

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BEWEGUNG DER PLASMODIEN

II. TEIL

STUDIEN ÜBER DIE PROTOPLASMASTRÖMUNG

VON

DR. VALE VOUK

UNIVERSITÄTS - ASSISTENT

AUS DEM PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUT DER K. K. UNIVERSITÄT IN WIEN

ZWEITE FOLGE, NUMMER 38

Mit 2 Tafeln und 12 Textfiguren

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 4. JULI 1912

I. Einleitung nebst Bemerkungen über die Form der Plasmodien.

Nachdem festgestellt worden war, daß die Plasmodienbewegung die unmittelbare Folge der rhythmischen Protoplasmaströmung ist, gewann besonders die letztere an Interesse. Im ersten Teil meiner Untersuchungen über die Bewegung der Plasmamassen innerhalb des Plasmodiums (50) habe ich mit der physikalisch-physiologischen Analyse dieser Erscheinung begonnen und hauptsächlich auf folgende wichtigen Momente des Strömungsvorganges hingewiesen:

1. Die Zeit, innerhalb welcher das Protoplasma sich hin und zurück bewegt,
2. den Weg, welchen das Protoplasma bei der Hin- und Zurückströmung zurücklegt,
3. die Geschwindigkeit, mit welcher das Protoplasma sich bewegt und
4. die äußeren Bedingungen, unter welchen sich das Plasmodium befindet.

Die ersten drei Momente, Zeit, Weg und Geschwindigkeit, sind die bestimmenden Glieder des rhythmischen Vorganges der Strömung und mit dem ersten habe ich mich in dem erwähnten I. Teil der Untersuchungen beschäftigt. Es konnte festgestellt werden, daß die Komponenten der Strömung, der progressive und regressive Strom, einer ganz bestimmten Gesetzmäßigkeit unterliegen, indem die Summe der Zeitdauer der beiden Komponenten für eine bestimmte Entwicklungsphase eine ganz

bestimmte, Rhythmusdauer genannte Größe hat ($P + R = T$).¹ Die Rhythmusdauer ist nur für Hauptströme gültig und nimmt mit der Entwicklung der Plasmodien stetig zu.

Meine nächste Aufgabe war, die beiden anderen Glieder, die Geschwindigkeit und den Weg oder die sogenannte Amplitude der Rhythmik zu untersuchen. Daß die drei Glieder der Rhythmik in einem unmittelbaren Zusammenhange stehen, war naturgemäß auch vorauszusehen, weniger aber war zu erwarten — wie ich hier vorgreifend bemerke — daß sie sich in einer mathematisch definierbaren Form ausdrücken lassen.

Nachdem die Rhythmik der Plasmaströmung in später mitgeteilter Weise analysiert wurde, untersuchte ich auch die Einwirkung der äußeren wirksamen Faktoren, das heißt die Wirkungen verschiedener Reize. Daß uns das Studium der Reizwirkungen auf die lebendige Substanz mancherlei wichtige Aufschlüsse über die normalen Vorgänge der Bewegung beziehungsweise der Kontraktionserscheinungen geben kann, brauche ich wohl kaum betonen. Über die taktischen Bewegungen der Plasmodien (Phototropismus, Hydrotropismus, Rheotropismus) sind wir zwar durch die Untersuchungen von Baranetzky (3), Stahl (45), Jönsson (24) und anderen, wenigstens in den Hauptzügen unterrichtet, jedoch war es notwendig festzustellen, inwiefern diese Bewegungen mit der Plasmaströmung in Zusammenhang stehen. Ebenso gab es auch einige Streitfragen, zum Beispiel die Frage über die Geotaxis der Plasmodien, zu entscheiden.

In folgenden Untersuchungen kamen hauptsächlich die wichtigsten Reize in Betracht, wie Licht, Temperatur, Schwerkraft, hyper- und hypotonische Medien (osmotische Reize), Narkotika und einige Gifte.

In meiner ersten Mitteilung habe ich bereits darauf hingewiesen, daß die progressive Phase des Rhythmus immer länger dauert als die regressive und daß durch die erstere auch die Richtung der Plasmodienbewegung gegeben wird. Die Bewegungsrichtung kommt auch in der polaren Ausbildung des Plasmodiums zum Ausdruck. Der vordere Teil des Plasmodiums, in welchem auch De Bary (4, p. 40) lebhaftere Bewegung der Plasmamassen beobachtet hat, ist durch die charakteristische Ausbreitung der fast regelmäßigen Verästelung der Ströme und durch einen breiten, glatten Rand gekennzeichnet. Der rückwärtige Teil des Plasmodiums besteht nur aus Strängen, welche wenig verästelt sind. Am besten sieht man die Polarität an den ersten zwei Mikrophotographien auf Taf. I. In der Fig. 1 ist der vordere Teil — der Kopf — des Plasmodiums und in der Fig. 2 der rückwärtige Teil — der Fuß — desselben Plasmodiums dargestellt. Wenn ein Plasmodium durch irgend einen Umstand veranlaßt wird, die Bewegungsrichtung im entgegengesetzten Sinne zu ändern, so fließt das Plasma in größerer Menge beziehungsweise eine längere Zeit nach rückwärts. Dabei wird der regressive Strom zum progressiven und der Fuß nimmt die Form des Kopfes an. Die Umkehrung der Polarität wird hier durch die Bewegung des Plasmas hervorgerufen.

Das Plasmodium kann aber bipolar beziehungsweise multipolar ausgebildet sein. Nicht selten beobachtete ich auch zwei »Köpfe«, welche durch einen längeren Strang miteinander verbunden waren. Auch mehrere »Köpfe« können bei größeren Plasmodien ausgebildet sein. Hilton (18) hat höchstwahrscheinlich ähnliches beobachtet, indem er bei der Beschreibung der Plasmaströmung von *Badhamia utricularis* von Zentren spricht, aus welchen die Hauptströmungen ihren Anfang nehmen.

Jedenfalls ist aus den bisherigen Darlegungen zu entnehmen, daß die charakteristische Form der Plasmodien durch die Verteilung der Plasmamassen bei den rhythmischen Strömungen bedingt wird.

Ich untersuchte die Rhythmik der Protoplasmaströmung vorläufig nur an den Plasmodien der beiden Didymiaceen: *Didymium nigripes* Fr. und *Chondrioderma difforme* Pers. Mein Plan, diese Untersuchungen auch auf Plasmodien anderer Myxomyceten auszudehnen, scheiterte vorläufig an den Schwierigkeiten der

¹ P = die Zeitdauer des progressiven Stromes.

R = die Zeitdauer des regressiven Stromes.

T = die Rhythmusdauer.

Kultur anderer Arten. Es ist zwar die Art des Hin- und Zurückströmens des Plasmas bei anderen Arten schon wiederholt beschrieben worden, so von De Bary für Didymiaceen, Stemoniteen und Trichiaceen von Hilton (18) für *Badhamia* und man dürfte wohl auf den ähnlichen beziehungsweise gleichen Rhythmus schließen, doch Gewißheit werden wir erst durch die künftigen Untersuchungen erhalten.

Bei den vorliegenden Untersuchungen bediente ich mich der Methodik, welche schon in der ersten Mitteilung beschrieben worden ist. Ich kultivierte die Plasmodien von *Didymium nigripes* durch hundert Generationen hindurch in sogenannter »gemischter Reinkultur« auf Vicia-Extrakt-Agar. Verbessert habe ich die Kulturmethode insofern, daß ich Pepton als Zusatz zum Nährboden vermieden habe, und zwar aus folgendem Grunde. In meinen Kulturen befand sich der Myxomycet in symbiotischer (?) Gemeinschaft [Nadson (35)] mit einer Bakterie (höchstwahrscheinlich *Bacillus fluorescens liquefaciens*). Nach Zusatz von Pepton entwickelten sich die Bakterien gewöhnlich zu kräftig, so daß aus dem symbiotischen Verhältnis ein parasitäres entstanden ist. Die Plasmodien kamen in solchem Falle regelmäßig nicht auf. Im anderen Falle aber, wenn das Nährmedium weniger günstig für Bakterien war, entwickelten sich die Plasmodien üppig, und zwar auf Kosten der Bakterien. Diese werden, wie besonders durch die Untersuchungen von Pinoy (37, 38) nachgewiesen worden ist, direkt von den Plasmodien aufgefressen. Nach Pinoy handelt es sich hier keinesfalls um eine Symbiose, wie dies Nadson behauptete, sondern vielmehr um Parasitismus, und zwar übernehmen die Bakterien die Rolle des Wirtes und die Plasmodien die Rolle des Parasiten.

Nach dieser kleinen Abschweifung kehren wir wieder zur Betrachtung der Protoplasmaströmung zurück.

II. Beginn und Aufhören der Rhythmik.

Es wurde schon früher gezeigt, daß die Rhythmisdauer (T) von der Größe, beziehungsweise dem Entwicklungsstadium des Plasmodiums abhängig ist, und zwar nimmt sie immer mit dem Alter und der Größe des Plasmodiums zu. Zum Beispiel:

Approximative Größe des Plasmodiums	Die Rhythmisdauer
0·7 mm^2	54
1·1 »	54
1·6 »	59
2·4 »	63
4 »	72
9 »	86
15 »	121

Damals habe ich aber auf den ersten Beginn und auf das Aufhören der Strömung oder überhaupt auf die Art der Rhythmik vor der Fruchtbildung keine Rücksicht genommen.

Daher wollen wir zunächst die Frage beantworten: In welchem Entwicklungsstadium beginnt die Strömung?

Für die Plasmodienbildung sind nach W. F. Bruck (9) drei getrennte Vorgänge charakteristisch:

1. Verschmelzung relativ weniger, größerer Amöben eines gewissen Reifezustandes zu Plasmodiellen.

2. Massenhafte Aufnahme von Amöben durch die Plasmodiellen, wodurch Plasmodien entstehen.

3. Die Bildung größerer Plasmodien durch Verschmelzung von kleineren.

Bruck bezeichnet das Produkt der Amöbenvereinigung als einen besonderen Entwicklungszustand, welcher dadurch charakterisiert ist, daß bei ihm die Protoplasmaströmung fehlt.

Ich hatte sehr oft die Gelegenheit, in meinen Kulturen die ganze Entwicklungsreihe der Plasmodien zu beobachten und ich kann die Beobachtungen von Bruck bestätigen. Der Name »Plasmodielle« ist für den Amöbenverschmelzungszustand morphologisch vollständig berechtigt, wenn auch entwicklungsgeschichtlich diese Bezeichnung einer Berechtigung entbehrt. Die Plasmodiellen haben noch keine charakteristische Formen eines Plasmodiums; es ist noch keine Differenzierung in Stränge und Verzweigungen vorhanden und auch vom Kopf und Fuß kann man nicht sprechen. Die Plasmodielle ist also ein Übergangsstadium von einer Amöbe zum Plasmodium.

1. Die Bewegung der Plasmodiellen.

Bruck (9) hat bereits darauf hingewiesen, daß sich die Plasmodiellen, was ihre Bewegung anbelangt, ähnlich verhalten wie Amöben. »Sie dehnen sich durch amöboide Bewegungen aus, treiben kleine Fortsätze und ziehen sie wieder ein.« Diese amöboide Bewegung geht, wie ich beobachtet habe, sehr

Fig. 1.



Amöboide Bewegung der Plasmodiellen.

langsam vor sich, so langsam, daß man die amöboiden Veränderungen der Oberfläche kaum direkt wahrnehmen kann. Erst durch die Beobachtung nach längeren Zwischenpausen kann man die Formveränderungen der Plasmodiellen beobachten. Ich habe mit dem Zeichenapparat ungefähr jede zweite Minute eine solche in Bewegung befindliche Plasmodielle skizziert (Fig. 1). Man sieht, wie sich die Form der Plasmodielle in 5 Minuten sehr wenig verändert hat. Die 18 Skizzen sind im Zeitraume von etwa

40 Minuten ausgeführt. Die Bewegung ist also ungemein träge. Bei gewöhnlichen Amöben sieht man ein förmliches Herausschießen von Pseudopodien und die Form verändert sich schon innerhalb weniger Sekunden. Die Plasmodiellen sind hingegen durch eine sehr träge amöboide Bewegung ausgezeichnet.

Wie bei den Plasmodien, so kann auch bei den Plasmodiellen die Bewegungsrichtung multipolar sein. Das Ausstrecken von Pseudopodien kann auch an entgegengesetzten Seiten der Plasmodielle vor sich gehen, so daß es durch das Auseinanderziehen derselben zu einer Teilung kommen kann. Bruck hat die Verschmelzungen der Plasmodiellen und Plasmodien genau beschrieben, aber von der Teilung dieser ist bisher nichts bekannt gewesen. In der mit dem Zeichenapparat aufgenommenen Skizzenreihe in Fig. 2

Fig. 2.



Die Teilung der Plasmodiellen.

ist eine solche Zweiteilung wiedergegeben. Die Plasmodielle hat zwei Ausbreitungen oder Pole, die mit einem Plasmastrang verbunden sind. Jede von dieser Ausbreitungen strebt in entgegengesetzter Richtung sich zu bewegen. Die Folge davon ist, daß durch dieses Auseinanderziehen der Verbindungsstrang immer schmäler wird und schließlich zerreißt. Die beiden zurückgebliebenen pseudopodienähnlichen Stränge werden dann eingezogen und die beiden auf diese Weise entstandenen Plasmodiellen runden sich ab.

Wenn eine Plasmodielle zu einer Größe von zirka 0.2 bis 0.5 mm^2 herangewachsen ist, so bemerkt man im Plasmakörper eine ganz langsame, kaum merkbare Bewegung der Plasmakörnchen. Diese Körnchenbewegung wird immer mehr sichtbar, bis sich ein regelmäßiger Strom herausdifferenziert. Die Strömung ist anfangs rhythmuslos, wenn auch schon die beiden Phasen der Rhythmik vorhanden sind. Die Pausen zwischen beiden Phasen sind ziemlich groß (bis 20 Sekunden). In vier Tage alten Kulturen kann man bereits junge Plasmodien beobachten, welche den Rhythmus zeigen, wie ich dies schon in

meiner ersten Mitteilung beschrieben habe. Anfangs ist der Rhythmus durch unregelmäßig lange, 6 bis 15 Sekunden andauernde Pausen zwischen den beiden Rhythmusphasen unterbrochen. Ein Beispiel dafür.

Größe des Plasmodiums zirka 0.7 mm^2 . Keine Äste und Stränge entwickelt.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
29 (Pause 11)	25 (Pause 5)	54	} $T = 54 \cdot 6$
30 (» 8)	26 (» 8)	56	
33 (» 10)	23 (» 9)	56	
32 (» 6)	22 (» 12)	54	
28 (» 13)	25	53	

Das junge Plasmodium zeigt also schon den regelmäßigen Rhythmus, wenn er auch durch eingetretene Pausen unterbrochen wird.

Zwischen der Plasmodielle und dem Plasmodium besteht ein scharfer Unterschied, welcher sich in dem verschiedenen Bewegungsvermögen äußert. Die Plasmodielle ist charakterisiert durch eine sehr träge amöboide Bewegung und das Plasmodium durch die rhythmische Protoplasmaströmung.

Daraus ist zu ersehen, wie sich die Protoplasmaströmung aus der amöboiden Bewegung herausdifferenziert. Bei einem Plasmodium dürfte also das Ausstrecken von Pseudopodien oder noch besser gesagt, das Hervorschieben des Kopfrandes primär und die Protoplasmaströmung sekundär sein. Diese genetische Betrachtung läßt auch vermuten, daß die Ansicht von der Passivität der Plasmaströmung doch vielleicht die richtigere ist.

2. Das Aufhören der Rhythmik.

Die Rhythmusdauer nimmt mit der Größe des Plasmodiums bis zu einem gewissen Maximum zu, dann bleibt sie bis zum Stadium der Vorbereitung zur Fruchtkörperbildung konstant. Das Plasmodium wird in diesem Stadium etwas deformiert. Die Kopfform, das heißt die vordere flächenförmige Ausbreitung, verschwindet und das Plasmodium besteht nun bloß aus ungleichmäßig dicken Strängen, welche ein unregelmäßiges Netz bilden. An mehreren Stellen des Netzes bilden sich knotenartige Verdickungen, welche zu Bildungsherden der Fruchtkörper werden.

Hier möchte ich einige Bemerkungen über die Physiologie der Fruchtkörperbildung hinzufügen.

Es wird oft in der Literatur angegeben, daß man die Plasmodien beliebig lang in demselben Stadium erhalten kann, wenn man nur für genügende Feuchtigkeit beziehungsweise Ernährungsbedingungen sorgt. »Das Plasmodium geht nur dann zur Fruchtbildung über, wenn eine Änderung der für das Wachstum ungünstigen Ernährung eintritt, wie Klebs gezeigt hat. Übertrug er ein Plasmodium immer wieder auf neues Nähragar, so blieb jede Fruchtbildung jahrelang hindurch aus« (Bruck 9). Ich habe bei Plasmodien von *Didymium nigripes* diese Wahrnehmung nicht gemacht. In meinen Kulturen fruktifizierten die Plasmodien regelmäßig nach etwa zwei, höchstens drei Wochen. Wenn ich auch das Plasmodium benetzte, erfolgte doch eine Fruktifikation. Vielmehr scheint es nach meiner Erfahrung, daß die Plasmodien nur eine bestimmte Lebensdauer haben.

Auch mit einigen anderen Literaturangaben stimmen meine Beobachtungen nicht überein.

