Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Kerns auf das Protoplasma.

Von

Dr. **Bruno Hofer**,
Assistent am zool. Institut in München.

Hierzu Tafel IV und V.

Bekanntlich hatte der Zellkern in der zu so allgemeiner Anerkennung gelangten Protoplasmatheorie Max Schultze's nur eine untergeordnete Rolle gespielt, und der Sitz sämtlicher Lebensfunktionen der Zelle war allein in das Protoplasma verlegt worden; ein begreiflicher Irrtum, solange damals in vielen und großen Tiergruppen, wie z. B. den Foraminiferen, ein Zellkern nicht überall aufgefunden werden konnte.

Je mehr aber in der Folge durch die modernen histologischen Methoden der Nachweis des Zellkerns gelang, und seine allgemeinste Verbreitung im Tier- und Pflanzenreich bewiesen wurde, um so mehr fiel seine Wichtigkeit in die Augen; und selbst Haeckel, welcher in der von ihm aufgestellten Gruppe der Moneren noch das Fehlen eines Zellkerns behauptet hatte, trat auf Grund der weiten Verbreitung desselben und aus theoretischen Gesichtspunkten zuerst mit Entschiedenheit für die Bedeutung des Kerns ein.

Indessen auch von der Gruppe der Moneren wurden mit der Zeit immer größere Stücke abgebröckelt, und man kann wohl, ohne fehlzugehen, behaupten, daß mit unsern heutigen Färbungsmethoden bei allen Moneren ein Kern zu finden sein müßte, so daß derselbe sämtlichen Tieren zukommen würde.

Es war aber nicht sowohl der Nachweis seiner allgemeinsten Verbreitung, welcher die Erkenntnis von der Wichtigkeit des Kerns im Leben der Zelle begründete, als vielmehr die große Rolle, welche derselbe nach den klassischen Untersuchungen Bütschli's, Strasburger's u. a. bei der Zellteilung zu spielen berufen ist, und noch mehr sein hervorragendster Anteil an der Befruchtung und Vererbung, wie er zuerst von Oscar Hertwig aufgedeckt wurde.

Besteht nach den fundamentalen und von allen Seiten bestätigten Untersuchungen dieses Forschers das Wesen der Befruchtung und Vererbung in der Vereinigung eines Sperma- und Eikerns, und kann somit der Sitz der Vererbungsenergien nur in den Kernen gesucht werden, so müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß der Kern in dem Leben der Zelle auch auf alle diejenigen Funktionen von Einfluß sein muß, welche er später vererbt. Es wäre doch zum mindesten höchst unwahrscheinlich, daß ein Gebilde, welches in dem ganzen Leben der Zelle einen so konstanten Bestandteil derselben darstellt, nur zur Zeit der Fortpflanzung in Aktion treten, dennoch aber der Träger aller elterlichen, vererbbaren Funktionen sein sollte.

Allein so gut begründet die aus den Vererbungserscheinungen abgeleiteten Schlußfolgerungen auch sind, so läßt sich daraus der Einfluß des Kerns auf das Protoplasma doch immer nur in seinen allgemeinsten Umrissen feststellen; das Detail, welche einzelnen spezifischen Funktionen der Zelle nur unter Mitwirkung des Kerns zustande kommen können, das zu ermitteln, bleibt allein der direkten Beobachtung und dem Experiment vorbehalten.

Hierauf bezügliche Untersuchungen sind denn auch bereits in beträchtlicher Anzahl angestellt worden und haben auch schon zu den bemerkenswertesten Resultaten geführt, welche ich hier in Kürze zusammenfassen will.

Einer ausführlichen historischen Darstellung kann ich mich dabei füglich enthalten, da Balbiani in seiner neuerdings publizierten Abhandlung: „Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés“ eine solche bereits geliefert hat. Ich lasse hier nur, um den gegenwärtigen Stand der Frage kurz zu charakterisieren, die bisher teils gesicherten, teils noch zweifelhaften Behauptungen in Kürze folgen, indem ich für die Einzelheiten auf die Originale verweise, überdies im Verlauf meiner Untersuchungen noch genauer darauf zu sprechen kommen werde.

1) Durch die künstlichen Teilungsversuche an Actionosphaerium Eichhornii, Polystomella crispa, Difflugia, Gastrostyla vorax, Stentor coeruleus und polymorphus, Climacostomum virens, Paramaecium, Cyrtostomum leucas, Trachelius ovum, Prorodon niveus ist der zuerst von K. Brandt [1]) ausgesprochene, hauptsächlich aber von Nussbaum [2]) und Gruber [3]) begründete, von Verworn [4]) und Balbiani [5]) bestätigte Satz zur Gewißheit erhoben worden, daß kernlose Stücke einer Zelle sich nicht mehr zu regenerieren imstande sind, sondern daß das Vermögen der Regeneration unter dem Einfluß des Kerns steht, da ausschließlich die kernhaltigen Teilstücke verloren gegangene Körperpartien ersetzen können. Hieraus zog Nussbaum den Schluß: „Es scheint somit, als ob zur Erhaltung der formgestaltenden Energie der Zelle der Kern unentbehrlich sei", und Gruber: „daß der Kern der wichtigste, daß er der arterhaltende Bestandteil der Zelle ist, und daß man ihm mit Recht die höchste Bedeutung bei den Vorgängen der Vererbung zuschreibt".

