigen die kleinsten Nahrungsquanten beansprucht. Mineralische Bestandteile fand ich so gut wie gar keine im Plasma dieser Tiere vor und möchte sagen, daß sie ein ausgesprochenes Bestreben zur raschen Abgabe aller gefressenen, nicht weiter verwertbaren Nahrungsanteile haben. Die Nahrungsaufnahme geht fast nur im Dunkeln vonstatten. Ich habe Individuen gesehen, die tagelang zusammengekugelt auf der Schlammschicht lagen. Sie waren völlig frei von Glanzkörpern. An deren Stelle — besonders in Schnitten ließ sich das gut zeigen, aber auch in einfachen Quetschpräparaten — fand sich eine unregelmäßig kontourierte, fast strukturlose Vakuole vor, die mit den für das Entoplasma von *Pelomyxa* charakteristischen stäbchenförmigen Bakterien erfüllt war. Und zwar ist es der plumpere Typus, um den es sich hier handelt, von dem OKADA vermutet, daß er glykogenophil sei.

Mechanischen Insulten gegenüber verhalten sich die weißen *Pelomyxen* anders als die grauen und gelben. Werden sie z. B. mit einem Glasfaden zerquetscht, so bleibt der hierdurch verursachte Eindruck wie in einer zähplastischen Masse noch lange erhalten, ohne durch aktive Formänderung der Amöbe ausgeglichen zu werden. Ebenso ist es mit den Zerschneidungs- und Zerreißungsversuchen. Es hat den Anschein, als wäre das Plasma von einem festen Gerüst unelastischer Alveolen durchwirkt, die bei Eingriffen dieser Art nicht metabol deformierbar sind, sondern in ihrem Zusammenhalt gestört, d. h. zerbrochen würden. Die von diesen Alveolen eingeschlossene Plasmalympe ist hochgradig solvatisiert, was die im Dunkelfeld außerordentlich lebhafteste BROWN'sche Bewegung beweist. In Kapitel IV wird hierüber noch ausführlich zu verhandeln sein.

Die weißen *Pelomyxen* sind Änderungen in den Umgebungsbedingungen gegenüber sehr empfindlich. Unter Aussendung hyaliner, häufig blasiger Pseudopodien gehen sie bei Übertragung in selbst entlüftetes Leitungswasser in wenigen Stunden zugrunde. Wenn *Pelomyxen*leichen am Standorte oder in den zu Kulturzwecken aufgestellten Planktongläsern gefunden wurden, waren es stets weiße Amöben.

Der gelbe Typus fand sich regelmäßig in den oberen und mittleren Schlammschichten, in Kulturgläsern ganz

selten auch an der Schlammoberfläche. Als Nahrung werden Algenmaterial, aber auch Reste von tierischen Kadavern bevorzugt. Selbst Borsten von Oligochäten (*Stylaria*) fand ich häufig im Entoplasma. Im Gegensatz zum weißen Typus häufen die gelben *Pelomyxen* halb- und ganzverdaute Nahrungsreste in ihren Protoplasten an. Nur ganz selten ließen sich Tiere mit lebhaft im Gange befindlicher Defäkation beobachten. Die Lokomotion ist rege, besonders wenn Nahrung aufgenommen wird, was eigentlich ständig geschieht. Pflanzliche Nahrung wird vorzüglich im Dunkeln goutiert; an tierischen Kadavern fressen die Amöben aber auch bei Belichtung. Häufig fand ich unter die oberste Schlammschicht, zusammen mit faulenden Blättern gesunkene Leichen von *Asellus*, in deren Extremitäten sich die *Pelomyxen* mit massigen Pseudopodien verankert hatten. Ganze Nester die Chitinreste träge umfließender Tiere konnten an ein und demselben Kadaver beobachtet werden. Auch abgestorbene *Cypris* werden von *Pelomyxa* regelrecht ausgeweidet.

Da die Schalenränder durch äußere Umstände ziemlich eng zusammengedrückt wurden, mußte sich die Amöbe beim Verlassen des Gehäuses zu einer ganz dünnen Lamelle ausbreiten, wobei größere Nahrungseinschlüsse aus dem Plasma herausgerissen wurden und innerhalb der Schalen stecken blieben. Nachdem sich die Amöbe aus dem Gefängnis befreit hatte, nahm sie keulenförmige Gestalt an und ließ sich über faulende Blätter hinab in tiefere Schlammschichten fallen.

Mechanischen Eingriffen gegenüber verhält sich die gelbe *Pelomyxa* sehr resistent. Die besten Resultate der Transplantationsversuche ergab auch dieser Typus. Mit stumpfen Instrumenten beigebrachte Eindellungen und Quetschungen werden innerhalb von wenigen Sekunden durch Verströmen und Vordrängen des leichtbeweglichen und dabei doch sehr formkräftigen Plasmas ausgeglichen. Zerreißen läßt sich die Amöbe überhaupt nicht. Das Individuum, welches man mit zwei Glashäkchen auseinanderzuzerren trachtet, läßt sich entweder zu einem sehr dünnen Faden strecken oder aber befreit sich, bevor es so weit gekommen ist, durch Abfließen von den eingestochenen Instrumenten. Im Gegensatz zu den weißen *Pelomyxen* sind die gelben Tiere gegenüber Berührungen mit Flüssigkeits-Gasflächen sehr empfindlich. Es genügt, daß die Amöbe die Wasseroberfläche mit einem ganz kleinen Teil ihres Periplastes berührt, um in wenigen Augenblicken vollständig auseinandergerissen zu werden. Nebenstehende Skizze (Textfig. 1)

zeigt im Querschnitt den Verlauf einer solchen Kontaktexplosion. Als Grundlage der Zeichnung haben Mikrokinematogramme gedient. Die Pfeile deuten an, in welcher Richtung das Entoplasma zerrissen wird. Eine derartig zerplatzte Amöbe nimmt an der Wasseroberfläche oft mehrere Quadratcentimeter Flächenraum ein. Selbst nachdem sich die Amöbe schon vollständig aufgelöst hat, ist das an der Wasseroberfläche ausgebreitete Entoplasma noch nicht zur Ruhe gekommen. Von Resten eines etwa vorhandenen Ektosarks ist keine Spur zu sehen. Es hat den Anschein, als hätten die entoplasmatischen Partikel das Bestreben — zur Herbeiführung eines oberflächen-

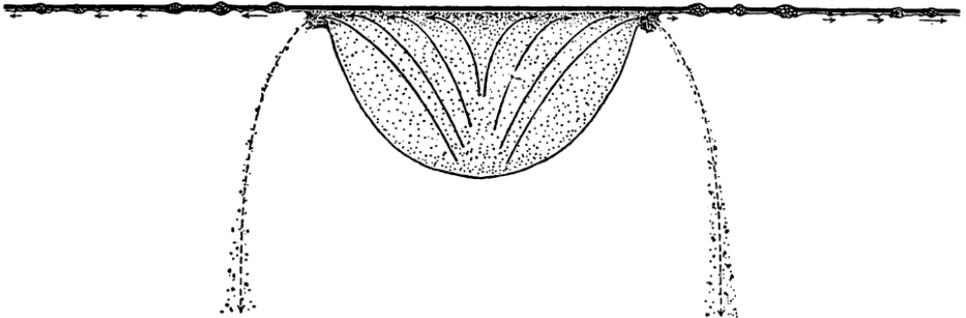


Fig. 1 zeigt schematisch den Verlauf einer sog. Kontaktexplosion bei einer grauen *Pelomyxa*. Diese tritt dann ein, wenn das Individuum mit der Grenzfläche Luft-Wasser in innige Berührung kommt. Hierbei wird der plasmatische Inhalt des Tieres an der Wasseroberfläche ausgebreitet. Die den Protoplasten erfüllenden mineralischen Partikel werden dabei frei und sinken in einem feinen Rieselstrom (wie die Pfeile andeuten) zu Boden. Die in der Figur sichtbaren Klümpchen plasmatischer Substanz an der Wasseroberfläche werden in derselben noch weiter im Sinne der beigezeichneten Pfeile verteilt.

dynamischen Gleichgewichtes — sich möglichst weit voneinander zu entfernen. Der Vorgang scheint demjenigen ganz analog zu sein, wenn sich eine oberflächenaktive Substanz in eine Grenzfläche drängt.

Die Glanzkörper sind beim gelben Typus außerordentlich zahlreich und relativ klein, so daß sie sich, wie schon LEINER (l. c.) und OKADA betonen, häufig schwer nachweisen lassen. Doch daran ist meines Erachtens nicht allein ihre geringe Größe schuld, sondern hauptsächlich die Anhäufung von verschiedensten Partikeln, die auszuschleiden die Amöbe — wie schon bemerkt — wenig Neigung hat. Die eigentümlichen, bakterienartigen Stäbchen sind nicht wie beim weißen Typus über den ganzen Protoplasten

verbreitet, sondern in erster Linie in der näheren Umgebung der Glanzkörper zu finden. Im übrigen Entoplasma sind sie nur vereinzelt anzutreffen. Diese Tatsache wird auch von LEINER und OKADA festgestellt. Die Verteilung dieser „Bakteroiden“ — der Terminus ist hier nicht begrifflich streng zu verstehen — ist recht charakteristisch. Sie sind an das plasmatische Binnengerüst des Individuums gebunden und darin, z. B. bei der weißen Form, oft in erheblicher Menge angehäuft. Ich bringe das in Textfig. 2 ganz schematisch zur Anschauung. Die vom Binnengerüst umschlossenen Alveolarräume sind immer frei von ihnen (vgl. auch Photogramm Textfig. 5 e).

Bezüglich der Färbung der gelben *Pelomyxa* scheint es mir, als ob diese mit dem Abbau ihrer chlorophyllreichen Nahrungsstoffe in Zusammenhang stünde. Die gefressenen Algen nehmen nämlich bald nach ihrer Einverleibung eine intensiv safrangelbe Färbung an. Die Chloroplasten werden dann langsam aufgelöst und vom umhüllenden Entoplasma der Amöben resorbiert. Hierbei wird der Farbstoff, ohne zunächst eine weitere Veränderung zu erfahren, gleichmäßig im Protoplasten der Individuen verteilt und verleiht diesen ein durchscheinend gelbes Aussehen. Meist sind die Tiere von den diffus über das ganze Entoplasma verbreiteten Nahrungsresten mehr oder minder stark getrübt.

Gegenüber Milieuveränderungen zeigt die gelbe Form im Gegensatz zur weißen ein ausgeprägtes Anpassungsvermögen. Wie weiter unten noch eingehend zu erörtern sein wird, ist überhaupt die physiologische Plastizität der gelben *Pelomyxen* beträchtlich. Vor allem aber besitzen sie die Fähigkeit, reversibel in die graue Form und irreversibel in die weiße Form überzugehen.

Zum Schluß hätte ich noch den grauen Typus zu charakterisieren. Im Durchschnitt etwas kleiner als der gelbe, sind seine

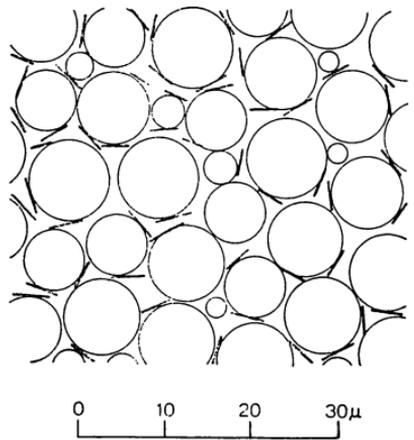


Fig. 2. Schematischer Schnitt durch das Plasma einer gelben *Pelomyxa*. Die dasselbe erfüllenden Solbläschen sind von Bakterien (II. Typus) umlagert (vgl. auch Textfig. 5 c).

Extremexemplare wesentlich größer als die größten gelben *Pelomyxa*. Diese grauen Riesen erreichen bis zu 3,2 mm Durchmesser in abgekugelmtem Zustand. Sie haben ein größeres spezifisches Gewicht als die beiden anderen Typen (vgl. Kapitel IV) und sind in den mittleren bis tiefsten Schlammschichten zu finden. Ihr Lokomotionsbedürfnis ist groß; sie durchziehen die von ihnen besiedelten Regionen kreuz und quer und sind bezüglich der Nahrungsbeschaffenheit nicht wählerisch. Alles, was in den tieferen Schlammschichten an organischem Detritus vorhanden ist, wird gefressen. Feiner Quarzsand, in dem nur mehr kärgliche Überbleibsel zerfallener Zellsubstanz enthalten sind, wird in großen Quantitäten konsumiert. Die nicht sehr zahlreichen, aber verhältnismäßig großen Glanzkörper — sie sind oft mehrmals so groß als die Kerne — sind fast frei von Bakterien. Auch im übrigen Entoplasma finden sich nur wenige und nur solche des II. Typus.

Nach LEINER und OKADA lassen sich nämlich zwei Bakterientypen unterscheiden, die regelmäßig im Plasma von *Pelomyxa* anzutreffen sind. Der erste Typus ist kurz und dick, scheint in Beziehung zu den Glanzkörpern zu stehen und kommt hauptsächlich in den weißen und gelben *Pelomyxa* vor. Der zweite Typus ist langgestreckt-fadenförmig und meist über das gesamte Entoplasma der Amöben ohne besondere Lokalisation verbreitet. Er ist in allen *Pelomyxa*-formen anzutreffen, jedoch nur bei der grauen nicht mit Individuen des ersten Typus vergesellschaftet.

Das plasmatische Binnengerüst der grauen *Pelomyxa* besteht aus hyalinem, ziemlich dünnflüssigem Entoplasma. Die darin verteilten Bläschen mit wässrigem Inhalt sind sehr verschieblich (vgl. Tafel 11 Fig. 2 u. 7). Wird die Amöbe in partikel-freies Kulturwasser gebracht, so entledigt sie sich in 20—30 Minuten aller mineralischen Ballaststoffe, in weiteren 2—3 Stunden der übrigen Nahrungskörper und hat dann ein durchsichtig bläulich graues Plasma, das ultramikroskopisch in hellstem Amikronenlicht strahlt. Die Solbläschen zeigen sich hierbei optisch leer, abgesehen von einigen wenigen größeren, an der Grenze der Auflösbarkeit bei durchfallendem Licht liegenden Körperchen, die in lebhafter BROWN'scher Bewegung begriffen sind.

An dieser Stelle mehr über die Ultrastruktur des plasmatischen Apparates von *Pelomyxa* zu sagen, würde aus dem Rahmen dieser Ausführungen fallen. Außerdem beabsichtige ich, in Zusammenhang

mit den in der Einleitung schon erwähnten Untersuchungen des intraplasmatischen Wasserwechsels, andernorts die dynamisch-strukturellen Voraussetzungen des plasmatischen Quellungs- und Entquellungsmechanismus in obigem Sinne zu behandeln.

Mechanische Eingriffe beantwortet die graue Amöbe — besonders die großen Exemplare — mit Teilung. Schon relativ geringfügige Läsionen regen hierzu an. Sie repräsentiert übrigens den einzigen Typus, bei dem die echte Teilung regelmäßig beobachtet werden konnte. Was unter echter Teilung (= Fortpflanzungsteilung) im Gegensatz zur Pseudoteilung zu verstehen ist, wird im zweiten Teile der Arbeit eingehend erörtert. Den gelben Formen ist die Durchführung der echten Teilung gelegentlich möglich, den weißen nicht.

Das spezifische Gewicht der grauen *Pelomyxa* ist, selbst nach Ausscheidung aller mineralischen Einschlüsse und Nahrungspartikel, das höchste bei *Pelomyxa* überhaupt beobachtete.

Die bläulich-graue Grundfarbe des Entoplasmas — die Tiere erscheinen, frisch dem Schlamm entnommen, grau-schwarz bis schwarz — dürfte von kolloid verteilten mineralischen Stoffen herrühren, wodurch vielleicht auch das ihrem Plasma eigentümliche, intensive Amikronenlicht erklärt werden kann.

Geraten die Tiere an Grenzflächen gasförmig-flüssig, so verhalten sie sich wesentlich resistenter als die dem gelben Typus angehörenden. Zwar wird mitunter auch Entoplasma abgegeben, aber die Plasmoptyse bleibt lokalisiert und führt nicht zu einer restlosen Eruption und Suspendierung des Protoplasten.

Die grauen Tiere zeigen ferner die ausgeprägteste Neigung, sich durch enge Spalten hindurchzuzwängen. Ich sah ein Individuum sich zwischen der Glaswand des Kulturgefäßes und einem im Substrat steckenden, noch ziemlich intakten Laubblatt fast flächenförmig ausbreiten; es mußte in diesem Zustand eine Strecke von etwa 20 mm kriechen, bevor die Situation wieder eine mehr räumliche Gestalt zuließ. Bei dieser schlüpfenden Fortbewegung werden gewöhnlich eine Menge mineralischer und zellulose- oder chitinhaltiger Ballaststoffe abgegeben. Wie das im einzelnen vor sich geht, ist in Textfig. 3 schematisiert dargestellt. Die von wässrigem Sekret erfüllten, das Entoplasma durchsetzenden Bläschen, in welchen die ausgewerteten Restsubstanzen eingeschlossen sind, gelangen zunächst durch Abströmen des sie umschließenden gelatinierbaren Gerüstplas-

mas (das RHUMBLER'SCHE Enchylema) an die Oberfläche der Amöbe. Es fließt immer mehr Gerüstplasma von ihrer membranösen Umhüllung ab, bis es zum Zerplatzen der Bläschen selbst kommt. Die nunmehr ihres Spannungsgehaltes beraubte Blasenwand sinkt zurück und wird von den äußersten Schichten des Periplastes aufgenommen und restlos eingeschmolzen.

Um auf die eingangs dieses Abschnittes berührten Umstände einer Besiedlung bzw. Übersiedlung eines Biotopes zurückzukommen, möchte ich die Feststellung erwähnen, die sich bei den für die Amöben optimalen Standorten in Bezug auf die Siedlungsverteilung im Schlamm machen ließ.

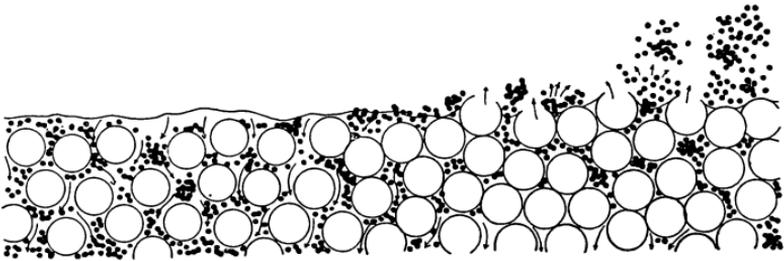


Fig. 3 zeigt schematisiert die Abgabe von Inhaltskörpern auf einen mechanischen Reiz hin. Die Pfeile deuten die Strömungsrichtung des zurückweichenden Plasmas an. Die Figur ist von links nach rechts in Bezug auf die Bewegung verschoben gezeichnet.

Die grauen Formen wurden, wie schon bemerkt, nur in den tiefsten bis mittleren Zonen des Sapropels angetroffen. Die Gelben halten sich in den mittleren und knapp unter der Oberfläche des Schlammes liegenden Regionen und nur selten sind Exkurse in tiefere Schlammschichten zu beobachten. Die weißen Formen hingegen sind ausschließlich in und auf der Oberfläche des Schlammes zu finden. So die Verhältnisse am Standorte selbst.

Betrachtet man die zahlenmäßige Relation der in einem bestimmten Lebensraum auftretenden grauen, gelben und weißen Pelomyxen, so hat es zunächst den Anschein, als ob sich die weißen Amöben bei weitem im Übergewicht befänden. OKADA hat dieses Ergebnis in einer seiner Abhandlungen tabellarisch zusammengefaßt. Auch in den von mir untersuchten Schlammproben konnte ich ähnliche Relationen vermuten (vgl. den II. Teil).

Die weißen *Pelomyxen* wurden von LEINER in Anlehnung an BLOCHMANN, der diese Namen vorschlug, als *Pelomyxa villosa* (GRUBER), die gelben als *Pelomyxa greeffi* und die grauen als *Pelomyxa palustris* gekennzeichnet. Nach LEINER sollen nun allein die weißen *Pelomyxen* die Fähigkeit der Vermehrung durch Teilung besitzen, während die grauen und gelben ihrer ermangeln. OKADA bemerkt hierzu: „Wenn wir diese Tatsache als richtig annehmen, so ist es ohne weiteres verständlich, warum allein dieser erste (weiße) Typ von *Pelomyxa* immer in großer Anzahl auftrat.“ — Über den letzten Passus sind nun einige Worte der Richtigstellung zu sagen, deren Beobachtungsgrundlage, wie mir scheint, den Schlüssel zu der von OKADA offengelassenen Alternative der artgebundenen Unterscheidung der verschiedenen *Pelomyxentypen* bildet.

PENARD (l. c.) entscheidet sich für die Auffassung, daß die besprochenen Erscheinungsformen von *Pelomyxa* verschiedene Arten repräsentieren. Im Gegensatz zu BLOCHMANN, der sich hierüber in der oben zitierten sehr reservierten Weise äußert, und OKADA, der es der Auffassung des einzelnen anheimstellt.

Weiterhin bemerkt der letztere Autor zu der Frage noch folgendes: — „Auf der anderen Seite ist es nicht unmöglich, daß sie (die Typen) drei verschiedene Entwicklungsstadien darstellen. Wenn das so wäre, mögen die weißen Tiere die jüngsten, die gelben die ältesten sein. Die grauen Formen sind danach eine Zwischenstufe der vegetativen Periode.“ — Damit wird das zum Wesen der Sache Treffendste geäußert, was in der Literatur zu finden war.

Was OKADA allerdings unter Entwicklungsstadien verstehen will, ist nur schwer zu erraten. Wahrscheinlich ist daran mehr seine unpräzise Ausdrucksweise schuld, als die dieser zugrunde liegende, von ihm gebildete Vorstellung hierüber. Wenn ich den Terminus „Entwicklungsstadien“ unter Zugrundelegung der von mir angestellten Beobachtungen interpretiere und damit die Reagibilität der *Pelomyxen* somatischen und generativen Reizen gegenüber bezeichne, dann vermag ich, falls der Autor Ähnliches gemeint hat, ihm prinzipiell zuzustimmen.

OKADAS eigener Angabe zufolge läßt sich die Relation der einzelnen *Pelomyxentypen*, wann immer auch die Proben dem Standorte entnommen werden, in der von ihm beobachteten zahlenmäßigen Beziehung feststellen. Die weißen überwiegen um etwa das 10fache die gelben, um das 6fache die grauen Tiere.

Nach eigenen Beobachtungen trifft dies nicht uneingeschränkt zu. Deren Resultat läßt sich bündig dahin zusammenfassen:

Tauchen in einem Biotop Pelomyxen auf, so sind die zu Beginn der Besiedelung beobachtbaren Formen stets die grauen Tiefbewohner des Sapropels.

Verfolgt man deren Schicksal eingehender, so zeigt es sich, daß sie aus den tieferen Schlammschichten allmählich in die höheren lockeren Regionen aufsteigen. Dabei erfährt ihr Aussehen und ihr mengenmäßiges Auftreten eine Wandlung. Sie werden zahlreicher und verlieren ihre bläulich-graue Färbung, die einem trüben Bernsteinengelb Platz macht.

Damit scheinen aber die Besiedelungsverhältnisse des Sapropels noch immer nicht ins Gleichgewicht gekommen zu sein. Zunächst vereinzelt, dann zahlreicher, begeben sich die gelben Amöben an die Schlammoberfläche. Es sind dies meist die größeren unter ihnen. Dort zerfallen sie alsbald in eine Menge von Teilen — ein gelbes Individuum in 10 und mehr —, die ein milchigweißes Aussehen bekommen, und fast immer abgekugelt, reaktionsträge an der Schlammgrenze herumliegen. Häufig haben die dahin emporsteigenden gelben Amöben schon eine beinahe weiße Tönung. So erscheinen die Verhältnisse unter Standortsbedingungen.

Um mich über den Verlauf dieser „Metamorphose“ im einzelnen zu unterrichten, wurden Schlammproben mit dem auf natürliche Schichtung des Sapropels keine Rücksicht nehmenden Schlammsauger entnommen und in runde Gläser von ca. 12:20 cm gebracht. Die Menge des Schlammmaterials wurde so gewählt, daß dieses bis etwa zu halber Höhe des Gefäßes in sedimentiertem Zustand reichte und darüber eine mehrere Zentimeter hohe Schicht Milieuwasser stand.