Stange (46) und Ensch (13) haben niemals in Kulturen die Fruchtkörperbildung an den Glaswänden der Kulturgefäße beobachtet. Ensch hat sogar daraus geschlossen, daß die Myxamöben unter dem Einflusse eines chemotaktischen, von dem Stengelstücke ausgehenden Reizes stehen. Ebenso hatte er niemals die Plasmodien in Flüssigkeit fruktifizierend beobachtet. Beide erwähnten Angaben kann ich als unrichtig bezeichnen, denn oft habe ich die Plasmodien an den Glaswänden der Kulturgefäße, wie auch unter Wasser fruktifizierend gefunden, wenn auch diese unter Wasser gebildeten Fruchtkörper abnormal ausgebildet waren.

Wir wollen noch untersuchen, wie es sich mit der Rhythmik der Plasmaströmung vor der Fruchtkörperbildung verhält.

Ich bringe nun hier eine von den diesbezüglichen Beobachtungen vor.

Beobachtung eines Stromes, der in einer knotenartigen Verdickung endete.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>
48	50	98
48	49	97
53	51	104
53	53	106
56	55	111
63	44	107
70	44	114
40	84	124
40	85	125

Die Beobachtung wurde auf 10 Minuten unterbrochen und dann wieder fortgesetzt.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
46	57	103	} Die Strömung sehr langsam.
66	48	114	
74	45	119	
65	50	115	
63	52	115	
62	53	115	
70	54	124	

Wir können aus dieser Beobachtung entnehmen, daß der Rhythmus zunächst kleineren Schwankungen unterworfen und die Strömungsgeschwindigkeit verlangsamt wird. In späteren Stadien wird die Rhythmik gänzlich zerstört und wir können nur beobachten, wie das Plasma immer mehr zu den Knoten hinströmt, welche sich als kleine weiße Flecken vom Agar stark abheben. Aus diesen Plasmaansammlungen bilden sich dann die Fruchtkörper.

Mit dem Verschwinden der Rhythmik geht das Plasmodium in eine neue Entwicklungsphase — in die sogenannte Fruktifikationsphase — über.

III. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung.

Wenn man die Plasmaströmung bei Plasmodien betrachtet, so kann man auch ohne Messung wahrnehmen, daß die Stromgeschwindigkeit nicht konstant ist. Sie nimmt während jeder Phase zunächst allmählich zu bis zu einem gewissen Maximum und dann wird sie wieder kleiner, bis schließlich der Strom zur Ruhe kommt. Während der regressiven Phase wiederholt sich dieser Vorgang.

Zahlenmäßig ist die Stromgeschwindigkeit des Plasmas bei Plasmodien bisher ein einziges Mal von Hofmeister (20) bestimmt worden. Für Plasmodien von *Didymium Serpula* gibt Hofmeister den Geschwindigkeitswert von 10 *mm* pro Minute und für *Physarum* 5·4 *mm* pro Minute. Das Zu- beziehungsweise Abnehmen der Geschwindigkeit wurde von Hofmeister gar nicht berücksichtigt.

Bei der Analyse der Rhythmik erschien es unter anderem auch als sehr wichtig, das Ansteigen beziehungsweise Abfallen der Geschwindigkeitskurve zahlenmäßig zu verfolgen.

Die Geschwindigkeit wurde in folgender Weise bestimmt. Ich suchte zunächst einen womöglich geraden Strom aus und stellte ihn auf den Maßstab des Okularmikrometers ein. Nun beobachtete ich die Bewegung eines Plasmakörnchens innerhalb einer Strecke des Okularmikrometers und notierte mittels einer Stoppuhr die Zeit, innerhalb welcher das Plasmakörnchen die bestimmte Strecke durchlaufen hatte. Diese Bestimmung ist selbstverständlich nicht absolut genau, jedoch kann man nach einer gewissen Übung in der Beobachtung der Bewegung der Plasmakörnchen gute und ziemlich genaue Werte bekommen. Da es kaum durchführbar ist, allein die Bestimmungen zu machen und zugleich dieselben zu notieren, so half mir bei der Bestimmung Herr Kollege O. Hagem, dem ich dafür hier meinen herzlichsten Dank ausspreche.

In der folgenden Tabelle sind einige Beobachtungszahlen angegeben. Die Bestimmungen sind nacheinander ohne Unterbrechung durchgeführt, und zwar sowohl für die progressive, wie auch für die regressive Phase der Rhythmik.

Tabelle I.

Die beobachtete Strecke von 30 Teilstrichen des Okularmikrometers beträgt 0.51 mm . Die Zahlen bedeuten die Zeit in Sekunden, innerhalb welcher die Strecke durchlaufen wird.

I.		II.		III.		IV.		V.		VI.	
P	R	P	R	P	R	P	R	P	R	P	R
6.6	4.4	6.0	9.4	7.2	4.4	4.4	4.8	6.6		4.4	
2.8	2.8	2.0	4.6	2.8	2.0	2.0	2.2	2.8		2.8	
2.0	1.8	1.8	2.4	2.0	1.4	2.2	1.8	2.0		1.8	
1.8	1.8	1.4	2.0	1.8	1.2	1.8	2.4	1.8		1.8	
2.0	1.2	1.2	1.8	1.6	1.0	2.0	2.4	2.0		1.2	
1.8	1.8	2.0	2.0	1.6	1.2	2.0	1.8	1.8		0.8	
2.0	1.0	2.0	1.8	1.8	1.4	1.6	2.2	2.0		1.0	
2.6	1.8	2.2	1.6	1.8	2.0	1.6	2.2	2.6		1.8	
		2.8	1.2	1.8	4.4	2.6	2.8	2.8			
		7.6	1.6	1.8		2.6	6.0	3.0			
			2.0	2.0		2.8					
			3.4	5.0		4.4					

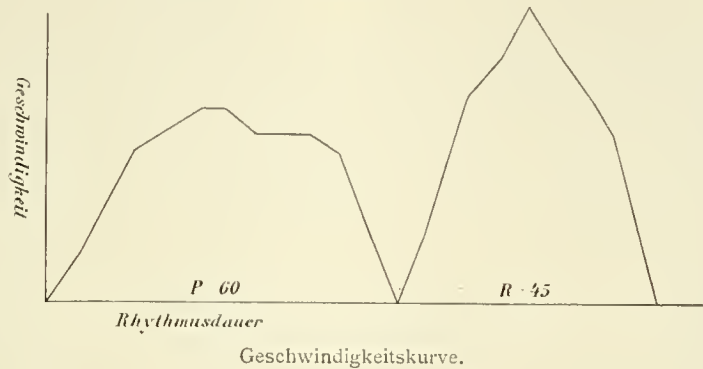
Diese Werte wurden dann in Millimeter-Sekundenmaß umgerechnet. Die Messung des Rhythmus III ergibt in der Umrechnung folgende Werte.

P	R
$0.069 \text{ mm sec}^{-1}$	$0.113 \text{ mm sec}^{-1}$
0.178 »	0.25 »
0.250 »	0.357 »
0.277 »	0.417 »
0.312 »	0.500 »
0.312 »	0.417 »
0.277 »	0.357 »
0.277 »	0.25 »
0.277 »	0.113 »
0.25 »	
0.1 »	

Die graphische Darstellung dieser Werte gibt uns in anschaulicher Weise den Verlauf der Geschwindigkeit während der progressiven und regressiven Phase der Rhythmusdauer. Auf der Ordinate sind die Geschwindigkeiten und auf der Abszisse die Zeit, beziehungsweise die Rhythmusdauer aufgetragen.

Trotz der unvermeidlichen Fehler bei der Bestimmung der Stromgeschwindigkeit sieht man aus dieser Kurve, daß das Ansteigen und Abnehmen der Geschwindigkeit ziemlich gleichmäßig verläuft. Eine

Fig. 3.



besondere Gesetzmäßigkeit läßt sich aus den bestimmten Werten nicht entnehmen. Wir können nur sagen, daß die Plasmaströmung eine ungleichmäßig beschleunigte beziehungsweise verzögerte Bewegung ist.

Jedenfalls ist die Geschwindigkeit der Plasmaströmung von sehr vielen Faktoren abhängig. Die wichtigsten davon sind: Die innere Reibung oder Viskosität des flüssigen Plasmas, der Strömungsdruck und die Temperatur. Von der letzteren wird in einem späteren Kapitel die Rede sein. Auch die Beschaffenheit der kapillaren Wege, durch welche das Plasma fließt, ist von großem Einfluß auf die Plasma- geschwindigkeit. In einem geraden Strom wird die Geschwindigkeit viel gleichmäßiger sein als in einem geschlängelten Strang, bei welchem die Reibung zwischen flüssigem und festem Plasma eine größere ist.

Die mittlere Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung bei der Temperatur von 18 bis 20° C beträgt etwa $\frac{1}{2}$ Millimeter in einer Sekunde. In einem Falle beobachtete ich bei derselben Temperatur in einem progressiven Strom folgende Geschwindigkeit.

0·113	mm sec ⁻¹
0·178	»
0·277	»
0·277	
0·417	»
1·25	»
1·00	»
0·277	»

Die 1·25 mm sec⁻¹-Geschwindigkeit ist bisher die größte beobachtete Geschwindigkeit für Protoplasmaströmung. Hofmeister beobachtete bei *Didymium Serpula* eine etwa zehnmal kleinere Geschwindigkeit von 0·16 mm sec⁻¹.

Die angegebenen Werte für die Geschwindigkeit gelten natürlich nur für den normalen Verlauf der Strömung. Die Geschwindigkeit läßt sich, wie wir in späteren Kapiteln erfahren werden, noch bedeutend erhöhen, sogar so bedeutend, daß man sie kaum bestimmen kann.

Wenn wir die Kleinheit der beweglichen Teilchen berücksichtigen, so erscheint uns die Geschwindigkeit von etwas mehr als 1 mm pro Sekunde sehr groß, besonders aber, wenn wir diese Geschwindigkeit in Vergleich ziehen mit der Protoplasmaströmung in den behüteten Zellen höherer Pflanzen. Die Übersicht

über die Geschwindigkeit der Plasmaströmung hat schon Hofmeister zusammengestellt, jedoch hat er die Geschwindigkeit nicht in absolutem Einheitsmaß, sondern auf den Zeitraum einer Minute berechnet.

Ich bringe hier die Tabelle der Stromgeschwindigkeiten in absolutem Maß mit der Vervollständigung auf Grund neuerer Beobachtungen.

Geschwindigkeitstabelle der Protoplasmaströmung.

Pflanze	Organ	Geschwindigkeit in $mm\ sec^{-1}$	Autor
<i>Didymium nigripes</i>	Plasmodium	1·25	Vouk, 1912
» <i>Serpula</i>	»	0·16	Hofmeister, 1867
<i>Physarum</i>	»	0·09	» 1867
<i>Mucor stolonifer</i>	Hyphen	0·055	Arthur, 1897, Schröter, 1905
<i>Nitella</i> sp.		0·0503	Ewart, 1903
» <i>flexilis</i>		0·0271	Hofmeister, Nägeli
<i>Vallisneria spiralis</i>	Blattgewebe	0·026	Mohl, 1846
<i>Elodea canadensis</i>	»	0·0154	Ewart, 1903
<i>Tradescantia virginica</i>	Staubfadenhaare	0·0138	Hofmeister, 1867
<i>Vallisneria spiralis</i>	Blattgewebe	0·012	Ewart, 1903
<i>Tradescantia virginica</i>	Staubfadenhaare	0·0108	H. v. Mohl
<i>Hydrocharis morsus ranae</i>	Wurzelhaare	0·00905	Hofmeister
<i>Cucurbita Pepo</i>	Blattstielhaare	0·0083	»
<i>Urtica baccifera</i>	Stengelzellen	0·0052	»
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	Stolo	0·0044	H. v. Mohl
» »	Blattzelle	0·0029	»
<i>Ceratoophyllum demersum</i>	»	0·0015	»
<i>Polamogeton crispus</i>	»	0·00015	Hofmeister.

Es ist selbstverständlich, daß diese Geschwindigkeitswerte mehr oder weniger relativ sind, da die Geschwindigkeit durch verschiedene Reize, besonders durch die Temperatur wesentlich beschleunigt beziehungsweise verzögert wird. Doch lassen sich die Werte vergleichend betrachten. Wir sehen, daß an der ersten Stelle die Plasmodien stehen, dann die Pilzhypen, Algen und dann erst die Zellen höherer Pflanzen. Dies ist höchstwahrscheinlich durch den osmotischen Druck beziehungsweise Turgor zu erklären, welcher, wie ich vorgreifend bemerke, bei den Plasmodien minimal ist, während er bei den Zellen höherer Pflanzen mehrere Atmosphären beträgt. Dies erscheint umso wahrscheinlicher, als Kohl (31) und Ewart (14) gezeigt haben, daß schwache Plasmolytika die Protoplasmaströmung beschleunigen. Kohl sagt diesbezüglich folgendes: »Zweifellos übt die Zellsaftvakuole einen mehr oder minder starken Druck auf das sich bewegende Plasma aus; je mehr dieser Druck vermindert wird, umso leichter geht die Plasma-bewegung von statten oder umgekehrt.« Das letztere zeigt uns auch die zusammengestellte Tabelle der Protoplasma-bewegung.

IV. Die Amplitude der Rhythmik.

Der Weg, den das bewegliche Plasma während einer Rhythmisdauer durchläuft, läßt sich durch die direkte Beobachtung kaum bestimmen, da er gewöhnlich viel länger ist als der Durchmesser des Gesichtsfeldes im Mikroskop. Die absolute Größe dieses Weges interessiert uns wenig, wir wollen vielmehr das Verhältnis dieses Gliedes zu den anderen beiden Gliedern der Rhythmik, der Geschwindigkeit und der Rhythmisdauer, genau ermitteln.

Ich habe schon in der ersten Mitteilung den Vergleich zwischen der Rhythmik der Strömung und der Schwingungsbewegung gezogen und habe daher die Zeitdauer eines Hin- und Zurückganges des Stromes vergleichsweise statt Schwingungsdauer Rhythmisdauer genannt. Ich möchte daher auch die Entfernung, welche die Masse von ihrer Gleichgewichtslage bei der Bewegung erreicht oder in unserem Falle den von einem Plasmateilchen durchlaufenen Weg die Amplitude der Rhythmik nennen.

Auch wenn sich die Amplitude direkt kaum bestimmen läßt, so kann man doch auf Umwegen über deren Gesetzmäßigkeit einiges erfahren.

Naturgemäß ist die Amplitude der Rhythmik von der Größe der Plasmodien abhängig. Je größer das Plasmodium, desto größer sind auch die Wege, das heißt die Amplituden der Rhythmik. Die Amplitude kann aber nur eine bestimmte Größe erreichen, denn ein Strang kann manchmal die Länge von einigen Zentimetern haben und trotzdem bewegt sich ein Plasmateilchen nicht auf dem ganzen Weg, sondern nur innerhalb einer bestimmten Strecke. Es sind auf einem so langen Weg manchmal auch mehrere Amplituden verteilt und auf diese Weise stoßen mehrere Rhythmen zusammen.

Die bedeutendsten Faktoren, welche die Amplitude der Rhythmik bestimmen, sind jedenfalls auch die treibenden Kräfte, welche die Plasmateilchen in Bewegung bringen. Leider sind wir bisher über diese teilweise unbekanntten Kräfte noch vollständig unorientiert. Daß diese unbekanntten Kräfte den Rhythmus bestimmen, ist vorauszusehen und das Studium dieser bildet auch einen Programmpunkt meiner künftigen Untersuchungen.

Die Amplitude können wir indirekt bestimmen aus dem Elementargesetz der Bewegung. Diese Bestimmung gibt uns zwar nur relative und annähernde, jedoch der Gesetzmäßigkeit entsprechende Werte. Wir haben die Geschwindigkeit der Strömung in der Weise bestimmt, daß wir die Bewegung eines Plasmateilchens innerhalb einer bestimmten Strecke, das heißt des Weges beobachtet haben. Nehmen wir an, das Plasma bewege sich mit einer konstanten Geschwindigkeit eine bestimmte Zeit, so haben wir den Weg nach $s = ct$ bestimmt. Das Plasma bewegt sich aber nicht mit gleichmäßiger sondern mit einer ansteigenden und dann abnehmenden Geschwindigkeit, und daher nehmen wir als mittlere Geschwindigkeit das arithmetische Mittel aus den Bestimmungen während eines Rhythmus. Nehmen wir zum Beispiel das Mittel der Geschwindigkeitswerte aus der Geschwindigkeitskurve, so bekommen wir für

$$\begin{array}{cc}
 P & R \\
 0 \cdot 234 \text{ mm sec}^{-1} & 0 \cdot 308 \text{ mm sec}^{-1} \\
 \text{Es ist daher } A_P^1 = \frac{0 \cdot 234 \cdot 60}{14 \cdot 04 \text{ mm}} & \\
 & A_R = \frac{0 \cdot 308 \times 40}{12 \cdot 32 \text{ mm}}
 \end{array}$$

Diese Werte entsprechen auch ziemlich genau der Wirklichkeit, da in diesem Falle der ganze Plasmodiumstrang ungefähr 2 cm lang war.

¹ A_P = die Amplitude des progressiven Stromes.

A_R = die Amplitude des regressiven Stromes.

Aus dieser Berechnung erfahren wir weiters, daß die Amplitude des regressiven Stromes kleiner ist als die Amplitude des progressiven Stromes. Aus der Differenz ergibt sich der Zuwachs der fortschreitenden Bewegung. Es ist also

$$A_P > A_R.$$

Wenn $A_R > A_P$ wird, so wird die Bewegungsrichtung des Plasmodiums im entgegengesetzten Sinne verlaufen. Es gilt hier dasselbe Gesetz, wie für die Zeitdauer des progressiven und des regressiven Stromen. Wir haben für die Zeitdauer die Regel

$$P > R$$

und für die Amplitude $A_P > A_R$.

Es folgt daraus, daß die Zeitdauer der Bewegung direkt proportional ist der Amplitude.