2) Nach den übereinstimmenden Angaben aller Forscher ist das kernlose Teilstück nicht dauernd lebensfähig, sondern fällt einer Desorganisation anheim (Balbiani), während sich das kernhaltige wie ein normales Individuum verhält und unter geeigneten Existenzbedingungen selbst fortpflanzen kann.

3) Nach den Beobachtungen von Schmitz [6]), Klebs [7]), Verworn [8]) und Balbiani [9]) steht die Sekretion unter dem Einfluß

---

1) K. Brandt, Über Actinosphaerium Eichhornii. Diss. inaug. Halle 1887.

2) Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886.

3) Gruber, Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centralblatt, Bd. IV, Nr. 23, p. 717; Bd. V, Nr. 5, p. 137.

Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Berichte der Naturf.-Gesellschaft zu Freiburg, Bd. 1, 1886.

4) Verworn, Biologische Protistenstudien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 46, p. 455, 1888.

5) Balbiani, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prém. Part. Recueil Zool. Suisse T. v. Januar 1889.

6) Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift der Naturf.-Ges. zu Halle, 1879.

7) Klebs, Über den Einflufs des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. VII, Nr. 6, 1887.

8) Verworn, loc. cit. Nr. 4.

9) Balbiani, loc. cit. Nr. 5.

des Kerns, da nur die kernhaltigen Stücke einer Zelle bei den Pflanzen eine Cellulosemembran, bei den Tieren ein Gehäuse oder eine Cuticula abscheiden, die kernlosen aber nicht.

4) Die Bewegungsfähigkeit soll, wie Gruber[1]) angiebt, bei den Infusorien und überhaupt wohl bei den meisten Protozoen durch Entfernung des Kerns nicht alteriert werden. In ähnlichem Sinne äußert sich Balbiani[2]), indem er sagt: „Les fonctions, qui ne sont pas immédiatement atteintes par l'absence du noyau sont: le mouvement ciliaire, qui persiste, mais va en s'affaiblissant graduellement jusqu'à la mort . . . ."

5) Unabhängig vom Kern sind ferner nach Balbiani die Pulsationen der kontraktilen Vakuole, da die letztere in kernlosen Stücken nach der Teilung weiter funktionierte, sich indessen nicht neu bilden konnte.

6) Die Aufnahme von Nahrung und die Defäcation vollziehen sich bei Infusorien ohne die Mitwirkung des Kerns (Balbiani)[3]).

7) Die Funktionen der Verdauung in ihren Beziehungen zum Kern sind bisher noch nicht in den Kreis exakter Experimente gezogen worden. Doch haben zu dieser Frage Gruber und Balbiani bereits Stellung genommen, indem Gruber, gestützt auf seine Beobachtungen an Actinophrys sol, für die Einflußlosigkeit des Kerns auf die Ernährung eintrat, während Balbiani sich unbestimmter ausdrückt. So sagt derselbe[4]): „Les fonctions, qui sont influencées (nämlich vom Kern) d'une manrièse douteuse, sont la digestion et l'assimilation." Er zieht dagegen aus der Lebensunfähigkeit kernloser Stücke den Schluß, daß der Kern auch bei den trophischen Funktionen des Plasmas eine Rolle zu spielen scheint.

Aus dieser kurzen Zusammenstellung ersehen wir, daß fast alle elementaren Funktionen des Protoplasmas in ihren Beziehungen zum Kern in den Kreis der Beobachtung gezogen sind, welche auch bereits einige höchst wichtige und unumstößliche Resultate namentlich über die Regenerationsfähigkeit zu Tage gefördert hat.

Indessen nicht sämtliche der ermittelten Ergebnisse besitzen den gleichen Wert der Zuverlässigkeit.

---

1) Gruber, Über die Einflufslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum der Tiere. Biol. Centralbl. Bd. III, Nr. 19, p. 580.

2) Balbiani, loc. cit. p. 54.

3) loc. cit. p. 54.

4) loc. cit. p. 54.

Wissenschaftlich begründet können wir nur die unter 1), 2) und 3) angeführten Beobachtungen gelten lassen, aus denen sich die beiden Folgerungen ergeben, daß

I. kernloses Plasma nicht dauernd lebensfähig ist;

II. alle plastischen Prozesse nur unter dem Einfluß des Kerns im Protoplasma zustande kommen können.

Nicht in gleicher Weise ausreichend begründet und auch nicht so verallgemeinerungsfähig sind dagegen alle übrigen erwähnten Beobachtungen, hauptsächlich weil die für die Entscheidung dieser Fragen gewählten Objekte, vorwiegend Infusorien, einmal zu spezialisiert sind, dann aber durch den Akt der künstlichen Teilung zu stark pathologisch verändert werden, wie ich noch genauer zeigen werde, um an ihnen den reinen Einfluß des Kerns auf die elementaren Lebensfunktionen des Plasmas studieren zu können.