Beim Entnehmen der Proben waren naturgemäß die verschiedenen Regionen bevorzugenden grauen, gelben und weißen Pelomyxen in regellosem Durcheinander in das sedimentierende Schlammquantum suspendiert. Nach 3—4 Tagen — die Kulturen wurden kühl (10—14° C) aufbewahrt —, nachdem sich das Schlammgleichgewicht im Sapropel eingestellt hatte, war die Verteilung der einzelnen Typen jedoch ganz analog den Standortsbedingungen erfolgt. Die grauen Pelomyxen befanden sich in der Tiefe, die gelben besiedelten die von halbzersetzten Pflanzenteilen und Algen aufgelockerte mittlere bis obere Region, während

die weißen auf der aus feinstem mineralischem und organischem Schlemmmaterial bestehenden Schlammoberfläche verstreut lagen.

In diesen Proben verschob sich nun die Zahlenrelation der einzelnen Formen von den grauen über die gelben zu den weißen. Das Erlöschen der Besiedelung trat immer dann ein, wenn nur mehr die weißen, an der Schlammoberfläche befindlichen *Pelomyxen* vorhanden waren.

Es wird nicht schwer sein, diesen Sachverhalt in nuce einer Erklärung der hier ablaufenden Geschehnisse zugrunde zu legen.

Die am Standorte auftretenden grauen Amöben sind fraglos diejenigen, welche sich mehr oder minder unmittelbar aus (unbekannten) Dauerformen herausbilden. Leider konnte ich solche niemals beobachten oder habe, wenn ich Cysten sah, diese nicht mit *Pelomyxa* in Zusammenhang bringen können, da sich der Vorgang des Ausschlüpfens, der in diesem Falle allein beweiskräftig ist, meiner Anschauung entzog. Auch die Aussaat von verdächtigem Cystenmaterial auf verschiedene natürliche und synthetische Nährböden hatte keinen Erfolg zu verzeichnen.

Es ist vielleicht am Platze, hier einzufügen, in welcher Richtung sich meine Bemühungen nach einem künstlichen Nährboden für *Pelomyxa* bewegten. Zunächst ergab sich als unumgängliches Erfordernis, Milieuwasser zu verwenden und zwar das aus dem Schlamm abfiltrierte, da das über dem Schlamm stehende offenbar nicht mehr die notwendige Beschaffenheit hatte. Zusammengesetzte Salzlösungen, z. B. KNOP und ähnliche, sind absolut unverwendbar; die *Pelomyxen* gehen innerhalb weniger Stunden darin zugrunde. In das Schlammwasser wurde mit Baumwollfasern aufgelockerter Quarzsand gebracht, dem außerdem eine entsprechende Portion getrockneter und feinermahlener Fleischpeptongelatine beigegeben war. Mit demselben Material wurde auch die Sandschicht überdeckt. Das Ergebnis war recht unbefriedigend. Die meisten eingebrachten grauen *Pelomyxen* krochen sofort an die Oberfläche der Sandschicht und gingen dort, unter schließlicher Umwandlung in die weißen, innerhalb weniger Tage zugrunde. Die wenigen, die im Sande verblieben, hatten kein besonderes Schicksal; auch sie desorganisierten — wenn vielleicht etwas langsamer — in kurzer Zeit. — Als Ursachen für dieses Fiasko ließen sich eine ganze Reihe von wahrscheinlichen Umständen anführen, z. B. die trotz aller darauf verwendeten Sorgfalt doch zu unausgeglichene Zersetzungsprozesse und die damit in Zusammenhang stehende Überproduktion

von Fäulnisstoffen. Jedenfalls scheint es zunächst ganz aussichtslos, für derartig speziell angepaßte heterotrophe Protozoen geeignete Nährmedien zu finden, besonders dann, wenn nicht nur die nutritive Milieubeschaffenheit, sondern auch die mechanische Milieustruktur in der Wagschale zu liegen scheint.

Die ersten (grauen), aus den Dauerformen hervorgegangenen Pelomyxen beladen sich sehr bald mit an mineralischen Anteilen reichem Nahrungsmaterial. Ihr Plasma erhält hierdurch die diesem Typus eigentümliche Färbung, die z. T., wie schon bemerkt, auf einer sehr feinen Verteilung von Partikeln im Entoplasma (Gerüstplasma) der Individuen beruhen dürfte.

Infolge von Umständen, die sich aus verschiedenen endogenen (Taxien) und exogenen (Milieuwandlungen, fortschreitende Fäulnis, Sauerstoffverarmung, usw.) Komponenten zusammensetzen, wandert nun ein Teil der sich durch echte Teilung vermehrenden grauen Formen in die mit pflanzlichen Organismen beteiligte mittlere bis obere Region des Sapropels. Hierdurch erfahren die Ernährungsbedingungen eine grundlegende Änderung. An Stelle der an lebender organischer Substanz verarmten Tiefenschicht tritt die mit Algen und anderen Chlorophylllieferanten durchsetzte nächsthöhere Schicht. Hier herrscht relativer Sauerstoffreichtum, wenn dieser auch ein gewisses Maß nicht überschreiten kann, da die darunterliegende tropholytische Schicht stark sauerstoffzehrend ist.

Abgesehen von der ernährungsphysiologischen Umstellung, welche die der O₂-armen Region entstiegene Tiere erfahren müssen, macht sich der Lichtfaktor und eine Reihe anderer, mit der pflanzlichen Besiedelung in Zusammenhang stehender Umstände geltend. Das Plasma der Pelomyxen wird vermutlich reicher an Kohlehydraten (Glanzkörpervermehrung, vgl. oben) und erhält durch Spaltungsprodukte des Chlorophylls eine andere Farbnuance. Die nunmehr gelben Tiere vermögen aber anscheinend auf die Dauer die Gegebenheiten ihrer neuen Umgebung nicht zu ertragen oder durch Anpassung zu kompensieren, und es erfolgt abermals eine Abwanderung.

Ein Teil der gelben Pelomyxen begibt sich in die vordem verlassene Tiefenzone zurück und nimmt hier unter dem Einfluß der Nahrungsstoffe wieder jenen grauen Farbton an, der die Bewohner dieser Schicht kennzeichnet.

Ein anders disponierter Teil steigt hingegen weiter aufwärts und erreicht so die Schlammoberfläche. Hierbei treten eine ganze Reihe neuer Reizwirkungen in Geltung, unter deren Einfluß zunächst eine Aufteilung des Amöbenprotoplasten in mehrere Anteile erfolgt. Diese Tatsache ist unter dem Gesichtspunkt einer Anpassungsreaktion nicht besonders erstaunlich. Es besteht offenbar die Tendenz, durch Änderung der relativen Oberfläche (vgl. meine früheren Ausführungen über dieses Thema) den neueinwirkenden Umweltseinflüssen zu begegnen. Während dieser Teilung und auch noch einige Zeit darauf sistiert jede Nahrungsaufnahme. Die im Organismus aufgespeicherten Reserven (Glanzkörper, Nahrungseinschlüsse usw.) werden aufgezehrt und das Plasma erhält jene, der Oberflächenform charakteristische milchigweiße Tönung.

Bedauerlicherweise ist es mir bis jetzt nicht gelungen, die Rolle der parasitischen oder vielleicht symbiotischen bakteriengestaltigen Stäbchen im Gerüstplasma der Pelomyxen in engere Beziehung zu den Übergangserscheinungen der Amöbe zu bringen. Nach OKADAS und eigenen Feststellungen sind die grauen Pelomyxen frei oder doch sehr arm an jenen Bakterien, während die gelben und ganz besonders die weißen oft ungeheure Mengen von ihnen beherbergen. Bei den weißen Amöben finden sich an Stelle der Glanzkörper (vgl. diesen Abschnitt, S. 394) oft ganze Nester des I. Bakterientypus. Daß diese am Abbau der bei optimaler Ernährung angehäuften Reservestoffe beteiligt sind, oder gar deren Aufbau irgendwie mitbesorgen, ist, in diesem Zusammenhang zu vermuten, nicht sehr fernliegend. Leider mangeln mir zur Aufstellung solcher Behauptungen die entsprechenden Anhaltspunkte.

Ebenso wäre es denkbar, daß die ganze beschriebene Metamorphose von *Pelomyxa* mit einer Infektion der aus der Cyste geschlüpften Amöbe durch jene Bakterien bedingt wäre. Dagegen lassen sich aber einige Argumente beibringen, die zwar nicht genügen, um eine derartige Alternative gänzlich auszuschließen, sie aber immerhin unwahrscheinlich machen.

Das opake weiße Aussehen der letztentstehenden Amöbenform ist auf die starke Zunahme der Bakterien und die fast vollständige Verarmung an Ballaststoffen und Nahrungseinschlüssen zurückzuführen. Auch die brockige unelastische Beschaffenheit ihres Plasmas dürfte die gleiche Ursache haben.

Die weißen Formen sind also die an Plasmagrundsubstanz ärmsten Amöben.

Dies wird weiter unten (Kapitel III) auch noch durch die Verhältniswerte ihres spezifischen Gewichtes erwiesen.

Was die Fortpflanzung von *Pelomyxa* anlangt, so kann als Hauptform derselben die Zweiteilung betrachtet werden. Nur die grauen und gelben Amöben, also die wechselseitig ineinander übergehenden Typen, sind zu einer derartigen Fortpflanzungsteilung befähigt. Mit der bei den weißen Amöben beobachteten Zerfallsteilung in mehrere Teilprodukte hat es, wie schon hervorgehoben, eine andere Bewandnis. Diese unechte Teilung (im Gegensatz zur Fortpflanzungsteilung) war es wohl, die LEINER zur Behauptung veranlaßt hat, nur die weißen Pelomyxen wären teilungsbefähigt und somit die Vertreter der generativen Periode der Amöben.

Was mich zur Unterscheidung in echte und unechte Teilung veranlaßt hat, läßt sich in kurzen Worten so formulieren.

Die echte Teilung hat zur Voraussetzung, daß die durch sie entstandenen Teilprodukte in vollem Umfange lebens- und durch Teilung fortpflanzungsfähig sind.

Die unechte Teilung, meistens in Form der Zerfallsteilung und nur bei den gelben und weißen Amöben in Erscheinung tretend, läßt Tochterindividuen entstehen, die zwar lebensfähig, aber nicht mehr fortpflanzungsfähig sind. Ihre Lebensdauer ist, je nach Art der äußeren Umstände, eine kürzere oder längere, auf jeden Fall aber absolut, d. h. nicht durch den Teilungsschritt beschränkt.

Die grauen und gelben Pelomyxen sind demnach die eigentlich lebensstüchtigen Formen, deren sich innerhalb der Reversibilitätsgrenzen bewegender, physiologischer Zustand in ihrem jeweilig veränderten Aussehen zur Geltung kommt.

Ihre Stoffwechselflastizität umfaßt noch die Grenzen der sich im Milieu abspielenden Voraussetzungsänderungen. Die grauen sind in gewissem Sinne die stabilsten, die gelben Formen schon die sekundär angepaßten und in bezug auf Milieuänderungen empfindlicher als die grauen Grundformen. Die weiße *Pelomyxa* schließlich ist eine durch äußere und innere Umstände zum Desorganisieren verurteilte Zweigform, die ihre potentielle Unsterblichkeit eingebüßt hat. Das äußert sich, abgesehen von ihrer Fortpflanzungsunfähigkeit, in der Herabminderung ihrer Motilität, der veränderten Beschaffenheit ihres Plasmas und der meist gänzlich unterbundenen Nahrungsaufnahme.

Bei der Bildung der weißen Degenerationsformen dürften die Temperatur und der Sauerstoffgehalt in ihrer wechselseitigen Beziehung von ausschlaggebender Bedeutung sein. Auch das Licht ist ein in der trophogenen Zone eines Sapropels dem Sauerstoffgehalt symbater Faktor, da nach DEJDAR die Sauerstoffzehrung bei dem fraglichen Biotop im Dunkeln außerordentlich groß ist, d. h. bei 20—21° C innerhalb von 48 Stunden zu einem vollkommenen Verschwinden jedweden gelösten freien Sauerstoffes führt. Deshalb muß, um eine derartige absolute Sauerstoffverarmung der tieferen Schichten hintanzuhalten, die trophogene, von grünen Organismen durchsetzte mittlere oder obere Schlammschicht ein sehr ausgeprägtes Lösungsgefälle für Sauerstoff aufweisen.

Da *Pelomyxa* eine sehr geringe Sauerstofftoleranz besitzt, werden die vom völligen Sauerstoffmangel und der Schwefelwasserstoffbildung aus den tieferen Schlammschichten verdrängten Tiere die in der trophogenen Zone herrschende Sauerstoffspannung in ihrem Kontrast als heftigen Reiz quittieren und teils, je nach den endogenen Voraussetzungen, sich ihr anzupassen vermögen oder aber, unter Zwischenschaltung der weißen Form, degenerieren.

Stünden geeignete mikroklimatologische Untersuchungsmethoden zur Verfügung, so wäre es von einigem Interesse, die lokalen Verhältnisse zu ermitteln, unter welchen sich der Übergang der Formen ineinander vollzieht. Da aus verschiedenen Gründen jähe Unterschiede in der Milieubeschaffenheit nicht anzunehmen sind, würden ferner Taxienversuche an *Pelomyxa* hierzu ergänzend aufschlußgebend sein können.

Es hat sich im Verlaufe dieser Untersuchungen als gleichbedeutend herausgestellt, ob die zum Experiment herangezogenen Amöben dem Standort unmittelbar oder dem Kultur- bzw. Probengefäße entnommen wurden. Das ist ohne weiteres verständlich, da ja eben die stoffwechselphasische Beschaffenheit der Tiere an ihrem Aussehen gemessen werden darf. Es ist dasselbe, ob graue *Pelomyxen* aus dem Schlamm am Standort oder aus dem des Probengefäßes entnommen werden.

III. Methodik.

Von den für die vorliegenden Untersuchungen herangezogenen technischen Behelfen erörtere ich hier zunächst nur den, welcher für den I. Teil von Bedeutung ist: Die Methode zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes von *Pelomyxa*.

Insgesamt handelt es sich um folgende Methoden:

1. Die Bestimmung des spezifischen Gewichtes.
2. Volumbestimmung des Amöbenprotoplasten.
3. Die Transplantationstechnik.

Die unter 2. und 3. angeführten Methoden werden erst in Zusammenhang mit den an *Pelomyxa* ausgeführten Sektions- und Transplantationsversuchen zu erwähnen sein, die aus Einteilungsgründen in den II. Teil dieser Arbeit eingefügt worden sind. Die Voraussetzungen, welche vor allem für die Diskussion der genannten Versuche nicht entbehrt werden können, nehmen ohnehin den Großteil der vorliegenden Publikation in Anspruch. Es erscheint daher un-
 tunlich, hier auch schon auf die anderen Methoden einzugehen.

Zur Bestimmung des spezifischen Gewichtes des Pelomyxenprotoplasten wurde die STOKES'sche Fallmethode herangezogen, die von LEONTIEW¹⁾ und LUDWIG²⁾ bereits bei *Paramaecium* verwendet worden ist.

Im Gegensatz zu LUDWIG habe ich die Einbeziehung von Gefäßkonstanten durch die Wahl geeigneter Gefäßformen zu vermeiden gesucht. Die LADENBURG'sche Zahl ist, wie bekannt, eine Korrektionsgröße für zu engen Fallraum, da dieser, d. h. die Masse der von ihm umschlossenen Flüssigkeit, theoretisch in bezug auf die Ausdehnungen des fallenden Körpers unendlich groß sein müßte, um im Ergebnis außer acht gelassen werden zu können. Praktisch ist diese Relation naturgemäß durchaus endlich limitiert und dürfte bei dem Verhältnis von Durchmesser des Versuchsgefäßes/Durchmesser des fallenden Körpers gleich 200 in einwandfreier Weise die erforderliche Genauigkeit des Resultates gewährleisten. Nach KREMANN³⁾ ergab der erwähnte Quotient = 90 noch Fehler von mehreren Prozenten.

Bei allen Bestimmungen des spezifischen Gewichtes wurde auf möglichste Konstanz der Temperatur geachtet. Deshalb befanden sich die Versuchskulturen im gleichen Raume, in welchem die Fallversuche angestellt wurden.

¹⁾ Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas. Biochem. Zeitschr. Bd. 170, 1926 und Journ. exper. med. Biol. Vol. 5, 1927.

²⁾ Der Betriebsstoffwechsel von *Paramaecium caudatum*. Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Funktion der kontraktile Vakuolen. Arch. f. Protistenk. Bd. 62, 1928.

³⁾ Handb. d. allgem. Chemie Bd. 5, KREMANN, R., Mechanische Eigenschaften flüssiger Stoffe. 1928.

Die Temperatur in diesem Raum war infolge seiner geringen Größe (2,5 : 2,5 : 2,5 m) bequem sehr gleichmäßig zu halten, so daß höchstens Schwankungen von 0,5° C ins Gewicht fielen, auf deren Einbeziehung und Korrekturveranschlagung verzichtet werden konnte.

Als Berechnungsgrundlage des spezifischen Gewichtes wurde die von JONES¹⁾ zur Ermittlung der Reibungskoeffizienten verwendete STOKES'sche Formel für konstante Fallgeschwindigkeiten herangezogen. In implizierter Form lautet der Ausdruck:

$$v = \frac{2}{9} \text{gr}^2 \frac{\sigma - \rho}{\eta},$$

worin v die unbeschleunigte Fallgeschwindigkeit, r den Radius des fallenden Teilchens, σ die Dichte des Teilchens und ρ die der Flüssigkeit und η den Reibungskoeffizienten (CGS) der Flüssigkeit, in welcher das Teilchen fällt, bedeutet.

Da es sich bei dieser Formulierung der STOKES'schen Beziehung um das Inrechnungsetzen kugelförmiger Teilchen handelt, mußte darauf geachtet werden, daß die zum Fallversuch herangezogenen *Pelomyxen* dieser Forderung soweit als möglich entsprachen. Gleichgültig ist, ob es sich bei dem in Rechnung gestellten Teilchen um eine glatte oder rauhe Oberfläche handelt. Bei den Hungerkulturen in reinem Leitungswasser und in Milieuwasser hatten die Tiere ohne jedwedes Zutun fast immer kugelförmige Gestalt. Bei den Versuchen im Schlamm mußte aber ein Abkugeln erst herbeigeführt werden. Schon ENGELMANN (l. c.) und BLOCHMANN hatten die Beobachtung gemacht, daß, sobald sie im Schlamm sitzende *Pelomyxen* nur wenige Minuten dem Sonnenlichte aussetzten, sich diese zusammenkugelten. Ich verfuhr ganz analog, nur daß ich, um eine Erwärmung oder sonstige tiefergreifende Beeinflussung durch die Strahlung auszuschließen, mit einer künstlichen Lichtquelle arbeitete (300 Watt-Lampe), das in Milieuwasser und nur solange, als unbedingt zur Erzielung des gewünschten Effektes erforderlich war. Übrigens habe ich die Beobachtung gemacht, daß sich die Tiere, besonders leicht die gelben, sobald sie in gut durchlüftetes Wasser überführt wurden, auch ohne nennenswerte Belichtung — es kam nur diffuses Tageslicht in Frage — in kurzer Zeit völlig zusammenkugelten. Von diesem Umstande wurde im Laufe der Versuche hauptsächlich Gebrauch gemacht, da die *Pelomyxen* zum Zwecke der Ausmessung ohnehin in flache Schalen übertragen werden mußten. Nur praktisch kugelförmige Tiere wurden zu den Fallversuchen herangezogen.

¹⁾ JONES, Phil. Mag. (5) Bd. 37, p. 451, 1884.

Nachdem ich mich davon überzeugt hatte, daß die *Pelomyxen* nach etwa 3 cm frei durchfallenen Weges weiter ohne Beschleunigung oder Verzögerung gleichförmig absinken, wurde diesem Umstande in der Wahl des Versuchsgefäßes Rechnung getragen. Ein ca. 18 cm hohes und ebenso breites Becherglas, mit Kulturwasser von bekanntem spezifischen Gewicht bis zum Rande gefüllt, wurde in 10 cm Abstand mit zwei Marken auf der Vor- als auch Rückseite versehen, um so die Ableseparallaxe auszuschalten. Die obere

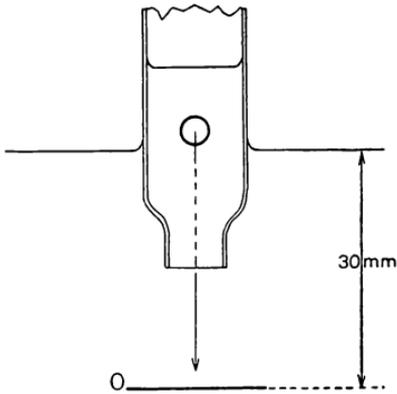


Fig. 4. Schema zur Ausführung der Fallversuche. Die in der weitlumigen Pipette befindliche *Pelomyxa* wird mit Hilfe derselben unter die Wasseroberfläche des Versuchsgefäßes gebracht und vertikal eingestellt, so daß die abgekugelte Amöbe frei aus ihr herausfallen kann. Der Fallweg vor der Passage der ersten Distanzmarke beträgt etwa 30 mm, innerhalb welcher Strecke die Ungleichförmigkeit der Fallbewegung ausgeglichen wird.

Marke befand sich etwa 5 cm unter dem freien Flüssigkeitsspiegel, die untere Marke etwa 3 cm vom Boden des Versuchsgefäßes entfernt. Die von den Marken begrenzte 10 cm Fallstrecke wurde in allen angeordneten Versuchen beibehalten, da die Extreme der bei *Pelomyxa* beobachteten Fallzeiten innerhalb dieser Grenzen bestregistrierbar, also weder zu lange noch zu kurz waren. Sie bewegten sich von 5—20 Sekunden. Zu kurze Fallzeiten sind aus Gründen der Meßgenauigkeit unerwünscht — es wurde mit der Stoppuhr auf $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ Sekunden genau gemessen. Zu lange Fallzeiten setzen unter den vorliegenden Gegebenheiten zu lange Flüssigkeitssäulen voraus, die einerseits durch Konvektionsströmungen, andererseits durch Deviation des fallenden Körpers Fehler in die Messung tragen können.

Um zu vermeiden, daß die Amöben mit Grenzflächen Luft—Wasser in Berührung kamen, was bekanntlich bei *Pelomyxa* eine rapide verlaufende Plasmoptyse zur Folge hat, wurden diese mit der Pipette aus der Probe bis knapp unter die Wasseroberfläche des Versuchsgefäßes gebracht. Nebenstehende Skizze veranschaulicht dies besser als eine lange Beschreibung (Textfig. 4).

Mit der Stoppuhr wurden die Zeiten bestimmt, innerhalb welcher die Marken passiert wurden. Jeder Fallversuch wurde mit ein und demselben Objekt dreimal wiederholt, und der zur Berechnung ver-

wertete Zeitwert war das arithmetische Mittel aus jenen drei Messungen. Wie sich gezeigt hat, betrug der äußerste Unterschied unter je drei Messungen unter gleichen Voraussetzungen etwa 2,5 Proz. Diese geringfügige Unstimmigkeit hat ihren Grund einerseits in nicht zu vermeidenden Strömungsbewegungen im Versuchsgefäß, andererseits hängt sie mit der nicht völlig kugelförmigen Gestalt der fallenden Amöbe zusammen. Je nachdem, ob diese während des Fallens Rotationsbewegungen ausführt oder nicht, ist die Fallzeit verschieden, da nicht gleiche Formwiderstände vorliegen. Jedenfalls spielen die damit in Zusammenhang stehenden Fehler im Endergebnis keinerlei Rolle, da die Größenordnung, innerhalb welcher sich die spezifischen Gewichte bewegten, diese Fehlergrenze um etwa das 30—40fache übertraf.

Zur Diskussion der für die Berechnung des spezifischen Gewichtes von *Pelomyxa* herangezogenen Form der STOKES'schen Beziehung möge noch folgendes bemerkt sein.

Wenn laut der STOKES'schen Formulierung

$$K = 6 \pi \cdot k \cdot r \cdot a,$$

so wird bei konstanter Geschwindigkeit des Fallens der Widerstand und die wirkende Kraft des Falles gleich sein. Als wirkende Kraft des Falles kann aber geschrieben werden:

$$K = \frac{4}{3} r^3 \pi \cdot g (\sigma - \rho),$$

worin g die Gravitationskonstante ist.