Andrerseits haben wir auf einer anderen Stelle gezeigt, daß die Geschwindigkeit umgekehrt proportional ist der Rhythmusdauer. Aus den Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Rhythmik, welche in einem späteren Kapitel in der Gänze dargelegt sind, möchte ich, um das früher Gesagte zahlenmäßig zu illustrieren, nur folgendes herausgreifen.

Für ein mittelgroßes Plasmodium war bei

Temperatur	Rhythmusdauer	Geschwindigkeit
15°	188	0·067 mm sec ⁻¹
25	87	0·16

und daher ist die Amplitude bei

$$15^\circ = 12 \cdot 596 \text{ mm}$$

$$25^\circ = 13 \cdot 92 \text{ mm.}$$

Bei beiden Berechnungen ist nur eine kleine Abweichung von 1 mm. Daß der Weg derselbe, erscheint selbstverständlich, da sich die Berechnung auf ein und dasselbe Plasmodium bezieht.

Auf diese Weise ist auch begründet, daß die Bewegung des Plasmas dem Elementargesetz der Mechanik folgt. Es ist also

$$A = TG$$

oder

$$T = \frac{A}{G}$$

das heißt die Rhythmusdauer ist direkt proportional der Amplitude und indirekt proportional der Geschwindigkeit.

V. Der Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung.

1. Der Lichtwechsel und die Rhythmik.

Da die Richtungsbewegungen der Plasmodien schon mehr oder weniger genau untersucht sind, so interessierte mich hauptsächlich das Verhalten der Rhythmik der Protoplasmaströmung unter dem Einflusse des Lichtes. So ist durch die Untersuchungen von Baranetzki (3), Stahl (45), Hofmeister (20) und Schleicher (42) bekannt, daß die Plasmodien (*Aethalium* und *Didymium*) bei schwachem Lichte positiv und bei stärkerem Lichte negativ phototaktisch sind. Über etwaige besondere Reizwirkungen des Lichtwechsels auf die Plasmodien fehlen, wie bereits Zopf (52, p. 81) in seiner Monographie der Pilztiere bemerkt, noch Beobachtungen. Ich bemühte mich, diese Lücke in bezug auf die Rhythmik der Protoplasmaströmung auszufüllen.

Sorokin (44) hatte an Plasmodien von *Didymium ambiguum* beobachtet, daß die Körnchenströmung im Dunkelschrank bei 22° C nach einer Stunde aufhörte. An das Licht gebracht, konnte er erst nach 30 Minuten die Körnchenströmung wieder wahrnehmen. Sorokin fand weiters, daß die Strömung bei diesem Myxomyceten während der Nacht sistiert wird und glaubt, daß auch bei anderen Myxomyceten die Strömung im Dunkeln nicht stattfindet. Diese Angaben muß ich nach meiner Beobachtung und Erfahrung an Plasmodien von *Didymium nigripes* und *Chondrioderma difforme* bezweifeln. Zunächst ist die Beobachtung der Strömung im Dunkeln ausgeschlossen und es wäre immerhin möglich, daß die Strömung durch die eintretende Belichtung bei der Beobachtung hervorgerufen wird. Ich habe aber oft die erwähnten Didymiaceen in vollständiger Dunkelheit kultiviert, konnte aber immer beobachten, daß die Plasmodien sich um bedeutende Strecken bewegt hatten, was der beste Beweis ist, daß auch die Strömung im Dunkeln vor sich geht.

Öfters machte ich die Wahrnehmung, daß der Rhythmus der Strömung bei der Betrachtung mit Gaslicht gestört wird. Höchstwahrscheinlich wirkt der Lichtwechsel als ein Reiz, auf welchen als Reaktion die Störung des Rhythmus folgt. Diese Vermutung stellte sich nach dahinzielenden Versuchen als eine Tatsache heraus und zu deren Erläuterung bringe ich hier einen von den mehreren Versuchen vor.

Versuch vom 26. Februar 1912.

Ein mittelgroßes Plasmodium wurde in schwachem diffusen Lichte am Nordfenster des Institutes um 5^h nachmittag beobachtet. Der Himmel war fast ganz mit Wolken bedeckt.

Die Rhythmik im diffusen Tageslicht.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
65	42	107	
67	51	118	
68	48	116	} Die Strömung etwas langsamer.
70	43	113	
68	43	111	
66	45	111	

Die Rhythmik bei Auerlicht.

Nachdem konstatiert wurde, daß die Rhythmik im schwachen diffusen Lichte konstant bleibt, wurde das Plasmodium mit dem Lichte eines Auerbrenners bestrahlt und dann sofort die Rhythmik bestimmt.

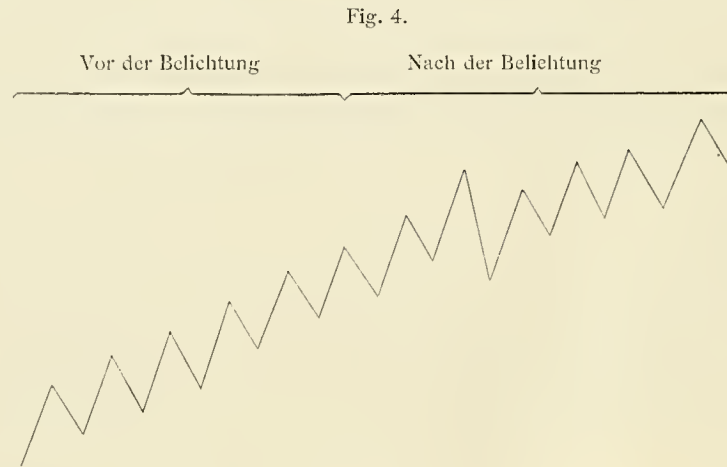
<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
65	48	113	
70 Pause 10	45 Pause 7	115	Die Geschwindigkeit verlangsamt
90	105	195	
87	40	117	Die Geschwindigkeit erhöht
75 Pause 12	68	143	
Ein anderer Strom:			
68	75	143	
90	45	135	

Die Störung der Rhythmik kommt viel deutlicher in der vorliegenden Kurve, die auf die in der ersten Mitteilung besprochene Art konstruiert wurde, zum Ausdruck.

Durch den plötzlichen Lichtwechsel wird das Plasmodium gereizt und der Rhythmus gestört. Die Störung gibt sich ähnlich wie bei der mechanischen Reizung (Druck, Erschütterung) im Steigen und Sinken der Rhythmusdauer kund. Nach einer bestimmten Zeit tritt das Plasmodium wieder in den früheren Gleichgewichtszustand mit dem konstanten Rhythmus über.

Es wurde auch untersucht, ob die Rhythmusdauer bei einem verschieden starken diffusen Lichte verschiedene Werte annimmt. Die Untersuchung ergab ein negatives Resultat, da sich beim verschieden starken diffusen Lichte keine Differenzen in der Rhythmusdauer zeigten.

Dies gilt nur für schwaches, diffuses Licht. Für die Wirkung der direkten Sonnenstrahlen hat bereits Hauptfleisch (16) gezeigt, daß sie nach kurzer Einwirkung eine Verlangsamung und Sistierung der Protoplasmaströmung in den höheren Pflanzenzellen hervorrufen. In den Kulturen, die sich an einem



sonnigen Standorte befinden, entwickeln sich keine Plasmodien und bereits gebildete gehen unter Einwirkung des direkten Sonnenlichtes zugrunde. Da diese Schädigung voraussichtlich auf die Wirkung der stark brechbaren Strahlen, beziehungsweise ultravioletten Strahlen zurückzuführen ist, so führte ich auch Versuche mit dem ultravioletten Lichte einer Quarzglasquecksilberlampe (von der Firma Heraeus) aus.

2. Versuche über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die Plasmodien.

Von einer größeren Anzahl der Arbeiten über die schädigende beziehungsweise vernichtende Wirkung der ultravioletten Strahlen [vgl. die historische Übersicht in der Arbeit von A. J. Kluyver (30)] interessiert uns hauptsächlich jene von Hertel (17), der auch den Einfluß des ultravioletten Lichtes auf die Protoplasmaströmung in den Zellen höherer Pflanzen untersucht hat. Blattzellen von *Elodea* zeigen nach den Untersuchungen von Hertel eine deutliche Verlangsamung der Protoplasmaströmung in den Randpartien der Blätter hörte die Bewegung schon nach 2 bis 3 Minuten dauernder Strahlungszeit auf. Viel empfindlicher zeigten sich die Diatomeen, welche schon nach der Bestrahlung von 30 Sekunden die Bewegungen einstellten.

Es erschien daher auch als nicht uninteressant, die Plasmodien auf die Empfindlichkeit gegen ultraviolette Strahlen zu untersuchen.

Versuch 1.

24. November 1910. Quarzglasquecksilberlicht bei Stromstärke 4 Amp. und Spannung 125 Volt.

Die Rhythmik vor der Bestrahlung.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
57	36	93	}
55	35	90	
56	36	92	
Ein anderer Strom			
47	43	90	
49	42	91	

$T = 91$

Nach dieser Rhythmusdauerbestimmung wurde das Plasmodium in der Petrischale bestrahlt und zwar durch den Deckel der Schale. Die Bestrahlung dauerte 5 Minuten, die Entfernung von der Quarzröhre betrug 30 cm.

Die Rhythmik nach der Bestrahlung.

<i>P</i>	<i>R</i>		
60	47		
53	59	Pause	35
—	47	>	25
—	48	>	20
} Die Geschwindigkeit bedeutend erhöht			
Ein anderer Strom			
37	61		
85	30		
63	—		

Man sieht aus diesem Versuche, wie die Rhythmik durch den starken Lichtreiz gänzlich zerstört wird. Das Plasmodium kommt in einen starken Erregungszustand, da die Geschwindigkeit bedeutend erhöht wird.

Da durch das Glas der größte Teil von ultravioletten Strahlen absorbiert wird, so führte ich die folgenden Experimente in der Weise durch, daß ich die Agarschichte mit Plasmodien direkt dem ultravioletten Lichte exponierte.

Versuch 2.

1. Juni 1910. Quarzglasquecksilberlicht $3\frac{1}{2}$ Amp., 125 Volt.

Die Rhythmik vor der Bestrahlung.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
40	43	83	} $T = 83$
36	43	79	
42	43	85	
44	41	85	

Direkte Belichtung 1 Minute lang in der Entfernung 25 cm von der Quarzröhre. Nachher beobachtet bei dem Lichte einer 25 NK Glühlampe.

In allen Strängen Stillstand der Strömung. Nur in den hinteren Ästen sieht man hie und da eine Verlagerung der Körnchen, man merkt, daß das Plasmodium noch am Leben ist.

Fig. 5.

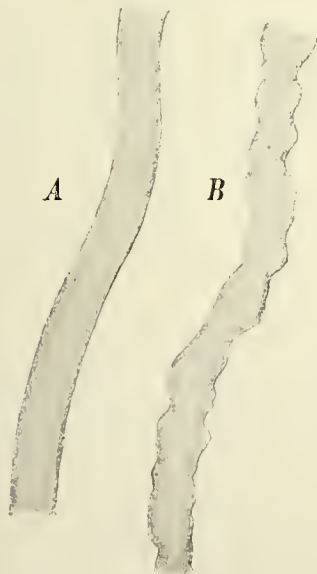


Fig. 6 a.

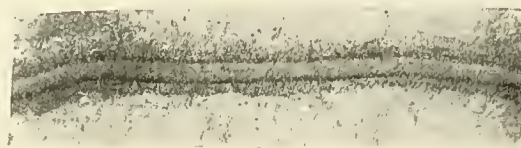


Fig. 6 b.



Ein Plasmodiumstrang *a* normal, *b* gereizt mit ultraviolettem Lichte. Mikrophotographie. Vergr. 60.

Erst nach etwa mehr als 5 Minuten beginnt wieder in den hinteren Ästen das Plasma, wenn auch sehr langsam, zu strömen. Nach etwa 20 Minuten strömt das Plasma im ganzen Plasmodium, doch ohne Rhythmik.

Außerdem sieht man auffallende Veränderungen an den Strängen. Die ursprünglich geradlinigen Stränge (Fig. 5 *A*) werden kontrahiert und welligenunregelmäßig kontouriert (Fig. 5 *B*). Es ist dies höchstwahrscheinlich die Folge eines Kontraktionszustandes, hervorgerufen durch die starke Lichtreizung.

Nach längerer Zeit sieht man oft auch merkwürdige Anschwellungen an einigen Strängen. Das Plasma fließt nämlich vorwiegend zu gewissen Stellen, an welchen es sich zu knotenartigen Bildungen ansammelt. Diese knotenartigen Anschwellungen der Stränge (Fig. 6 *a* und *b*) sind die Charakteristika des Kontraktionszustandes.

Die weiteren Versuche sind nun in der tabellarischen Übersicht dargelegt:

Bestrahlungszeit	Erfolg der Bestrahlung	Anmerkung
3 Sekunden	Schwache Störung der Rhythmik.	Quarzglasquecksilberlicht bei Stromstärke $3\frac{1}{2}$ Amp., Spannung 125 Volt in der Entfernung von der Quarzröhre 25 cm.
30 »	Starke Störung der Rhythmik und starke Erhöhung der Geschwindigkeit.	
1 Minute	} Andauernder Stillstand der Strömung.	
2 Minuten		
5 »	Gänzlicher Stillstand, Eintritt des Todes.	

Diese Tabelle lehrt, daß zwei kritische Momente bei der Bestrahlung vorhanden sind: 1. Der Moment des andauernden Stillstandes der Strömung und 2. der Moment des Todes.

Im Momente des Stillstandes scheint das Plasmodium sich in einem Starrezustand zu befinden. Da aber diesem Starrezustand eine starke Erhöhung der Stromgeschwindigkeit, also ein Erregungszustand vorausgeht, so könnte man vielleicht auch von einem Lichttetanus sprechen.

Der Eintritt des Todes ist charakterisiert durch das Verschwinden der Plasmakörner, das heißt durch das Hyalinwerden des Plasmas bis zum gänzlichen Zerfließen in eine gleichmäßig hyaline Masse.

Anhang.

Über den Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung der Fruchtkörper.

Gelegentlich machte ich die Beobachtung, daß die Fruchtkörper von *Didymium nigripes* in der Kultur bei vollständiger Dunkelheit früher zur Ausbildung kommen als im diffusen Tageslichte. Im bezug auf den Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung der Myxomycetenfruchtkörper gibt Zopf (52) in seiner Monographie folgendes an: »Auf die Ausbildung der Fruktifikationsorgane scheint das Licht keinen besonderen Einfluß auszuüben. Für *Dictyostelium mucoroides* und *Polysphondelium violaceum* wenigstens wurde von Brefeld durch das Experiment festgestellt, daß diese Organismen im Dunkeln ebenso baldige und ebenso üppige Fruktifikation eingehen wie im Licht. Ob andere Formen sich in gleicher Weise verhalten, bleibt noch zu untersuchen.«

Nun konnte ich durch Versuche zeigen, daß das Licht für die Entwicklung von *Didymium nigripes* gar nicht notwendig ist; es fruktifiziert sogar diese Art im Dunkel 1 bis 2 Tage früher als im diffusen Lichte. Im Sonnenlichte kommt es überhaupt nicht zur Entwicklung der Plasmodien.

Es wurden die Versuche durchgeführt mit Kulturen auf sterilisierten Bohnenstengeln, wie auch in Eprouvetten auf Viciaextrakt-Agar.

Versuch vom 6. Juni 1911

ergab folgendes Resultat:

- Im Sonnenlichte — keine Plasmodien auch nach 15 Tagen
- Im diffusen Tageslichte — Fruchtkörper reif nach 8 Tagen
- Im Dunkeln — Fruchtkörper reif nach 6 Tagen.

Versuch vom 22. Juni 1911.

Im Sonnenlichte — keine Plasmodienbildung auch nach 12 Tagen

Im diffusen Tageslichte — Fruchtkörper reif in 8 Tagen

Im Dunkeln — Fruchtkörper reif in 7 Tagen.

Zur genaueren Orientierung führe ich hier eine Versuchsreihe an, in welcher auch untersucht wurde, ob die roten, langwelligeren Strahlen ebenso wirken wie die Dunkelheit. Jeder Versuch wurde mit je vier Eprouvetten, in welche je zwei Fruchtkörper geimpft wurden, durchgeführt.

Versuchsreihe vom 7. Juli 1911.

Südfenster des Institutes bei der Temperatur von 18 bis 20° C.

	Plasmodien	Fruchtkörper	Anzahl der Fruchtkörper	Anmerkung
Sonnenlicht	Nach 14 Tagen keine Plasmodien entwickelt	Keine	—	Die Schwärmer werden durch das Sonnenlicht getötet
Diffuses Tageslicht	Nach 3 Tagen Plasmodien entwickelt	Nach 8 Tagen in allen Eprouvetten reife Fruchtkörper	20	
Blaues Licht	Nach 4 Tagen in allen Eprouvetten schöne Plasmodien	Nach 7 Tagen in der Mehrzahl der Eprouvetten reif	38	Blaues Licht einer Senebier-Glocke mit Kupferoxydammoniak
Rotes Licht	Plasmodien nach 3 Tagen entwickelt	Nach 5 Tagen in allen Eprouvetten reif	52	Rotes Licht einer Senebier-Glocke mit Kaliumbichromat
Dunkelheit	detto	detto	38	

Die Versuchsreihe ergibt, daß das rote Licht ebenso wirkt wie die Dunkelheit und daß die Verzögerung der Fruchtkörperbildung durch die stark brechbaren Strahlen hervorgerufen wird. Der Unterschied im diffusen Lichte ist allerdings kein so großer.

Jedenfalls können wir aus diesen Versuchen den sicheren Schluß ziehen, daß das Licht einen verzögernden Einfluß auf die Fruchtbildung ausübt.