Eine erneute Untersuchung dieser Fragen an geeigneteren Objekten versprach daher zu gesicherteren Resultaten zu führen, und ich habe mich derselben auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. R. Hertwig, unterzogen, wofür ich demselben wie für die weitere reiche Anregung im Verlauf meiner Arbeit an dieser Stelle meinen wärmsten Dank ausspreche.

Das Objekt, an welchem ich meine Experimente angestellt habe, war hauptsächlich die bekannte Amoeba Proteus.

Während dieselbe für die Untersuchung der Regenerationsfähigkeit viel weniger geeignet ist als die Infusorien, so hat sie doch vor letzteren unbestreitbare Vorzüge. Abgesehen von der größeren Leichtigkeit, dieselbe künstlich zu teilen, werden diejenigen pathologischen Erscheinungen, welche bei den Infusorien infolge der längere Zeit nach der Teilung andauernden direkten Berührung des Wassers mit dem nackten Plasma eintreten, solange die Wundränder noch nicht geschlossen sind, hier gänzlich vermieden. Wie nämlich Balbiani nachgewiesen hat, wird die durch den Schnitt erzeugte Wundstelle nicht mit einer neu gebildeten Cuticula verschlossen, sondern nur dadurch gegen den Eintritt von Wasser geschützt, daß sich die Schnittränder der alten Cuticula aneinanderlegen. Ich führe Balbiani's eigene Worte an [1]):

„Lorsqu'on examine avec soin l'état de la plaie produite par l'instrument tranchant dans un fragment non nucléé, mais bien agile et vivant (environ 24 heures après la section), il semble que celle-ci soit bien cicatrisée par une sécrétion de substance cuti-

1) loc. cit. p. 52.

culaire rétablissant la continuité du tégument à l'extrémité coupée. Le bords de la solution de continuité se rejoignent exactement, de manière à protéger le plasma sous-jacent et à la garantir du contact de l'eau. Mais si l'on exerce une legère pression sur le corps de l'animal par l'intermédiaire de la lamelle de verre mince, ou si on laisse le corps s'aplatir par capillarité contre le porte-objet en soustrayant une certaine quantité du liquide qui l'entoure, on observe que les bords de la plaie se disjoignent, s'écartent plus ou moins entre eux et donnent issue au plasma, ce qui amène la mort de l'animal par diffluence. Si l'on fait la même manoeuvre chez un fragment nucléé, même lorsque la troncature produite par la section est encore très prononcée, on peut pousser l'aplatissement du corps beaucoup plus loin sans amener la réouverture de la plaie et la mort par diffluence. Cette différence me semble démontrer que chez le mérozoite nucléé, il se produit une véritable cicatrisation organique de la plaie par sécretion d'une couche nouvelle de substance cuticulaire entre le bords de la solution de continuité, tandis que chez le mérozoite non nucléé la fermeture de celle-ci se fait par un simple accolement de ses bords, d'où leur faible adhérence entre eux et leur séparation facile dans les conditions, que nous venons de faire connaître. . . ."

Diese Art des Verschließens der Wunde geht nun nachweisbar so langsam vor sich, daß dem Eintritt von Wasser in das Plasma genügende Zeit gelassen ist. Daß dasselbe dann auch thatsächlich in übergroßen Mengen durch die Schnittwunde eindringt, das beweisen die Erscheinungen, welche mit dem Tode kernloser Teilstücke der Infusorien stets verbunden sind. Es ist jedem Beobachter bekannt, wie bei einigen Infusorien schon wenige Minuten nach erfolgter Teilung die hochgradigsten Verquellungserscheinungen auch an kernhaltigen Teilstücken auftreten, so daß es überhaupt nicht gelingt, bei einigen Spezies, wie Opalina ranarum, Trachelius ovum u. a. m., Regenerationserscheinungen zu beobachten. Bei andern weniger empfindlichen Infusorien, deren kernhaltige Teilstücke sich regenerieren, treten jedoch, wie z. B. bei Cyrtostomum leucas, schon einige Stunden nach der Teilung die ersten Zeichen übermäßiger Wasseransammlung im Protoplasma auf.

Hierüber sagt Balbiani [1]): „C'est d'abord l'apparition de vacuoles plus ou moins nombreuses dans le plasma. Parmi celles-ci

1) loc. cit. p. 52.

une ou deux se distinguent souvent par leur plus grand volume. Elles peuvent siéger dans les points les plus divers du corps, le plus souvent dans la partie antérieure, mais elles se déplacent aussi et se retrouvent tantôt au milieu, tantôt dans la partie postérieure. Ces vacuoles doivent leur formation à une imbibition aqueuse lente du plasma à travers la plaie . . . ."