Deshalb gilt:

$$6 \pi \cdot r \cdot k \cdot a = \frac{4}{3} r^3 \pi \cdot g (\sigma - \rho).$$

Der Widerstand a ist aber gegeben durch η , die innere Reibung der Flüssigkeit. Somit resultiert, da die Kraft K mit der konstanten Geschwindigkeit v vertauscht, bzw. ausgedrückt werden kann:

$$6 \pi \cdot r \cdot v \cdot \eta = \frac{4}{3} r^3 \pi \cdot g (\sigma - \rho).$$

Daraus ergibt sich einerseits die oben angeführte implizite Form (für σ , Dichte des fallenden Körpers):

$$v = \frac{2}{9} g \cdot r^2 \frac{(\sigma - \rho)}{\eta},$$

andererseits für σ -explizit:

$$\sigma = \frac{9 v \cdot \eta}{2 g \cdot r^2} + \rho. \quad \text{I.}$$

Die Dichte ist daher der Fallzeit und der inneren Reibung des Wassers linear direkt, dem Quadrate des Teilchenradius und der Dichte des Wassers aber umgekehrt proportional. Dichte und spezifisches Gewicht werden ein-

ander gleichgesetzt. Fehler in der Fallzeit werden daher im Resultate nur linear zum Ausdruck kommen. Bedauerlicherweise ist der quadratisch in Anschlag zu bringende Fehler, der sich bei der Größenbestimmung der Amöbe ergibt, prozentuell wesentlich größer, als der den Messungen der Fallzeit anhaftende. Dies gilt absolut. Da aber andererseits bei ein und demselben Individuum die Größenschwankungen symbar mit denen des spezifischen Gewichtes gingen, ist der so resultierende Fehler als relativer nicht so schwerwiegend.

Die Größenbestimmung wurde vor und nach dem Fallversuche in mit durchlüftetem Kulturwasser beschickten Planktonschälchen vorgenommen. Der Abweichung der Amöben von der isodiametrisch-kugeligen Gestalt wurde innerhalb der kleinen zu korrigierenden Grenzen in der Weise Rechnung getragen, daß aus dem größten und kleinsten Durchmesser des Individuums ein Mittelwert berechnet wurde. Die Messungen selbst erfolgten bei etwa 30facher Vergrößerung mit einem geeichten Okularmikrometer, da absolute Größenbestimmungen erforderlich waren.

Die in Gleichung I. eingesetzten Werte mußten dem C.G.S.-System entsprechen, um das spezifische Gewicht absolut angeben zu können. η und ρ wurden für das Temperaturintervall von 19–20° C eingesetzt. Das spezifische Gewicht des Kulturwassers, in welchem die Fallversuche angestellt worden waren, betrug bei 20° C ziemlich genau 1,00; η , der Reibungskoeffizient ist zwischen 19° und 20° C als 0,0103 anzunehmen.

Wenn folgende Daten beispielsweise zur Absolutberechnung des spezifischen Gewichtes herangezogen werden, resultiert:

$$v = \frac{10 \text{ cm}}{8,5 \text{ sec}} = 1,20.$$

$$D \text{ (Durchmesser der Amöbe)} = 1,8 \text{ mm,}$$

$$r^3 \text{ cm} = 0,0081.$$

Also:

$$\sigma = \frac{9 \cdot 0,0103 \cdot 1,2}{2 \cdot 981 \cdot 0,0081} + 1,0 = 1,0074.$$

Wie ersichtlich, ist das spezifische Gewicht der Amöben sehr klein. Die hierfür geltenden Ursachen werden weiter unten (Kapitel IV) eingehend besprochen werden.

Als Fehlerquellen der besprochenen Methode kommen vor allem die Temperatur und die Abweichungen der Pelomyxen von der Kugelgestalt in Frage. Auch in der Bemessung von r liegt eine quadratisch in Anschlag zu bringende Unsicherheit,

die aber hauptsächlich absolute Unrichtigkeiten mit sich bringt, während — und darauf kam es hier besonders an — die Vergleichbarkeit der Werte nicht wesentlich beeinträchtigt werden dürfte. Jedenfalls ist die 4. Dezimale in dieser Hinsicht noch als halbwegs verläßlich zu betrachten.

IV. Struktur, Dynamik und Kinetik des Plasmas von *Pelomyxa*.

1. Allgemeiner Überblick.

Über den Bau des Plasmas von *Pelomyxa* finden sich im einschlägigen Schrifttum zwar eine Reihe von Angaben, welche aber seiner Sonderheit in nur unzureichendem Maße gerecht werden. Die Aufmerksamkeit früherer Beobachter konzentrierte sich in erster Linie auf plasmatische Differenzierungen, wie Kerne und Glanzkörper, von denen die letzteren mit ganz besonderem Interesse bedacht worden waren. Es gilt hier nicht zu untersuchen, welche Beweggründe dafür vorlagen und mit welchen Ergebnissen diese Forschungen belohnt wurden. Auffallend ist nur, daß das Plasma selbst, obwohl es vielleicht die bemerkenswerteste Eigentümlichkeit von *Pelomyxa* repräsentiert, nie zu eigenen Studien angeregt hat.

Selbst dort nicht, wo eine eingehende Kenntnis seiner Beschaffenheit für die bearbeiteten Probleme Voraussetzung gewesen wäre. Ich begnüge mich, in diesem Zusammenhang auf OKADA und GICKLHORN hinzuweisen. OKADA's Untersuchungen bleiben, ohne ihre sauberen Ergebnisse dadurch schmälern zu wollen, vor einer Reihe von Phänomenen unentschieden stehen, weil der Autor sie im Rahmen seines Programmes nicht zu durchschauen vermag, das die strukturellen Sonderheiten des Pelomyxenplasmas als Grundlage unberücksichtigt läßt. Auch GICKLHORN (1931) interpretiert die von ihm und DEJDAR beobachtete Positivität des Pelomyxenplasmas gegen Wasser durch die im Plasma vorhandenen Glanzkörper, die als leblose Substanz figurieren. Wie sich weiter unten zeigen wird, ist aber die Masse der Glanzkörper, selbst wenn diese noch so zahlreich auftreten, im Vergleich zur Masse des Protoplasten verschwindend, so daß die festgestellte positive Ladung wohl andere Ursachen haben muß. Die das Plasma von *Pelomyxa* erfüllenden Solbläschen sind in erster Linie dafür verantwortlich zu machen, da sie ein erhebliches Kontingent des Amöbenleibes darstellen.

Es erscheint mir deshalb nicht unangebracht — besonders im Hinblick auf den Charakter dieser Untersuchungen — die bau-

lichen Eigenheiten des Pelomyxenplasmas eingehend zu würdigen. Das Wenige, das in der Literatur dazu geäußert wurde, glaube ich nicht gesondert aufzeigen zu müssen; es soll in spezieller Bezugnahme am passenden Orte erwähnt werden.

Das Plasma des Pelomyxenprotoplasten weist im Gegensatz zum Plasma anderer Amöben eine immer beachtbare, vollkommen stabilisierte Struktur auf.

Um gleich hier dem unausbleiblichen Irrtum vorzubeugen, der sich an den Terminus Struktur knüpft, sei bemerkt, daß es sich keineswegs um das handelt, was gemeinhin unter Plasmastruktur zu verstehen ist. Die Bauweise des Pelomyxenplasmas ist vielmehr als morphologisches Attribut des Zellkörpers dieses Rhizopoden aufzufassen.

Ich habe daher für die charakteristische Struktur des Pelomyxenplasmas die Bezeichnung Binnenmorphie als begrifflich besser umrissene Implikation verwendet.

Das erscheint nicht nur durch die Konstanz der erörterten Struktur, sondern auch deren Bedeutung für die Leistungen der Pelomyxenzelle in Zusammenhang mit der derselben charakteristischen Lebensweise im Faulschlamm gerechtfertigt. Im II. Teil dieser Arbeit will ich versuchen, die Zweckfrage dieser baulichen Eigenart im Hinblick auf das Biotop zu beantworten. Hier sollen lediglich die Eigenschaften und Fähigkeiten derselben untersucht werden.

Das Plasma von *Pelomyxa* bietet schon bei schwacher bis mittlerer Vergrößerung das Bild einer bläschendurchsetzten, elastisch-viskosen Flüssigkeit. Die beiden, an ihrem Aufbau beteiligten Phasen bedürfen nun einer näheren Charakterisierung, da zunächst nicht zu entscheiden ist, welche Phase das Plasma — den stoffwechselnden Anteil also — und welche Phase das Zwischenraumbsubstrat repräsentiert.

Im Interesse einer gedeihlichen Verständigung sei die geschlossene Phase als Plasmagrundmasse, die in dieser dispersen Phase ihrer noch zu erweisenden Beschaffenheit gemäß als Soltröpfchen bezeichnet.

Die disperse Phase besteht aus kugelförmigen Bläschen, die mit einer wässrigen Flüssigkeit von geringer Viskosität erfüllt sind und keine eigentliche Umhüllungsmembran erkennen lassen. Die

dünnflüssige, wässerige Beschaffenheit des Bläscheninhaltes wird durch mehrererlei Umstände erwiesen.

1. Die innerhalb der Bläschen befindlichen Mikropartikel zeigen sich stets in lebhafter BROWN'Scher Bewegung (vgl. Kapitel II).

2. Im konservierten und gefärbten Schnitt durch das Plasma erscheinen die Bläschen als substanzleere Hohlräume.

3. Der Inhalt der Bläschen läßt sich mit Wasser leicht ohne manifeste Diffusionserscheinungen mischen; Schlierenbildung u. dgl. konnte nie beobachtet werden.

Ihr Inhalt dürfte daher mit großer Sicherheit als sehr verdünnte wässerige Lösung von Salzen, in welcher koagulable Substanzen vollständig fehlen, betrachtet werden. In einem Gel ist BROWN'Sche Bewegung unvorstellbar. Die Mischbarkeit mit Wasser schließt von vornherein eine plasmatische Beschaffenheit des Bläscheninhaltes aus. Daher kann die disperse Phase mit Berechtigung als aus Soltröpfchen bestehend angesprochen werden, deren spezifisches Gewicht sich nicht merklich von dem des Wassers unterscheidet.

Die geschlossene Phase als Plasmagrundmasse zu bezeichnen ist daher statthaft. Sie verteilt sich in Gestalt allseitig miteinander verbundener, räumlich angeordneter Waben. Ihre substantielle Beschaffenheit ist unter verschiedenen Voraussetzungen eine sehr wechselnde. Mitunter scheint sie gelatinös erstarrt, dann wieder kapillar dünnflüssig. Trotzdem konnte niemals BROWN'Sche Bewegung in ihr beobachtet werden.

Die in die Plasmagrundmasse eingebetteten Soltröpfchen sind von im allgemeinen sehr konstanter Größe. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt 7—8 Mikren (vgl. oben), womit auch die obere Grenze ihrer Ausdehnung — 10—12 Mikren — ziemlich zusammenfällt. Manchmal sind die Soltröpfchen so dicht gepackt, daß sie sich aneinander abplatteten. Im allgemeinen erweckt es den Eindruck, als ob sie sich gerade berühren würden.

Es taucht nun die Frage auf, welcher Anteil dem vitalen Plasma, der Plasmagrundmasse also, am *Pelomyxen*-protoplasten bei den gegebenen eigenartigen Bauverhältnissen zukommt. Auf den ersten Blick möchte es fast scheinen, als ob derselbe außerordentlich gering zu veranschlagen wäre.

2. Mathematische Erörterungen.

Um auf die Eigentümlichkeiten des Pelomyxenplasmas in dieser Hinsicht näher eingehen zu können, möchte ich einige hierfür wichtige formale Beziehungen vorausschicken.

Da bei der Bestimmung des spezifischen Gewichtes von *Pelomyxa* nur deren spezifisches Totalgewicht erfaßt wird, nicht aber das spezifische Gewicht der das Plasma bildenden Anteile, so ist im Anschluß an die zunächst durchzuführende Ermittlung des wahren Plasmavolumens eine Reduktion des spezifischen Totalgewichtes auf dieses erforderlich. Dadurch erfährt auch die Bestimmung des absoluten Quellungsgrades eine Modifikation, deren Voraussetzungen in der Aufstellung der entsprechenden Beziehungen liegen. Deshalb wurde folgende Einteilung getroffen:

A. Ermittlung des Restvolumens und des wahren Plasmavolumens.

B. Reduktion des spezifischen Totalgewichtes auf das spezifische Gewicht des stoffwechselnden Plasmas.

C. Quellungsgrad des Plasmas und Binnenfläche.

A. Ermittlung des Restvolumens und des wahren Plasmavolumens.

Um den Anteil des stoffwechselnden Plasmas, der vitalen Grundsubstanz, am Plasmaleib der Amöbe kennenzulernen, sei die Summe der das Plasma erfüllenden Soltröpfchen, bzw. deren Volumina mit V_{Σ} , das Gesamtvolumen des Plasmas mit V bezeichnet. Dann ist das Volumen des stoffwechselnden Plasmas das Restvolumen des Protoplasten — V_r offenbar:

$$V_r = V - V_{\Sigma};$$

der Anteil des Protoplasten an stoffwechselndem Plasma R_{pl} ;

$$V : (V - V_{\Sigma}) = 1 : R_{pl}, \quad \text{umgeformt:}$$

$$R_{pl} = 1 - \frac{V_{\Sigma}}{V}. \quad . \quad I.$$

Das Verdrängungsvolumen der das Plasma erfüllenden Soltröpfchen ist naturgemäß eine Funktion von deren Zahl und Größe. Die Größe ist unmittelbar durch den mittleren Radius der Soltröpfchen gegeben, die Zahl erfordert zur Grundlage ihrer Bestimmung hingegen ein näher zu treffendes Übereinkommen. Ohne zunächst den in natura realisierten Modus als Ausgangspunkt

der Betrachtung zu wählen, mögen die Verhältnisse aus dem Grenzfalle des räumlichen Kugelarrangementes entwickelt werden.

Die dichteste überhaupt mögliche Kugelpackung, ist die tetraëdrische.

Die größte, zugleich kleinstmögliche Distanz der Mittelpunkte aller Kugeln, welche einander unmittelbar benachbart sind, beträgt hierbei $2r$, ist also dem doppelten Radius gleich.

Zur besseren Übersicht sei vorerst das planimetrische Analogon der tetraëdrischen Konfiguration angeführt.

Die einem gleichseitigen ebenen Dreiecke einschreibbare Anzahl von Kreisen berechnet sich aus einer arithmetischen Reihe erster Ordnung. Wenn n die Zahl der einen Seite zugeordneten, sich unmittelbar berührenden Kreise ist, so folgt für die Summe S_n der im Dreiecke möglichen Kreise bei gleicher Anordnung und Größe derselben:

$$S_n = \frac{n}{2} (2a + d (n-1));$$

da a , das erste Glied der Reihe, gleich n ist:

$$S_n = \frac{n}{2} (2n + d (n-1)).$$

Da ferner d , die Differenz zweier unmittelbar aufeinanderfolgender Glieder der Reihe, mit negativem Vorzeichen der Zwischenraumrelation, also $-n$, adäquat ist, folgt weiter:

$$S_n = \frac{n}{2} (n + 1).$$

Für die räumliche Anordnung von Kugeln wird das Tetraëder das Analogon bilden. Es setzt sich aus Kugelschichten zusammen, deren Kugelzahl durch S_n mit von n bis $n-(n-1)$, also 1, fallenden a (= erste Glieder) gegeben sein muß. Denn alle zu einer Fläche des Tetraëders parallel geführten Schnitte sind gleichseitige Dreiecke. Die Summe Σ_n der tetraëdrischen Kugelpyramide resultiert somit aus der arithmetischen Reihe zweiter Ordnung:

$$\Sigma_n = S_n + S_{(n-1)} + S_{(n-2)} + S_{(n-3)} + \dots + S_{(n-(n-1))}.$$

Durch Entwicklung der Reihe wird schließlich erhalten:

$$\Sigma_n = \frac{n}{6} (n + 1) \cdot (n + 2) \dots \dots \dots \quad \text{II.}$$

Das Volumen des vollen Tetraëders ist, wenn die Kante mit a angenommen wird:

$$V = a^3 \cdot \frac{\sqrt{2}}{12}.$$

Da es gleichgültig ist, welche Form der zu untersuchende Körper hat — die Relation bleibt ja unter Beibehaltung des Bezugssystems gewahrt —, sei $a^3 \cdot \frac{\sqrt{2}}{12}$ das Volumen des Protoplasten. Die Größe der in demselben befindlichen Soltröpfchen sei durch ein im Mittel konstantes r gegeben. In der Tat sind die Größenschwankungen der Soltröpfchen so gering, daß sie vernachlässigt werden dürfen. Außerdem lassen sich, wie weiter unten gezeigt werden wird, Annahmen über die mit einer Größenschwankung der Kugeln verbundenen Fehler machen.

Die Kante des Tetraäders ist daher bestimmt durch:

$$a = 2r \cdot n,$$

woraus als Volumen für dieses folgt:

$$V = n^3 \cdot r^3 \frac{2\sqrt{2}}{3} \quad \text{III.}$$

Das Volumen der vom Tetraäder beinhalteten Kugelsumme Σ_n wird unter Berücksichtigung von Gleichung II.:

$$V = \frac{2}{9} r^3 \pi \cdot n(n+1) \cdot (n+2) . \quad \text{IV.}$$

Werden nun die erhaltenen Werte (III., IV.) in Gleichung I. substituiert, so folgt für das Restvolumen bzw. den Anteil des Protoplasten an stoffwechselndem Plasma:

$$R_{pl} = 1 - \frac{\pi}{3\sqrt{2}} \left(1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2} \right) . \quad \text{V.}$$

In der Diskussion dieses Ausdruckes möge hervor-
gehoben sein:

1. Seine Genauigkeit steigt — unter Vernachlässigung der n -enthaltenden Glieder — mit wachsendem n .

2. Der $\lim_{n \rightarrow \infty}$ -Wert ist $1 - \frac{\pi}{3\sqrt{2}}$, wodurch die Relation von vitalem zu ergastischem Anteil des Protoplasten (dessen Volumen = 1) unter Annahme des dichtestmöglichen Kugelarrangementes gegeben ist.

Wie ersichtlich, spielt n nur als Limitierungsgröße eine Rolle; für die Volumenrelation ist es dagegen gleichgültig.

Berechnet man das Restvolumen und den Anteil vitalen Plasmas für die kubische Kugelpackung (Kugelmittelpunkte mit den Eckpunkten eines Würfels zusammenfallend), so folgt für $V = a^3 (= 8n^3 \cdot r^3)$, für V_{Σ} :

$$V_{\Sigma} = n^3 \cdot r^3 \frac{4\pi}{3};$$

das ergibt für R_{pl} nach Gleichung I.:

$$R_{pl} = 1 - \frac{\pi}{6}.$$

Das n -enthaltende Korrektionsglied fehlt hier; es ist also gleichgültig für die Größe des Restvolumens. Dies ist selbstverständlich, da die Zahl der einem Würfel einschreibbaren Kugeln gleich der Zahl von Teilwürfeln mit der Kantenlänge $2r$ ist. Jeder dieser, eine Kugel beinhaltende Würfel erfährt durch die dem Nachbarwürfel eingeschriebenen Kugeln kein Volumsdefizit. Im Gegensatz zur tetraëdrischen Kugelpackung, wo das Volumen des Elementartetraëders (— des Tetraëders, der eine Kugel beinhaltet) durch die in den Eckpunkten liegenden vier Nachbarkugeln beschnitten wird.

Die Oberfläche des Würfels unterscheidet sich in bezug auf die V/V_{Σ} -Relation nicht vom Innern desselben, muß also keine Korrektion erfahren. Beim Tetraëder bleiben hingegen an seiner Oberfläche immer je drei Eckpunkte eines Elementartetraëders unbesetzt, das Volumen des Volltetraëders muß also in bezug auf dasjenige der Kugeltetraëder V_{Σ} zu groß ausfallen, was im Korrektionsglied, das als Faktor von V_{Σ} figuriert, zum Ausdruck kommt.

Soll die Relation ermittelt werden, die in bezug auf das Restvolumen zwischen der Tetraëder- und kubischen Kugelpackung besteht, so wird gesetzt:

$$\left(1 - \frac{\pi}{3\sqrt{2}}\right) : \left(1 - \frac{\pi}{6}\right) = 1 : x,$$

worin $\left(1 - \frac{\pi}{3\sqrt{2}}\right)$ das R_{pl} der tetraëdrischen Packung, $\left(1 - \frac{\pi}{6}\right)$ das R_{pl} der Würfelpackung bedeutet. $1 : x$ ist dann die gesuchte Relation und beträgt für sehr großes n abgerundet etwa $1 : 1,83$. Die kubische Kugelpackung läßt also zwischen den einzelnen Kugeln faßt doppelt soviel Raum frei als die Tetraëderpackung.

Im ruhenden vitalen Plasma ist jedoch nur die tetraëdrische Kugelpackung realisiert.

Dies hängt damit zusammen, daß die zwischen den Soltröpfchen wirkenden Kräfte (Abstoßung und Anziehung) zu einem indifferenten Konfigurationsgleichgewicht drängen, welches dann erreicht ist, wenn die in einem gegebenen Raum befindlichen gleichartigen Sol-

tröpfchen kugelförmiger Gestalt äquidistant verteilt sind.

Die Tetraëderpackung ist die einzige, die diese Voraussetzung erfüllt.

Naturgemäß dürfen nur im unbewegten Plasma die zwischen den Soltröpfchen wirkenden Kräfte bzw. Kraftfelder als homogen betrachtet werden. Im strömenden Plasma ist das nicht der Fall, da die Bewegung ja offenbar auf ein innerhalb des Plasmas wirkendes Spannungsgefälle zurückzuführen ist. Dieses Spannungsgefälle muß nun auch zu einer Abänderung der Kugelkonfiguration führen. Rein mechanisch betrachtet, müssen die Solbläschen aneinander vorübergleiten können.

Deshalb werden für die Ermittlung des wahren Plasmavolumens noch eine Reihe von Sondervoraussetzungen zu treffen sein.

Bezüglich der oben aufgestellten Gleichung (V.) für R_{pl} gilt als Bedingung, daß sich die tetraëdrisch angeordneten Kugeln wirklich berühren. Das kann in natura selbstverständlich nicht der Fall sein. Daher muß das Restvolumen ($V - V_{\Sigma}$) größer sein, als es im Grenzfalle ist. $2 r_x$ muß somit kleiner als a sein.

Wenn mit r_o der Radius der sich im Extremfalle berührenden Kugeln bezeichnet wird, mit r_x der Radius der in das tetraëdrische Raumgitter an Stelle der r_o -Kugeln eingebauten entsprechend kleineren Kugeln, so gilt, da die dritten Potenzen einer äquilinearen Ausdehnung den Volumina proportional sind:

$$R_{pl} = 1 - \left(\frac{r_x}{r_o} \right)^3 \frac{\pi}{3\sqrt{2}} \left(1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2} \right). \quad \text{Va.}$$

Je kleiner r_x wird, desto größer wird R_{pl} . Natürlich ist für diese Aufstellung Bedingung, daß $r_x < r_o$. (Das Umgekehrte wäre übrigens ein Nonsens). Die Zunahme von R_{pl} konvergiert kubisch gegen 1, was im Grenzfalle ($r_x = 0$) bedeutet, daß das stoffwechselnde Plasma dem Gesamtvolumen des Protoplasten entspricht.

Die Gleichung für die tetraëdrische (äquidistante) Kugelpackung enthält das Korrektionsglied $1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2}$. Der damit in Rechnung gesetzte Fehler (f_o) beruht, wie schon gesagt, auf der, an den Tetraëderflächen im Gegensatz zum Innern veränderten Restvolumen-Relation. Der zwischen den kugelförmigen Teilchen und der Grenzfläche sich erübrigende Raum ist relativ größer als der im Innern zwischen denselben verteilte. Im Grenzfalle, wie man sich leicht

überzeugen kann, für $n=1$ um das 6fache! Je größer n wird, desto kleiner f_o , so daß bei $n=100$ nur mehr ein Fehler von etwas über 3 Proz. resultiert. f_o ist aber der auf die tetraëdrische Körperbegrenzung reduzierte Fehler. Sobald es sich um eine andere Form handelt, hat er keine Gültigkeit mehr.

Obgleich bei den in natura vorliegenden großen n -Werten die sich durch die Körperbegrenzung ergebenden Fehler (f_x) klein sein werden, und in bezug auf das Endergebnis sicher vernachlässigt werden können, scheint es mir doch wünschenswert, über die Grenzen, innerhalb welcher sich die Fehlerwerte bewegen, Aufschluß zu erhalten.

Deshalb soll zwischen f_o , dem Fehler bei der tetraëdrischen Körperform und f_x , dem Fehler einer gegebenen anderen Körperform eine hierfür gültige Beziehung ermittelt werden.

Da es sich um die der absoluten Kugelzahl Σ_n zugeordnete Oberfläche handelt, deren abhängig Variable die Fehlergröße ist, fernerhin Σ_n dem Volumen des fraglichen Körpers in guter Annäherung ¹⁾ proportional gesetzt werden darf, so gilt offenbar:

$$f_o : f_x = [O_{Ro} : O_{Rx}] V_{const}$$

worin O_{Ro} die relative Oberfläche des Tetraëders $\left(\frac{O_o}{V_o}\right)$, O_{Rx} diejenige des fraglichen Körpers $\left(\frac{O_x}{V_x}\right)$ bedeutet.