VI. Der Einfluß der Temperatur auf die Rhythmik.¹

Kühne (32) hat als erster den Einfluß der Temperatur auf die Bewegung der Plasmodien untersucht und er fand, daß die Plasmodien von *Didymium Serpula*, wenn sie nur 5 Minuten lang in den auf 30° erwärmten feuchten Raum gelegt wurden, ihre Bewegungen aufgaben; die Plasmodienstränge verwandeln sich dabei in klumpige Massen mit vielen Hervorragungen. Nach der Abkühlung nehmen die Plasmodien wieder die ursprüngliche Form an und bewegen sich normal. Bei 35° C tritt die Wärmestarre und bei 40° C der Tod mit den bekannten Koagulationserscheinungen ein. Die Ränder werden in hyalinen Massen kugelig abgeschnürt und zerfließen dann gänzlich.

Auch die tropistischen beziehungsweise taktischen Bewegungen der Plasmodien infolge einseitiger Temperaturwirkung sind schon von Wortmann (51) und später von Clifford (10) beschrieben worden

¹ Dieser Abschnitt der Untersuchung wurde in der biologischen Versuchsanstalt in Wien durchgeführt.

— daher beschränkte ich mich bei meinen Untersuchungen bloß auf die Frage, inwiefern die Temperatur die Rhythmik der Protoplasmaströmung beeinflussen kann.

Es ist ein Verdienst von Kanitz (28), auf Grund der älteren Angaben von Nägeli (34) und Velten (48) gezeigt zu haben, daß die Protoplasmaströmung in den Zellen von *Nitella* und *Elodea* in bezug auf die Temperatur der sogenannten Van t'Hoff'schen RGT-Regel folgt. Diese Temperaturregel, welche J. Van t'Hoff zuerst für die Reaktionsgeschwindigkeit gewisser chemischer Reaktionen bewiesen hat, lautet:

$$\frac{K_t + 10}{k_t} = q_{10} = 2-3,$$

das heißt durch eine Temperaturerhöhung von 10° wird die Reaktionsgeschwindigkeit verdoppelt oder verdreifacht.

Es ist heute auf Grund der vorhandenen Literatur — ich verweise diesbezüglich auf die Zusammenfassungen von Kanitz (26, 27) und Prziham (39) — anzunehmen, daß diese Temperaturregel im allgemeinen auch für die Reaktionsgeschwindigkeit verschiedener physiologischen Prozesse im Organismus Geltung hat.

Es war daher auch vorauszusehen, daß die RGT-Regel auch für die Rhythmik der Protoplasmaströmung Geltung hat, wie dies die folgenden Versuche zeigen werden.

Die Versuche sind durchwegs in der k. k. biologischen Versuchsanstalt in Wien durchgeführt, die für solche Untersuchungen geeignete Temperaturkammern, eingerichtet auf konstante Temperaturen, besitzt. Ich benütze hier die Gelegenheit der Leitung der Anstalt, den Herren W. Figdor, L. v. Porthem und H. Prziham für die Überlassung des Arbeitsplatzes und für liebenswürdiges Entgegenkommen meinen besten Dank auszusprechen.

Ich benützte hauptsächlich zwei Räume, die auf konstante Temperatur von 15° C und 25° C eingerichtet waren und nur einige Versuche führte ich in den Kammern mit 5° und 35° C. Bei diesen Versuchen stellte ich gewöhnlich die Kulturgefäße (Petrischalen) samt dem Mikroskop in die entsprechende Kammer, ging nach einer Zeit selbst in die Kammer, wo die Beobachtung direkt bei entsprechender Temperatur vorgenommen wurde.

I. Die RGT-Regel und die Rhythmisdauer.

Daß die Temperaturerhöhung die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung erhöhen wird, war nach den Untersuchungen an Zellen höherer Pflanzen von Nägeli (34), Velten (48), Hörmann (21) und Kanitz (l. c.) vorauszusehen, jedoch wie sich die Rhythmisdauer verhalten wird, mußte eingehender untersucht werden. Das Verhalten der Rhythmisdauer bei der Temperaturerhöhung wird aus folgenden Versuchen ersichtlich.

1. Versuch.

(3. Jänner 1912.)

Die Petrischalen mit Plasmodien standen 24 Stunden im 15° C-Raume. Die Beobachtung zeigte dann folgenden Rhythmus

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
95	88	183	} $T_{15} = 163$
73	104	177	
68	104	172	
52	100	152	
58	88	145	
72	75	147	
87	78	165	
87	78	165	
88	76	164	

Die Petrischale mit dem Plasmodium wurde dann in den 25° C-Raum übertragen und der Rhythmus nach 1 Stunde wieder bestimmt.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	} $T_{25} = 88.$
55	28	83	
45	40	85	
35	52	87	
43	52	95	
45	47	92	

2. Versuch.

(3. Jänner 1912.)

Der zweite Versuch wurde mit der Umänderung durchgeführt, daß das Plasmodium zuerst bei 25° Temperatur war und dann erst in den 15°-Raum übertragen worden ist. Petrischalen standen 24 Stunden im 25°-Raume.

Plasmodium I.			Plasmodium II.			
85	34	119	53	54	107	} $T_{25} = 108.$
80	35	115	57	52	109	
75	41	116	50	57	107	
60	62	112	54	55	109	
47	72	119				
} $T_{25} = 116,$						
Strömung lebhaft.			Strömung lebhaft			

Die Petrischalen wurden nach der Bestimmung sofort in den 15°-Raum übertragen, wo die Bestimmung der Rhythmik erst nach 1 Stunde erfolgte.

Plasmodium I.			Plasmodium II.			
208	20	228	86	113	199	} $T_{15} = 202.$
120	105	225	85	120	205	
108	105	213	85	128	203	
} $T_{15} = 222.$						
Strömung langsam.			Strömung langsam.			

Schon diese zwei Versuche lehren, daß die Rhythmisdauer bei höherer Temperatur ungefähr mehr als doppelt kleiner ist. Um also den Van t'Hoff'schen Koeffizienten zu bekommen, müssen wir den reziproken Wert des Koeffizienten nehmen.

Die weiter durchgeführten Versuche habe ich in folgender Tabelle zusammengestellt.

<i>T</i> bei 15°	<i>T</i> bei 25°	$1/q_{10}$	<i>T</i> bei 15°	<i>T</i> bei 25°	$1/q_{10}$
163	88	1·9	211	100	2·1
222	116	1·9	185	86	2·2
202	108	1·9	183	89	2·1
185	92	2·0	189	89	2·1
181	91	2·0	189	86	2·2
			188	88	2·1

Wir sehen also aus dieser Tabelle, daß die Mehrzahl der Bestimmungen von $1/q_{10}$ tatsächlich den Wert über 2 erreicht, was der Temperaturregel vollkommen entspricht. Wir können also sagen: Mit der Temperaturerniedrigung auf 10° wird die Rhythmisdauer verdoppelt beziehungsweise verdreifacht. Die Koeffizienten hätten ja höchstwahrscheinlich größere Werte erreicht, hätte ich vielleicht die Bestimmungen nach längerer Zeit als 1 Stunde nach der Übertragung in den anderen Temperaturraum vorgenommen.

Während dieser Bestimmungen machte ich die Wahrnehmung, daß die Geschwindigkeit der Strömung bei höherer Temperatur erhöht wird und deshalb machte ich die folgenden Versuche.

2. Die RGT-Regel und die Stromgeschwindigkeit.

Die Messung der Geschwindigkeit führte ich in der schon beschriebenen Weise durch. Es wurde eine Strecke von 40 Teilen eines Okularmikrometers beobachtet. Vor der Geschwindigkeitsmessung wurde auch die Rhythmusdauer bestimmt.

6. Versuch (nach Versuchsprotokoll).

(9. Jänner 1912.)

25°-Raum.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
45	41	86	} $T_{25} = 86$
47	40	87	
45	40	85	

Danach wurde die Geschwindigkeit bestimmt.

		Mittel	
Strom I	5, 3·2, 3, 2·2, 2·8, 3·6	3·3	} Mittlere Geschwindigkeit pro 40 Teilstriche = 3·5 Sekunden.
Strom II	4·8, 3·2, 3, 3·8, 4	3·7	
Strom III	5·2, 3, 3·2, 3·2, 3·8	3·6	

Daraus berechnet in absolutem Maß ist

$$C = 0·2 \text{ mm sec}^{-1}.$$

15°-Raum.

Dasselbe Plasmodium wurde sofort in den 15°-Raum übertragen und erst nach 1 Stunde die Geschwindigkeit bestimmt.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
90	99	189	} $T_{15} = 189$
92	96	188	
91	98	189	

		Mittel	
Strom I	8, 7·2, 6, 6·4, 8, 11	7·7	} Mittlere Geschwindigkeit pro 40 Teilstriche = 8·8 Sekunden.
Strom II	13, 10, 8, 7, 6·4, 10	9	
Strom III	12, 11·2, 9, 6, 4, 7·8, 11	9·5	

Daraus berechnet in absolutem Maß ist

$$C = 0·078 \text{ mm sec}^{-1}.$$

7. Versuch.

(9. Jänner 1912.)

Von diesem Versuch bringe ich nur das Ergebnis:

	<i>T</i>	<i>C</i> in mm sec^{-1}
15°-Raum	188	0·056
25°-Raum	88	0·13

Temperaturkoeffizient q_{10} ist vom

6. Versuch	7. Versuch
2·5	2·3

was der RGT-Regel vollkommen entspricht. Wir können also sagen: Die Stromgeschwindigkeit wird bei der Temperaturerhöhung um 10° um das doppelte beziehungsweise dreifache erhöht.

3. Das Verhalten der Plasmodien bei extremen Temperaturen.

Im Jahre 1864 hatte bereits Kühne (32) das Verhalten der Plasmodien bei tiefen und hohen Temperaturen untersucht. Ich wiederholte Kühne's Versuche und konnte sie auch bestätigen.

Versuch im 5° C-Raume.

Ein mittelgroßes Plasmodium wurde aus dem 15° -Raume in den 5° -Raum übertragen.

Nachdem bereits in $\frac{1}{4}$ Stunde die Petrischale samt dem Plasmodium die Temperatur des Raumes angenommen hat, wird die Strömung immer langsamer und nach $\frac{1}{2}$ Stunde sieht man nur in einzelnen Strömen Spuren von Bewegung. Das Plasmodium hat seine ursprüngliche Form beibehalten, nur an den Rändern war es schwach kontrahiert. Nach einer Stunde sieht man überhaupt keine Bewegung mehr — das Plasmodium befindet sich im Zustande der Kältestarre. Wenn man aber dasselbe Plasmodium wieder in die normale Temperatur überträgt, so beginnt es bereits in der kurzen Zeit von 5 Minuten wieder lebhaft zu strömen.

Kühne hat ähnliche Beobachtung bei 0° C gemacht. Er sagt diesbezüglich: »Läßt man die Äthalien und Didymien auf einer Kältemischung einfrieren, so verlieren sie ihre Beweglichkeit gänzlich, ihre Form erhält sich aber dabei, nur zeigten die Körnchen an manchen Stellen in der hyalinen Substanz eine gitterartige Anordnung, die ihren Winkeln nach den krystallinischen Gittern des frierenden Wassers gleicht.«

Das wesentlichste der beiden Beobachtungen ist, daß der Kältestarrezustand durch die Bewegungslosigkeit und schwache Kontraktion charakterisiert ist.

Versuch im 35° -Raum.

Ein mittelgroßes Plasmodium wurde aus dem 25° -Raume in den 35° -Raum übertragen.

Zunächst strömt das Plasma normal, doch schon nach etwa 15 Minuten beginnt eine intensivere Strömung, wobei der Rhythmus gänzlich verschwindet. Die Stränge werden stellenweise knotig verdickt. Das Plasma strömt vorzugsweise gegen die knotigen Stellen, welche an Größe zunehmen. Die Randpartien nehmen homogenes Aussehen an, teilweise kontrahieren sie sich stark, teilweise zerfließen sie. — Nach etwa 1 Stunde sieht man, daß das ganze Plasmodium in acht einzelne Plasmaklumpen zerfallen ist, welche aus den knotigen Stellen entstanden sind. Durch starke Kontraktion infolge hoher Temperatur geht das Plasmodium in den Zustand der Wärmestarre über. Als ich die Petrischale in die normale Temperatur (25° -Raum) übertrug, begannen die kontrahierten Plasmodierteile nach etwa $\frac{1}{4}$ Stunde die Pseudopodien wieder auszustrecken und nach etwa 4 Stunden bildeten sich aus 8 Plasmaklumpen 8 kleine Plasmodien, welche ursprünglich ein Plasmodium bildeten.

Wenn man das Plasmodium auf längere Zeit, das heißt auf einige Stunden, im 35° -Raum läßt, so zerfließen die kontrahierten Plasmateile und sterben ab.

Jedenfalls sehen wir, daß sich der Zustand der Wärmestarre von der Kältestarre wesentlich unterscheidet. Wärmestarre ist durch die Bewegungslosigkeit und starke Kontraktion und die Kältestarre durch die Bewegungslosigkeit und schwache Kontraktion (Beibehaltung der Form der Plasmamassen) charakterisiert.

4. Die Ergebnisse der Temperaturversuche.

Die Ergebnisse der Temperaturversuche lassen sich in folgender Tabelle zusammenfassen:

t	T	$1/q_T$	$C \text{ mm sec}^{-1}$	q_C
5° C		Kältestarre		
15° C	188	} 2·2	0·067	} 2·4
25° C	87		0·16	
35° C		Wärmestarre		

Diese Tabelle lehrt uns also nicht allein, daß die Rhythmik der Protoplasmaströmung der Van t'Hoffschen Temperaturregel folgt, sondern daß auch die Stromgeschwindigkeit umgekehrt proportional ist der Rhythmisdauer, wie dies bereits im Kapitel IV erwähnt wurde.

VII. Der Einfluß der Schwerkraft auf die Rhythmik und die Frage von der Geotaxis der Plasmodien.

Die Frage, ob die Schwerkraft die Protoplasmaströmung in den Zellen höherer Pflanzen zu beeinflussen vermag, wurde schon von Hauptfleisch (16) und Ewart (14) untersucht. Beide Forscher stimmen in der Ansicht überein, daß die Schwerkraft möglicherweise nur insofern einen Einfluß ausübt, als die schweren im Plasma eingelagerten Körnchen sich bei vertikaler Stellung der Zellen der Schwere folgend langsamer bewegen im Vergleiche zu strömendem Protoplasma. Ewart hat sogar Geschwindigkeiten gemessen in horizontaler und vertikaler Lage der Zellen und hat gefunden, daß die Unterschiede in Geschwindigkeiten sehr gering sind. Sie betragen in horizontaler Lage nur einige Tausendstel Millimeter pro Minute. Zum Beispiel:

	In vertikaler Lage in mm pro Minute	In horizontaler Lage in mm pro Minute
<i>Vallisneria</i>	0·702	0·716
<i>Elodea</i>	0·924	0·928
<i>Nitella</i>	2·94	3·04

Die Unterschiede in den Geschwindigkeiten sind sehr minimal, aber doch glaubt Ewart sie gefunden zu haben, denn er sagt: »It ist possible that gravity exercises a very slight and barely perceptible physiological retarding action in streaming.«

1. Wird die Plasmodienströmung von der Schwerkraft beeinflusst?

Nun untersuchte ich auch, ob die Schwerkraft einen Einfluß auf die Plasmodienströmung ausübt. Denn wenn ein solcher Einfluß besteht, so dürfte er sich auch in der Veränderung der Rhythmisdauer kundgeben.

Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß ich die Petrischale auf dem Objektisch eines umklippbaren Mikroskops mit einer Holzklammer befestigte. Nachdem der Rhythmus in Horizontallage

bestimmt worden war, wurde das Mikroskop um 90° umgekippt und nach Wegnahme des Spiegels im durchfallenden Lichte weiter beobachtet.

Ich bringe hier die Versuche in der tabellarischen Übersicht, ohne die Werte des progressiven und regressiven Stromes anzugeben, da diese keine merkliche Veränderung zeigen.

Versuch	Rhythmusdauer		Bemerkung
	in Horizontallage	in Vertikallage	
1.	119	119	Die Beobachtung in Vertikallage wurde ohne Pause sofort nach der Umkipfung durchgeführt.
2.	119	118	Die Beobachtung nach der Horizontallage wurde erst nach 10 Minuten in Vertikallage eingesetzt.
3.	102	102	Nach dem Umkippen in die Vertikallage sofort beobachtet.
4.	124.5	124	Das Plasmodium in der Vertikallage invers aufgestellt, das heißt mit dem Kopf nach unten.

Wir entnehmen aus dieser Tabelle, daß keine Unterschiede der Rhythmusdauer in den beiden Lagen vorhanden sind.

Da man eventuell einwenden könnte, daß das Plasmodium nach etwa 15 Minuten in der Vertikallage noch nicht reagieren könnte, so stellte ich einige Versuche in der Weise an, daß ich die Beobachtung in Vertikallage in Intervallen von $\frac{1}{2}$ Stunde untersuchte. Auch nach 2 stündigem Verweilen in der Vertikallage zeigte sich keine merkliche Veränderung der rhythmischen Strömung.

Schließlich untersuchte ich, ob vielleicht ein Einfluß ausgeübt wird, wenn sich das Plasmodium in verschiedener Lage befindet. In der früheren Tabelle ist bereits ein solcher Versuch, wo sich das Plasmodium in inverser Lage, das heißt mit dem Kopf nach unten gerichtet befand, angegeben. Es zeigte sich kein Unterschied in der Rhythmusdauer. Ich bringe hier noch einen entscheidenden Versuch vor.