Diese beginnende Vacuolisation des Plasmas nimmt nun am Ende des ersten und zweiten Tages so zu, daß dasselbe schließlich einem Verquellungsprozeß anheimfällt, welcher bei Cyrtostomum leucas im Durchschnitt nach 3 Tagen zum Tode des kernlosen Teilstücks führt.

Sehr ähnlich sind aber die Absterbungserscheinungen bei allen bisher auf diese Verhältnisse genauer untersuchten kernlosen Teilstücken der Infusorien.

Balbiani hat dieselben als eine Desorganisation des Plasmas aufgefaßt, deren Ursache er in der Aufhebung des Kerneinflusses erblickt. Hierin kann ich diesem Forscher nicht vollkommen beistimmen, insofern als ich zwar zugebe, daß bei Anwesenheit des Kerns möglicherweise das bloßgelegte Protoplasma gegen eine übermäßige Wasserdiffusion resistenter wäre, auch ohne sich durch eine neu zu bildende Cuticula zu schützen; indessen könnte bei den kernlosen Stücken die zum Tode des Plasmas führende Verquellung auch rein nach den physikalischen Gesetzen der Diffusion erfolgen und würde wahrscheinlich bei einem kernhaltigen Teilstück oder einem normalen Infusor ebonso prompt eintreten, wenn man dauernd an einer bestimmten Körperstelle die Cuticula entfernen und das Plasma bloßlegen könnte. Diese Möglichkeit läßt sich experimentell nicht gut feststellen; es ist jedoch bei den kernlosen Teilstücken mit ihr als einer solchen bei Anstellung derartiger Versuche zu rechnen. Wenn dieselbe aber zugestanden werden muß, dann ist es nicht notwendig, daß die an den kernlosen Teilstücken der Infusorien auftretenden Veränderungen reine Folgeerscheinungen der Enucleation sind, sondern auch von pathologischen Momenten beeinflußt werden, durch welche die Wirkungen der Enucleation völlig verdeckt werden können, und deren Tragweite wir jedenfalls vorläufig nicht zu übersehen imstande sind.

Dies ist der Hauptgrund, weshalb ich die Infusorien zu Versuchen über den Einfluß des Kerns auf die meisten fundamentalen Lebenserscheinungen des Protoplasmas mit Ausnahme der Regenerationsfähigkeit für weniger geeignet halte als die Rhizopoden und speziell die Amöben.

Die bei den Infusorien so leicht auftretenden Verquellungserscheinungen lassen sich nämlich bei den Amöben, im besondern bei Amoeba Proteus vollkommen vermeiden. Hier werden, auch wenn der Schnitt mit einem noch so scharfen Skalpell ausgeführt ist, durch den beim Schneiden angewendeten Druck die beiden gegenüberliegenden Ektosarkschichten im Moment des Durchschneidens so fest aufeinander gepreßt, daß sie augenblicklich vollkommen verlöten und infolgedessen auch nicht eine Spur von Entosark austreten, ebensowenig die geringste Wassermenge in das Plasma eintreten kann. Von einer Schnittwunde kann hier also überhaupt nicht gesprochen werden, da oft nur wenige Sekunden nach erfolgter Teilung an der Schnittstelle sofort Pseudopodien lebhaft hervorgetrieben werden, und für eine Vernarbung, wie sie selbst bei kernhaltigen Stücken geteilter Infusorien noch so lange zu bemerken ist, nicht das geringste Anzeichen vorliegt. Infolgedessen sind alle die durch direkte Berührung des Entosarks mit dem Wasser notwendig eintretenden pathologischen Erscheinungen bis zum Tode der kernlosen und kernhaltigen Teilstücke gänzlich ausgeschlossen. Daher war auch die durchschnittliche Lebensdauer von über 100 kernlosen Teilstücken der Amoeba Proteus 9—10 Tage, während dieselbe bei den Infusorien im Mittel nur 3 Tage betrug. In fünf Fällen habe ich sogar am 14. Tage nach erfolgter Teilung die noch lebenden kernlosen Teilstücke abgetötet und mit Reagentien und Färbemitteln ihre faktische Kernlosigkeit bewiesen.

Ein zweiter Grund, weshalb die Amöben zu künstlichen Teilungsversuchen den Infusorien vorzuziehen sind, liegt in der Möglichkeit, bei ersteren relativ sehr große, kernlose Stücke zu erhalten. Während bei den Infusorien entweder die Größe des Kerns, wie z. B. beim Stentor, oder seine Lagerung in der Körpermitte der Abtrennung großer, kernloser Stücke enge Schranken setzt, gelingt es, aus einer Amöbe bei einiger Übung den Kern fast ganz allein mit nur geringen Spuren von Plasma zu entfernen.