Die Fehler sind also der relativen Oberfläche volumengleicher Körper direkt linear proportional (letzteres in der obigen Gleichung durch den Klammerindex V_{const} angedeutet).

Es seien nun:

c_{o2}, c_{x2}	die Koeffizienten der Oberflächen	}
c_{o3}, c_{x3}	die Koeffizienten der Volumina	
c_o	des Tetraëders,	c_x des fraglichen Körpers.	

Da es sich um inhaltsgleiche Körper handelt muß gesetzt werden:

$$a^3 \cdot c_{o3} = x^3 \cdot c_{x3},$$

wobei x die der Tetraëderkante isolineare Dimension des fraglichen Körpers ist.

Für x wird erhalten:

$$x = a \sqrt[3]{\frac{c_{o3}}{c_{x3}}}$$

¹⁾ Streng ist diese Beziehung deshalb nicht gültig, weil die äquidistante Kugelpackung nur dem Volumen eines tetraëdrischen Körpers monoton zugeordnet werden kann.

für O_{Ro} :

$$O_{Ro} = \frac{c_{o2}}{a \cdot c_{o3}},$$

für O_{Rx} :

$$O_{Rx} = \frac{c_{x2} \sqrt[3]{\frac{c_{o3}^2}{c_{x3}^2}}}{a \cdot c_{o3}},$$

daher folgt mit

$$f_x = f_o \frac{c_{x2} \sqrt[3]{c_{o3}^2}}{c_{o2} \sqrt[3]{c_{x3}^2}}$$

der gesuchte Fehler.

Da nun für $f_x = f_o$ der Ausdruck $f_o = 1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2}$ unverändert bleibt, mit wachsendem f_x steigt, mit fallendem f_x abnimmt, so ist der in Rechnung zu setzende Fehler f_x direkt proportional und daher faktoriell zu setzen:

$$R_{pl} = 1 - \frac{V_\Sigma}{V} \cdot \left[\frac{c_{x2} \sqrt[3]{c_{o3}^2}}{c_{o2} \sqrt[3]{c_{x3}^2}} \right] \cdot \left(1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2} \right).$$

Bei Koeffizientenparität wird somit $\frac{f_x}{f_o} = 1$, es ist dann lediglich der für die Tetraëderoberfläche geltende Fehler in Anschlag zu bringen.

Als endgültige Bestimmungsgleichung für R_{pl} resultiert:

$$R_{pl} = 1 - \left(\frac{r_x^3}{r_o^3} \right) \frac{\pi}{3\sqrt{2}} \cdot \left[\frac{c_{x2} \sqrt[3]{c_{o3}^2}}{c_{o2} \sqrt[3]{c_{x3}^2}} \right] \cdot \left(1 + \frac{3}{n} + \frac{2}{n^2} \right)$$

bei äquidistanter Kugelanordnung.

c_x ist der relativen Oberfläche symbat. Denn die Relation ist gegeben durch den Quotienten $\frac{c_{x2}}{\sqrt[3]{c_{x3}^2}}$. Bei wachsendem Oberflächen-

koeffizienten c_{x2} steigt der Wert des Bruches linear, bei wachsendem c_{x3} , dem Volumenkoeffizienten, sinkt hingegen der Wert des Bruches mit der negativen dritten Potenz des Quadrates, also um weniger, als mit dem linear gehenden Oberflächenkoeffizienten.

Da die Kugel unter allen Körpern die in Bezug auf das Volumen kleinste Oberfläche hat, so wird f_x für die Kugel bei entsprechend

großem n ebenfalls ein Minimum werden:

$$f_{x(\text{Kugel})} = f_o \cdot 0,67,$$

was besagt, daß der Fehler 0,67 des Tetraëderfehlers ist. Der Würfel besitzt eine etwas größere relative Oberfläche, der Fehler muß also größer sein, als bei der Kugel:

$$f_{x(\text{Würfel})} = f_o \cdot 0,83.$$

Auch hier hat f_x noch nicht die Fehlergröße des Tetraëders, für welche die Gleichungen aufgestellt sind, erreicht. Es kann daher f_x — im Absolutbetrag 1—2 Proz. bei den in Frage kommenden n -Werten — vernachlässigt werden. Überdies sind die theoretisch erwogenen Oberflächenfehler durch die periplastische Hyaloplasmaschicht weitgehend kompensiert. Es schien mir nichtsdestoweniger notwendig, die diesbezüglichen Verhältnisse exakt beurteilen zu können.

Für die im Plasma verteilten Soltröpfchen wurde der darin wirkenden Oberflächenkräfte wegen das äquidistante Kugelarrangement als der in natura realisierte Konfigurationsmodus angenommen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, lehrt die Beobachtung (vgl. Textfig. 5 a und Taf. 11 Fig. 1, 2).

Nun galt als bisherige Voraussetzung, daß die im Plasma verteilten Soltröpfchen gleiche Größe besitzen. Um ein Bild darüber zu gewinnen, von welchem Einfluß auf das Gesamtergebn, nämlich R_{pl} , das Volumen erfüllende ungleich große Teilchen sind, mögen hierüber noch einige Aufstellungen gemacht werden.

Wird einem Tetraëder dem 4 gleichgroße Kugeln eingeschrieben sind, noch eine fünfte Kugel eingeschrieben, und zwar derart, daß sie Berührungspunkte mit allen 4 Kugeln aufweist, so verhält sich ihr Radius zu demjenigen der gleichgroßen Kugeln ($r = 1$) wie:

$$r : \varrho_{\Delta} = 1 : 0,0887.$$

Daraus folgt, daß das Volumen dieser 5. Kugel (mit dem Radius ϱ_{Δ}) nur 0,07 ‰ (sieben hundertstel Promill!) vom Volumen einer jener gleichgroßen Kugeln ist. Da für das Endresultat nur $\frac{0,07}{4}$ ‰ von V_{Σ} veranschlagt werden dürfen, kann es vernachlässigt werden.

Anders verhält es sich dagegen mit der kubischen Packung. Wird dieser nämlich im Schnittpunkte ihrer Diagonalen eine Kugel derart eingeschrieben, daß sie die 8 identischen Inhaltskugeln berührt, so verhält sich der Radius einer derselben zum Radius der eingeschriebenen Kugel (ϱ_{\square}) wie:

$$r : \varrho_{\square} = 1 : 0,732.$$

Die Volumina haben dann die Relation:

$$V : V_{\square} = 1 : 0,392.$$

Das sind, im unteren Grenzfall, also bei 8 Kugeln nicht ganz 5 Proz. Zuschlag zu V_{Σ} .

Bei größerer Kugelzahl resultiert für V nach der Zwischenraumrelation:

$$V_{\Sigma} = n^3 \cdot V + (n - 1)^3 \cdot V_{\square}.$$

Ist n sehr groß, so wird auch das Verhältnis jener eingeschriebenen Kugeln zu den Packungskugeln zugunsten der ersteren verschoben. Mit $n \rightarrow \infty$ konvergiert ihr Anteil an V_{Σ} gegen 39,2 Proz. (bei $n = 8$ ist er 5 Proz.).

Es wird nun noch zu erheben sein, welches die wahrscheinliche Größe für R_{pl} im Absolutbetrage ist und welcher Unterschied sich hierfür aus den verschiedenen Kugelarrangements ableiten läßt.

Der Grenzwert ($n \rightarrow \infty$) des bei der tetraëdrischen Kugelpackung sich vom Gesamtvolumen erübrigenden Restvolumens ist laut obiger

Aufstellung $1 - \frac{\pi}{3\sqrt{2}}$, also

$$R_{pl} = 0,259.$$

Die in die tetraëdrische Anordnung eingebauten Restkugeln ändern daran nichts (0,018 ‰).

Für die kubische Packung ergibt sich als relatives Restvolumen

$$R_{pl} = 9,476;$$

zwischen den Kugелеlementen bleibt also hier ein wesentlich größerer Raum frei.

Werden die der kubischen Packung eingeschriebenen Kugeln in Rechnung gesetzt, so ergibt sich im Grenzfall (für sehr großes n) für

$$R_{pl} = 0,269.$$

Der Unterschied dieses Wertes gegen den aus der äquidistanten Packung gleichgroßer Kugeln abgeleiteten beträgt also nur 3,7 Proz.

Naturgemäß berühren sich die Soltröpfchen im Plasma nicht unmittelbar, wie es die Aufstellung fordert, sondern sind durch das lamellöse Binnengerüst des stoffwechselnden Plasmas getrennt. Die Zwischenräume sind zwar außerordentlich zart (vgl. Textfig. 5 a, b und Taf. 11 Fig. 1, 2 u. 3, ferner Taf. 10), mögen aber immerhin bei einer mittleren Größe der Soltröpfchen von 7—8 Mikren Durchmesser ein Zwanzigstel (0,05) dieses Wertes erreichen. Wird das nach Gleichung VI in Rechnung gestellt, so resultiert für

$$R_{pl} = 0,364.$$

Für die kubische Packung, unter Berücksichtigung der eingeschlossenen 5. Kugel und der Veranschlagung des obigen Zwischenraumwertes ergibt sich für

$$R_{pl} = 0,374.$$

Da aber das stoffwechselnde Plasma auch sonst noch von Granula und Bläschen kleinster Dimension erfüllt ist, die sich zwischen die Soltröpfchen lagern, so ist der für das Restvolumen anzunehmende Wert zwischen 0 und 7 Proz. gelegen.

Das vitale Plasma nimmt also rund ein Drittel des Protoplastenvolumens ein.

B. Reduktion der spezifischen Totalgewichte auf das spezifische Gewicht des stoffwechselnden Plasmas.

Um über die Verhältnisse hinsichtlich des spezifischen Gewichtes der am Aufbau des Pelomyxenprotoplasten beteiligten Phasen näheren Aufschluß zu gewinnen, sind einige diesbezügliche Betrachtungen anzustellen.

Das auf dem unter III. erläuterten Wege bestimmte spezifische Gewicht der Amöbe setzt sich aus dem spezifischen Gewicht der das Plasma erfüllenden Soltröpfchen und dem spezifischen Gewicht des eigentlichen, als vital anzusprechenden Plasmas zusammen. Über die Volumenrelation dieser beiden, den Amöbenleib bildenden Anteile wurden die gültigen Beziehungen bereits aufgestellt. Da das spezifische Gewicht der Amöbe selbst bekannt ist, müssen sich Annahmen über das spezifische Gewicht der phasischen Anteile treffen lassen.

Die allgemeinen Beziehungen zwischen dem spezifischen Gewicht eines Gemisches (σ) und den spezifischen Gewichten seiner Anteile (σ_1, σ_2), lassen sich, wenn das Volumen (V) und das spezifische Gewicht des Gemisches und dasselbe der Anteile (V_1 und $V - V_1$) bekannt ist, aus der Relation σ_1/σ_2 des spezifischen Gewichtes der beiden Anteile bestimmen. Ist weiterhin σ_1 oder σ_2 bekannt, so kann naturgemäß das spezifische Gewicht von einer der beiden Anteile berechnet werden.

Man geht am besten von den absoluten Gewichten aus und erhält:

$$G = g_1 + g_2 \dots \dots \dots \text{VIIIa.}$$

worin G das Gesamtgewicht, g_1 und g_2 die Gewichte der Anteile bedeuten. Da nun

$$G = \sigma \cdot V, \quad g_1 = \sigma_1 \cdot V_1, \quad g_2 = \sigma_2 \cdot (V - V_1),$$

so folgt unmittelbar

$$V \cdot \sigma = V_1 \cdot \sigma_1 + (V - V_1) \cdot \sigma_2, \quad \dots \dots \dots \text{VIIIb.}$$

die allgemeine Bestimmungsgleichung der spezifischen Gewichte. Natürlich kann diese für beliebig zahlreiche Phasen erweitert werden.

Auf den Sonderfall des 2phasigen Pelomyxenplasmas transformiert, folgt zunächst (die diesbezüglichen Symbole von oben [1] beibehalten) für das spezifische Gewicht des Amöbenleibes

$$\sigma = \frac{V_{\Sigma} \cdot \sigma_{\Sigma} + (V - V_{\Sigma}) \cdot \sigma_{pl}}{V}; \quad \dots \dots \dots \text{VIIIc.}$$

hierin ist σ_{Σ} das spezifische Gewicht der Soltröpfchen, σ_{pl} das spezifische Gewicht des vitalen Anteiles des Protoplasten.

Wird nun statt der absoluten Volumina deren Relation in die Gleichung eingeführt, so resultiert:

1. Für

$$\sigma = \sigma_{\Sigma} \cdot (1 - R_{pl}) + \sigma_{pl} \cdot R_{pl}; \quad \dots \dots \dots \text{IXa.}$$

2. für

$$\sigma_{\Sigma} = \frac{\sigma - \sigma_{pl} \cdot R_{pl}}{1 - R_{pl}}; \quad \dots \dots \dots \text{IXb.}$$

3. für

$$\sigma_{pl} = \frac{\sigma - \sigma_{\Sigma} (1 - R_{pl})}{R_{pl}}. \quad \dots \dots \dots \text{IXc.}$$

R_{pl} ist die aus Gleichung V. abgeleitete Größe.

Wie weiter unten an Hand konkreter Daten ausgeführt werden wird, ist das spezifische Gewicht einer mit Nahrungsstoffen erfüllten *Pelomyxa* nicht unerheblich größer, als das eines Tieres, welches völlig frei von solchen ist. Nun muß für die Berechnung des spezifischen Gewichtes des Plasmas offenbar ein „gesäubertes“ Individuum herangezogen werden. Vice versa muß also das Volumen der aufgenommenen Nahrung aus dem spezifischen Gewichte eines vollgefressenen Tieres bestimmt werden können, was bei einer Amöbe auf anderem Wege ziemlich ausgeschlossen ist.

Als Gleichungsansatz hierfür kann somit in Anlehnung an VIIIa und b geschrieben werden:

$$V \cdot \sigma = (V - V_x) \cdot \sigma_o + V_x \cdot \sigma_x,$$

worin V das Gesamtvolumen des Protoplasten, V_x das gefragte Volumen der aufgenommenen Nahrungsstoffe, σ das spezifische Gewicht der mit Nahrung erfüllten Amöbe, σ_o ihr spezifisches Gewicht in nüchternem Zustand und σ_x das spezifische Gewicht der Nahrung selbst bedeutet.

Für V_x wird (unter Vorzeichenwechsel) erhalten:

$$V_x = V \cdot \left(\frac{\sigma - \sigma_0}{\sigma_x - \sigma_0} \right). \quad \dots \quad X.$$

Gewisse Schwierigkeiten ergeben sich bezüglich der Annahme des spezifischen Gewichtes der Nahrung. Besteht dieselbe ausschließlich aus Algen und Bakterien, so darf hierfür der von LEONTIEW (l. c.) wahrscheinlich gemachte Wert von 1,045—1,050 angenommen werden. Handelt es sich hingegen um beschaltete Protistenformen, die bisweilen in großen Mengen gefressen werden, oder gar — dies besonders bei der grauen Form von *Pelomyxa* — um mit Quarzsand durchsetzten Schlamm, so ist man bezüglich dieser Frage auf mehr oder minder unzuverlässige Vermutungen angewiesen. Ein gewisses Urteil läßt sich jedoch aus der Überlegung gewinnen, daß bei Aufnahme spezifisch schwerer Substanzen hauptsächlich diese für das hohe spezifische Gewicht des Amöbenprotoplasten verantwortlich gemacht werden müssen und daß die mit den spezifisch schweren Stoffen aufgenommene organische Substanz als von verschwindendem Einfluß auf das spezifische Gesamtgewicht angesehen werden kann. Volumetrische Bestimmungen hätten hierüber wohl strikteren Aufschluß bringen können, allein solche sind, wie schon bemerkt, kaum an partikelerfüllten *Pelomyxen* durchzuführen, ohne schwere Insulte zu setzen oder das Tier doch zumindest zur Abgabe seiner Inhaltkörper zu veranlassen.

C. Quellungsgrad und Binnenfläche.

Schließlich mögen noch einige Beziehungen folgen, die sich zwischen dem spezifischem Totalgewicht der Amöben und dem Quellungsgrad des plasmatischen Anteiles ihres Protoplasten herstellen lassen.

Der Quellungsgrad im allgemeinen muß dem spezifischen Gewicht des Plasmas, bzw. der gequollenen Substanz, verkehrt proportional sein. Da es aber für vorliegende Zwecke sinngemäßer erscheint, den Quellungsgrad dem Volumen des gequollenen Plasmas zuzuordnen, gilt die linear-direkte Proportionalität zwischen reziprokem spezifischem Gewicht und Quellungsgrad nicht mehr, denn wenn das spezifische Gewicht mit Gewicht/Volumen definiert ist, spielt naturgemäß die absolute Größe des Gewichtes eine Rolle. Da es aber sinnlos ist, sich auf wasserfreies Plasma zu beziehen — dies wäre der Fall, sollte die direkte Reziprozität zwischen spezifischem Gewicht und Quellungsgrad gelten — sei als

Maßtensor des Quellungsgrades Q^0 die Volumenzunahme des gequollenen Plasmas gewählt. Der Ausdruck hierfür muß also lauten:

$$Q^0 = \frac{V_x - V_\Sigma}{V - V_\Sigma},$$

worin $(V - V_\Sigma)$ das Volumen des normalen, $(V_x - V_\Sigma)$ das Volumen des gequollenen Plasmas bedeutet (vgl. R_{pl}).

Nach Gleichung VIII wird für V erhalten:

$$V = V_\Sigma \cdot \left(\frac{\sigma_{pl} - \sigma_\Sigma}{\sigma_{pl} - \sigma} \right).$$

Daher analog für

$$V_x = V_\Sigma \cdot \left(\frac{\sigma_{plx} - \sigma_\Sigma}{\sigma_{plx} - \sigma_x} \right),$$

wo mit σ_{plx} das spezifische Gewicht des gequollenen Plasmas, mit σ_x das spezifische Gewicht des gequollenen Protoplasten bezeichnet ist.

Demnach ist

$$Q^0 = \frac{(\sigma_x - 1) \cdot (\sigma_{pl} - \sigma)}{(\sigma - 1) \cdot (\sigma_{plx} - \sigma_x)}.$$

Naturgemäß sind in diesem Ausdruck nur die relativen, nicht aber die absoluten Werte enthalten. Für den Inhalt der Soltröpfchen ist nach Übereinkunft das spezifische Gewicht von 1,0 bei 19—20° C angenommen worden.

Dieser Ansatz ermöglicht auch die Festlegung eines sinngemäßen Nullpunktes. Das faktorielle Maß desselben kommt in σ_{pl} und σ zur Geltung. Um also den Quellungs Bereich des Pelomyxenplasmas kennenzulernen, müssen für σ_{pl} und σ die Maximalwerte der spezifischen Gewichte eingesetzt werden. Die relative Volumenzunahme des Plasmas einer quellenden Amöbe in Prozent ausgedrückt lautet daher:

$$Q \% = 100 (Q^0 - 1),$$

worin Q -Proz. der prozentuelle Quellungsgrad ist. Auf das Gesamtvolumen der Amöbe bezogen, verringert sich dieser Wert um einen von R_{pl} abhängigen Betrag, der aber nur untergeordnetes Interesse verdient.

Im folgenden Abschnitt werden die in Frage kommenden numerischen Größen von Q -Proz. für die bei *Pelomyxa* interessierenden Quellungsgrenzen Erwähnung finden.

Die innere Oberfläche des Pelomyxenplasmas berechnet sich aus der Zahl und der Oberfläche der dasselbe erfüllenden Solbläschen. Hierfür gilt die in Gleichung II. aufgestellte Beziehung und, bei Reduktion von Σ_n auf die Volumeneinheit (mm^3), als faktorielle Größe von Σ_n , $\frac{12}{\sqrt{2}}$.

Ist Z die im mm^3 befindliche Anzahl der Solbläschen, so wird

$$Z = n \cdot (n + 1) \cdot (n + 2) \cdot \sqrt{2}.$$

Wird der mittlere Durchmesser eines Solbläschens mit 8 Mikren angenommen, so ergibt sich für die Zahl der Solbläschen im mm^3 Pelomyxenplasma rund 2,828350.

Daraus folgt eine innere Oberfläche für den mm^3 Pelomyxenplasma von 5,68 cm^2 .

Eine *Pelomyxa* von 2 mm Durchmesser in abgekugelmtem Zustand hat daher ca. 24 cm^2 Binnenfläche. Die größten Exemplare, die angetroffen wurden, waren auf 50 bis 70 cm^2 Binnenfläche zu bemessen.

Ich möchte nicht versäumen darauf hinzuweisen, daß die Binnenflächenwerte bei *Pelomyxa* größenordnungsmäßig in guter Übereinstimmung mit denen des Blutes stehen. Hier wird die disperse Phase durch die Erythrocyten repräsentiert, auf welche dieser Vergleich bezogen ist.

Da die Größe der Solbläschen bei kleinen und großen Individuen von *Pelomyxa* stets innerhalb des gegebenen Spielraumes schwankt, muß angenommen werden, daß mit dem Wachstum der Zelle eine Produktion jener Bauelemente verknüpft ist. Da ich für optimale Existenzbedingungen die Teilungsrate nicht bestimmen konnte, so muß ich mich ihrer bezüglich mit einem Werte begnügen, der sich aus der Berechnung (siehe nächsten Abschnitt) und einigen wenigen Beobachtungen ergab. Das ist für das Teilungsintervall rund 50 Stunden.

Wird das mittlere Volumen einer vor der Teilung stehenden *Pelomyxa* zu 5 mm^3 angenommen, was einem Durchmesser von etwas über 2 mm entspricht, das Totalwachstum also zu 2,5 mm^3 Körperplasma veranschlagt werden darf, so müssen in 50 Stunden — dem Teilungsintervall — 7,071 000 Solbläschen gebildet werden. Das entspricht einer Minutenproduktion von 2370; in der Sekunde entstehen daher rund 40 Solbläschen.

Natürlich werden diese in Gestalt winzigster Tröpfchen im Gerüstwerk des vitalen Plasmas angelegt und erlangen dort durch Sekretspeicherung erst allmählich ihre definitive Größe. Immerhin ist die hierfür zu leistende Sekretionsarbeit beträchtlich.

3. Numerische Daten über das spezifische Gewicht, den Quellungsgrad, die Menge der aufgenommenen Nahrung usw.

Das spezifische Gewicht von *Pelomyxa* ist im Vergleich zu dem anderer Protozoen und selbst Amöben auffallend gering.

Zu seiner Bestimmung wurde die oben (Kapitel III) angeführte Beziehung von STOKES in der Form (I)

$$\sigma = \frac{9 v \cdot \eta}{2 g \cdot r^2} + \rho$$

herangezogen. Die Temperaturabhängigkeit ist in diesem Ausdrucke implizit durch η und ρ , die innere Reibung und das spezifische Gewicht des Wassers, in dem die Versuche angestellt worden waren, gegeben. Um für v , die Fallgeschwindigkeit, die Meßfehler tunlichst gering zu machen, wurde ein entsprechender Fallweg (10 cm) gewählt, der einerseits die Fallzeit (5—20 Sek.), andererseits die Deviation in günstiger Relation gewährleistete.

Die auf diesem Wege gefundenen spezifischen Gewichte der Tiere bewegen sich von **1,0276—1,0049** in den Mittelwerten ihrer Extreme. Das sind Werte, die z. B. von den für *Paramaecium* ermittelten zu 1,045—1,05 (LEONTIEW, LUDWIG, loc. cit.) ganz wesentlich abweichen. Auch der für Erythrocyten geltende Wert von 1,05—1,06 deutet darauf hin, daß lebendes Protoplasma ein bedeutend höheres spezifisches Gewicht hat als an *Pelomyxa* gefunden wurde.

Davon abgesehen fällt auf, daß die σ -Werte in ihren Extremen recht weit auseinanderliegen. Damit wird die eingangs erwähnte physiologische Plastizität von *Pelomyxa* sehr eindringlich illustriert. Offenbar hat ihr Plasma die Fähigkeit, innerhalb weiter Grenzen seinen Quellungs- und Entquellungsmechanismus wirken zu lassen, um die Umweltsgegebenheiten in einer dem Individuum gemäßen Weise zu quittieren.

Es ist nun zu untersuchen, in welchen Zusammenhang sich der Wechsel der spezifischen Gewichte mit der Beschaffenheit des Milieus und der physiologischen Tönung der Individuen bringen läßt.

Die durch die Beobachtung gerechtfertigte Scheidung der Tiere in graue, gelbe und weiße Formen gibt auch hier den Aufschluß, daß es sich bei diesen lediglich um wechselweise ineinander übergehende physiologische Phasen ein und derselben Pelomyxenart handelt. Dabei haben die grauen Pelomyxen das höchste, die weißen das geringste spezifische Gewicht.