5. Versuch.

Nachdem sich das Plasmodium drei Stunden in vertikaler Lage befand, bestimmte ich den Rhythmus wie folgt:

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	} $T = 101.6$ (abgerundet 102).
57	40	97	
61	38	99	
63	40	103	
63	41	104	
67	38	105	

Der untersuchte Hauptstrom befand sich während der Beobachtung in der Richtung des Lotes. Ich drehte jetzt die Petrischale um 60° , so daß der Hauptstrom auch um 60° schief zu liegen kam. Rhythmus wie folgt:

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	} $T = 101$
60	43	103	
61	42	103	
60	39	99	
61	40	101	
60	38	98	

Bei weiterer Beobachtung war das Plasmodium um 180° von der ursprünglichen Lage gestellt, so daß das Plasmodium in die inverse Lage mit *P* nach unten gerichtet zu liegen kam. Rhythmus wie folgt:

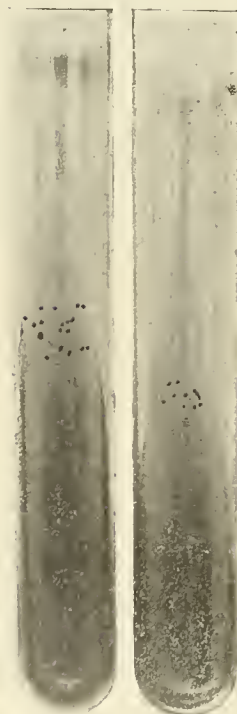
<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
60	44	104	} $T = 102.$
60	42	102	
61	42	102	
62	40	102	
63	37	100	

Nach $\frac{1}{2}$ Stunde die Beobachtung fortgesetzt:

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
62	38	100	} $T = 106.$
66	38	104	
60	44	104	
70	38	108	
72	42	114	
66	42	108	
67	37	104	

Der Versuch lehrt, daß keine Differenzen der Rhythmusdauer in verschiedener Lage sich zeigen, abgesehen von den kleinen Unterschieden von etwa 4 Sekunden bei der letzten Bestimmung, die man wohl nicht in Betracht ziehen kann, da ich nach wiederholten Versuchen auch oft eine minimale Differenz beobachten konnte.

Fig. 7.



Eprouvettenkulturen.
Photographie in $\frac{1}{2}$ nat. Größe.
Die schwarzen Punkte in der Mitte der Eprouvetten sind die Fruchtkörper, welche sich am oberen Rande der Agarschicht entwickeln.

Ich glaube somit erwiesen zu haben, daß die Schwerkraft keinen Einfluß weder auf die Richtung, noch auf die Rhythmusdauer der Plasmodienströmung ausübt.

Wenn also die Schwerkraft auf die Strömung keinen Einfluß ausübt, so wird sie auch auf die Bewegung der Plasmodien keine Einwirkung haben.

2. Die Frage über die Geotaxis der Plasmodien.

Hofmeister (l. c.) hat als erster behauptet, daß die Form und die Bewegungsrichtung der Plasmodien durch die Schwerkraft beeinflusst wird. Rosanoff (49) schrieb dann später eine ausführliche Abhandlung, in welcher er zu begründen versuchte, daß die Plasmodien einen negativen Geotropismus besitzen. Spätere Untersuchungen von Schleicher (47), Jönsson (24) und Stahl (45) machten es wahrscheinlich, daß die Schwerkraft keinen Einfluß auf die Bewegung der Plasmodien ausübt.

Ich glaube diese Streitfrage durch den Nachweis, daß die Strömung unabhängig von der Schwere ist, entschieden zu haben. Dieser indirekte Beweis wird durch folgende Versuche bestätigt.

Das in schiefer Ebene erstarrte Agar wurde mit je einem Fruchtkörper geimpft. Am Grunde der Eprouvette befindet sich immer etwas Kondenswasser und in diesem entwickeln sich die Schwärmer und Amöben vorzüglich und als Plasmodien kriechen sie auf die Agarschicht. In solchen Kulturen auf schiefer Agarschicht bilden sich die Fruchtkörper immer regelmäßig oben am Rande der Agarschicht (Fig. 7). Wenn die Plasmodien nicht geotaktisch sind, so dürften sich die Fruchtkörper bei inverser Aufstellung der Eprouvetten nicht am oberen Rande, sondern am Grunde der Eprouvette, das heißt

auf der Impfstelle ausbilden. Ich verfuhr gewöhnlich in der Weise, daß ich die Eprouvetten erst dann, wenn die Plasmodien schon entwickelt waren, invers aufstellte.

Vor der Impfung wurden die Eprouvetten gewöhnlich auf einige Stunden invers aufgestellt, um Kondenswasser auszuschalten. Auf diese Weise wurde gleichmäßigere Feuchtigkeit in der Eprouvette hergestellt.

Zur Illustration der Ergebnisse hebe ich einen Versuch hervor.

Versuch Nr. 3.

Es wurden 8 Eprouvetten am 28. Mai 1911 mit je 2 Fruchtkörpern geimpft. 4 Eprouvetten davon wurden invers und 4 aufrecht im Thermostaten bei konstanter Temperatur von 24° C und bei vollständiger Dunkelheit aufgestellt. Das Versuchsergebnis war folgendes:

I. Inverse Stellung.

Nach etwa vier Tagen sieht man schon junge Plasmodien, welche auf der schiefen Agarschichte umherkriechen, und zwar vollständig richtungslos. Einige davon manchmal in der Schwerkraft entgegengesetzter Richtung. Nach acht Tagen sieht man schon Früchte, welche vorwiegend, wie ich früher erwähnte, sich am oberen Rande der Agarschichte entwickelten. Nur einzelne Fruchtkörper in der Mitte der Agarschichte.

II. Aufrechte Stellung.

Die Kulturen verhalten sich wie bei inverser Stellung. Kein Unterschied in der Bewegungsrichtung der Plasmodien, wie auch in der Fruktifikation.

Die fünfmal wiederholten Versuche ergaben ein eindeutiges Resultat, daß die Bewegungsrichtung von der Schwere keinesfalls beeinflusst wird, das heißt, daß die Plasmodien gar nicht geotaktisch sind.

Dieser Nachweis bezieht sich vorläufig nur auf *Didymium nigripes*, doch nach den Versuchen von Schleicher und Jönsson mit *Äthodium* und anderen Didymiaceen zu schließen, dürfte es wahrscheinlich sein, daß das gefundene Ergebnis allgemeine Bedeutung für die Myxomyceten hat.

VIII. Der Einfluß der Narkotika und einiger Gifte auf die Plasmodienbewegung.

Kühne (l. c.) hat bereits einige Versuche über die Narkose der Plasmodien durchgeführt und die Ergebnisse dieser Versuche in folgenden Sätzen ausgedrückt. »In Äther- und Chloroformdämpfen erlischt die Bewegung zuerst nur an einigen Stellen, sie kann aber dort nach einem Aufenthalte von mehreren Stunden im feuchten Raume wiederkehren. Setzt man die Myxomyceten diesen Dämpfen längere Zeit aus, in Äther 5 Minuten, in Chloroform 15 Minuten, so kehrt die Bewegung nicht wieder, das Protoplasma scheint nun offenbar koaguliert zu sein und auch die Körnchen sind entfärbt.«

Was die Plasmaströmung in den höheren Pflanzenzellen anbelangt, so hat Kühne gezeigt, daß diese durch kleine Mengen von Äther und Chloroform beschleunigt und durch größere Mengen gehemmt wird. Diese Angaben wurden später von Josing (25) bestätigt und vervollständigt.

Zunächst interessierte mich die Frage, wie die verschiedenen Mengen der Narkotika auf die Rhythmik der Strömung wirken und erst in zweiter Linie kam auch das Verhalten der Plasmodien in Narkotika-Atmosphäre in Betracht.

i. Versuche mit Ätherdämpfen.

Eine bestimmte Menge von reinem Äthyläther wurde in einem Schälchen in die Petrischale gestellt. Die Petrischale wurde umgekehrt aufgestellt, so daß der Deckel nach unten zu liegen kam. In den Rand der umgekehrten Petrischale wurde als Abschluß Wasser hineingegossen.

1. Versuch.

(20. November 1911.)

Ein kleines Plasmodium zeigte vor dem Versuche folgenden Rhythmus:

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	} $T = 113.$
60	52	112	
60	53	113	
60	57	116	
54	51	111	

Nachdem konstatiert wurde, daß der Rhythmus normal ist, wurde 1 cm^3 Äther in die Petrischale von 140 cm^3 Fassungsraum hineingegeben und der Raum mit Wasser abgeschlossen.

Das Ergebnis des Versuches war folgendes: In den ersten Minuten wurde die Stromgeschwindigkeit bedeutend erhöht, jedoch nach mehreren Minuten wieder verlangsamt. Die Rhythmik wurde vollständig gestört.

Nach etwa 3 Stunden zeigte das Plasmodium den normalen Rhythmus.

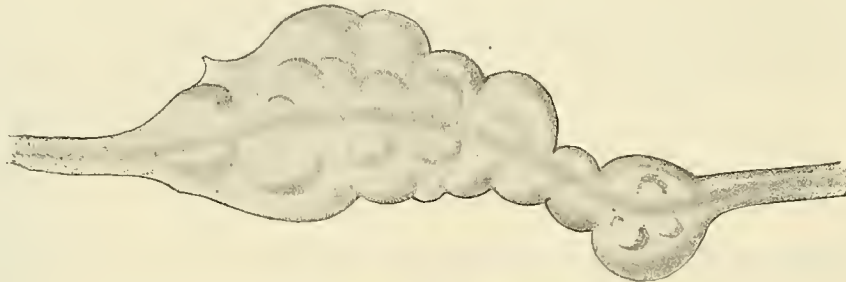
2. Versuch.

Ein größeres Plasmodium mit normalem Rhythmus (Rhythmusdauer 140).

Äthermenge: 2 cm^3 pro 140 cm^3 Luftraum.

Im Anfang strömte das Plasma langsam, doch schon nach einigen Minuten wurde die Stromgeschwindigkeit kolossal erhöht. Das Plasma strömte nur in einigen bestimmten Richtungen mit rasender Geschwindigkeit. In einigen Punkten stoßen die Stromrichtungen zusammen und es bilden sich hier knotenartige Anhäufungen (Fig. 8), die makroskopisch als kleine, weiße, bis 3 mm^2

Fig. 8.



Knotenförmige Anhäufungen der Plasmastränge in Äthernarkose.

große Flecke erscheinen. Im ganzen Plasmodium bildeten sich fünf solche Anhäufungen. Außerdem ist noch zu bemerken, daß das Plasma in den Strängen schwach vakuolisiert war. Es war natürlich auch keine Rhythmik mehr zu beobachten.

Auch nach 3 Stunden beobachtete ich in den Strängen Strömungen — ein Zeichen, daß das Plasmodium lebend war. Die weitere Beobachtung wurde dann abgebrochen und der Versuch dann über die Nacht stehen gelassen.

Nach 14 Stunden war das Plasmodium wieder normal ausgebildet. Die knotenförmigen Anhäufungen waren verschwunden und das Plasmodium bewegte sich normal. Nach 48 Stunden konnte ich den normalen Rhythmus konstatieren. Nach Abheben der Petrischale konnte man den Äthergeruch noch immer wahrnehmen.

Bei dieser Ätherdosis wird die Strömungsgeschwindigkeit zunächst bedeutend erhöht — es geriet das Plasmodium in einen Erregungszustand, der durch die erwähnten knotenartigen Plasmaanhäufungen charakterisiert ist.

3. Versuch.

(20. November 1911.)

Äthermenge: 5 cm^3 pro 140 cm^3 Luftraum.

Außer den im Versuch 2 beschriebenen Erscheinungen treten nach etwa 3 Minuten nekrobiotische Wirkungen auf. Das Plasma wird immer mehr homogen, die Körnchen verschwinden, die Strömungen hören auf, einzelne Stränge zerfließen in eine hyaline Masse. Nach etwa 5 Stunden war das Plasmodium tot.

Nach diesen Versuchen sieht man, daß die Wirkung des Äthers darin besteht, daß das Narkotikum zunächst in kleineren Mengen eine Erregung und in größeren Mengen eine Lähmung der Plasmabewegung hervorruft.

2. Versuche mit Ätherwasser.

Bei diesen Versuchen mußte ich naturgemäß auch die Wirkung der Benetzung mit Wasser allein ohne Äther berücksichtigen. Es hat sich nämlich gezeigt — wie das im nachfolgenden Kapitel auseinandergesetzt wird — daß nach der Benetzung sofort die Bewegung auf einige Sekunden sistiert wird, daß heißt, daß eine Arte »Chokwirkung« eintritt, Außerdem wird die Rhythmik auf einige Minuten aufgehoben, worauf auch eine schwache Kontraktion der Stränge erfolgt. Diese Wirkungen muß man also bei diesen Versuchen in Rechnung ziehen.

1% Ätherwasser. Nach dem Benetzen tritt momentaner Stillstand der Strömung ein. Nach einigen Sekunden strömt das Plasma wieder weiter, nur ein wenig beschleunigt, doch rhythmuslos. Außerdem zeigen sich als Wirkungen der Benetzung schwache Kontraktionen der Stränge. Das strömende Plasma wird schwach vakuolisiert. Nach 3 Stunden ist der Rhythmus wieder normal.

2% Ätherwasser. Es zeigen sich dieselben Erscheinungen wie bei 1% Ätherwasser.

3% Ätherwasser. Außer den bekannten Wirkungen der Benetzung mit Wasser treten die Wirkungen des Äthers auf: die Beschleunigung der Stromgeschwindigkeit, Zerstörung der Rhythmik und die bei den Ätherdampfversuchen beschriebenen knotenförmigen Anhäufungen.

5% Ätherwasser. Außer den bei früheren Versuchen beschriebenen Erscheinungen treten noch hinzu: Starke Kontraktionen der Stränge und Ablösen vom Substrate schon nach 10 Minuten. Auftreten von tropfenartigen Aufblähungen an den Rändern des Kopfes.

10% Ätherwasser. Nach einigen Minuten treten außer den früher erwähnten Erscheinungen an den pseudopodienartigen Fortsätzen des Kopfes blasenartige, hyaline Aufblähungen (Fig. 9). Dieses Stadium kann man als Nekrobiose betrachten, da die erwähnte Desorganisationstätigkeit des Äthers rapid fortschreitet, bis nach etwa 1/2 Stunde das ganze Plasmodium in dieser Weise zerfließt. Ob dieses Auftreten von blasenartigen Aufblähungen eine Folge des Auflösens der Lipide durch Äther ist, wage ich nicht auszusprechen.

Wir kommen durch diese Versuche zu demselben Resultate wie bei den Ätherdampfversuchen: Kleine Äthermengen wirken auf die Plasmaströmung beschleunigend und größere Mengen (5% Ätherwasser) lähmend, worauf bei noch größeren Mengen nach der charakteristischen Nekrobiose der Tod eintritt.

Da dieses Ergebnis mit den bekannten Erscheinungen der Narkotikawirkung auf die Protoplasmaströmung bei Zellen höherer Pflanzen in den Hauptzügen übereinstimmt, so nahm ich von der Untersuchung anderer Narkotika Abstand.

3. Über den Einfluß des Tabakrauches auf die Plasmodien.

Molisch (33) hat in der letzten Zeit gezeigt, daß der Tabakrauch auf die Pflanzen überaus schädlich wirkt. Verschiedene Mikroorganismen, Myxomycetenschwärmer und Bakterien werden nicht allein geschädigt, sondern auch getötet, und die jungen Keimpflanzen werden ähnlich wie in Laboratoriumsluft im Wachstum stark gehemmt.

Es erschien mir die Frage über den Einfluß des Tabakrauches auf die Plasmodien aus rein theoretischen Gründen nicht uninteressant. Der Tabakrauch besteht aus einem Komplex von verschiedenen giftigen Substanzen wie Ammoniak, Pyridinbasen, Nikotin, Blausäure usw. und die Wirkung einiger dieser Komponenten habe ich anschließend untersucht.

Die Durchführung der Versuche war sehr einfach. In die umgekehrte Petrischale wurden Züge von Tabakrauch einer Zigarette (»Sport«) hineingeblasen und der Rand mit Wasser abgeschlossen. In den ersten Sekunden nach dem Einblasen war die Beobachtung unter dem Mikroskop nicht möglich, da der kleine, mit Tabakrauch dicht erfüllte Raum der Petrischale undurchsichtig war. Erst nach einigen Minuten setzte sich der Tabakrauch an den Wänden der Petrischale an, worauf die direkte Beobachtung erfolgte.

Fig. 9.



Versuch vom 26. Juni 1911.

Der Rhythmus vor dem Versuch war folgender:

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
43	35	78	} $T = 80$
45	40	85	
43	35	78	
43	36	79	

Darauf wurde ein guter Zug vom Tabakrauch in die Petrischale geblasen und dann mit Wasser abgeschlossen.

In den ersten Sekunden der Beobachtung zeigte sich fast in allen Strömen der Stillstand, und nur hie und da sieht man eine schwache Bewegung des Körnchenplasmas. Nach einigen Minuten strömte das Plasma wieder, jedoch langsamer als früher. Es wurde folgender Rhythmus bestimmt.

<i>P</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	
60	74	134	} $T = 132$
61	81	142	
62	76	138	
60	56	116	

Die Rhythmusdauer ist also erhöht worden, weil die Geschwindigkeit kleiner war. In auffallender Weise wird der regressive Strom größer — es strömt nämlich das Plasma gegen die mittleren Partien des Plasmodiums zu. Die Rhythmik verschwindet mehr und mehr, da *R* immer länger wird. In den mittleren Partien kommt es auf diese Weise zur Bildung von Plasmaanhäufungen, die immer größer werden, da sich mehrere Ströme in diesen vereinigen. Außerdem sieht man, daß die Ströme schwach vakuolisiert sind. Nach etwa 10 Minuten ist das ganze Plasmodium zu einem großen Plasmaklumpen geworden — es ist dies das Stadium der maximalen Kontraktion.