Dieser Punkt ist zwar nicht von prinzipieller Bedeutung, indessen doch nicht außer acht zu lassen, weil die Größe der Teilstücke, der kernlosen wie der kernhaltigen, auf die Fähigkeit und Dauer des Lebens zweifellos von Einfluß ist.

Die Teilungsfähigkeit des Protoplasmas besitzt nämlich eine untere Grenze, insofern als das Volumen eines Teilstückes unter ein gewisses Minimum nicht sinken darf, wenn nicht die Dauer

des Lebens einer erheblichen Einschränkung unterliegen soll. Wird dieses Minimum, welches jedenfalls durch ein zum Leben des Plasmas notwendiges und nur in bestimmten Grenzen schwankungsfähiges Verhältnis von Ektosark zu Entosark festgestellt ist, weiter unterschritten, so treten schon nach einigen Tagen, bei genügender Kleinheit der Teilstücke schon nach wenigen Stunden oder Minuten, Verquellungserscheinungen im Plasma auf, welche zu einem frühzeitigen Tode führen. Diese Folgen zeigen sich in gleicher Weise an kernhaltigen sowohl wie an kernlosen Teilstücken, so daß der Einfluß des Kerns hierbei nicht im Spiele sein kann. Dieselben lassen sich aber völlig vermeiden, wenn man zum Experiment nur große Individuen verwertet und das Volumen der kernlosen Teilstücke so bemißt, daß sie an Größe den kernhaltigen entweder gleichkommen oder dieselben wenn möglich übertreffen. Das letztere Größenverhältnis lag bei der überwiegenden Mehrzahl meiner Versuche vor, so daß dieselben auch den durch zu geringe Größe der Teilstücke bedingten Einflüssen gegenüber einwandsfrei sind.

Bevor ich nun zu der eigentlichen Darstellung meiner Untersuchungen übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Art und Weise meiner Experimente vorausschicken.

Die künstlichen Teilungen wurden ausnahmslos unter dem Mikroskop mit einer zur Schneide angeschliffenen Nadel ausgeführt unter gleichzeitiger Beobachtung des in seiner jeweiligen Lage sehr leicht erkennbaren Kerns, um danach die Größe der kernlosen und kernhaltigen Teilstücke durch geeignete Schnittrichtung genau bemessen zu können. Sehr wichtig für das weitere Verhalten der Teilstücke ist die sorgfältigste Reinigung der Nadel und ein so scharfer und glatter Schnitt, daß weder Plasmatropfen aus der Amöbe ausgepreßt werden, noch Wassertropfen in dieselbe eindringen können. Die weitere Kultivierung geschieht zweckmäßig in einer Feuchtkammer auf sehr tief und groß ausgeschliffenen Objektträgern, in denen das gut filtrierte Wasser 2—3mal täglich gewechselt werden muß, um ein Überhandnehmen von stets auftretenden Spaltpilzen möglichst zu vermeiden und auch den verbrauchten Sauerstoff rechtzeitig zu ersetzen.

Zwar ist Amoeba Proteus gegen Sauerstoffmangel nicht derartig empfindlich, wie es nach Zopf[1]) die meisten Amöbenzu-

1) Zopf, Die Pilzthiere oder Schleimpilze, p. 85.

stände der Myzetozoen sind, welche infolge von Sauerstoffentziehung zuweilen schon nach 2—3 Stunden ihre Ingesta entleeren und dann zerfallen. Nach Versuchen, welche ich mit Amöba Proteus angestellt habe, indem ich dieselben teils in vorher gekochtem, teils ungekochtem Wasser unter dem Deckgläschen kultivierte, nachdem dessen Ränder mit Öl verstrichen waren, entleerten dieselben ihre Nahrungsballen nicht, sondern starben mit denselben im Verlauf von 12—24 Stunden unter Verquellungserscheinungen des Protoplasmas.

Ich hebe diese relative Unempfindlichkeit der Amoeba Proteus gegen Sauerstoffmangel hier besonders hervor, weil dieselbe bei den später zu beschreibenden Versuchen über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung für die Beurteilung gewisser Erscheinungen von Bedeutung sein wird.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen über die Bedingungen der künstlichen Teilungsexperimente gehe ich zu der genaueren Darstellung meiner Versuche über und bespreche der Reihe nach den Einfluß des Kerns

1) auf die Bewegung,
2) auf die Verdauung,
3) auf die Funktionen der kontraktilen Vacuole.

1. Über den Einfluß des Kerns auf die Bewegung.

Obwohl die Bewegung der Amöben schon so oft beschrieben worden und in ihren Grundzügen allgemein bekannt ist, hat mich eine erneute Untersuchung derselben speziell bei der Amoeba Proteus doch noch auf einige bisher nicht genügend gewürdigte Erscheinungen aufmerksam gemacht, die das Gesamtbild der so wechselvollen Bewegungsformen vervollständigen, deren genaueste Kenntnis aber erforderlich ist, um den Einfluß des Kerns auf dieselben richtig zu beurteilen.