Nebenstehende Tabelle (1) gibt die Mittelwerte aus je zehn Einzelmessungen wieder. Hierbei wurden die grauen und gelben Individuen gegenüberstellend in nahrungergefülltem und nüchternem Zustand und die hierfür ermittelten Werte in gesonderte Kolonnen eingetragen. Daß dies berechtigt und zweckmäßig war, geht aus den nicht unerheblich voneinander abweichenden Werten des spezifischen Gewichtes hervor; überdies ergibt sich hierdurch

Tabelle 1.

Grau		Gelb		Weiß
$\sigma +$	$\sigma -$	$\sigma +$	$\sigma -$	σ
1,0255	1,0180	1,0160	1,0120	1,0053
1,0273	1,0201	1,0140	1,0101	1,0046
1,0268	1,0194	1,0137	1,0098	1,0048
1,0294	1,0159	1,0141	1,0130	1,0051
1,0259	1,0174	1,0139	1,0099	1,0050
1,0301	1,0211	1,0147	1,0086	1,0042
1,0282	1,0200	1,0155	1,0100	1,0047
1,0300	1,0184	1,0148	1,0110	1,0053
1,0265	1,0187	1,0153	1,0088	1,0049
1,0261	1,0176	1,0151	1,0104	1,0051
1,0276	1,0187	1,0147	1,0104	1,0049

+ bedeutet mit Nahrungspartikeln erfüllt, — frei von solchen.

die Möglichkeit, die Nahrungsmenge einer *Pelomyxa* nach den oben (vorhergehender Abschnitt) aufgestellten Beziehungen kennenzulernen.

Das geringe spezifische Gewicht von *Pelomyxa* steht mit der Binnenmorphie ihres Protoplasten in Zusammenhang.

Die das Plasma erfüllenden Soltröpfchen haben das spezifische Gewicht von reinem Wasser und nur der durch die Wabenwände repräsentierte Gerüstbau ist vitales stoffwechselndes Plasma.

Wird dessen Volumen zu 30—36 Proz. des Protoplastenvolumens veranschlagt, so resultiert für das spezifische Gewicht des vitalen Plasmas ein weitaus höherer Wert, als der für den gesamten Plasmaleib geltende. Untenstehende Tabelle (2) gibt die σ_{pl} -Werte für R_{pl} 0,30, 0,36 und $\frac{1}{3}$ an.

Tabelle 2.

R_{pl}	σ_{pl} grauer Typ	σ_{pl} gelber Typ	σ_{pl} weißer Typ
0,30	1,0620	1,0340	1,0160
0,36	1,0520	1,0289	1,0136
$\frac{1}{3}$	1,0565	1,0305	1,0148
σ	1,0187	1,0104	1,0049

Gegenüberstellend ist in der untersten Horizontalkolonne nochmals der Wert für σ , das spezifische Totalgewicht der Amöben vermerkt, aus welchem das spezifische Gewicht des Plasmas mit dessen R_{pl} abgeleitet ist.

σ_{pl} bewegt sich im Mittel von 1,056—1,015. Die R_{pl} -Werte unterliegen innerhalb des auf der Tabelle (2) vermerkten Spielraums gewissen Schwankungen, deren Beweggrund in somatischen Voraussetzungen liegen dürfte. Die für die weiße Form geltenden Werte scheiden aus einem Vergleich aus, da es sich bei diesen ja um irreversibel geschädigte Organismen handelt.

Als Normwert für das spezifische Gewicht des Pelomyxenplasmas kann daher, wenn die grauen und gelben Amöben als eigentliche Vertreter der innerhalb physiologischer Grenzen stoffwechselnden Individuen betrachtet werden, 1,043 gelten. Da aber die grauen Pelomyxen offenbar allein befähigt sind, sich durch reguläre Teilung fortzupflanzen, so ist das spezifische Gewicht der intakten schlammbewohnenden Form mit 1,05—1,06 anzusetzen, wobei vielleicht noch ein kleiner Fehler durch residuierende Quarzpartikel in Anschlag zu bringen ist, so daß das mittlere spezifische Gewicht des in vollem Umfang lebensfähigen Pelomyxenplasmas de facto 1,05—1,054 ist.

Diese Werte sind in guter Übereinstimmung mit den an anderen Plasmaarten gefundenen. Immerhin ist es bemerkenswert, daß die gelben, die oberen Schlammschichten bewohnenden Pelomyxenformen, für welche die Umwandlungsfähigkeit in graue Tiefenbesiedler als erwiesen betrachtet werden muß, ein nicht unerheblich geringeres spezifisches Gewicht als die graue, teilungsbefähigte Variante aufweisen. Meines Wissens fehlen leider Angaben über die Grenzen, innerhalb welcher sich das spezifische Gewicht des funktionstüchtigen Plasmas bewegt. Wenn sich daher auch keine Vergleichsschlüsse daraus ziehen lassen werden, so scheint es mir doch nicht uninteressant, den reversiblen Quellungs- und Entquellungsgrad des Plasmas in bezug auf seine Regulationsfähigkeit numerisch an Hand des Bereiches, über welchen die spezifischen Gewichte verteilt sind, zu untersuchen.

Als Quellungsgrad Q° wurde eine, dem spezifischen Gewicht reziproke Größe bezeichnet (bezüglich deren präzisen Definition vgl. S. 424). Der hieraus abgeleitete prozentuelle Quellungsgrad $Q\%$ bildet das Vergleichsmaß der Quellung.

Tabelle 3 enthält die für die graue, gelbe und weiße *Pelomyxa* in den Schlammproben beobachteten Quellungswerte im Mittel, Minimum und Maximum. Die Mittelwerte sind nicht aus den

Tabelle 3.

Q %	Prozentuelle Quellungsgrade		
	Grau	Gelb	Weiß
Mittel	0	1,8	2,5
Maximum	+ *)	3,0	5,0
Minimum	—	0,5	1,3

*) Das negative Vorzeichen deutet an, daß das gleich \emptyset gesetzte Mittel im Sinne einer Entquellung unterschritten wird.

Extremwerten abgeleitet, sondern sollen die häufigsten Werte kennzeichnen.

Die Maxima und Minima der Quellung, die in der Tabelle verzeichnet sind, kamen nur in Einzelfällen zur Beobachtung. Allein die Mittelwerte geben ein Bild von den diesbezüglichen Verhältnissen. Summarisch kann also gesagt werden, daß stoffwechselndes Plasma reversibel bis zu 2 Proz. Wasser aufzunehmen vermag, ohne daß es zu einer diffusen Entmischung und damit zum Funktionsuntüchtigwerden kommt. Lokale Entmischung tritt hin-

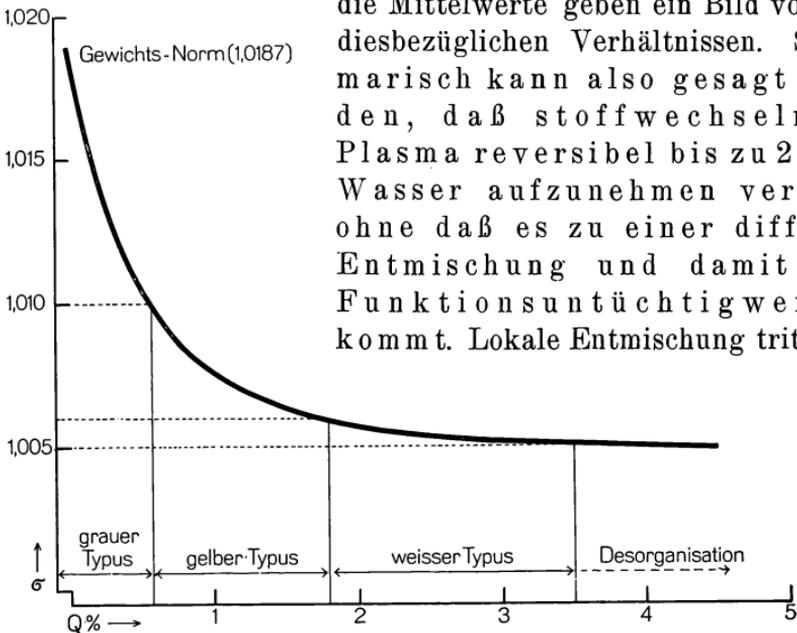


Diagramm 1. Spezifisches Gewicht (Ordinate), prozentueller Quellungsgrad (Abszisse) und die hierzu gehörenden physiologischen Phasen (oberhalb der Abszisse) von *Pelomyxa palustris* GREEFF nach Standortsbeobachtungen.

gegen mit der Vakuolenbildung normalerweise wohl in Erscheinung, doch handelt es sich hier mehr um Vorgänge, die mit der Umwandlung von einem Typus in den anderen verbunden sind.

Diagramm 1 erläutert graphisch die Beziehung zwischen spezifischem Gewicht, Quellungsgrad und der stoffwechselphasischen Beschaffenheit der Amöben. Bezüglich des letztgenannten Punktes

wurden im Gegensatze zur oben aufgestellten Tabelle nur die unter normalen Standortsbedingungen gefundenen Werte berücksichtigt. Mit dem Quellungsgrad Null wurde die von mineralischen Partikeln und sonstigen spezifisch schweren Nahrungsresten freie graue Form gekennzeichnet ($\sigma = 1,0187$). In bezug auf diese gelten somit die registrierten Quellungsgrade.

Wie deren Größenordnung dartut, ist es ausgeschlossen, die der Quellung adäquate Volumenzunahme der Tiere volumetrisch (vgl. Methodik, II. Teil dieser Arbeit) mit einiger Sicherheit nachweisen zu können. Eine 2proz. Quellung, auf das spezifische Gewicht bezogen, entspricht einer Volumsvergrößerung von etwas über 1 Proz.; diese aber liegt innerhalb der Fehlergrenzen der Volumsmessungen.

Abgesehen davon, wäre es auch aus reizmechanischen Gründen unzulässig, an unter normalen und experimentellen Bedingungen stehenden *Pelomyxa* Volumsmessungen vorzunehmen, da diese fast regelmäßig zur Plasmoptolyse, wenn auch in geringem Umfang, führten.

Angaben über die Leistungen der Individuen während des Wachstums, die vor allem in der Produktion der Soltröpfchen und der damit verknüpften Sekretionsarbeit untersuchbar wären, mögen gelegentlich an anderer Stelle — in Zusammenhang mit der Wasserbilanz des Tieres — erörtert werden.

Hier lasse ich noch eine kurze Betrachtung über den Stoffwechsel und Anwuchs folgen, die mir deshalb anstellerswert erscheint, da der ihr zugrunde gelegte Weg bei den nötigen Voraussetzungen (genaues Teilungsintervall) quantitative Aufschlüsse über die Wirtschaftlichkeit der Verdauung, den Auswertungsgrad der Nahrung, zu bringen vermag. Um Anspruch auf Gültigkeit erheben zu können, fehlen hier leider die nötigen quantitativen Belege. Deshalb wird auch auf eine eingehendere Diskussion dieser mehr der Vollständigkeit der numerischen Angaben halber angeführten Werte verzichtet.

Die Intensität, mit welcher die Stoffwechselforgänge bei *Pelomyxa* verlaufen, ist nicht sehr groß. Die im Tiefenschlamm aufgenommenen Nahrungsstoffe sind überdies energiearm und werden auch nicht sehr weitgehend ausgenützt.

Wie im zweiten Teile dieser Untersuchungen nachgewiesen ist, scheidet eine Amöbe die sie erfüllenden Nahrungsreste etwa innerhalb von 4 Stunden aus. Da die hierbei vor sich gehende Änderung ihres spezifischen Gewichtes bekannt ist, kann die Menge der in dieser Zeitspanne abgegebenen Nahrungsreststoffe berechnet, und bei Annahme eines bestimmten Wirtschaftlichkeitsfaktors der Ver-

dauung, auch die Zeit ermittelt werden, innerhalb welcher der Zuwachs das ursprüngliche Volumen des Tieres verdoppelt hat. Wird ferner angenommen, daß normalerweise kein Überwachsen der Dimensionsnorm stattfindet, so ergibt sich aus diesen Daten unmittelbar das für die vorausgesetzten Bedingungen abgemessene Teilungsintervall.

Für das Volumen der aufgenommenen Nahrungsstoffe gilt die Formel X (auf S. 423); σ und σ_0 , das spezifische Gewicht der vollgefressenen, σ_0 das spezifische Gewicht der nüchternen Amöbe geht aus Tabelle 1 hervor. Für σ_x , das spezifische Gewicht der Nahrungsstoffe kann, wenn es sich um Algen handelt — in Anbetracht dessen wurde auch auf die σ -Werte der algenfressenden gelben Form zurückgegriffen — der Wert von etwa 1,06 angenommen werden. Wird also $\sigma = 1,014$, $\sigma_0 = 1,010$, $\sigma_x = 1,06$ gesetzt, so resultiert für das Volumen der aufgenommenen Nahrung

$$V_x = 0,08 \text{ (Minimalwert).}$$

Zur Aufnahme dieser Nahrungsmenge werden etwa 2 Stunden in Anspruch genommen. In 25 Stunden konsumiert also *Pelomyxa* ungefähr eine ihrem Körpervolumen adäquate Nahrungsmenge. Wird die Ausnützung der Nahrung mit 30—40 Proz. veranschlagt, ich meine hier ausschließlich als Zuwachskontigent, so ergibt sich für die Verdopplung des Plasmavolumens eine Zeitspanne von 70—80 Stunden. Wenn die Dimensionsnorm nicht überwachsen wird, so resultiert für das Teilungsintervall die gleiche Dauer, nämlich 70—80 Stunden. Das stimmt mit der in einigen wenigen Fällen beobachteten Zeit von 2—2½ Tagen verhältnismäßig — bei der Unsicherheit der der Rechnung zugrunde gelegten Faktoren — gut überein.

4. Die Konstitution und Konfigurationsweise von Solbläschen und Plasmagrundmasse. — Plasmaströmungen.

Zur näheren Charakterisierung der am Aufbau des Plasmas von *Pelomyxa* beteiligten Komponenten sind die folgenden Beobachtungen und Versuche nicht unwichtig.

Die den Protoplasten von *Pelomyxa* erfüllenden Solbläschen werden durch die in ihnen beobachtbare BROWN'sche Bewegung als solche charakterisiert. Weder durch die Einwirkung von fällend wirkenden Substanzen (Schwermetallionen), noch durch osmotische Eindickung des Bläscheninhaltes, erleidet die Intensität der Bewegung eine Einbuße. Es muß daher angenommen werden, daß, falls

koagulable Anteile innerhalb der Solbläschen vorhanden sein sollten, diese nur in äußerst geringer Konzentration ihrem Inhalte beigemischt sein könnten.

Photogramm Textfig. 5a zeigt die Anordnung der Solbläschen unmittelbar unterhalb der Oberflächenschicht von *Pelomyxa*. Wie ersichtlich, scheinen sich die

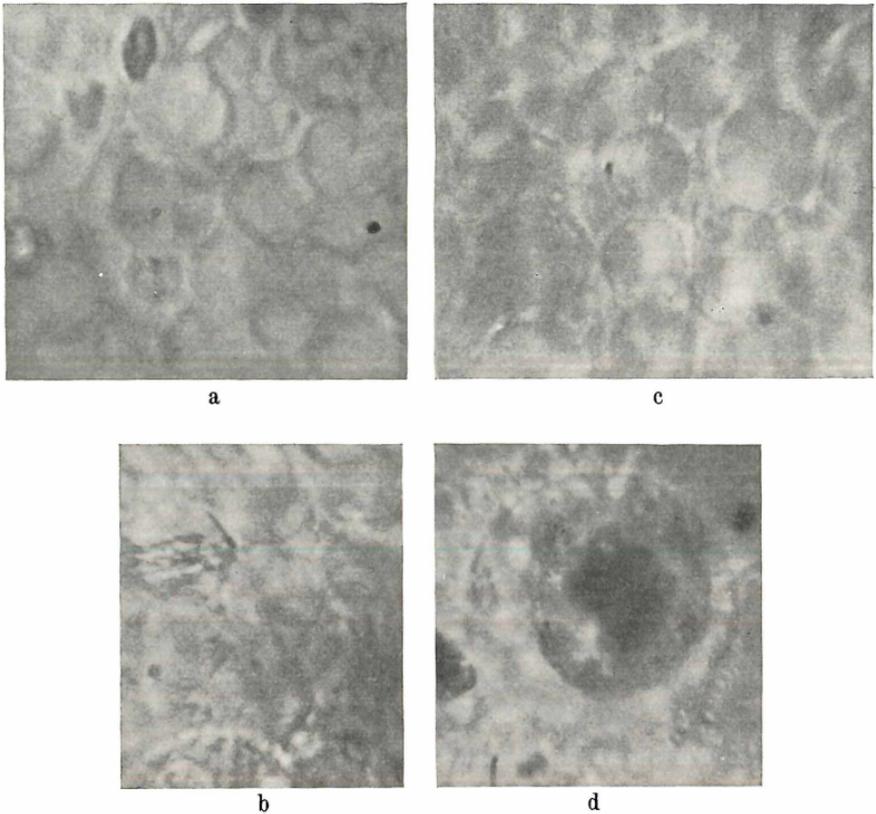


Fig. 5. Photogramme der Binnenmorphie von *Pelomyxa*; Vergr. ca. 1250 \times . In a ist ein Ausschnitt des knapp unter der Oberfläche gelegenen Plasmas wiedergegeben. b zeigt einige innerhalb der Solbläschen liegende Partikel. c ist aus der Tiefe des Protoplasten; die im Entoplasma liegenden Bakterien (II. Typus) sind sichtbar. d stellt einen in eine Sekretvakuole eingeschlossenen Nahrungskörper dar.

einzelnen Bläschen unmittelbar zu berühren. Die Brechungsunterschiede sind außerordentlich klein, so daß Plasma-Zwischenraumflüssigkeit photographisch nur schwer darzustellen ist. Die Solbläschen zeigen deutlich tetraedrische Anordnung und zwar kommen, da es sich um eine Oberflächenschicht handelt, die aus je drei Bläschen zusammengesetzten Basen der Tetraeder zur Anschauung.

Auf Textfig. 5b ist ein Ausschnitt aus der Tiefe des bläschenerfüllten Plasmas dargestellt. Auch hier ist die Tetraederpackung deutlich wahrnehmbar. Die Inhaltkörper, welche sich in den Solbläschen zeigen, sind Bakterien. Vereinzelt kleine Partikel befanden sich in lebhafter BROWN'scher Bewegung, die auf die Abbildung aber nur geringfügigen Einfluß hatte, da die Expositionszeit etwa 0,1 Sekunde betrug.

Auf Taf. 10 sind Photogramme von $3\ \mu$ dicken Schnitten (Paraffinschnitten) durch mit Osmiumsäure-Formol nach GELEI fixierten Amöben abgebildet. Die Textfig. 1, 2, 3 und 4 stellen das Plasma verschiedener Individuen dar. Der Inhalt der Solbläschen erweist sich auch hier als durchaus wässerig. Infolge von Schrumpfung und anderen osmotischen Insulten haben sich die in vivo infolge der Oberflächenspannung streng kugelförmigen Hohlräume (vgl. die Photogramme im Text) mehr oder minder abgeplattet aneinandergelegt. Die in Textfig. 1 und 2 bemerkbare Verschattung des Gesichtsfeldes und des Bläscheninhaltes beruht auf Präparatenfehlern. Auch in Textfig. 3 und 4 sind dunklere Stellen nachzuweisen. Dies hat hier seinen Grund darin, daß im Schnitt gerade an jenen Stellen die die Solbläschen umhüllenden protoplasmatischen Membranen stehen geblieben sind und so den an Stelle des Bläschens vorhandenen Hohlraum decken. Es läßt sich daran deutlich eine Struktur erkennen, die man als faserig bezeichnen könnte. Vermutlich handelt es sich aber hierbei um ein Kunstprodukt.

An Inhaltspartikeln sind die in den Schnitten getroffenen Bläschen ziemlich arm. Hier und da finden sich Reste angedauter und zusammengeballter Nahrung. In Textfig. 3 ist ein Glanzkörper ins Wabengerüst der Plasmagrundmasse an Stelle eines Solbläschens eingebaut.

Das plasmatische Binnengerüst — die Plasmagrundmasse — zeigt, trotz ihres geringfügigen Anteiles am Volumen des Protoplasten — in der Flächenansicht kommt dies besonders stark zur Geltung — doch gut definierbare Strukturverhältnisse.

In Textfig. 5c ist ein im Innern des Amöbenleibes befindlicher Plasmabezirk abgebildet. Im Gegensatz zu Textfig. 5a und b zeigt hier das Plasma eine optisch inhomogene Beschaffenheit. An einigen Bildstellen sind die für *Pelomyxa* charakteristischen Bakterien (I. Typus) zu sehen, kurze Stäbchen, die sich an die Solbläschen anlegen. Sie gehören dem, in Abschnitt II erwähnten ersten Typus der bei *Pelomyxa* nachzuweisenden Bakterien an, der sich nach Angabe von LEINER, OKADA und anderen frei im Plasma verteilt

vorfindet. Die die einzelnen Solbläschen trennenden plasmatischen Hüllen sind, wie Textfig. 5c zeigt, dicker als in der Oberflächenschicht (vgl. Textfig. 5a). Durch Abfließen von Plasma aus dem zwischen den Solbläschen bestehenden Räumen kann aber jederzeit der Zustand hergestellt werden, wie er in der Oberflächenschicht zum Ausdruck kommt.

Im fixierten und gefärbten Schnittpräparat lassen sich die baulichen Verhältnisse der Plasmagrundmasse gut beurteilen. Besonders Fig. 3 und 4 auf Taf. 10 zeigen alle wesentlichen Einzelheiten.

Die die Soltröpfchen voneinander trennenden plasmatischen Lamellen sind teils von Granula erfüllt, teils von Vakuolen durchsetzt. Intra vitam sind wegen der ungünstigen Brechungsverhältnisse diese Einzelheiten — besonders die sich zwischen die Solbläschen lagernden winzigen Tröpfchen — nicht nachzuweisen. Hier wird summarisch der Eindruck optischer Inhomogenität des Plasmas erweckt.

Die das Plasma durchsetzenden kleinsten Bläschen sind aller Wahrscheinlichkeit nach Solbläschen in statu nascendi. Diese dürften nun nicht gleichförmig über das gesamte Plasma verteilt auftreten, sondern in Regionen besonders lebhafter Stoffwechselftigkeit gebildet werden. Da die im engen Bildbereich von Schnitt Taf. 10 Fig. 4 sichtbaren kleinsten Bläschen sehr zahlreich sind, ist es einzusehen, daß das Heranwachsen derselben zu normalen Soltröpfchen, trotz der hohen Sekundenproduktion von 40, langsam erfolgen kann.

Das Plasma von *Pelomyxa* scheint nach alledem die Tendenz zu haben, die gebildeten hochsolvatisierten Sekrete in Form von Tröpfchen zusammenzudrängen.

Es bietet sich das charakteristische Bild der Koazervation.

BUNGENBERG DE JONG¹⁾ faßt unter Koazervation alle jenen Entmischungsvorgänge in Kolloiden zusammen, wo unter den Begleiterscheinungen der Desolvatation — nicht Koagulation — sich Kolloidpartikel zu Komplexen unter gleichzeitiger Abgabe von Lösungs- bzw. Suspensionsmittel zusammenschließen. Es ist hier nicht der Platz, die von BUNGENBERG DE JONG getroffene Kategorisierung der Koazervationsprozesse

¹⁾ Die Koazervation und ihre Bedeutung für die Biologie. *Protoplasma* 1932, Bd. XV, Heft 1 (Sammelreferat).

näher zu würdigen. Es werden da eine Fülle von Beziehungen geschaffen, deren Bedeutung für biologische Verhältnisse meinem Ermessen nach noch einer Reihe weiterer Erfahrungen zur Bestätigung bedarf.

Jedenfalls scheint mir hier ein Beispiel von Biokoazeration vorzuliegen.

Ich möchte betonen, daß diese im Pelomyxenplasma sich abspielenden Prozesse nicht nur vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus betrachtet werden dürfen.

Da sie zur Schaffung der dieser Amöbe eigenen Architektonik des Plasmas verlaufen — ich habe den Ausdruck Binnenmorphe dafür vorgeschlagen —, diese Architektonik — ich vermeide bewußt den Terminus Struktur — aber nicht nur stoffwechselphasische Beschaffenheit hat, sondern offenbar als Anpassungserscheinung an die sapropelische Lebensweise aufzufassen ist (vgl. II. Teil dieser Arbeit, Schlußkapitel), so entspricht auch die Neigung zu eben diesen strukturbildenden Prozessen einem angepaßten Stoffwechselgetriebe. Dieses ist allerdings ohne besondere substantiell-strukturelle Sonderheiten — möglichenfalls in molekularer Dimension — nicht denkbar.