Nach etwa drei Stunden beginnt sich der Plasmaklumpen wieder aufzulösen, man sieht kleine Ströme und nach 12 Stunden hat das Plasmodium wieder normale Form und Bewegung erlangt.

Ich habe diese Versuche öfters wiederholt und wenn ich den Versuch abends aufstellte, so erfolgte schon in 15 bis 30 Minuten vollständige Kontraktion — den nächsten Tag aber in der Früh war das Plasmodium wieder normal ausgebreitet. Wenn man die Petrischale den nächsten Tag aufmachte, so roch es noch stark nach Tabakrauch.

Denselben Erfolg hatten auch drei Züge, es erfolgte zunächst die maximale Kontraktion und nach etwa 12 Stunden waren die Plasmodien normal ausgebreitet.

Wir sehen also, daß die Plasmodien gegenüber Tabakrauch viel resistenter sind als andere Mikroorganismen und Keimlinge. Dieselbe Menge von Tabakrauch auf ein viel größeres Volum schädigt zum Beispiel die Keimlinge bedeutend, sie bleiben gegenüber den Kontrollpflanzen in reiner Luft im Wachstum zurück. Die Plasmodien kommen nur in den Zustand der maximalen Kontraktion, der aber nur eine bestimmte Zeit andauert.

Von den zahlreichen Komponenten des Tabakrauches untersuchte ich nur die Wirkung von Nikotin, Pyridin und Ammoniak.

4. Versuche mit Nikotin.

Versuch vom 12. Juli 1911.

Etwa 1 cm^3 reines Nikotin wurde in einem Schälchen in die umgekehrte Petrischale, in welcher sich zwei mittelgroße Plasmodien befanden, hineingestellt. Ein Plasmodium war knapp ober dem Nikotinschälchen gelegen, das andere befand sich etwas mehr am Rande der Schale.

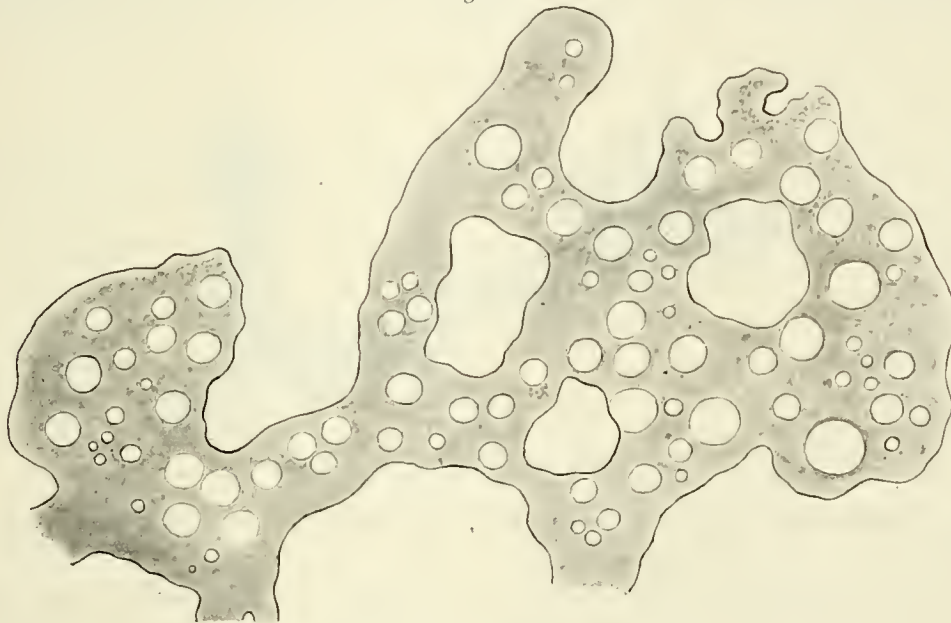
Nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde war die Rhythmik der Strömung gestört und nach $1\frac{1}{2}$ Stunden zeigte sich in den Strömen auffallend starke Vakuolisierung (Fig. 10). Außerdem war das Plasmodium schwach kontrahiert und die Kopfränder abgerundet.

Das zweite Plasmodium, das sich weiter von dem Schälchen befand, zeigte nach drei Stunden noch immer normales Aussehen und den normalen Rhythmus.

Das erste Plasmodium war nach vier Stunden teilweise stark vakuolisiert, teilweise auch ganz in eine homogen hyaline Masse zerfließen. Die direkte Einwirkung der Nikotindämpfe hat sogar in etwa fünf Stunden den Tod des Plasmodiums verursacht.

Das Charakteristikum der Nikotinwirkung ist die starke Vakuolisierung des Plasmas, die höchstwahrscheinlich auf die Wirkung der Alkaleszenz zurückzuführen ist. Es ist bekannt, daß die Alkalien im

Fig. 10.



Starke Vakuolisierung, hervorgerufen durch Nikotin.

Plasma Vakuolisierung hervorrufen [Bokorny (5, 6), Ewart (14), Klemm (29)] und ich selbst untersuchte die Wirkung von Ammoniak und beobachtete ähnliche Wirkung. Ob diese Vakuolisierung allein durch Alkalien hervorgerufen werden kann, bleibt dahingestellt. Pfeffer (36) beobachtete solche Vakuolisierung der Plasmodien nach Zusatz von Asparagin.

Die erwähnte vergiftende Wirkung des Nikotins zeigte sich nur bei den Plasmodien, die sich knapp ober dem Schälchen mit Nikotin befanden. Bei Plasmodien, die sich vom Schälchen weiter entfernt befanden, war nur die charakteristische, wenn auch schwache Vakuolisierung zu beobachten.

5. Versuch mit Pyridin.

In die Petrischale mit jungen Plasmodien wurde eine Uhrschale mit einigen Tropfen von reinem Pyridin hineingestellt.

Die Wirkung war sehr stark toxisch. Die Strömung war momentan sistiert, in mehreren Sekunden war das Plasmodium bereits tot. Das Plasma verlor die Differenzierung in Polio- und Hyaloplasma, wurde gleichmäßig hyalin — ein sicheres Zeichen des Todes.

Pyridin ist also schon in kleinen Mengen für Plasmodien ein starkes Gift.

6. Versuche mit Ammoniak.

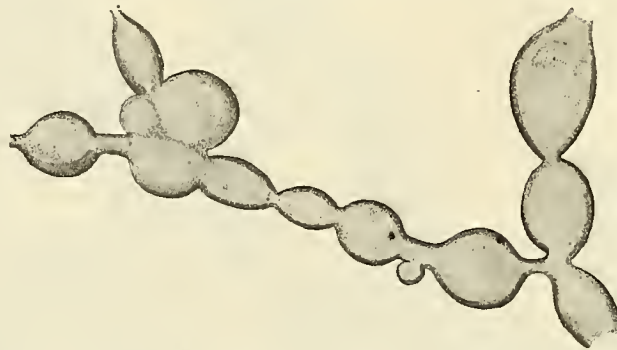
Kühne (l. c.) sagt in seinem oft erwähnten grundlegendem Werke »Untersuchungen über das Protoplasma« bezüglich der Wirkung von Ammoniak auf die Plasmodien folgendes: »Legt man die

Plasmodien nur einen Augenblick in einen Raum, der nur schwach nach Ammoniak riecht, so findet man alles Protoplasma platt ausgebreitet, zerflossen. Unter dem Mikroskop erscheint es dabei umgewandelt in eine große Zahl gefärbter Tropfen, die auch nach längerer Aufbewahrung nicht wieder zusammenfließen und keine Bewegung zeigen.« Diese Beobachtung kann ich bestätigen und einigermaßen auch vervollständigen.

Wenn man nur einige Tropfen von konzentriertem Ammoniak unter die Petrischale, in welcher sich die Plasmodien befinden, bringt, so sterben diese fast momentan unter der bekannten Erscheinung des Hyalinwerdens des Protoplasmas ab.

Nach dem Benetzen der Plasmodien mit einer verdünnten Lösung von Ammoniak (1 : 1.000) sterben die Plasmodien auch ab, aber erst nach etwa 5 bis 10 Minuten. Dabei zeigen sie ganz ein eigenartiges Verhalten. Die Stränge werden hyalin, blasenartig aufgetrieben, und zwar verwandelt sich ein jeder Strang in eine Kette solcher blasenartigen Aufblähungen (Fig. 11), die schließlich nach etwa 5 Minuten

Fig. 11.



Nekrobiosis der Plasmodien in einer verdünnten Ammoniaklösung (1 : 1.000).

zerfließen. Dieses Stadium können wir auch als Nekrobiose betrachten, wenn wir auch nicht in der Lage sind, die Erscheinung irgendwie deuten zu können.

In einer sehr verdünnten Ammoniaklösung (1 : 10.000) tritt die früher erwähnte auffällige Vakuolisierung des Plasmas auf. In dieser verdünnten Ammoniaklösung können die Plasmodien etwa 48 Stunden aushalten, doch sterben sie auch in dieser Konzentration unter den beschriebenen Erscheinungen ab.

Es zeigt sich nun in allen diesen Experimenten in Übereinstimmung mit Molisch, daß der Tabakrauch und seine Komponenten die mannigfaltigen Störungen im Lebensgetriebe des Plasmodiums hervorrufen.

IX. Das Verhalten der Plasmodien in hypo- und hypertonen Flüssigkeiten.

Das Studium des Verhaltens der Plasmodien in hypo- und hypertonen Flüssigkeiten hat zweifache Bedeutung, erstens gelangen wir dadurch zur Kenntnis der osmotischen Reizwirkungen auf die Bewegung der Plasmodien und zweitens werden wir auch über die Größe des gesamten Innendruckes — des Turgors — der Plasmodien orientiert.

Kühne (l. c.) hat auch osmotisch wirksame Substanzen auf die Plasmodien einwirken lassen und ihre Wirkung beobachtet. Seine diesbezüglichen Angaben sind aber unvollständig, so daß wir aus diesen kaum mehr erfahren können, als daß starke Lösungen (mehr als 10%) von Kochsalz oder Zucker die Beweglichkeit der Plasmodien für immer aufheben.

Was verdünnte Lösungen betrifft, so sagt Kühne folgendes: »Sehr verdünnte Zuckerlösungen, oder Lösungen, die nicht mehr als 0·1% Kochsalz, gewöhnliches phosphorsaures Natron oder schwefelsaures Natron enthalten, zeigen eine ganz andere Wirkung als die konzentrierten Salzlösungen. Während die letzteren Schrumpfung, Keulen- und Kugelbildungen mit stark glänzenden, sehr scharfen Rändern erzeugen, heben diese verdünnten Lösungen gerade die scharfe Konturierung der Myxomyceten, wo sie existiert, auf.«

Oft hatte ich Gelegenheit, die Plasmodien bei der Benetzung mit Wasser zu beobachten und immer konnte ich einige charakteristische Reizantwortungen wahrnehmen. Auch bei der Untersuchung der Wirkung verschiedener Stoffe in Lösungen auf Plasmodien war es notwendig zu wissen, ob die Reaktion eine Folge der Einwirkung des betreffenden Stoffes oder des Wassers allein ist. Aus diesem Grunde untersuchte ich zunächst die Wirkung des destillierten Wassers und dann erst die der verschiedenprozentigen molaren Lösungen von KNO_3 , NaCl und Zucker.

1. Das Verhalten der Plasmodien im destillierten Wasser.

Wenn man ein Plasmodium mit Wasser benetzt, so tritt zunächst in allen Strömen momentaner Stillstand der Strömung ein. Diese »Chokwirkung« dauert aber nur höchstens 5 Sekunden an, dann beginnt die Strömung allerdings mit gestörter Rhythmik von neuem. In etwa 5 Minuten zeigen die Stränge eigentümliche Kontraktionserscheinungen, die in der regelmäßigen Einschnürung der Stränge bestehen. Nach 10 bis 15 Minuten sieht man wieder Veränderungen an den Strängen. Diese ursprünglich glatten Stränge (Taf. I, Fig. 5) werden höckerig konturiert (Taf. II, Fig. 6) und aus diesen Höckern entwickeln sich Ausstülpungen, die zunächst ganz hyalin sind, später aber an Größe bedeutend zunehmen (Taf. II, Fig. 7) und auch Differenzierung in Polio- und Hyaloplasma zeigen. Schließlich zeigen diese Ausstülpungen den Bau eines jungen Plasmodiums mit Kopf und Fuß und man bekommt den Eindruck, als ob an den beiden Seiten der Stränge junge Plasmodien durch Sprossung entstanden wären. Diesen ganzen Vorgang der Bildung von Ausstülpungen kann man sich wohl durch die Expansion des Plasmas erklären. Nach etwa 1 Stunde beginnen sich die kleinen Ausstülpungen wieder einzuziehen und in 2 Stunden nimmt das Plasmodium die normale Form an. Der Kopf des Plasmodiums bleibt aber immerhin etwas verändert. Die Randpartien des Kopfes sind mit keulenförmigen Fortsätzen besetzt und vom Substrate abgelöst.

Während dieses ganzen Vorganges können wir folgende charakteristische Stadien beobachten:

1. Momentaner Stillstand der Strömung auf einige Sekunden.
2. Schwache Kontraktion der Stränge (Einschnürung).
3. Phase der Expansion, d. h. Austreiben seitlicher kleiner Äste.
4. Einziehen der seitlichen Ausstülpungen durch Kontraktion.

Es folgt also auf eine schwache Kontraktion eine Expansion und darauf wieder eine Kontraktion und Übergehen in den ursprünglichen Zustand. Diese beiden Kontraktionszustände sind gewiß verschiedenen Ursprungs. Der momentane Stillstand — eine Art »Chokwirkung« — und die darauffolgende schwache Kontraktion dürften wohl mechanischen Ursprungs sein. Die plötzliche Benetzung mit Wasser wirkt als mechanischer Reiz, auf welchen das Plasmodium mit einer Kontraktion antwortet.

Die darauffolgende Expansion und Kontraktion sind höchstwahrscheinlich osmotischen Ursprungs. Es besteht jedenfalls zwischen Wasser und Plasmodium eine osmotische Differenz und es ist denkbar, daß zunächst eine Exosmose gewisser Stoffe aus dem Plasmodium in die hypotonische Außenflüssigkeit stattfindet. Außerdem besteht auch eine Differenz in der Oberflächentension zwischen Plasmodien und Wasser, denn Czapek (12) hat gezeigt, daß die Oberflächentension der Plasmahaut geringer ist als die des Wassers. Durch die Stoffexosmose aus dem Plasmodium einerseits und durch die Diffusion, beziehungsweise Auflösung gewisser Stoffe aus dem Nährboden andererseits erreicht auch das Wasser ein bestimmtes osmotisches Potential, so daß auch das Gleichgewicht zwischen Plasmodium und dem Wasser hergestellt wird. Der Rückgang der Expansion und die darauffolgende Kontraktion erklärt

sich durch die Herstellung des erwähnten osmotischen Gleichgewichtes. Die charakteristischen Reizwirkungen, hervorgerufen durch destilliertes Wasser, sind demnach eine Folge des osmotischen Ausgleiches.

Ich führte auch einige Versuche mit Wiener Leitungswasser (Hochquellenwasser) aus, konnte aber feststellen, daß die besprochenen Reizwirkungen des destillierten Wassers viel weniger zum Ausdruck kamen, was auf den geringen Salzgehalt des Hochquellenwassers zurückzuführen ist.

Anschließend an diese Untersuchungen möchte ich auch einiges bemerken über die Fruktifikation der Plasmodien im Wasser.

Constantineanu (11) und später auch Pinoy (37) haben beobachtet, daß einige Myxomyceten zwar im Wasser fruktifizieren können, die Fruchtkörper sind aber immer abnormal ausgebildet. Ich kann diese Beobachtungen bestätigen, möchte aber besonders hinzufügen, daß bei der Fruktifikation von *Didymium nigripes* im Wasser die Kalkablagerung in der Fruchtkörperwand spärlich ist oder auch gänzlich ausbleibt. Außerdem ist noch zu bemerken, daß die Fruchtkörper im Wasser unregelmäßig gestaltet sind und das Plasma nicht gänzlich für die Fruchtkörperbildung aufgebraucht wird, so daß ein Rest der Stränge zurückbleibt, wie dies die Fig. 10 auf Taf. II illustriert.

2. Das Verhalten der Plasmodien in Lösungen von Kaliumnitrat, Kochsalz und Zucker.

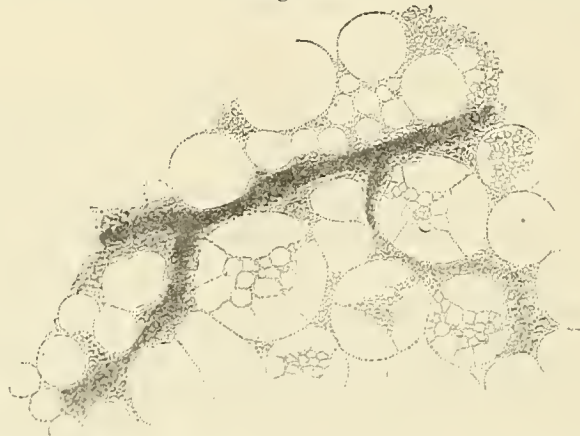
Ich habe bereits im III. Kapitel erwähnt, daß nach den Versuchen von F. G. Kohl (31) und von Ewart (l. c.) die schwachen Konzentrationen der Plasmolytika die Plasmabewegung in höheren Pflanzenzellen beschleunigen und daß diese Beschleunigung höchstwahrscheinlich auf Turgorverminderung zurückzuführen ist.