Die Form, unter der sich bei den Amöben die Bewegung dem Auge verrät, ist bekanntlich das sogenannte „Fließen“ des Protoplasmas. Die Schnelligkeit desselben oder die Intensität der Bewegung ist in den einzelnen Spezies verschieden, so daß man langsam und schnell bewegliche Formen unterscheiden kann. Die Ursache dafür ist in dem jeder Zelle eigentümlichen Chemismus, als der treibenden Kraft für die Bewegung, zu suchen und nicht allein in der verschiedenartigen Konsistenz des Protoplasmas, wie dies zuweilen angenommen worden ist. Dabei soll nicht bestritten

werden, daß mit derselben motorischen Kraft konsistenteres Plasma schwerer in Bewegung zu setzen sein wird als flüssigeres; nur der umgekehrte Schluß von dem Kohäsionsgrad auf die Bewegungsintensität ist unstatthaft.

Die Amoeba Proteus gehört nun zu der mit mehr zähflüssigem, nicht vakuolisiertem Protoplasma ausgestatteten Amöbengruppe, das Maximum ihrer Bewegungsintensität hat eine Ortsveränderung von 0,2 mm in der Minute zur Folge. Die Bewegung bleibt im allgemeinen eine gleichmäßige, die Ruhepausen sind fast stets kurz und gehen selten über wenige Minuten hinaus. Die Form der Pseudopodien ist stets fingerförmig oder lappig, und ihre Länge ist ebenso wie ihre Anzahl außerordentlichen Schwankungen unterworfen. Oft ist der ganze Körper in 3—4 sehr lange Pseudopodien nach den verschiedensten Richtungen des Raums hin ausgezogen, so daß man einen von denselben abgesetzten, massigeren Körper überhaupt nicht zu unterscheiden vermag (cf. Fig. 16). Oft gehen von einem massigen, dicken Leib 40—50 kurze fingerförmige Läppchen ab (cf. Fig. 17), und zwischen diesen beiden Extremen finden sich alle Übergänge, wie am besten die Fig. 1a—9a zeigen. Oft kann man dagegen überhaupt von Pseudopodien kaum sprechen, da der Körper eine einheitlich fließende, an den Rändern tiefer oder seichter ausgebuchtete Masse darstellt.

Es ist nun möglich, bei der Amoeba Proteus, ähnlich wie dies schon von der Amoeba radiosa bekannt ist, zwei in ihren Extremen scharf voneinander geschiedene Arten der Bewegung zu unterscheiden, welche ich kurz, die eine als die direkt oder unmittelbar den Ortswechsel vermittelnde, die andere als die indirekt oder mittelbar eine Ortsveränderung bedingende Bewegungsform charakterisieren möchte.

Bei der ersteren, welche allgemein unter der Bezeichnung der Protoplasmaströmung bekannt ist, heftet die Amöbe sich fest an die Unterlage und verteilt ihr Plasma in einer dicken Schicht wesentlich nur in einer Ebene unter verhältnismäßig geringer Oberflächenentfaltung, und indem sie so viel Plasma, als sie an der einen Stelle aussendet, an der andern wieder sofort einzieht, vermittelt sie durch diese Protoplasmaströmung direkt ihren Ortswechsel. Die durch diesen Bewegungsmodus bedingten Gestaltsveränderungen schwanken nur in geringen Grenzen. Der Amöbenkörper ist eine einheitlich fließende Masse mit tiefer oder seichter ausgebuchteten Rändern, und seine kurzen, dicken, stumpflappigen Pseudopodien, die sich nicht scharf vom Körper absetzen, würde

man auch prägnanter als lappige Fortsätze bezeichnen, obwohl eine scharfe Abgrenzung dieser beiden Begriffe naturgemäß unmöglich ist.

Bei dieser Bewegungsart nimmt die Amöbe auch allein Nahrungsbestandteile auf, so daß dieselbe auch gleichzeitig als die zur Ergreifung der Nahrung dienende Bewegungsform bezeichnet werden kann. Das wesentlichste Erkennungszeichen derselben liegt aber, wie schon erwähnt, in dem festen Haften des Plasmas an der Unterlage. Die Kraft, mit welcher dasselbe bewirkt wird, ist nicht unbeträchtlich, da die Amöbe einem seitlich gegen ihren Körper gerichteten Wasserstrom, wie man ihn z. B. mit einer Pipette durch nicht zu heftiges Einblasen erzeugen kann, sehr wohl eine Zeit lang zu widerstehen imstande ist.