Nicht jedes Plasma wird unter selbst identischen äußeren Voraussetzungen ein derartiges Reaktionsverhalten zeigen.

Das Strukturproblem des Plasmas ist durchwegs nur zum Teil ein physikalisch-chemisches. Es ist ebenso gut Problem der Phylogenie, als der Entwicklungsmechanik. Ich begnüge mich hier, wieder einmal auf diese eigentlich selbstverständlichen Dinge hingewiesen zu haben, die als Zankapfel übereifriger Morphologen und Physiologen noch lange werden herhalten müssen. Der sachliche Inhalt des Themas dagegen ist unerschöpflich.

Die Elastizitäts- und Viskositätsverhältnisse des Pelomyxenplasmas sind gemäß seiner Beschaffenheit besondere.

Was die erstere jener Eigenschaften anlangt, so wird sie hauptsächlich durch die Elastizität der dichtgepackten Soltröpfchen bedingt. Die Elastizität derselben, bei gaserfüllten Hohlräumen durch die Kompressibilität des Gases gegeben, wird hier durch die an den Grenzflächen Sol—Plasma wirkende Oberflächenspannung vertreten. Diese strebt einer Deformierung des Solbläschens entgegen.

Auf Taf. 11 Fig. 1 ist ein solches durch leichten Deckglasdruck deformiertes Plasma reproduziert. Die tetraedrische Anord-

nung der deformierten Solbläschen wird besonders deutlich und zeigt auch, wie sich diese aneinander abplatteten; sobald der Druck aufgehoben wird, federn die Solbläschen wieder elastisch zur Kugelgestalt zurück.

Ebenso wie die Elastizitätsbeschaffenheit des Pelomyxenplasmas, müssen auch dessen Viskositätsverhältnisse eigentümlich sein. Hiermit steht eine Reihe, schon von älteren Autoren (BÜTSCHLI, BLOCHMANN, v. PROWAZEK) hervorgehobenen Plasmaströmungsmodalitäten, wie sie an anderen Amöben offenbar noch nicht beobachtet werden konnten, in Zusammenhang.

Ich habe in einer kürzlich durchgeführten Untersuchung mit kinematographischen Hilfsmitteln¹⁾ die Plasmaströmung an sich in zwei Hauptkategorien geschieden:

1. Die Massenströmung,
2. Die intergranuläre Strömung.

Bei *Pelomyxa* lassen sich diese beiden Strömungstypen mit besonderer Trennschärfe feststellen.

Das eigentlich jedwede Bewegung im Pelomyxenplasma veranlassende Element ist das vitale Plasma. Dieses beschränkt sich auf die zwischen den Solbläschen verteilte Wabensubstanz, von welcher jeder Impuls zu einer Verlagerung der Massen gegeneinander ausgehen muß. Es will zunächst scheinen, als ob die hierdurch umrissenen Lokomotionsmöglichkeiten hinsichtlich des massigen Protoplasten sehr ungünstige wären. Dem ist aber nicht so.

Folgende Überlegung vermag das sofort zu zeigen. Die Verschieblichkeit der Soltröpfchen gegeneinander ist abhängig von der inneren Reibung der sie umschließenden und voneinander trennenden plasmatischen Gerüstlamellen.

Zur Erhöhung der Verschieblichkeit des ganzen Systems ist also nur eine Viskositätsänderung jenes plasmatischen Raumnetzes erforderlich.

Das ist aber sehr ökonomisch, da durch Quellung einer geringen Substanzmenge die Gleitfähigkeit an einer sehr großen Oberfläche erhöht wird.

Der Typus der intergranulären Strömung ist bei *Pelomyxa* hauptsächlich in Form der Lamellenströmung anzutreffen. Das liegt in der baulichen Beschaffenheit des Plasmas

¹⁾ Ein Hinweis auf die in ihrem Gesamtumfang noch unveröffentlichten Untersuchungen findet sich in Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1933 („Die Punktweg-Methode“).

begründet. Strömungsfäden in homogenem Plasma müssen sich hier flächenhaft aufspalten.

Die von BÜTSCHLI, BLOCHMANN und OKADA beschriebene Oberflächenströmung von *Pelomyxa* entspricht einer solchen Lamellenströmung. BLOCHMANN sagt darüber: „Aus diesen Beobachtungen ergibt sich nun mit voller Sicherheit, daß an der Oberfläche der strömenden *Pelomyxa* eine sehr dünne Plasmaschicht¹⁾ in demselben Sinne strömt, wie der Mittelstrom und durch ihre Bewegung einen gerichteten Strom in dem umgebenden Wasser verursacht“ und „Solche Strömungen in feinsten Lamellen werden sich, wenn man mit geeigneten Methoden danach sucht, noch in verschiedenen Fällen nachweisen lassen. Ich glaube, daß man sehr auf sie achten wird müssen bei einer Erklärung der verschiedenen Plasmabewegungen“.

Es liegt nicht in meiner Absicht, an dieser Stelle die Lokomotion von *Pelomyxa* auf Grund verschiedener Strömungsmodalitäten zu diskutieren. Eingehen möchte ich jedoch auf die bei dieser Amöbe meist beobachtbaren Strömungsformen: Die Lamellenströmung und die Fontänenströmung.

Die Lamellenströmung gehört, wie schon bemerkt, dem intergranulären Strömungstypus an; sie ist lediglich ein Sonderfall desselben.

Die Fontänenströmung ist an sich wohl eine Massenströmung; bei eingehenderer Betrachtung ist jedoch für das Plasma von *Pelomyxa* hiermit noch nicht das Wesentlichste festgestellt.

Rein formal wäre zunächst zum letztgenannten Strömungstypus folgendes zu bemerken. Mehr oder minder unvermittelt setzt sich eine, oft bis weit in das Innere des Protoplasten reichende Plasma-partie in Bewegung, buchtet sich in ihrem periplastischen Bezirk vor und scheint an einer räumlichen in sich geschlossenen Trennungsfläche gegen das umliegende ruhende Plasma abzugleiten. Der in Bewegung geratene „Plasmapropf“ saugt meist das an seiner Basis befindliche, zunächst anscheinend unbewegte Plasma nach, so daß es zu einer Volumsverringerung des der Strömungsrichtung abgekehrten Teiles des Protoplasten kommt. Die Amöbe „speit sich aus“. Dieser Eindruck erwächst besonders dann, wenn die Masse des Protoplasmapropfens zu der des Protoplasten in entsprechendem Verhältnis steht.

Welche dynamisch-kinetischen Vorstellungen können nun über diesen Vorgang gebildet werden.

¹⁾ Von mir gesperrt.

Zunächst sei auf die Tatsache zurückgegriffen, daß die Bewegung der Plasmamasse bei der *Pelomyxa* eigenen Fontänenströmung an einer Grenzfläche gegen das ruhende Plasma erfolgt. Dies legt sofort die Vermutung nahe, daß hierzu lediglich eine Viskositäts-herabsetzung an jener Grenzfläche erforderlich ist. Im Verlaufe des Bewegungsvorganges kommt es dann noch zu einer Verschiebung der der bewegten Plasmamasse angehörenden Soltröpfchen. Doch scheint dieses Übergreifen, das Anstecken der Bewegungsimpulse, nicht primär verursachend, sondern lediglich sekundär erfolgend zu sein.

Nun ist aber eine, an einer mehr oder weniger scharf umrissenen Grenzfläche erfolgende Viskositätsverminderung des Plasmas im Grunde genommen nichts anderes, als die Ursache der intergranulären, bzw. der Lamellenströmung.

Lamellen- und Fontänenströmung unterscheiden sich also bei *Pelomyxa* nicht grundsätzlich voneinander. Der ganze Unterschied der beiden Strömungsformen besteht darin, daß bei der Fontänenströmung eine räumlich in sich geschlossene Plasmalamelle eine Viskositätsherabsetzung erfährt, bei der Lamellenströmung hingegen nur ein mehr oder minder enger fadenförmiger Bezirk.

Bei der durch die Oberflächenspannung der einzelnen Soltröpfchen bedingten Elastizität des Pelomyxenplasmas führt eine Viskositätsverminderung innerhalb des Gerüstplasmas fast immer zu einem Ausgleich der im Protoplasten wirkenden latenten Spannungen. In Taf. 11 Fig. 2 ist ein Momentphotogramm eines solchen durcheinanderdrängenden Plasmas abgebildet. Es lassen sich bei näherem Zusehen zwei, in verschiedenen optischen Tiefen liegende Schichten erkennen, die in spitzem Winkel — etwa den Bilddiagonalen entsprechend — über- und gegeneinanderströmen. Die höhergelegene Schicht strömt bildabwärts, die tiefere bildaufwärts. Die Soltröpfchen erleiden beim Fließen in der Plasmagrundmasse nur geringfügige Deformationen. Da sie sich eng aneinanderschließen, müssen sie einen erheblichen Strömungswiderstand bieten, der nur durch den Ausgleich eines Oberflächenspannungspotentials überwunden werden kann. Allerdings ist als notwendige Voraussetzung dieses erfolgenden Ausgleichs anzunehmen, daß die die Strömungsflächen bildenden Lamellen der Plasmagrundmasse weitgehend hydratisiert sind.

In Bild 3 (Taf. 11) ist eine Plasmapartie wiedergegeben, die sich in Lamellenströmung befindet. Die in der Figur sicht-

baren Partikel werden von dieser zwischen den ziemlich eng aneinandergepackten Soltröpfchen hindurchgeführt. Übrigens ist deutlich zu erkennen, daß die plasmatischen Zwischenräume in der Strömungsrichtung (Bildhorizontale) größer sind, als senkrecht dazu. Die Soltröpfchen bilden also quasi im Sinne der Strömung liegende Ketten, um die herum die sie voneinander trennenden Säulen des Gerüstplasmas dahinfließen.

Wie aus alledem hervorgeht, bestehen für die Massenströmung und die intergranuläre Strömung bei *Pelomyxa* keine prinzipiellen Unterschiede. Lediglich das Bezugssystem der Bewegung ist ein wechselndes.

An jedem Orte, an dem eine Strömung zustandekommt, handelt es sich offenbar um das Inwirkungtreten zweier Faktoren: 1. Um ein Oberflächenspannungsgefälle und 2. um eine sekundär erfolgende Viskositätsherabminderung im Gerüstplasma.

Die Oberflächenspannung ist dann als Motor der Bewegung aufzufassen, der bewirkt, daß sich Bezirke geringerer Viskosität auszubreiten streben. Die durch zu große innere Reibung latent bleibenden Oberflächenkräfte — die Neigung des Plasmas, seine Oberfläche zu vergrößern oder zu verringern — wirkt dahin, daß bei ihrer Herabminderung sich das Gleichgewicht durch Verlagerung der fraglichen Partien einzustellen sucht.

Erstreckt sich die Viskositätsänderung auf gewisse, axial gerichtete Partien der plasmatischen Zwischensubstanz, so resultieren Strömungsfäden bzw. Strömungslamellen. Wird hingegen ein flächenhafter, einer Plasmaregion zirkumskripten Gerüstplasmabereich verflüssigt, dann ergibt sich eine Massenströmung — der Plasmatropfen gleitet an seinen Grenzflächen verminderter Viskosität gegen das umschließende Plasma ab. Hierbei kommt es, wie schon gesagt, zu einem Nachsaugen des basal vom Plasmatropfen befindlichen ruhenden Plasmas.

OKADA meint, wenn er sagt: „Es ist zu beobachten, daß entstehende Pseudopodien zunächst nur an dem vordringenden Ectoplasma entstehen und das Entoplasma erst nachträglich hineindringt“, offenbar dasselbe, nur ist die Unterscheidung in Ecto- und Entoplasma in diesem Sinne nicht statthaft, da sich Ectoplasma nur auf eine sehr dünne, periplastisch auftretende, zwischen den

Soltröpfchen vorquellende Gerüstplasmasschicht bezieht, während alles übrige als Entoplasma bezeichnet werden muß. OKADA sagt hierzu auch an anderer Stelle: „Ob ein Ectoplasma bei *Pelomyxa* vorhanden oder doch wenigstens sichtbar ist, ist noch fraglich . . .“

Ich glaube, daß der Begriff Ectoplasma bei Amöben überhaupt einer Revision und Abgrenzung bedarf, soll es sich nicht um einen Streit mit leeren Worten handeln. Hier ist nicht der Platz für eine derartige Auseinandersetzung; doch möchte ich einiges darauf bezügliche an anderer Stelle nachtragen.

Wird eine *Pelomyxa* mit dem Deckglas flächenförmig auseinandergequetscht, so beantwortet das Tier den hierdurch gesetzten Reiz zunächst mit völliger Reglosigkeit. Nach wenigen Minuten aber beginnt das Vorstrecken kleiner lappiger hyaliner Pseudopodien. Taf. 11 Fig. 4 zeigt einen solchen hyalinen Plasmasaum, der frei von Solbläschen ist. Sein Zustandekommen bietet einiges Interesse, da es einen Einblick in die Plasmabilanz der Amöbe gewährt.

Die das Plasma von *Pelomyxa* erfüllenden Soltröpfchen sind normalerweise selbst im periplastischen Bereich des Tieres dicht an dessen Oberfläche gedrängt. Nur eine zarte Membran aus Gerüstplasma (das vermutliche Ectoplasma) spannt sich darüber. Besonders wenn die Amöbenzelle einer Gas-Flüssigkeitsgrenzfläche anliegt, läßt sich in ihrer Oberfläche eine Struktur bemerken, die sich plastisch vom Untergrund abhebt. Sie rührt von den sich an das Außenhäutchen anpressenden Soltröpfchen her und zeigt eine ziemlich regelmäßige Sechseckfelderung. Zerrißt nun diese außerordentlich dünne Außenhülle, so kommt es meist zu einem vollständigen Zerplatzen der Amöbe. In Kapitel II habe ich diesen Vorgang beschrieben und abgebildet. Hier möchte ich noch hinzufügen, daß nach der Zerreißung der sich vom übrigen Gerüstplasma bezüglich der Festigkeit unterscheidenden Oberflächenmembran die unter dieser gelegenen Soltröpfchen platzen und sich in die Wasser-Luftgrenzfläche entleeren. Gewöhnlich greift der Vorgang dann auch auf die darunter gelegenen Schichten über und kommt nicht eher zum Stillstand, bis der ganze Protoplast zerfließen ist. Offenbar ist infolge der raschen Abwicklung des Vorganges das freie Gerüstplasma nicht fähig, das Verhängnis durch Produktion einer Haptogenmembran aufzuhalten. Durch Zusatz gewisser schwach fäallend wirkender Stoffe zum Wasser, in dem

sich die *Pelomyxa* befindet, — selbst Substanzen, die an Oberflächen adsorbiert werden, wie Farbstoffe und ähnliches, läßt sich bewirken, dem ungeschützt liegenden Plasma die Möglichkeit zu geben, sich mit einer schützenden Oberflächenhülle zu überziehen, so daß die Plasmoptyse spontan zum Stillstand kommt. Wie erwähnt, verhält sich das Plasma der verschiedenen *Pelomyxentypen* hierin nicht ganz gleich.

Eine Vereinigung der Soltröpfchen innerhalb des Plasmas konnte ich niemals beobachten. Sie scheinen von einer überaus zarten, doch so zähen Hülle umschlossen zu sein, daß ihre Oberflächenenergie nicht hinreicht, wechselseitig zusammenzutreten. OKADA findet ähnliche Verhältnisse und äußert hierzu: „... ich konnte ... kein Anzeichen von dem angenommenen Bersten der kleinen Tröpfchen finden, die „RHUMBLER'S¹⁾ „Enchylema“ entsprechen würden...“ „... das Bersten des Enchylemas ist daher zweifelhaft...“ Diese Tatsache festzustellen ist wesentlich, denn sie beweist, daß die im Plasma suspendierten Soltröpfchen an Bewegungsvorgängen und deren Geschehnissen nicht beteiligt sind. Sie sind morphologische Strukturelemente, nicht in physikalisch-chemischem Sinne, d. h. ohne dessen primäre Bedeutung, sondern anatomische Attribute des *Pelomyxen*plasmas.

Selbst die Größe der Soltröpfchen bleibt bei allen sich im Plasma abspielenden Prozessen vollkommen unverändert. OKADA findet dies ebenfalls: „Sie (die Soltröpfchen) schwollen nicht einmal dabei“ — bei der Pseudopodienbildung — „in irgendeiner Weise an.“ Auch dies spricht für ihre Zugehörigkeit zu den Bauelementen des *Pelomyxen*protoplasten.

Die Bildung der hyalinen lappigen Pseudopodien kommt so zuwege, daß sich das plasmatische Binnengerüst offenbar in dem unter dem Pseudopod bzw. dessen Bildungsstelle liegenden Plasmabereich verflüssigt und in Gestalt einer Lamellenströmung zwischen den Solbläschen hindurch zur Oberfläche des Protoplasten vordringt und sich dort ansammelt. Im Gegensatz zum Bruchsackpseudopodium, bei welchem die gesamte Körpermasse (Plasmagrundmasse + Soltröpfchen) in Bewegung gerät, wird bei diesen lobosen Pseudopodien nur die Plasmagrundmasse unter Zurücklassung aller Einschlußkörper und Partikel vorgetrieben. Auf Taf. 11

¹⁾ RHUMBLER glaubt, daß sich die Pseudopodien so bilden, daß durch Zusammen-treten der Solbläschen hyalines Protoplasma entsteht, welches sich zusammenfließend sammelt und das Pseudopodium ausfüllt.

Fig. 4 ist dies deutlich zu erkennen. Es zeigt sich dort ferner, daß die an der Basis des Hyaloplasmasaumes gestauten Soltröpfchen dicht aneinandergedrängt werden, so daß ihre Konturen sich wechselseitig überdecken. Erst hinter diesem Basiswall läßt sich auf der Figur eine horizontal (parallel zum Pseudopodium) verlaufende Massenströmung feststellen.

Daß die Viskositätsverminderung des Gerüstplasmas bei Strömungen auf einer Quellung beruht, läßt sich übrigens auch histologisch bestätigen. In Schnitten von Amöben, die während lebhafter Bewegung fixiert (mit Osmiumsäure — Nachfixierung mit Sublimat-Eisessig) worden waren, zeigen sich förmliche Schichten, die so zuwegekommen, daß die gequollenen Plasmabereiche offenbar nicht genügende Festigkeit bei der Koagulation erlangen und später — beim Aufkleben und Entparaffinieren der Schnitte — sich aus den minder gequollenen Nachbarbezirken herauslösen. Man kann so ein Urteil darüber gewinnen, mit welcher Geschwindigkeit verflüssigte Plasmapartien reversibel dehydratisiert werden. Um diese Untersuchungen nicht über Gebühr zu belasten, muß ich jedoch auf ein näheres Eingehen hierauf verzichten.

5. Nahrungsaufnahme und Verdauung.

Zum Schlusse dieses Kapitels sei noch einiges über Nahrungsaufnahme und Nahrungsspeicherung gesagt, soweit dies eine Ergänzung des hierüber in Kapitel II Angeführten bedeutet.

Zunächst ist einmal festzustellen, daß die aufgenommenen Nahrungsstoffe nicht gleichmäßig im Protoplasten verteilt werden. OKADA's Beobachtung ergibt hierüber folgendes: „Die Glykogenkörper, Bakterien und einige feine Körnchen sind über das ganze, innere Protoplasma verteilt, aber die Nahrungskörper und Sandkörner sind gewöhnlich in dem vorderen Teil des Körpers lokalisiert und treten in der Regel nicht in den hinteren Schwanzteil ein.“ Dies kann ich im wesentlichen bestätigen, obwohl sich Ausnahmen davon in einer Zahl vorfinden, die die Aufstellung einer Regel zumindest gewagt erscheinen lassen. Bezüglich des Schwanzteiles wird im II. Teile der Arbeit im Kapitel über Transplantations- und Sektionsversuche noch verschiedenes zu sagen sein.

Die aufgenommenen Nahrungskörper werden nicht wie bei anderen Amöben invakuoliert. Die Soltröpfchen legen sich unter Zwischenschaltung eines hauchdünnen Plasmasaumes um das betreffende Partikel herum und ordnen sich zu einem ausgesprochenen Alveolarsaum. Taf. 11 Fig. 5 zeigt das deutlich.

Erst nach geraumer Zeit setzt in den die Nahrungspartikel eng umschließenden Sack die Absonderung von Flüssigkeit ein. Textfig. 5d gibt eine solche Nahrungsvakuole wieder. Die Soltröpfchen gruppieren sich auch hier in Gestalt eines Alveolarsaumes um die Vakuole im vorgeschrittenen Stadium.

Ist der Nahrungskörper aller seiner verdaulichen Anteile entkleidet, wird die in der ihn umschließenden Vakuole befindliche Flüssigkeit allmählich aufgesaugt, so daß er schließlich wieder unmittelbar vom soltröpfchenerfüllten Plasma umgeben ist.

Pelomyxa scheint die von ihr verarbeiteten Nahrungsstoffe nur sehr mangelhaft auszunützen. Deshalb ist sie genötigt, ungeheure Quantitäten der an sich — besonders in tieferen Schlammschichten — sehr ertragsarmen Futtersubstanzen aufzunehmen. Algen werden von allen Futtermitteln am weitestgehenden verdaut. Vor allem scheint das Plasma von *Pelomyxa* für das in der grünen Nahrung enthaltene Chlorophyll eine besondere Neigung zu haben. Dieses wird nämlich nicht zerlegt, sondern weitgehend erhalten, da abgesehen von der gelblichen Färbung der algenfressenden Formen, deren Plasma auch noch die für Chlorophyll charakteristischen spektralen Absorptionsbanden zeigt (vgl. Kapitel II).

Die Nahrungsreste werden oft tagelang mit herumgeschleppt. Mechanische Reize und Milieuwechsel veranlassen eine Abgabe derselben. Übrigens genügt schon der geringste äußere Insult, um das Ausstoßen einer Menge kleinerer Partikel zu provozieren. Bei der grauen Form kommt es häufig zur Überladung des Plasmas mit Quarzkörnern. Davon freie Individuen dieses Typus habe ich normalerweise nie beobachtet.

Über Nahrungsmenge habe ich schon gesprochen und will im II. Teil in Zusammenhang mit der experimentellen Beeinflussung des spezifischen Gewichtes noch einiges hierüber anfügen.

V. Die pulsierenden Vakuolen.

Morphologie und Ausscheidung.

Pulsierende Vakuolen sind bei allen *Pelomyxen*, welchen Stoffwechselluständen sie auch angehören mögen, anzutreffen. Allerdings in verschieden großer Zahl, denn ein Individuum kann von ganz vereinzelt bis zu 200 derselben besitzen.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, möchte ich gleich hier bemerken, daß die Bezeichnung pulsierende Vakuolen nur in Anlehnung

an ähnliche Gebilde anderer Amöben gerechtfertigt erscheint, nicht aber durch den in der Bezeichnung pulsierend selbst liegenden funktionsmäßigen Sinn. Denn mit pulsierend ist ein periodisch verlaufender Prozeß des sich Entleerens und Wiederfüllens gemeint. Die pulsierenden Vakuolen von *Pelomyxa* entleeren sich zwar nach Art der pulsierenden Bläschen anderer Protisten, aber von einer neuerlichen Sekretion in die nach der Entleerung zurückbleibende Hülle (Vakuolenhaut) kann nicht die Rede sein. Da dieser Modus — die Vakuolenmembran eine temporäre, nicht persistierende Bildung — bei einer Reihe von Amöben realisiert ist und man diese Gebilde trotzdem als pulsierende Vakuolen bezeichnet, so habe ich in vorliegendem Fall nicht davon Abstand genommen, auch die *Pelomyxenvakuolen* als solche zu beschreiben.

Man möge sich jedoch bewußt bleiben, daß es sich um mit wässrigem Sekret gefüllte kugelige Hohlräume im periplastischen Entoplasma der Tiere handelt, die unter Umständen, d. h. von Zeit zu Zeit ganz nach außen gebracht werden und sich in der von diesen Organellen her bekannten Weise ihres Inhaltes entledigen.

Die Lage dieser Bläschen ist immer peripher. Bei Bewegungen des Tieres, wo erheblichere außen liegende Plasmamassen eingeschmolzen und importiert werden, halten sich die Vakuolen trotzdem immer an der Oberfläche des Individuums. In Textfig. 6 ist eine in Wanderung begriffene gelbe *Pelomyxa* in verschiedenen Bewegungs- und Exkretionsphasen abgebildet. Die größeren schwarzen Punkte deuten die im Vergleich zum Tiere sehr kleinen Vakuolen (auf der Figur mit vak bezeichnet) an. Mit gk sind die über den gesamten Protoplasten ziemlich gleichmäßig verteilten, ebenfalls sehr kleinen Glykogenkörner bezeichnet.