Die Aufgabe der folgenden Versuche war, die Wirkung der plasmolytischen Lösungen auf Plasmodien als membranlose Organismen mit besonderer Berücksichtigung der Plasmaströmung zu untersuchen.

a) Versuche mit KNO_3 .

- I. 1. Mol. Nach der Benetzung tritt sofort der Stillstand der Strömung ein. Das Plasmodium kontrahiert sich stark, schrumpft wulstartig und löst sich vom Substrate ab. Nach 5 Minuten war es schon gänzlich geschrumpft und abgelöst vom Agar und auch nach Übertragen in reines Wasser zeigte es keine Bewegungen, es war bereits tot.
- II. 0.1 Mol. Nach einem sekundenlangen Stillstand strömt das Plasma rhythmuslos, doch langsamer weiter. Das Plasmodium beginnt sich vom Substrate abzulösen und nach etwa 10 Minuten war es bereits gänzlich abgelöst und stark wulstartig kontrahiert. Die Strömung war in einigen Strängen noch immer zu sehen. Nach mehreren Stunden war das Plasmodium gänzlich desorganisiert. In der schaumartigen Masse des Plasmodiums treten große Blasen auf (Fig. 12). Diese nekrobiotische

Fig. 12.



Desorganisationserscheinung ist höchstwahrscheinlich als eine Folge der osmotischen Verhältnisse zu erklären. Die eindringende KNO_3 -Lösung kann weniger hinausdiffundieren, nimmt aber mit großer Kraft das Wasser von außen auf und durch diese Erhöhung des osmotischen Druckes kommt es zur Bildung der Vakuolen, die immer größer werden und schließlich die Desorganisation des Plasmodiums hervorrufen, auf die auch der Tod erfolgt.

- III. 0·05 Mol. Die Strömung wird nur auf einige Sekunden sistiert und dann beginnt sie von neuem, aber mit gestörter Rhythmik. Nach etwa 10 Minuten kontrahieren sie sich schwach und lösen sich nur teilweise vom Substrate ab. Am Kopfrande treten keulenförmige und pseudopodienartige Fortsätze. Auffallend ist, daß die Plasmamembran sehr scharf konturiert erscheint. Die Kontraktion der Stränge infolge der osmotischen Wirkung der KNO_3 -Lösung ist sehr charakteristisch. Die Stränge bilden Einschnürungen, die regelmäßig in bestimmten Intervallen erfolgen (Fig. 12, Taf. II). Diese Schrumpfungen, beziehungsweise Einschnürungen, können auch tief in die Plasmodienstränge eingreifen.
- IV. 0·01 Mol. Nach momentanem Stillstand strömt das Plasma weiter mit etwas gestörter Rhythmik. Nach einigen Minuten treten an den Strängen schwache Schrumpfungen auf, ähnlich wie im destillierten Wasser. Die Expansionen treten nicht wie im destillierten Wasser auf. In 24 Stunden war der Rhythmus normal.
- V. 0·005 Mol. Die Plasmodien verhalten sich wie in destilliertem Wasser.

Als Ergebnis dieser Versuche fällt uns vor allem auf, daß starke Lösungen (1 Mol bis 0·1 Mol) früher oder später nach starker Kontraktion infolge Wasserentzug den Tod des Plasmodiums hervorrufen. Bei schwächeren Konzentrationen unter 0·05 Mol treten charakteristische Schrumpfungen (Plasmorhyse) auf. Bei der Konzentration von ungefähr 0·01 Mol verhält sich das Plasmodium normal (plasmorhytische Grenzkonzentration). Von einer Beschleunigung der Strömung bei schwachen Konzentrationen kann hier keine Rede sein. Die Plasmaströmung wird in hypertonschen Konzentrationen immer verlangsamt und die Rhythmik wird gestört.

Infolge des Wasserentzuges durch osmotisch wirksame Substanzen tritt nicht allein bei umhüteten Protoplasten, sondern auch bei membranlosen Organismen eine Volumverminderung (vgl. Höber l. c., p. 70 ff. und Botazzi (7), p. 217 bis 222) auf. Da es sich aber bei zellhautlosen Organismen um keine Ablösung von der Wand handelt, so hat Balbiani (2), der diese Erscheinung an Paramecien studiert hat, vorgeschlagen, den Ausdruck »Plasmolyse« in diesem Falle zu vermeiden und anstatt dieses den Ausdruck »Plasmorhyse«¹ zu gebrauchen. Ich schließe mich der Ansicht Balbianis an und werde auch im folgenden diese Erscheinung bei Plasmodien »Plasmorhyse« nennen. Balbiani hat für die Paramecien als plasmorhytische Grenzkonzentration eine Lösung von 0·3% Kochsalz gefunden und diese wirkt ebenso wie eine 0·3% KNO_3 -Lösung. Für die Plasmodien ist die plasmorhytische Grenzkonzentration viel niedriger, sie beträgt ungefähr $\frac{1}{100}$ Mol-Lösung von KNO_3 .

b) Versuche mit Kochsalz und Rohrzucker.

Yasuda Atsuchi (22) hat für einige Infusorienarten festgestellt, daß isotonische Lösungen verschiedener Substanzen einen annähernd gleichen physiologischen Effekt haben und daß die toxische Wirkung derselben eine Funktion des osmotischen Druckes ist. Denselben Gedanken verfolgend, führte ich auch einige Versuche mit Kochsalz und Zuckerlösungen durch, die dieselben Resultate ergaben wie die Versuche mit KNO_3 . Die plasmorhytische Grenzkonzentration liegt bei zirka 0·01 Mol. Da die Werte sehr niedrig sind, zeigte sich keine wesentliche Differenz zwischen der Wirkung von Kochsalz und Zucker.

3. Über die Größe des Innendruckes der Plasmodien.

Aus der gefundenen plasmorhytischen Grenzkonzentration kann man die Größe des gesamten Innendruckes im Plasmodien bestimmen. Eine 0·01 Mol-Lösung von Rohrzucker entspricht ungefähr dem Drucke von $\frac{2}{10}$ Atmosphären. Von den Komponenten des Innendruckes dürfte der Quellungsdruck, dessen Größe aber bis jetzt nicht meßbar ist (Höber, p. 69), die Hauptrolle spielen und dann erst kommt die Größe des Zentraldruckes (Oberflächentension) und des osmotischen Druckes in Betracht. Es verhält sich das Plasmodium wie die embryonalen Zellen ohne größere Zellsafträume, bei denen osmotisch wirksame Substanzen im Plasma verteilt sind. Der Quellungsdruck arbeitet gegen den osmotischen Druck, indem er einerseits das Wasser mit großer Kraft festhält, andererseits dem Lösungsmittel das

¹ Plasmorhysis = πλάσμα und ῥύσσις (Falte oder Schrumpfung).

Wasser entzieht, wodurch auch der relative kleine Wert des Innendruckes erklärbar ist. Über die Größe der Oberflächenspannung bei Pflanzenzellen sind wir erst in der neuesten Zeit durch die Untersuchungen von Czapek (12) orientiert und ich zweifle nicht daran, daß man die Czapek'sche Methode auch auf Plasmodien wird anwenden können.

Durch die Ermittlung der plasmorhythmischen Grenzkonzentration sind wir also zur Kenntnis des gesamten Innendruckes, man könnte sagen des Turgors der Plasmodien, der dem Drucke von zirka $\frac{2}{10}$ einer Atmosphäre Gleichgewicht hält, gelangt.

X. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit den Bewegungserscheinungen der Plasmodien. Der erste Teil behandelt die Analyse der Rhythmik der Plasmaströmung, der zweite Teil hauptsächlich die Wirkungen von Reizen auf die Plasmaströmung. Die wichtigsten Resultate dieser Untersuchungen sind folgende:

- I. Die Bewegung der Plasmodien von *Didymium nigripes* Fr. ist ein rhythmischer Vorgang, der darin besteht, daß die Summe der progressiven und regressiven Stranddauer für eine bestimmte Entwicklungsphase eine bestimmte Größe darstellt, die ich Rhythmusdauer genannt habe.

Der progressive und regressive Strom deutet auf eine Polarität der Plasmodien hin, denn der progressive Strom ergießt sich immer in den Kopf des Plasmodiums und der regressive strömt gegen den Fuß. An jenem Ende des Plasmodiums, zu dem eine größere Menge des Plasmas sich ergießt, bildet sich auch der durch die Ausbreitung charakteristische Kopf des Plasmodiums. Das Plasmodium kann auch multipolar ausgebildet sein, wenn sich mehrere solche Köpfe mit einem gemeinsamen Fuß bilden. Die Form des Plasmodiums wird also durch die Plasmaströmung bedingt.

- II. Die jungen Plasmodien, nach Bruck »Plasmodiellen« genannt, bewegen sich amöboide. Diese amöboide Bewegung der Plasmodiellen ist sehr träge und kann auch multipolar sein, was eventuell auch die Teilung der Plasmodiellen zur Folge haben kann.

Die Plasmaströmung beginnt bei jungen Plasmodien mit kleiner Rhythmusdauer und längeren Zwischenpausen.

Vor der Fruchtkörperbildung ist die Rhythmik zunächst kleineren Schwankungen unterworfen und in späteren Stadien verschwindet sie gänzlich. Man sieht dann nur, wie das Plasma zu einigen Zentren, an denen knotenartige Anhäufungen entstehen, sich hinbewegt. Aus diesen Plasmaanhäufungen, welche makroskopisch als kleine weiße Flecken erscheinen, erheben sich dann die Fruchtkörper.

- III. Die Geschwindigkeit der Plasmaströmung ist eine ungleichmäßig beschleunigte, beziehungsweise verzögerte. Das Plasma nimmt, von dem Ruhezustand ausgehend, immer größere Geschwindigkeit an bis zur Hälfte des Weges und dann wieder ab bis zur neuen Ruhelage. Die größte Geschwindigkeit, die gemessen wurde, war $1 \cdot 25 \text{ mmsec}^{-1}$.

- IV. Der Weg, den das Plasma während einer Rhythmusdauer durchläuft oder die Amplitude der Rhythmik ist zunächst von der Größe des Plasmodiums abhängig. Je größer das Plasmodium, desto größer die Amplitude. Weiter ergeben sich folgende Gesetzmäßigkeiten:

1. Die Amplitude des progressiven Stromes ($A_P > A_R$), das heißt, die Zeitdauer der Bewegung ist direkt proportional der Amplitude.

2. Die Geschwindigkeit ist umgekehrt proportional der Rhythmusdauer und
3. die Rhythmusdauer ist direkt proportional der Amplitude und umgekehrt proportional der Geschwindigkeit oder in die Formel gesetzt:

$$T = \frac{A}{G}.$$

- V. Sogar sehr kleine Lichtwechsel wirken auf die Plasmaströmung störend.

Das ultraviolette Licht ist für die Plasmodien sehr schädlich. Schon kurze Zeit (1 Minute) nach der Bestrahlung mit Quarzglasquecksilberlicht folgt ein Stillstand der Bewegung in allen Strömen des Plasmodiums. Diesem Stillstand der Bewegung geht zunächst eine kolossale Steigerung der Stromgeschwindigkeit und auch eine charakteristische Kontraktion voraus. Nach weiterer Bestrahlung folgt diesem Erregungsstadium eine Lähmung und nach 5 Minuten der Tod.

Nebenbei wurde die Beobachtung gemacht, daß die Fruchtkörperbildung in der Dunkelheit etwas rascher vor sich geht, als im Lichte. Die Fruchtkörper von *Dydimium nigripes* Fr. werden im Dunkeln etwa 1 bis 2 Tage früher ausgebildet als im diffusen Tageslichte. Im Sonnenlichte werden nicht einmal Plasmodien gebildet.

- VI. Es wurde auch untersucht, ob die Rhythmik der Plasmaströmung der Van t'Hoffschen Temperaturregel folgt. Es zeigte sich volle Übereinstimmung mit der *R-G-T*-Regel, und zwar wird die Stromgeschwindigkeit bei einer der Temperaturerhöhung von 10° um das doppelte, beziehungsweise dreifache erhöht und die Rhythmusdauer um dasselbe erniedrigt.

Schon bei 5° C. geht das Plasmodium in den Zustand der Kältestarre und bei 35° C. in den Zustand der Wärmestarre über. Die Wärmestarre ist durch die Bewegungslosigkeit und starke Kontraktion (Klumpenbildung) und die Kältestarre durch die Bewegungslosigkeit und sehr schwache Kontraktion (Formbeibehaltung) charakterisiert.

- VII. Die Schwerkraft übt weder auf die Richtung noch auf die Rhythmusdauer der Plasmodienbewegung einen Einfluß aus. Es wurde entgegen der Ansicht von Hofmeister und Rosanoff und in Übereinstimmung mit Schleicher, Jönsson und Stahl gezeigt, daß die Plasmodien von *Didymium nigripes* keine Geotaxis aufweisen.
- VIII. Die Versuche mit Äther lehrten, daß kleine Mengen dieses Narkotikums auf die Plasmaströmung beschleunigend, beziehungsweise erregend und größere Mengen (5% Ätherwasser, 3·6 Volumprozent) lähmend wirken. Nach einem charakteristischen Nekrobiosezustand erfolgt bei starken Konzentrationen der Tod des Plasmodiums.

Charakteristisch für die Narkose der Plasmodien sind die knotenartigen Anschwellungen der Stränge.

Die Bewegung des Plasmas wird nach der Äthernarkose erst beim Absterben aufgehoben.

Im Anschluß an die Untersuchungen von Molisch über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanzen wurde auch das Verhalten der Plasmodien im Tabakrauch untersucht. Es konnte konstatiert werden, daß ein Zug des Tabakrauches einer Zigarette pro 140 cm³ Luftvolum auf die Plasmodien nicht tödend wirkt, aber stark störend. Es gehen die Plasmodien in den Zustand der maximalen Kontraktion über, indem sie sich zu Plasmaballen kontrahieren. Nach längerer Zeit (1 bis 2 Tagen) erholen sie sich wieder und breiten sich normal aus.

Nikotindämpfe (einige Tropfen reines Nikotin in einer Petrischale von 150 cm³) wirken schädigend, sogar tödend auf die Plasmodien. Zunächst wird das Plasmodium stark vakuolisiert und wenn es sich in der Petrischale knapp über dem Nikotinschälchen befand, erfolgte bereits in 4 Stunden der Tod.

Pyridin ist für Plasmodien ein sehr starkes Gift. Ein Tropfen unter die Petrischale gegeben bewirkt schon den Tod.

Ebenso Ammoniak. Die Nekrobiose, hervorgerufen durch Ammoniak, ist charakterisiert durch die auffallende Vakuolisierung und blasenartige Ketten; sie erfolgt noch in einer 1 : 1.000 verdünnten Ammoniaklösung. In Ammoniaklösung 1 : 10.000 tritt nur die Vakuolisierung auf, die, wie bei Nikotinvergiftung, als Wirkung der Alkaleszenz zu betrachten ist.

IX. Schließlich wurden auch die osmotischen Reizwirkungen auf Plasmodien untersucht.

Das Benetzen der Plasmodien mit destilliertem Wasser ruft eine eigentümliche Reaktion hervor, die sich in folgende Stadien gliedern läßt:

1. Momentaner Stillstand auf einige Sekunden.
2. Schwache Kontraktion und Störung der Rhythmik.
3. Phase der Expansion, das heißt Austreiben seitlicher Äste, und
4. Phase der zweiten Kontraktion, d. heißt, Einziehen seitlicher Ausstülpungen.

Die ersten zwei Stadien, der momentane Stillstand und die darauffolgende Kontraktion sind die Folge der mechanischen Reizung, hervorgerufen durch das plötzliche Benetzen. Die darauffolgende Expansion und Kontraktion sind die Folge der osmotischen Reize.

Die hypertonschen Lösungen von KNO_3 , NaCl und Zucker wirken in gleicher Weise. Die stärker konzentrierten Lösungen (bis 9·1 Mol.) wirken alle tödlich, indem durch den starken Wasserentzug eine überaus starke Kontraktion erfolgt. Die Nekrobiose in $\frac{1}{10}$ Molarlösung ist charakterisiert durch das Auftreten einer schaumartigen Struktur. Die niederen Konzentrationen bis $\frac{1}{100}$ Mol. verlangsamen die Stromgeschwindigkeit und zerstören den Rhythmus. Außerdem zeigen sich die charakteristischen Schrumpfungen der Stränge, welche Erscheinung mit Balbiani als Plasmorhyse bezeichnet wird. Da sich in $\frac{1}{100}$ Mol. Lösungen keine Plasmorhyse zeigt, so ist diese Konzentration als beiläufig plasmorhytische Grenzkonzentration anzusehen.

Durch die Auffindung der plasmorhytischen Grenzkonzentration sind wir zur Kenntnis des gesamten Innendruckes — des Turgors — gelangt. Der Innendruck bei dem untersuchten Plasmodium beträgt etwa $\frac{2}{10}$ einer Atmosphäre. Dieser verhältnismäßig kleine Druck erklärt sich durch das Entgegenwirken der wichtigsten Komponenten des Innendruckes, des Quellungdruckes und des osmotischen Druckes.

Literaturverzeichnis.