Bei dem zweiten, nur mittelbar oder indirekt eine Ortsveränderung erzeugenden Bewegungsmodus klebt sich die Amöbe nicht an den Boden fest, sondern schwimmt entweder frei im Wasser oder ruht, nur ganz leicht auf einige ihrer Pseudopodien gestützt, auf dem Boden und folgt passiv jeder, auch der geringsten Bewegung des Wassers. War vorher das Plasma wesentlich nur in einer Ebene ausgebreitet und nur zu ganz kurzen Lappen ausgezogen, so strahlen jetzt nach allen Richtungen des Raums oft zahlreiche kurze, vom Körper scharf abgesetzte oder auch so lange Pseudopodien aus, daß man von einem eigentlichen „Leib“ gar nicht mehr sprechen kann; der ganze Körper ist dann in Pseudopodien ausgezogen. War im ersten Fall die Oberfläche eine verhältnismäßig geringe, so zeigt sie im Gegenteil bei dieser Bewegungsart die Tendenz zu reichster Entfaltung. Infolgedessen wird die Reibung vergrößert, und der Körper vermag jetzt im Wasser schwebend vermittels dieser Oberflächenvergrößerung einen Ortswechsel passiv durch die Strömungen des Wassers zu vollziehen. Bleibt das Wasser in völliger Ruhe, so verändert die Amöbe auch ihren Ort kaum merklich und kann Stunden lang an derselben Stelle liegen bleiben. In gewisser Beziehung vermag die Amoebe allerdings auch hier durch Aussendung von Pseudopodien eine sehr geringe direkte Ortsveränderung hervorzubringen, aber nur dadurch, daß ihr Körper, welcher auf den Pseudopodien balanciert, beim Einziehen und Ausstrecken derselben sich bald nach einer Seite hin senkt, bald auf der anderen hebt und so eine mehr fallende Ortsbewegung zeigt, die einen meßbaren Ortswechsel so gut wie garnicht zur Folge hat.

Infolge der mit diesem Bewegungsmodus verbundenen reichen Oberflächenentfaltung erscheint derselbe auch zur Aufnahme von Sauerstoff am geeignetsten und kann daher gleichzeitig als die zur Atmung dienende Bewegungsform bezeichnet werden Ihr wesentlichster Unterschied aber gegenüber der zuerst geschilderten Bewegungsart liegt in dem Mangel des festen Haftens an der Unterlage.

Eine normale Amöbe ist nun imstande, jede der beschriebenen Bewegungsformen beliebig nacheinander einzuschlagen. Der fortwährende Wechsel derselben bedingt es natürlich, daß sich zwischen den Extremen alle Übergangsformen finden, daß man z. B. Amöben trifft, die aus der frei flottierenden reich verästelten Form im Begriff sind, sich an den Boden zu heften, daß hingegen ebenso häufig kontrakte, am Boden klebende Tiere sich loszulösen beginnen und in derselben Gestalt, ohne sofort ihre Oberfläche zu vergrößern, eine Zeit lang liegen bleiben und jeder Bewegung des Wassers folgen.

Der soeben geschilderte Unterschied der beiden Bewegungsarten führt uns nun zu der wichtigen Frage: Wie kommt das Anheften der Amöbe zustande?

Die, wie mir scheint, am nächsten liegende Erklärung ist die Annahme, daß die Amöbe, um an der Unterlage haften zu können, ein klebendes Sekret ausscheidet, allerdings in so dünner Schicht, daß dasselbe mit unsern disponibeln Vergrößerungen nicht mehr wahrzunehmen ist.

Wir können aber einen derartigen Klebestoff aus der Thatsache entnehmen, daß sich beim Kriechen der Amöbe im Schlamm sehr häufig allerhand kleine zerfallene Pflanzenreste oft so fest an die Oberfläche ankleben, daß man Mühe hat, dieselben loszulösen. Streckt die in reines Wasser übertragene Amöbe sich aber und sendet ihre langen Pseudopodien aus, dann fallen die Schlammpartikelchen ganz von selbst ab.

Einen zweiten Grund für meine Annahme entnehme ich aus der beim Kriechen der Myzetozoenplasmodien beobachteten Erscheinung, daß dieselben auf der Unterlage einen deutlich sichtbaren, schleimartigen Stoff hinterlassen, in welchem die verschiedensten aus dem Körper ausgeschiedenen unverdaulichen Körper abgelagert werden.

Die Annahme eines derartigen Klebestoffs als Hilfsmittel der Bewegung mit aktiver Ortsveränderung auch bei den tierischen

Amöben dürfte sonach nicht ohne thatsächliche Anhaltspunkte und damit statthaft sein.

Nachdem ich hiermit die Bewegungserscheinungen der Amoeba Proteus der Hauptsache nach geschildert habe, gehe ich zu der Untersuchung über, inwieweit der Kern auf die Bewegung von Einfluß ist. Ich werde dabei zunächst an einem typischen aus der Reihe meiner Versuche ausgewählten Beispiel die bei der Teilung zu Tage tretenden Erscheinungen genauer schildern und lasse dann einen Teil meiner Versuchsprotokolle in tabellarischer Anordnung folgen.