Bei der abgebildeten Amöbe tritt das in Erscheinung, was — besonders von amerikanischen Forschern — als Uroidbildung gekennzeichnet wird (RADIR¹). Wenngleich sich dieser Begriff eigentlich nur auf einen mit der Einkernigkeit des Individuums in Beziehung stehenden axialen Gradienten anwenden läßt, so habe ich ihn hier aus zweierlei Gründen bewußt nicht ganz zutreffend gebraucht.

Es ist hier nicht Raum, festzustellen, ob die Autoren bei der Feststellung einer polaren Differenzierung des sich bewegenden Amöbenprotoplasten diese besonders glücklich mit einer angeblich

¹) A demonstration of mon-axial polarity in the naked Ameba. *Protoplasma*, Bd. 12, 1931.

vom Kerne bedingten „Kristallachsen-Gerichtetheit“ in Zusammenhang gebracht haben. Meiner Meinung nach ist die Annahme derartiger Zentra für eine lediglich aus den Reizimpulsen ableitbare Richtung im Körper bei der Amöbenfortbewegung nicht nötig. Der von RADIR geführte Beweis, daß nur kernhaltige Teile des Amöbenprotoplasten orientierungsfähig sind, ist durchaus nicht bindend, da das kernlose Stück erstens zur Desorganisation verurteilt ist und zweitens der durch die Entkernung selbst gesetzte Reiz schon an sich stark genug veranschlagt werden muß, um den zur Polarisierung erforderlichen empfindlichen Reflexapparat zu zerstören.

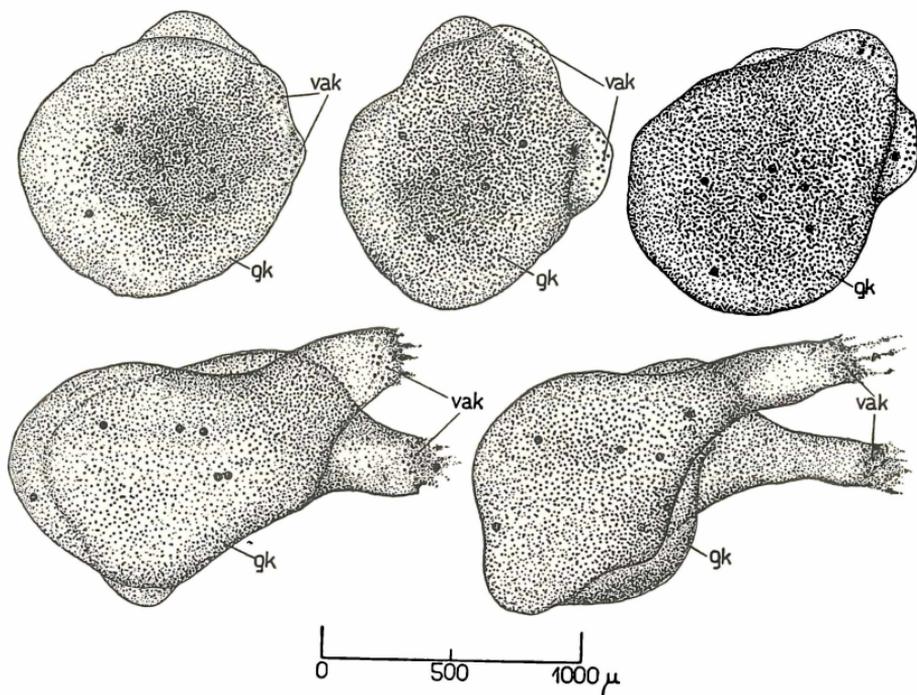


Fig. 6. (Halbschematisch.) Kriechende gelbe *Pelomyxa*, Uroidbildung und Ausscheidung von Partikeln und pulsierenden Vakuolen (vak); gk Glanzkörper.

Das Uroid von *Pelomyxa* ist mit dem von OKADA beschriebenen Schwanzstück gleichwertig. Es bildet den Bezirk des mehr oder minder langgestreckten, in definierter Richtung fließenden Amöbenkörpers, welcher in dem der Kriechrichtung abgewendeten Körperende zur Ausbildung gelangt und wo Reststoffe und allerlei Granula ausgeschieden werden. Das Plasma ist dort von anderer Beschaffenheit als in dem von Hyaloplasma umhüllten übrigen Periplast. Es scheint bröckelig, nicht sehr plastisch und von klebriger

Eigenart zu sein. Das letztere wird durch das Aussehen des nachgeschleppten Plasmaleibes besonders bekräftigt. Es bilden sich eine Reihe von Rieselstraßen aus, die sich aus Partikeln zusammensetzen, welche locker durch ein mäßig adhäreres Bindemittel aneinandergefügt erscheinen und die sozusagen als Exkretionsfäden funktionieren. Sie ziehen durch ihr Festhaften an der Unterlage die von der Amöbe nicht mehr gebundenen Partikel passiv aus ihrem sich fortbewegenden Plasmaleib heraus.

An diesen, von der Fließrichtung quasi fortstrebenden Stellen des Periplastes, sammeln sich auch die zur Exkretion bestimmten Bläschen. Der in Textfig. 7 abgebildete hintere Körperabschnitt einer dahinkriechenden

Pelomyxa zeigt die Ausbildung zahlreicher Exkretionsfäden, an deren Basis eine Anzahl Vakuolen sich befindet, die langsam ausgeschieden werden.

Auch hier sind mit gk die Glykogenkörper, mit vak die Vakuolenbläschen und mit hpl die peri-

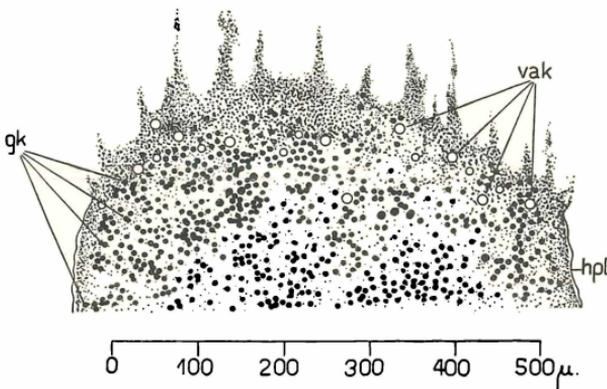


Fig. 7. Stärker vergrößertes Uroid einer gelben *Pelomyxa*. vak pulsierende Vakuolen, gk Glanzkörper, hpl Hyaloplasmasaum. Die Exkretionsfäden sind deutlich sichtbar.

plastische Hyaloplasmaschicht bezeichnet. Wie ersichtlich, fehlt im Exkretionsbereich die Hyaloplasmaschicht.

Das Photogramm Textfig. 8 zeigt eine solche pulsierende Vakuole und läßt gleichzeitig deren Größe beurteilen. Die abgebildete Vakuole mißt ca. 35 Mikren im Durchmesser und repräsentiert somit eine ausnahmsweise große. Im allgemeinen werden die Bläschen nicht größer als 20—25 Mikren im Durchmesser. Die Vakuolen sind infolge der eigentümlichen Beschaffenheit des Pelomyxenplasmas sehr schwer sichtbar zu machen. Hiermit dürfte auch ihre bisherige Nichtauffindung begründet sein. Denn ihr wässriger Inhalt gleicht optisch fast völlig dem der in das Plasmagerüst eingebauten Soltröpfchen. Erst bei sorgfältiger Beobachtung zeigen sich charakteristische Unterschiede.

Abgesehen von der ungleichen Größe jener Soltröpfchen und der Vakuolen — letztere sind in exkretionsreifem Zustande drei- bis viermal größer als die ersteren (vgl. Photogramm Textfig. 8, besonders links unten, wo die Wabenstruktur des Entoplasmas deutlich in der optischen Bildebene hervortritt), zeigt die Vakuolenmembran eine wesentlich andere Beschaffenheit, als das die Soltröpfchen umhüllende Gerüstplasma. Während dieses verschieblich, rasch quellbar ist und die obenerwähnten Bakterien umschließt, ist jene ganz frei von diesen, zäh und anscheinend ziemlich unveränderlich. Ähnlich wie bei den Nahrungsvakuolen bilden die Solbläschen einen Alveolarsaum um die pulsierenden Vakuolen.

Beider abgekugelten ruhenden *Pelomyxa* sind die Vakuolen meist gleichförmig über die ganze Peripherie des Protoplasten verteilt. Erst von sich bildenden Pseudopodien wird der Vakuolenkordon durchbrochen und die Vakuolen sammeln sich auf diese Weise um den der Kriechrichtung abgewendeten Körperpol. Es ist übrigens möglich, daß die von BLOCHMANN zuerst beobachtete lamellöse Oberflächenströmung hier eine Rolle spielt; jedenfalls konnte ich niemals nachweisen, daß die Vakuolen von dem das Tier axial durchziehenden Mittelstrom — bei gerichtetem Fließen — erfaßt werden. Sie gelangen an der Oberfläche der Amöbe bis zu deren Schwanzstück, und werden meist von den dort vorhandenen Exkretionsfäden zur Expulsion gebracht.

Übrigens werden gegebenenfalls — wenn z. B. ihre Zahl sehr groß ist, die Vakuolen auch ohne stattfindende Kriechbewegung der Amöbe zur Expulsion gebracht. Sie schwimmen in diesem Falle wie leichte Bälle an die Oberfläche des Periplastes und platzen dort mit gut verfolgbarer Langsamkeit. Es sieht das so aus, als würde die unmittelbar sie überdeckende dünne Plasmalamelle des Ecto-



Fig. 8. Photogramm einer pulsierenden Vakuole. Im Bild links unten sind die Solbläschen sichtbar. Größenverhältnisse aus dem beigezeichneten Maßstab zu entnehmen.

sarkes mit mäßiger Geschwindigkeit auseinandergezogen und der Weg dem Vakuoleninhalte nach außen derart freigegeben.

Textfig. 7 zeigt das Uroid einer fließenden *Pelomyxa* bei etwas stärkerer Vergrößerung, die aus dem beigezeichneten Maßstab zu entnehmen ist. Die ausgefranzte, von Hyaloplasma freie Ausscheidungszone adhäriert am Deckglas. Das in Bewegung befindliche glanzkörpererfüllte Entoplasma umfließt die relativ zum Strome fast ruhenden Vakuolen und Exkretkörper solange, bis diese in die äußerste Randzone des Uroides geraten und dort zunächst zurückgehalten werden. Dabei platzt die Umhüllung der Bläschen und deren Inhalt wird nach außen entleert.

Wie sich dies im Detail abspielt, zeigt Textfig. 9. Die Skizzen sind nach Einzelbildern einer kinematographischen Bildserie gezeichnet und aus verschiedenen Teilphasen nach der Punktwegmethode kombiniert (vgl. Fußnote 1, S. 436), bzw. zusammengeschlossen. Die kleinen, in die Zeichnung eingetragenen Pfeile deuten die jeweilige Bewegungsrichtung der Bildelemente an, denen sie angehören. Die in Teilbild d der Vakuolenhaut beigezeichneten Ziffern beziehen sich auf die, der Bildsituation nach Bild d jeweils entsprechenden Filmnegative, denen die Phase der Expulsion entnommen wurde.

Wie die Bilder unmittelbar zeigen, findet eine längs der Vakuolenwand nach innen zu verlaufende Glitschbewegung statt. Die um die Vakuolenblase herumschlüpfenden Partikel werden hinter derselben zusammengedrängt. Erst die in einiger Distanz und von vornherein schon weiter rückwärts liegenden Teilchen verharren in relativer Bewegungslosigkeit. Dieses Verhalten der Vakuolenblase gegenüber dem Plasmastrome deutet darauf hin, daß ihre äußere Umhüllung sehr gleitfähig, also wohl hochgequollen ist. Dies gilt übrigens auch für die anderen, der Ausscheidung verfallenen Partikel. Die sonst adhärierend aneinanderhaftenden protoplasmatischen Partikel und Granulationen glitschen (im Sinne BÜTSCHLI'S) an der Vakuolenumhüllung ab und erwecken so den Eindruck, als wären sie mit Solvatmänteln umzirkt.

Die Umhüllungen der entleerten Vakuolenbläschen bleiben eine kurze Zeit als verdickte Stellen — Papillen — im bröckeligen äußersten Bezirk des fortfließenden Uroides erhalten. Dann werden sie von nach innen verlaufenden Strömungsfäden in das Entoplasma hineingezogen, wo sie bald nicht mehr als solche zu differenzieren sind.

Zu Textfig. 9 möchte ich noch bemerken, daß die auf den ihr zugrundegelegten Mikrokinematogrammen sichtbare plasmatische Gerüststruktur aus Übersichtlichkeitsgründen fortgelassen wurde.

Es kam ja in erster Linie darauf an, die um die Vakuolen herum auftretenden passiven und aktiven Strömungserscheinungen recht deutlich zu zeigen.

Bezüglich des Schwanzteiles und der gerichteten Plasmabewegung wird im II. Teil dieser Untersuchungen im Kapitel über Mikrosektions- und Transplantationsversuche (vgl. auch vorangegangenen Abschnitt) noch einiges wichtige zu sagen sein. Immerhin scheint es mir vorteilhaft, im Sinne einer Wahrung des generellen Zusammenhanges, schon hier einiges, die Ausscheidung Betreffendes, hervorzuheben.

Das eigentliche, die vitale Funktion verwirklichende Plasma ist in Form des entoplasmatischen Gerüsts in außerordentlich zahlreiche, oft sehr dünne Lamellen zerlegt, die zwar untereinander konnektieren, aber infolge ihrer geringen Masse einen nur sehr be-

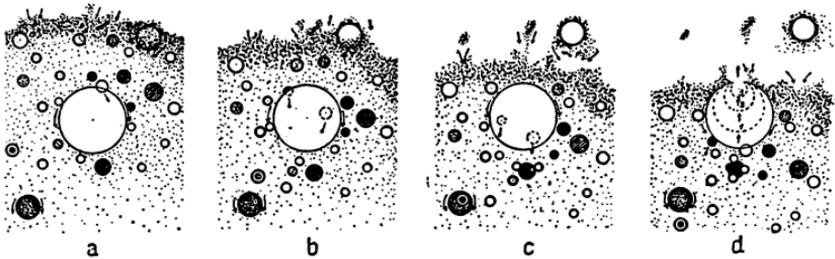


Fig. 9. Die Ausscheidung einer pulsierenden Vakuole; schematisch nach Mikrokinematogrammen gezeichnet. Die Pfeile deuten die relative Bewegungsrichtung der plasmatischen Partikel in bezug auf die Vakuolenblase an.

scheidenen Teil, etwa ein Drittel des Amöbenprotoplasten ausmachen. Es ist nun auf der Hand liegend, daß überall dort, wo Bewegung Reizbeantwortung ist, eben diese dünnen Plasmalamellen sozusagen die Initialarbeit leisten, d. h. die für das Zustandekommen einer Bewegung notwendigen örtlichen Voraussetzungen schaffen müssen. Deshalb ist es wohl kein Zeichen von Trägheit, wenn diesen Verhältnissen zufolge die im Vergleich zu anderen Rhizopoden beobachteten Latenzzeiten von längerer Dauer sind. Ebenso wenig kann es als Eigenheit der Reizbeantwortung bei *Pelomyxa* angesehen werden, wenn die gereizte Stelle des Pelomyxenprotoplasten nicht so streng lokalisiert reagiert, wie z. B. das Pseudopodium einer Difflogie, in dem die Relation von aktiv-kontraktilen zu passivem Protoplasma eine gänzlich andere ist.

Mit der eigentümlichen Konstitution des Pelomyxenplasmas hängt es auch zusammen, daß die Individuen nur ganz selten und

dann nur andeutungsweise längere lappige oder gar filöse Pseudopodien bilden. Der innere Zusammenhalt des Protoplasten wird nur durch das interalveolär zerteilte homogene Gerüstplasma gewährleistet. Ich möchte sogar soweit gehen zu behaupten, daß *Pelomyxa* aus denselben Gründen keine größeren Safräume in ihrem Protoplasten bildet oder duldet. Alles das wären ihren inneren Zusammenhalt sehr in Frage stellende Experimente.

Überall dort, wo Richtungsorientierungen und Tastversuche unternommen werden, quillt das zwischen den Soltröpfchen verteilte Plasma an die Oberfläche der vorgestreckten pseudopodialen Massen und kann sich dort gegebenenfalls zu ganz beträchtlich mächtigen Säumen aufstauen. Lange wird diese Kumulation von plasmatischer Grundsubstanz jedoch nie aufrechterhalten, ja es besteht, wie eine ganze Reihe von Beobachtungen lehrt, die ausgesprochene Tendenz, dieselbe immer möglichst gleichmäßig verteilt zu halten. Zum Beispiel wird im Uroid, wie erörtert, die Plasmagrundmasse bis auf wenige Strömungskanäle aus jenem Bezirk des Plasmaleibes zurückgezogen, und es erfolgt das erwähnte Abbröckeln von Partikeln. Das Rückfließen von Plasmagrundmasse zwischen den Solbläschen ist, wie im II. Teil gezeigt werden wird, die unmittelbare Konsequenz eines jeden stärkeren Reizes, der den Periplast der Amöbe trifft. Damit steht auch in Zusammenhang, daß auf stärkere Reize hin oft eine Menge Solbläschen zur Lostrennung vom Protoplasten kommen.

So unsauber wie *Pelomyxa* ist meines Wissens überhaupt keine andere Amöbe. Bringt man ein noch so verschmutzt aussehendes Tier in reines Leitungswasser auf den Objektträger, so umgibt es sich in der kürzesten Zeit mit einer Menge Unrat. Abgesehen von entoplasmatischen Einschlüssen verschiedenster Provenienz finden sich darunter sogar Glanzkörper, ein Hinweis darauf, was das Rückziehen der Plasmagrundmasse als Reizbeantwortung zur Folge hat und wie nachlässig *Pelomyxa* in bezug auf physisches Eigentum verfährt. Fast scheint es mir so, als ob gelegentlich auch Kerne ausgeschieden, oder besser gesagt: liegengelassen würden, besonders beim Übertragen der Individuen in ein ihnen nicht zusagendes Milieu. Andererseits konnte ich wieder beobachten, wie eben ausgeschiedene Partikel bei jäher Änderung der Kriechrichtung, was übrigens sehr selten vorkommt, erneut aufgenommen wurden und sich dann noch lange Zeit hindurch im Plasma befanden. Berücksichtigt man schließlich noch die Qualität und Quantität der von

Pelomyxa bevorzugten Nahrungsstoffe, so wird man mir es zugutehalten, wenn ich sie als das „Schwein unter den Protozoen“ bezeichne.

Bildungsphysiologie der pulsierenden Vakuolen.

Was die Bildungsphysiologie der pulsierenden Vakuolen anlangt, läßt sich aus unmittelbar hierauf bezüglichem Beobachtungsmaterial ein nur sehr unklares Bild gewinnen. Im Grunde genommen ist es auch von nicht sehr großem Interesse, die Orte der Vakuolensekretion innerhalb des Amöbenprotoplasten kennen zu lernen. Denn damit berührt man das Problem der intraplasmatischen Wasserbilanz — Wasserspeicherung und Wasserabgabe —, daß sich gewiß nicht auf diesem Wege und bei diesem Objekte zugänglich erweisen wird. Orte der Vakuolenbildung hat man Gelegenheit, bei anderen Protistenformen mühelos zu beobachten. Es kann daher, was *Pelomyxa* anlangt, nur von untergeordnetem Interesse sein, hierüber etwas zu erfahren.

Vielmehr ist es von Belang, den Zusammenhängen zwischen Vakuolenbildung und physiologischer Disposition der Tiere nachzuspüren.

Wie schon oben berührt, besitzen manche *Pelomyxen* eine große Anzahl von Vakuolenbläschen, manche dagegen nur ganz vereinzelt. Besonders die Übergangsformen von einem Typus zum anderen scheinen für die intravakuoläre Sekretspeicherung prädisponiert zu sein.

Bei der grauen Form, die sich in größeren Schlammtiefen aufzuhalten pflegt, konnten immer nur ganz vereinzelt Vakuolen nachgewiesen werden. Sie sind, da diese Amöbe an ihrem Uroid keine besondere Exkretionszone ausbildet, meist gleichförmig periplastisch verteilt und verharren oft stundenlang in der knapp unter der Oberfläche liegenden gerüstplasmareichen Schicht in völliger Unveränderlichkeit. Expulsionen bekommt man daher — ihrer geringen Zahl und ihres trägen Verhaltens zufolge — nur ausnahmsweise zu Gesicht. Die Notwendigkeit, auf dem Wege der intravakuolären Wasserspeicherung und Exkretion das Flüssigkeitsgleichgewicht und andere Stoffwechselfunktionen aufrechtzuerhalten, scheint nicht zu bestehen. Hiermit steht auch das hohe spezifische Gewicht des Plasmas der grauen *Pelomyxa* in Beziehung, das die relative Wasserarmut desselben charakterisiert. Die Vakuolenbildung ist hier wohl mehr der Ausdruck lokaler Wasserregulation im Plasma.

Auch die Übergangsstadien von der grauen zur gelben Form sind noch verhältnismäßig arm an Vakuolen, obwohl sich bei ihnen gelegentlich schon ganze Ansammlungen in einem mehr oder minder umschriebenen Bezirk des Periplastes nachweisen lassen. Die in Textfig. 6 wiedergegebene Amöbe repräsentiert eine solche, durch Überführen einer grauen *Pelomyxa* in algenerfülltes Kulturwasser gelbgewordene Form. Das Individuum ist gerade dabei, die letzten von seiner Schlammexistenz noch residierenden teils mineralischen, teils zellulose- und chitinhaltigen Reststoffe vermittelt zweier Uroidanhänge abzugeben. Gleichzeitig werden an derselben Stelle eine Anzahl von im peripheren Plasma entstandenen Vakuolenbläschen zur Expulsion gebracht.

Die Übergangsformen, die sich zwischen dem gelben und dem weißen Typuseingestreut finden, sind häufig durch eine sehr große Zahl von Vakuolen ausgezeichnet. Bei denselben fiel mir auch das Vorhandensein von pulsierenden Vakuolen überhaupt ins Auge. Noch auffallender äußert sich dies bei den gelben Tieren, die man in flache, mit durchlüftetem Leitungswasser gefüllte Schalen überträgt.

Die Oberfläche der dann meist abgekugelten Individuen ist dicht mit in steter Reihenfolge langsam pulsierenden Bläschen besetzt. Am besten läßt sich der hierdurch gebotene Eindruck mit der Bezeichnung „moussieren“ beschreiben. Auch die grauen, in jähem Übergang in O₂-reiches Wasser übertragenen Pelomyxen verhalten sich ähnlich, wenn auch weniger auffällig. Die peripheren Plasmaschichten sind bei Vorhandensein einer so erheblichen Anzahl von Vakuolenblasen in einer ständigen, auswärts strebenden Bewegung begriffen. Unaufhörlich schwimmen neue Bläschen an die Oberfläche, bleiben kurze Zeit in ihr liegen und entleeren sich dann langsam nach außen. Der Expulsionsvorgang nimmt oft 3—4 Sekunden in Anspruch, so daß er — bei der Kleinheit der Vakuolen und der Größe der Amöben, bzw. den damit in Zusammenhang stehenden Bildtiefendifferenzen — sehr leicht un bemerkt bleiben kann. Um so mehr, als bei der ohnehin durchwegs blasigen, optisch inhomogenen Beschaffenheit des Plasmas die notwendigen Kontraste noch kleiner werden, welche einer Unterscheidung von schwächer und stärker brechend förderlich wären.

Der Inhalt der pulsierenden Vakuolen erweist sich im Dunkelfeld als optisch vollkommen leer. Auch bei der Expulsion in Wasser deutet nichts darauf hin, daß es sich um

eine Lösung von nennenswertem Stoffgehalt handeln könnte. Höchstens spurenweise Substanzmengen sind darin gelöst.

Die pulsierenden Vakuolen von *Pelomyxa* sind also bezüglich der von ihnen ausgeschiedenen wässerigen Flüssigkeit denjenigen anderer Protisten als gleichwertig zu betrachten.

Welche Zeit die Existenz einer Vakuole in Anspruch nimmt, ist nur indirekt zu beurteilen, da infolge der schwierigen Beobachtbarkeit des massigen Protoplasmaleibes die Entstehung derselben nicht sichtbar ist. Aus der bei der Übertragung der *Pelomyxen* in Leitungswasser sich ergebenden Zeitspanne für das Auftauchen neuer Vakuolen kann die Dauer von 15—20 Minuten einer exkretionsreifen, nicht mehr wachsenden Vakuolenblase angenommen werden. Ihre Ausscheidung hingegen hängt in erster Linie von der Intensität des nach außen verlaufenden Plasmastromes ab und kann demzufolge zeitlich nicht angegeben werden. Es bestehen da außerordentliche Differenzen, die sich aber mit der allgemeinen Reaktionsfähigkeit und Motilität des Tieres in Zusammenhang bringen lassen.