- (1) Arthur J. C.: Movement of protoplasm in coenocytic hyphae. Bot. Gaz., XXIV, 1897, p. 181, und Annals of Botany, 1897, Bd. 11, p. 493.
- (2) Balbiani E. G.: Études sur l'action des sels sur les Infusoires. Archiv de Anat. microsc., Bd. 2 1898, p. 518.
- (3) Baranetzki J.: Influence de la lumière sur les plasmodia des myxomycètes. Memoir. de la soc. de sc. nat. de Cherbourg, 1876.
- (4) De Bary A.: Die Mycetozoen (Schleimpilze). Leipzig 1864.
- (5) Bokorny Th.: Einige vergleichende Versuche über das Verhalten von Pflanzen und niederen Tieren gegen basische Stoffe. Pflüger's Archiv für Physiologie, 59, 1895.
- (6) Bokorny Th.: Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener Substanzen bei Algen und Infusorien. Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. 64, 1896.
- (7) Bottazzi F.: Osmotischer Druck und elektrische Leitfähigkeit der Flüssigkeiten der einzelligen, pflanzlichen und tierischen Organismen. Ergebnisse der Physiologie von Asher und Spiro. VII. Jahrg. 1908.
- (8) Brefeld O.: Dictyostelium mucoroides, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten. (Abhandl. d. Senkenberg. Gesellschaft, Bd. VII). Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Heft VI, Myxomyceten.
- (9) Bruck F. W.: Beiträge zur Physiologie der Mycetozoen. Zeitschr. für allgemeine Physiologie. Bd. VII, Heft I, 1907, p. 527.
- (10) Clifford J. B.: Notes on some Physiological Properties of a Myxomycete Plasmodium. Annals of Botany. Vol. XI, 1897, p. 180 bis 186.
- (11) Constantineanu J. C.: Über die Entwicklungsbedingungen der Myxomyceten. Inaug. Dissertation. Halle a. S. 1907.
- (12) Czapek F.: Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut der Pflanzenzellen. Jena 1911.
- (13) Ensch N.: Notes sur les Myxomycètes (Miscellanées biologique au professeur Alfred Giard à l'occasion du XXV^e anniversaire de la fondation de la station zoologique de Wimreux), Paris 1899. Ref. Bot. Zentralblatt 1901, Bd. I, II. Quart., p. 8 bis 10.
- (14) Ewart A. J.: On the Physic and Physiology of Protoplasmic Streaming in Plants. Oxford, At the Clarendon Press. 1903.
- (15) Harper R. A.: Figures produced by Protoplasmic Streaming in Fungi and Slime Moulds. Sciences N. S. XXV. 1907 (auch XVIII, 1903).

- (16) Hauptfleisch: Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1892, Bd. XXIV, p. 173 bis 231.
- (17) Hertel E.: Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschrift f. allgem. Physiologie, Bd. IV, 1904, p. 17 bis 20.
- (18) Hilton A. E.: On the cause of reversing currents in the plasmodia of Mycetozoa. (Journ. Quekett Micr. Club, 1908). Referat im Journal R. Microscopic. Soc. London, 1909.
- (19) Höber R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. III. Aufl., Leipzig 1911.
- (20) Hofmeister: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.
- (21) Hörmann G.: Studien über die Protoplasmaströmung bei Characeen. Jena 1878. Verl. Fischer.
- (22) Jasuda Atsuchie: On the accommodation of infusoria to the solution of certain substances in various concentration. Annotationes zoologicae Japonenses Tokyo, 1897, I, p. 23 bis 29 und Botanical Magazine, Tokyo 1897.
- (23) Jensen: Die Protoplasmabewegung 1902. Ergebnisse der Physiologie, I. Jahrg.
- (24) Jönsson B.: Der richtende Einfluß strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzenteile (Rheotropismus). Vorl. Mitteilung. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. I, 1883, p. 513.
- (25) Josing E.: Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. (Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 36, 1901).
- (26) Kanitz A.: Der Einfluß der Temperatur auf die pulsierenden Vakuolen der Infusorien und die Abhängigkeit biologischer Vorgänge von der Temperatur überhaupt. Biolog. Zentralblatt 1907, p. 11.
- (27) Kanitz A.: Arbeiten über die RGT-Regel bei Lebensvorgängen. Zeitschrift f. Elektrochemie, 1907 p. 707.
- (28) Kanitz A.: Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur. Zeitschr. f. physikalische Chemie, 70. Bd. 1909. Arrhenius Festschrift.
- (29) Klemm P.: Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. 28, Heft 4.
- (30) Kluyver A. J.: Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissenschaften in Wien. Math.-naturwiss. Klasse; Bd. CXX, Abt. I, Dezember 1911.
- (31) Kohl F. G.: Zur Physiologie des Zellkerns. Bot. Zentralblatt, Bd. 72, Nr. 44, p. 168.
- (32) Kühne W.: Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig 1864. Verlag Engelmann.
- (33) Molisch H.: Über den Einfluß des Tabakrauches auf die Pflanze. I. u. II. Teil. Sitzungsberichte der kais. Akad. d. Wissenschaften in Wien. Bd. CXX, Abt. I, 1911.
- (34) Nägeli C.: Die Bewegung im Pflanzenreiche. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Heft 2, 1860.
- (35) Nadson: Des cultures de Dictyostelium mucoroides. Scripta botanica, XV. 1899. St. Petersburg (Russisch mit französischem Résumé).
- (36) Pfeffer W.: Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandl. der math.-physischen Klasse der königl. Sächs. Ges. der Wissenschaften, Bd. XVI, 1890.

- (37) Pinoy E.: Nécessité d'une symbiose microbienne pour obtenir la culture des Myxomycètes. Bull. de la Soc. Mycologique de France, T. 137, 1903.
- (38) Pinoy E.: Role de bactéries dans le développement des certains Myxomycetes. Annales de l'institut Pasteur. Tome XXI, 1907, p. 822.
- (39) Prziham H.: Die Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Leipzig 1908.
- (40) Rosanoff: Sur l'influence de l'attraction terrestre des Plasmodies des Myxomycètes. Mem. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg 1868, p. 155.
- (41) Sachs J.: Das Protoplasma der Rhizopoden und die Pflanzenzellen, 1863.
- (42) Schleicher in Strassburger, p. 69.
- (43) Schröter A.: Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora 1905, Erg. Bd., p. 1—30.
- (44) Sorokin N.: Beobachtungen über die Bewegung von Plasmodien der Myxomyceten. Grundzüge der Mycologie, p. 466 ff. Russisch. Referat in Just Jahresbericht, 1878, I, p. 471.
- (45) Stahl E.: Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeitung 1884.
- (46) Stange B.: Über chemotaktische Reizbewegungen. Die Myxamoeben der Myxomyceten, p. 155, Bot. Zeitung 1890.
- (47) Strassburger E.: Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmosporen. Jena 1878, p. 71.
- (48) Velten V.: Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmaabewegung. Flora, 59, 1876.
- (49) Verworn M.: Allgemeine Physiologie 1909, p. 380.
- (50) Vouk V.: Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien, I. Teil. Die Rhythmik der Protoplasmaströmung. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. 119, 1910.
- (51) Wortmann: Über Thermotropismus bei Plasmodien von Fuligo. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. 1885, p. 117.
- (52) Zopf W.: Die Pilztiere oder Schleimpilze. Breslau 1885.
-

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung nebst Bemerkungen über die Form der Plasmodien	1 [653]
II. Beginn und Aufhören der Rhythmik	3 [655]
1. Die Bewegung der Plasmodiellen	4 [656]
2. Die Rhythmik vor der Fruchtbildung	6 [658]
III. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung	7 [659]
IV. Die Amplitude der Rhythmik	11 [663]
V. Der Einfluß des Lichtes auf die Protoplasmaströmung	12 [664]
1. Der Lichtwechsel und die Rhythmik	13 [665]
2. Versuche über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die Plasmodien	14 [666]
3. Anhang über den Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung der Fruchtkörper	16 [668]
VI. Der Einfluß der Temperatur auf die Rhythmik	17 [669]
1. Die <i>RGT</i> -Regel und die Rhythmusdauer	18 [670]
2. Die <i>RGT</i> -Regel und die Stromgeschwindigkeit	20 [672]
3. Das Verhalten der Plasmodien bei extremen Temperaturen	21 [673]
4. Die Ergebnisse der Temperaturversuche	22 [674]
VII. Der Einfluß der Schwerkraft auf die Rhythmik und die Frage von der Geotaxis der Plasmodien	22 [674]
1. Wird die Plasmodienströmung von der Schwerkraft beeinflusst?	22 [674]
2. Die Frage über die Geotaxis der Plasmodien	24 [676]
VIII. Der Einfluß der Narkotika und einiger Gifte auf die Plasmodien	25 [677]
1. Versuche mit Ätherdämpfen	25 [677]
2. Versuche mit Ätherwasser	27 [679]
3. Der Einfluß des Tabakrauches auf die Plasmodienbewegung	27 [679]
4. Versuch mit Nikotin	28 [680]
5. Versuche mit Pyridin	29 [681]
6. Versuche mit Ammoniak	29 [681]
IX. Das Verhalten der Plasmodien in hyper- und hypotonischen Flüssigkeiten	30 [682]
1. Das Verhalten der Plasmodien in Wasser	31 [683]
2. Das Verhalten der Plasmodien in Kaliumnitrat-, Kochsalz- und Zuckerlösungen	32 [684]
3. Über die Größe des Innendruckes bei Plasmodien	33 [685]
X. Zusammenfassung der Ergebnisse	34 [686]
Literaturübersicht	37 [689]

Tafel I.



Tafel I.

Fig. 1. Der Kopf eines Plasmodiums.

» 2. Der Fuß eines Plasmodiums.

» 3. Eine Partie aus dem Kopfe eines Plasmodiums mit dem Hauptstrom. Vergr. 120f.

» 4. Ein Hauptstrom mit Nebenströmen.

» 5. Eine Partie aus dem mittleren Teile eines Plasmodiums.

» 6. Eine mittlere Partie eines Plasmodiums mit der charakteristischen Verzweigung der Stränge.

Sämtliche Mikrophotographien (ausgenommen Fig. 3) bei 60facher Vergrößerung.



Fig. 1

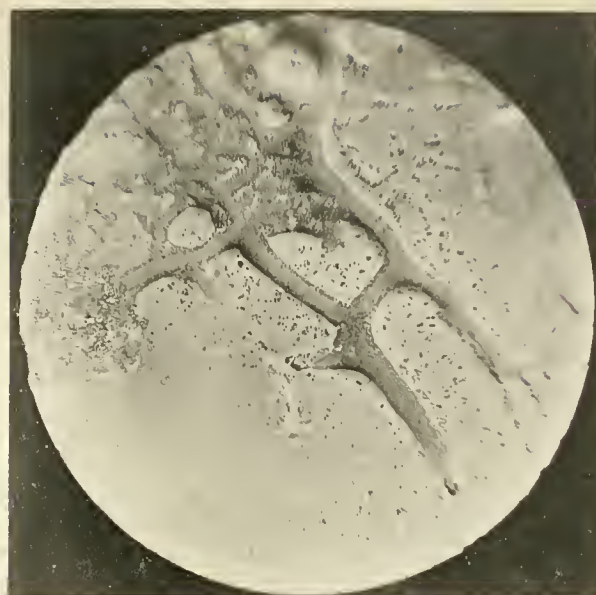


Fig. 2

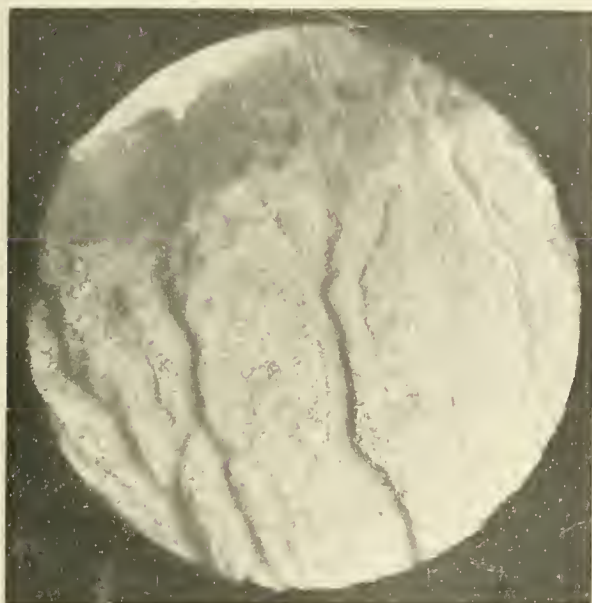


Fig. 3

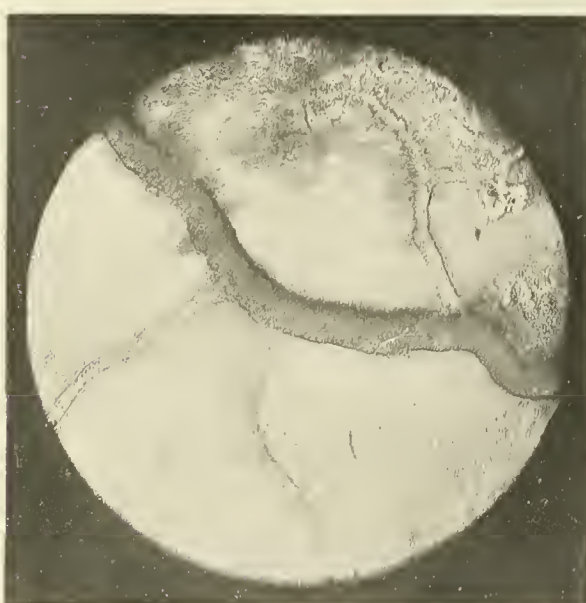


Fig. 4

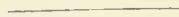


Fig. 5



Fig. 6 Liehdruk v. Max Jaffé, Wien.

Tafel II.



Tafel II.

Fig. 7. Beginn des Expansionsstadiums nach der Benetzung mit destiliertem Wasser.

- » 8. Fortschreitende Expansion und Bildung der Seitensprosse.
- » 9. Maximale Expansion mit den Seitenästen.
- » 10. Anomale Fruchtkörperbildung im Wasser.
- » 11. Sehr schwache Plasmorhysis in 0·01 Mol NaCl-Lösung.
- » 12. Plasmorhysis in 0·05 Mol KNO₃-Lösung.

Sämtliche Mikrophotographien bei 60facher Vergrößerung.

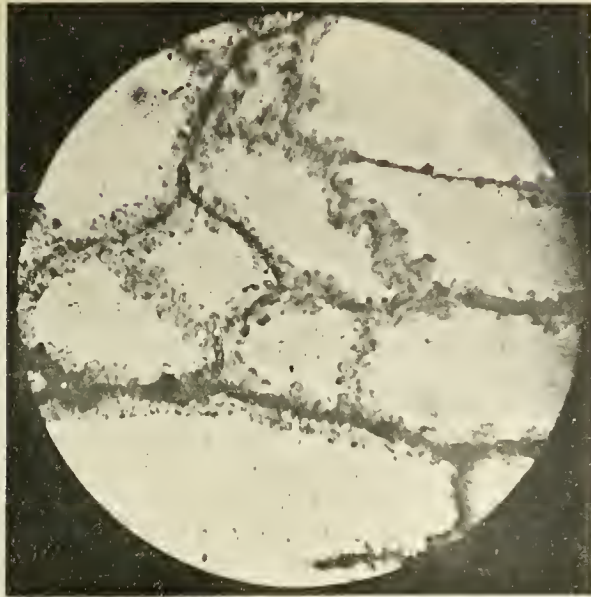


Fig. 7

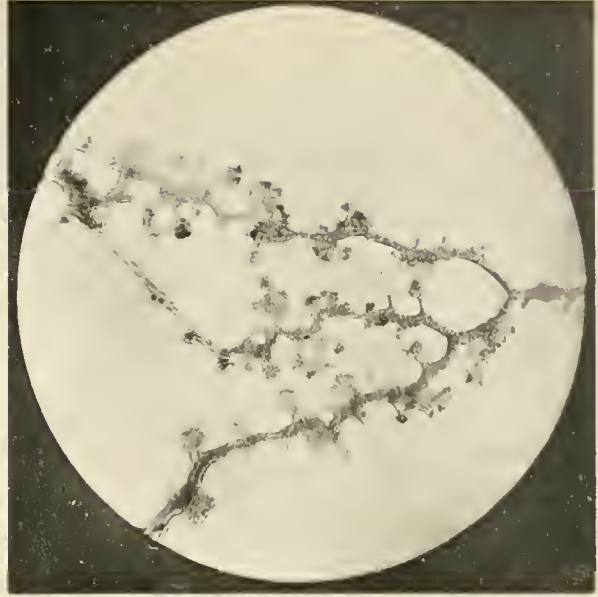


Fig. 8



Fig. 9



Fig. 10



Fig. 11

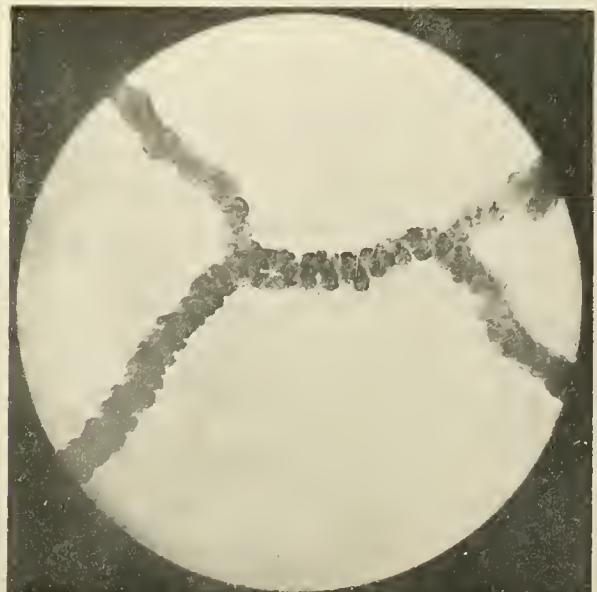


Fig. 12

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Vouk Valentin (Vale)

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien \(mit 2 Tafeln und 12 Textfiguren\). II. Teil Studien über die Protoplasmaströmung. 653-692](#)