Die pulsierenden Vakuolen von *Pelomyxa* scheinen mir aus verschiedenen Gründen in ihrer physiologischen Bedeutung erstlinig zur Wasserregulation der Übergangsformen bestimmt zu sein. Das wird einerseits durch ihre Bildungsursachen, andererseits durch ihre durchwegs beobachtbare periphere Lage im Protoplasten wahrscheinlich gemacht. Werden, wie beschrieben, graue oder gelbe *Pelomyxen* in durchlüftetes Leitungswasser von Zimmertemperatur gebracht, so setzt nach kurzer Zeit an ihrer Oberfläche lebhaftere Vakuolenbildung ein. Die im Vergleich zum natürlichen Milieu veränderten Ionenverhältnisse, vor allem aber der reichlich vorhandene Sauerstoff, scheinen zu einer Quellung der äußeren Protoplasmaschichten zu führen, die sich erst später auf die gesamte Körpermasse ausdehnt, wie aus den spezifischen Gewichten hervorgeht.

Ich glaube daher in der einsetzenden Vakuolenbildung eine Regulation des Wassergehaltes der periplastischen Zone erblicken zu dürfen. Diese initiale Regulation ist aber offenbar nicht imstande, eine Erhöhung des allgemeinen Quellungsgrades des Protoplasten dauernd hintanzuhalten.

Zusammenfassung.

I.

Pelomyxa palustris GREEFF ist in drei verschiedenen Erscheinungsformen in dem von ihr besiedelten sapropelischen Biotop anzutreffen. Die einzelnen Erscheinungsformen sind lediglich Stoffwechsellustände derselben Grundform und dürfen nicht den Charakter selbständiger Spezies beanspruchen.

Sie lassen sich folgendermaßen einteilen und charakterisieren: In

1. den grauen Typus,
2. den gelben Typus,
3. den weißen Typus.

Die dem grauen Typus von *Pelomyxa* angehörenden Individuen sind im Durchschnitt etwas kleiner als die gelben Formen, übertreffen aber diese in den Extremwerten ihrer Größe (3,2 mm Durchmesser in abgekugelmtem Zustand). Sie haben meist birnen- bis keulenförmige Gestalt und sind von undurchsichtig-graugrüner Färbung, welche ihr Plasma den darin suspendierten, überaus feinen mineralischen Partikeln verdankt.

Die grauen Pelomyxen halten sich während der wärmeren Jahreszeit in den tiefsten Schlammschichten ihres Standortes auf, die durch ihren Gehalt an mineralisierten Stoffen ausgezeichnet sind. Nur im Winter, besonders wenn das Gewässer von einer Eisdecke überzogen ist, steigen die Individuen bis zur Schlammoberfläche empor.

Als Nahrung nimmt die graue Form hauptsächlich die in der von ihr besiedelten tropholytischen Zone des Sapropels vorhandenen mineralstoffreichen, meist weitgehend ausgefaulten Reste organischer Substanzen auf, die sie in großen Quantitäten innerhalb ihres Protoplasten speichert.

Ihr Lokomotionstrieb ist rege. Mechanische Insulte beantwortet die graue *Pelomyxa* häufig — besonders bei großen Individuen — mit einer Teilung ihres Protoplasten; die entstandenen Teilprodukte sind lebens- und fortpflanzungsfähig.

Alle dem grauen Typus angehörenden Individuen sind auch durch spontane Teilung zur Fortpflanzung befähigt.

Die Tiere des gelben Typus von *Pelomyxa* haben im Mittel eine Größe von 2—3 mm Durchmesser in abgekugeltm Zustand. Sie sind von länglichgestreckter Körperform und bilden meist einen besonders differenzierten Schwanzteil aus, der unter anderem als Ausscheidungsort der unverdaulichen Nahrungsreste dient. Die den Tieren eigene gelbliche Farbe dürfte von Abbauprodukten des reichlich mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophylls herrühren.

Die von ihnen besiedelten mittleren bis oberen Schlammschichten sind ärmer an mineralischen Anteilen, als die von der grauen Form bevorzugte Tiefenzone.

Als Nahrung werden hauptsächlich Algen und Reste von tierischen Kadavern aufgenommen.

Die Tiere des gelben Typus sind im allgemeinen träge. Mechanischen Insulten gegenüber erweisen sie sich als sehr resistent. Bei Berührung von Gasflüssigkeitsoberflächen kommt es zu einer vollständigen Auflösung ihres Protoplasten (Kontaktexplosion).

Die von den gelben Tieren gebildeten Teilprodukte sind immer lebensfähig, vermögen sich aber nur in vereinzelt Fällen durch Weiterteilung fortzupflanzen.

Die dem weißen Typus zugehörenden Individuen sind klein (1—1,5 mm Durchmesser) und meistens abgekugelt. Die Färbung ihres Plasmas ist milchig-trübe.

Sie werden an der Schlammoberfläche angetroffen, woselbst sie bewegungslos oft lange Zeit hindurch verharren. Ihr Lokomotionsbedürfnis ist ein sehr geringes.

Nahrung wird so gut wie keine aufgenommen. Gegen mechanische Eingriffe sind sie sehr empfindlich; ihr Protoplast zerfällt hierbei brockig.

Die Teilprodukte der weißen Form von *Pelomyxa* sind weder lebens- noch fortpflanzungsfähig.

II.

Die grauen und gelben Formen von *Pelomyxa* vermögen wechselseitig ineinander überzugehen.

Aus der gelben Form entstehen durch Zerfallsteilung die weißen Tiere, die irreversibel geschädigt der Desorganisation anheimfallen.

Als Ursache dieses Umwandlungsprozesses scheinen Schwankungen in der Beschaffenheit der von den grauen *Pelomyxa* besiedelten tropholytischen und der von den gelben Formen bevorzugten trophogenen Schlammregionen verantwortlich zu sein, die in Verbindung mit endogenen Faktoren in Wirkung treten.

Die im Tiefenschlamm unmittelbar aus der Dauerform hervorgegangene graue *Pelomyxa* erfährt durch Emporsteigen in die von sauerstoffproduzierenden Organismen durchsetzte mittlere Schlammschicht eine physiologische Umstimmung, die mit einer Veränderung ihres Aussehens und Verhaltens einhergeht.

Die auf diesem Wege entstandene gelbe Form scheint noch in vollem Umfange existenz- und fortpflanzungsfähig, aber doch schon labiler als die graue Form zu sein. Ist die von ihr besiedelte trophogene Sapropelschicht arm an autotrophen Organismen, so geht sie unter Vertauschung ihrer Aufenthaltszone mit den tieferen Schlammschichten in die graue *Pelomyxa* über. Ist die von ihr besiedelte Sapropelschicht hingegen reich an Pflanzen, so verwandelt sie sich unter gleichzeitiger Vielteilung in die weiße Degenerationsform, die irreversibel geschädigt noch eine zeitlang — je nach den biotopischen Bedingungen — fortzuexistieren vermag.

III.

Das den Protoplasten von *Pelomyxa* bildende Plasma ist aus zwei scharf voneinander unterschiedenen Anteilen zusammengesetzt:

1. Der plasmatischen Grundsubstanz,
2. den dieselbe gleichförmig durchsetzenden Solbläschen.

Die plasmatische Grundsubstanz, das stoffwechselnde Plasma, ist in Gestalt eines Raumgitterwerkes angeordnet. Ihr Anteil am Gesamtvolumen des Protoplasten beträgt im Durchschnitt 33 Proz. Sie vermag alle Viskositätsgrade zu durchlaufen und zeigt auch in bezug auf ihre subvisiblen (kolloidalen) Strukturverhältnisse ständig wechselnde Beschaffenheit.

Die in die plasmatische Grundsubstanz eingebauten Solbläschen sind im ruhenden Protoplasten äqui-

distant, d. h. tetraedrisch angeordnet und nur durch dünne Lamellen der plasmatischen Grundsubstanz voneinander getrennt. Im fließenden Protoplasma gleiten sie unter wechselseitiger Deformation aneinander vorüber. Ihre Größe ist sehr konstant und beträgt 7—8 Mikren im Durchmesser.

Der Inhalt der vollkommen kugelförmigen Solbläschen ist optisch (im Dunkelfeld) leer, dünnflüssig, mit Wasser ohne Diffusionserscheinungen und Schlierenbildung mischbar und nicht koagulabel. Sein spezifisches Gewicht ist dem des Wassers annähernd gleich.

Der Inhalt der Solbläschen muß demnach als eine äußerst verdünnte, wässrige Lösung von molekular suspendierten Stoffen (Salzen) angesprochen werden.

Die die Solbläschen umschließenden Hüllen der plasmatischen Grundsubstanz haben nicht eigentlich Membrancharakter, sondern scheinen sich nur durch ihren Quellungsgrad vom übrigen Plasma zu unterscheiden.

Eine Vereinigung der Solbläschen innerhalb des Plasmas findet nicht statt.

Ecto- und Entoplasma lassen sich bei *Pelomyxa* in Form stabilisierter Differenzierungen nicht nachweisen. Kutikulaähnliche Bildungen des Periplastes kommen dadurch zuwege, daß die zwischen den Solbläschen verteilte plasmatische Grundsubstanz in Gestalt einer hyalinen zarten Schicht aus der Oberfläche des Protoplasten vorquillt und sich dortselbst ansammelt. Diese Anreicherung von plasmatischer Grundsubstanz findet jedoch nur auf bestimmte Reize hin statt und ist durchaus nicht die Regel.

Bei abgekugelten Individuen ist die Oberflächenschicht meist so arm an plasmatischer Grundsubstanz, daß sich die Solbläschen deutlich konturiert nach Art einer Sechseckfelderung aus derselben abheben.

Der Protoplast von *Pelomyxa* hat im Durchschnitt ein spezifisches Gewicht von **1,016**, was im Vergleich zu dem (1,05) anderer Protozoen sehr gering ist. Das wird durch seinen nur 33 proz. Gehalt an plasmatischer Grundsubstanz bedingt.

Deren spezifisches Gewicht beträgt im Mittel **1,05—1,054**, ein Wert, der in guter Übereinstimmung mit dem bei anderen Plasmaarten gefundenen steht.

Die grauen, gelben und weißen Pelomyxenformen unterscheiden sich erheblich durch das ihnen eigene spezifische Gewicht. Dieses bildet ein wichtiges Charakteristikum ihrer stoffwechselphasischen Beschaffenheit.

Für den nüchternen Zustand ergaben sich an den drei Typen folgende Werte.

Spezifisches Gewicht der Protoplasten.

Grauer Typus,	gelber Typus,	weißer Typus.
1,0187	1,0104	1,0049

Für den nahrungserfüllten Zustand schwanken die Werte für den grauen Typus zwischen 1,03 und 1,02, für den gelben Typus zwischen 1,015 und 1,011. Vom weißen Typus werden nur so geringfügige Nahrungsmengen aufgenommen, daß eine Erhöhung des spezifischen Gewichtes durch sie nicht in Frage kommt.

Auf die plasmatische Grundsubstanz reduziert, ergeben sich für den grauen, gelben und weißen Typus die spezifischen Gewichte:

Spezifisches Gewicht der plasmatischen Grundsubstanz.

Grauer Typus,	gelber Typus,	weißer Typus.
1,054	1,0305	1,0148

Werden diese Werte unter Zugrundelegung des grauen Typus als Norm auf den prozentuellen Quellungsgrad der plasmatischen Grundsubstanz umgerechnet, so folgt:

Quellungsgrad (Proz.) der plasmatischen Grundsubstanz.

Grauer Typus,	gelber Typus,	weißer Typus.
0,0 Proz.	1,8 Proz.	3,5 Proz.

Die plasmatische Grundsubstanz vermag durchschnittlich bis zu **2,0—2,5 Proz.** reversibel zu quellen, d. h. ohne daß Entmischung oder Desorganisation des vitalen Gefüges eintritt.

Die durch die Einlagerung der Solbläschen in die plasmatische Grundsubstanz von derselben gebildete Binnenfläche ist für eine *Pelomyxa* von mittlerer Größe (ca. 2 mm Durchmesser) ca. 25 cm².

Wird das Teilungsintervall von *Pelomyxa* zu 50 Stunden angenommen, so folgt daraus eine Sekundenproduktion von 40 Solbläschen definitiver Größe (7—8 Mikren).

In 25 Stunden konsumiert ein Individuum des gelben Typus ungefähr eine seinem Körpervolumen adäquate Nahrungsmenge (frei von mineralischen Anteilen).

IV.

Bei der Lokomotion von *Pelomyxa* lassen sich zwei Hauptkategorien von Plasmaströmungen unterscheiden:

1. Die Massenströmung,
2. die intergranuläre Strömung.

Jeder Impuls zu einer Bewegung geht von der in Form eines Raumgitters im Protoplasten verteilten plasmatischen Grundsubstanz aus.

Jede Bewegung wird von einer mehr oder minder lokalen Viskositätsherabminderung des plasmatischen Binnengerüstes eingeleitet, die zu einem Ausgleich der die Bewegung veranlassenden Oberflächenspannungsdifferenzen führt.

Bei der Massenströmung erfährt eine der bewegten Plasmapartie zirkumskripte, räumlich in sich geschlossene Lamelle der plasmatischen Grundsubstanz eine Viskositätsverminderung, die ein Abgleiten der in sich stabilen Plasmapartie an ihren Grenzflächen verminderter Viskosität gegen das umschließende Plasma zur Folge hat.

Die Massenströmung ist bei *Pelomyxa* durch die Fontänenströmung und Bruchsackbildung vertreten.

Die intergranuläre Strömung ist bei *Pelomyxa* hauptsächlich in Form der Lamellenströmung beobachtbar. Hierbei fließen Raumgitteranteile der plasmatischen Grundsubstanz zwischen den, in bezug auf die Strömung ruhenden Solbläschen, die sich zu Ketten zusammenschließen, durch.

Die in Bewegung befindlichen *Pelomyxen* haben stets keulenförmige Gestalt und sind streng axial orientiert. Dabei spielt das Hinterende eine exkretorische Rolle. Nur unter dem Einfluß besonderer Reize nimmt *Pelomyxa* vorübergehend proteusartige Gestalt an.

V.

Die pulsierenden Vakuolen von *Pelomyxa* sind Bläschen von 20—35 Mikren im Durchmesser mit stets periplastischer Lage. Ihr Inhalt ist wie der der Solbläschen optisch leer und mischt sich mit Wasser ohne feststellbare Diffusionserscheinungen und Schlierenbildung. Er unterscheidet sich daher nicht von dem durch andere Protistenvakuolen ausgeschiedenen wässerigen Sekret.

Die Membran der Vakuolenbläschen ist sehr dünn und ziemlich resistent. Im Gegensatz zu den plasmatischen Umhüllungen der Soltröpfchen, welche nur durch ihren Quellungszustand vom übrigen Gerüstplasma differenziert sind, hat die Vakuolenhaut eine Sonderbeschaffenheit.

Die Exkretion der pulsierenden Vakuolen erfolgt beim ruhenden Tiere an beliebigen Stellen des Periplastes, beim gerichtet kriechenden hingegen nur in der Schwanzregion. Dortselbst werden die an der gesamten Oberfläche von *Pelomyxa* gebildeten Vakuolen gesammelt.

Die Entleerung geht derart vor sich, daß das die pulsierenden Vakuolen unmittelbar einhüllende Gerüstplasma dieselben umgleitend von der Oberfläche des Tieres zurückweicht, bis die Vakuolenblase mit dem Außenmedium in Berührung kommt und zerplatzt. Beim ruhenden Tier erweckt dieser Vorgang den Eindruck des Aufschwimmens der pulsierenden Vakuolen an die Außenschicht des Protoplasten.

Die Entleerung selbst dauert meist einige Sekunden. Dabei ergibt sich, daß die Vakuolenbläschen temporäre Bildungen sind, die zwar nach erfolgter Expulsion noch einige Zeit als verdichtete Stellen im peripheren Plasmapersistieren, aber nicht wiedergefüllt werden.

Pulsierende Vakuolen lassen sich bei den grauen, gelben und weißen *Pelomyxen* nachweisen.

Während sie bei der grauen Form meist nur vereinzelt auftreten, sind sie bei der weißen und besonders bei der gelben Form stets in größerer Zahl anzutreffen.

Am zahlreichsten sind sie bei den Übergangsformen von einem Typus zum anderen vertreten. Doch machen sich auch hier Unterschiede geltend. So bilden vorzüglich die

Übergangsformen vom gelben zum weißen Typus massenhaft Vakuolen, deren Auftreten am besten mit der Vorstellung „moussieren“ beschrieben wird.

Die Bildung einer exkretionsreifen Vakuole nimmt etwa 15—20 Minuten in Anspruch. In der Regel wird diese nicht sofort entleert, sondern verweilt noch eine Zeitlang in der peripheren Region des Protoplasten.

Die physiologische Aufgabe der pulsierenden Vakuolen von *Pelomyxa* scheint in der Regulation des Wassergehaltes der periplastischen Schicht zu liegen. Dafür sprechen ihre Bildungsvoraussetzungen.

Die bei Milieuänderungen einsetzende Quellung des Protoplasten wird zunächst mit einer Vakuolisierung seiner peripheren Zone quittiert, die aber auf die Dauer den Quellungsvorgang nicht hintanzuhalten vermag, wie die spezifischen Gewichte der Individuen beweisen.

Die Quellung des Protoplasten von *Pelomyxa* wird durch erhöhten Sauerstoffgehalt besonders gefördert.

Hat sich ein gewisses Quellungsgleichgewicht eingestellt, so hört auch die Vakuolenbildung auf, bzw. wird stark reduziert. Deshalb sind die Übergangsformen der stabileren grauen zur gelben, der gelben zur weißen Form zur Vakuolenbildung besonders geneigt, während die Typen selbst nur eine geringe Anzahl von Vakuolen produzieren.

Schlußbemerkung.

Die im vorliegenden Teile dieser Arbeit gewonnenen Einsichten in den Bau und die Lebenstätigkeit von *Pelomyxa* weisen auf die Eigenart dieses Rhizopoden hin, die seine Sonderstellung unter den schlambewohnenden Amöbenformen deutlich zum Ausdruck bringt.

Im Rückblick auf die hier erörterten Fragen möchte ich in kurzen Umrissen das Programm für den II. Teil dieser Untersuchungen entwerfen, um den Zusammenhang von Beobachtung und Experiment besser zu wahren. Wie ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe, war es mir bei der Ausführung der Versuche in erster Linie darum zu tun, durch reine Beobachtung unter natürlichen Bedingungen nicht klärbare Probleme des allgemeinbiologischen Verhaltens von *Pelomyxa* auf diesem Wege der näheren Einsicht zu-

gänglich zu machen. Dies gilt vor allem für die Unterscheidung der verschiedenen Pelomyxenformen durch das spez. Gewicht ihres Plasmas und die damit verbundene charakteristische Änderung seines Quellungsstandes. Zwar konnten die den Übergang der Typen ineinander bedingenden Ursachen bis zu einem gewissen Grade klargelegt werden; um aber in den physiologischen und physikalisch-chemischen Mechanismus dieser Umwandlung näher einzudringen, sind die gewonnenen Voraussetzungen ungenügend. Deshalb halte ich die im II. Teile eingefügte experimentelle Analyse der grauen, gelben und weißen Erscheinungsformen von *Pelomyxa* als gleichzeitige Bestätigung der Einheitlichkeit der Gattung *Pelomyxa palustris* GREEFF auch in dieser Hinsicht für gerechtfertigt. Ferner vermag die experimentelle Kritik des Verhaltens von *Pelomyxa* Veränderungen des Milieus gegenüber auch weitere Anhaltspunkte über die Milieugebundenheit dieses Organismus zu geben.

Die Sektions- und Transplantationsversuche wurden vor allem wegen der sich mit ihnen bietenden Möglichkeit des analytischen Studiums der amöboiden Bewegung angestellt. Die im vorliegenden Teile beigebrachten Beobachtungen über Plasmaströmungen tragen rein beschreibenden Charakter, ohne die Plasmaströmungen selbst als Mittel zur Verwirklichung der gerichteten Lokomotion zu erörtern. Der zu dieser erforderliche, sicher sehr komplexe Reflexmechanismus des bezüglich eines Reizverlaufes amorphen Plasmas rückt in den Brennpunkt des Interesses. Ich werde in dem genannten Abschnitt versuchen, an Hand einer Reihe von an sich sehr trivialen Experimenten diese polarisierten Reizabläufe im Plasma in ihrer Entstehung und den hierzu notwendigen Voraussetzungen (endogener und exogener Natur) und in ihrer Auswirkung auf das Gesamtbild des Reaktionsverhaltens der Pelomyxen der Einsicht näher zu bringen.

Schließlich habe ich dem II. Teil ein Kapitel angegliedert, in dem es unternommen wird, die Binnenmorphe des Pelomyxenprotoplasten als Anpassungserscheinung an die sapropelische Lebensweise der Amöbe zu deuten. Der zu dieser Anpassung eingeschlagene Weg kann vielleicht in gewisse Beziehung zur Cölobildung im vielzelligen Tierreich gebracht werden. Dort und hier wird der vom Organismus beanspruchte Raum durch entsprechende Anordnung seiner lebensstätigen Bauelemente unter Mitwirkung von indifferentem Substrat — Cöomflüssigkeit und Inhalt der Sol-

bläschen — zu einem Anpassungszwecke vergrößert. Ob nun die Vergrößerung an sich oder auch noch andere mit einer derartigen zellarchitektonischen Anlage einhergehenden Umstände irgendwelche Vorteile bieten, soll an genannter Stelle untersucht werden.

Die Ergebnisse des II. Teiles sind in eigener Zusammenfassung diesem angefügt. Nur das für den I. und II. Teil gültige Literaturverzeichnis lasse ich schon hier folgen.

Literaturverzeichnis.

(Nur die unmittelbar auf *Pelomyxa* bezüglichen Arbeiten finden in der folgenden Aufführung Platz. Hinweise auf das übrige benutzte Schrifttum sind in Fußnoten untergebracht.)

- BLOCHMANN, F. (1894): Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 14 p. 82.
- BOTT, K. (1907): Über die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 120.
- DEJDAR, E. (1931): Analyse der natürlichen Standortsbedingungen von *Pelomyxa palustris* GREEFF. Arch. f. Protistenk. Bd. 74 p. 198.
- GICKLHORN, JOS. u. E. DEJDAR, (1931): Potentialmessungen an *Pelomyxa palustris* GREEFF. Protoplasma Bd. 13 p. 450.
- GREEFF, R. (1874): *Pelomyxa palustris*, ein amöbenartiger Organismus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10 p. 51.
- GRUBER, A. (1895): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 41.
- LEINER, M. (1924): Das Glykogen in *Pelomyxa palustris* GREEFF mit Beiträgen zur Kenntnis des Tieres. Arch. f. Protistenk. Bd. 47.
- OKADA, Yo, K. (1930): Transplantationsversuche an Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 69 p. 39.
- (1930): Über den Bau und die Bewegungsweise von *Pelomyxa*. Ibid. Bd. 70 p. 131.
- PENARD, E. (1902): Faune rhizodique du bassin du Léman. Genève.
- PROWAZEK, S. (1901): Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. Bd. 21 p. 87.
- STOLČ, A. (1900): Beobachtungen und Versuche über die Verdauung und Bildung von Kohlehydraten in einem amöbenartigen Organismus *Pelomyxa palustris*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 68 p. 625.
- WILSON, H. V. (1900): Notes on a species of *Pelomyxa*. Amer. nat. Vol. 34 p. 535.

Tafelerklärung.

Tafel 10 u. 11.

Tafel 10.

3 μ -Schnitte durch das mit Osmium-Formol nach GELER fixierte Plasma von *Pelomyxa*. Die Verschattung auf Bild 1 und 2 ist auf Präparatenfehler zurückzuführen.

Innerhalb der Solbläschen sind Inhaltskörper sichtbar. Auf Bild 3 ist ein Glanzkörper in das plasmatische Binnengerüst eingebaut. Bild 4 zeigt deutlich die Vakuolisierung der plasmatischen Gerüstlamellen.

Apo. Imm. 90, Komp. Ok. 10.

Die Negative sind auf das ca. Doppelte vergrößert.

Gesamtvergrößerung 1800 \times .

Tafel 11.

Fig. 1—7. Photogramme nach dem lebenden Objekt. Ausschnitte aus dem ruhenden und fließenden Entoplasma von *Pelomyxa* (näheres vgl. im Text).

Fig. 1 u. 2. Apo. Imm. 90, Komp. Ok. 10.

Fig. 3—7. Apo. Imm. 60, Komp. Ok. 10.