Eine ganz besonders große Amoeba Proteus, welche sich, auf einem Objektträger isoliert, nach einiger Zeit angeklebt hatte und in gedrungener Gestalt, wie Fig. 1 (a und b) zeigt, lebhaft fließend fortbewegte, wurde durch einen scharfen, kurzen Schnitt in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück geteilt, so daß das letztere etwa $^1/_3$ größer war als das erstere. Sogleich lösten sich beide Teilstücke von der Unterlage ab, zeigten aber sonst nicht die geringste Bewegungsstörung, sondern ließen in demselben Tempo wie vor der Teilung die bekannte Strömung des Protoplasmas wahrnehmen, streckten auch an der Schnittstelle sofort Pseudopodien aus. Sie wurden nun nach Zusatz von frischem Wasser in demselben Gesichtsfeld weiter beobachtet.

Fünf Minuten nach der Teilung zeigte das kernhaltige Stück die in Fig. 2 a abgebildete Gestalt. Es hatte sich nicht an der Unterlage befestigt, sondern begann nach allen Richtungen des Raums lebhaft bald kürzere, bald längere Pseudopodien in schnellem Wechsel auszusenden, kurz es zeigte den Habitus und die mit indirektem Ortswechsel verbundene Bewegungsart einer normalen Amöbe.

In demselben Zeitraum hatte das kernlose Teilstück die in Fig. 2 b dargestellte Gestalt angenommen. Dasselbe hatte ebenfalls nach allen Seiten lange Pseudopodien in lebhaftem Tempo und Wechsel ausgeschickt, ohne sich am Boden festzuheften, und war in Aussehen und Bewegungsrhythmus von seinem korrespondierenden kernhaltigen Teilstück in keiner andern Weise als durch den Mangel des Kerns unterschieden. Es glich auf den ersten Blick einer völlig normalen Amöbe.

Genau dieselben Erscheinungen wurden nun ohne den geringsten Unterschied bei beiden Teilstücken weitere 10 Minuten hindurch beobachtet. Nach Verlauf von 15 Minuten nach der Teilung änderte sich das Bild auffällig.

Während das kernhaltige Stück denselben Bewegungsmodus beibehielt und seine Oberfläche so reich wie möglich zu entfalten suchte, begann an dem kernlosen Teilstück das Tempo der Bewegung immer langsamer zu werden. Die zur Entfaltung der Pseudopodien führende, vorwiegend centrifugale Bewegungsrichtung hörte fast gänzlich auf, und nur sehr selten wurde noch ein ganz kurzes neues Pseudopod ausgestreckt; es begann vielmehr eine centripetale, aber erheblich verlangsamte Bewegung des Plasmas. Indessen nicht bloß das Tempo der Bewegung war weniger lebhaft, als es sonst bei einer normalen Amöbe mit dem Einziehen von Pseudopodien verbunden zu sein pflegt, sondern die Pseudopodien bekamen zum Teil auf der Oberfläche schwache Faltungen, wurden auch mitunter in leichte Spiralwindungen eingedreht, so daß es den Anschein hatte, als ob das Protoplasma durch Wasserabgabe einschrumpfte. Der Gesamteffekt dieser rückläufigen Bewegung war jedenfalls der, daß nach 20 Minuten das kernlose Teilstück die in Fig. 3 b zur Darstellung gebrachte Gestalt repräsentierte. Es war ein kontrakter, rundlicher Protoplasmahaufen mit leicht gewellter Oberfläche und nach den 3 Richtungen des Raums etwa gleichem Durchmesser, dessen Bewegungsfähigkeit bis auf ein Minimum reduziert erschien. Das zu derselben Zeit abgebildete kernhaltige Stück zeigte dagegen den in Fig. 3 a skizzierten Habitus einer völlig intakten Amöbe.

Während der hierauf eine Stunde lang weiter fortgesetzten Beobachtung wechselte das kernhaltige Stück wie bisher fortwährend seine Gestalt; nach Verlauf von 30 Minuten zog es seine Pseudopodien ein, heftete sich zugleich an den Objektträger und bewegte sich wie vor der Teilung lebhaft strömend aus dem Gesichtsfeld des Mikroskops, um sich dann aber nach einiger Zeit wieder vom Boden loszulösen und das Spiel der Pseudopodien von neuem in gleicher Weise zu beginnen.

Das kernlose Teilstück blieb dagegen während dieser Zeit an der Stelle, an welcher es sich zusammengezogen hatte, unverwandt liegen. Zwar war seine Form auch nicht immer absolut dieselbe, es wechselte vielmehr seinen Umriß, indem es sich hier und da ganz leicht ausbuchtete. Das Tempo dieses Gestaltwechsels war aber kein gleichmäßiges, sondern nach langen Pausen völliger Ruhe schickte das Protoplasma auf der einen Seite träge einen ganz kurzen Lappen aus, während es auf der andern einen ähnlichen ebenso langsam zurückzog, um dann wieder minutenlang in völlige Bewegungslosigkeit zu versinken. Dieser thatsächlich vorhandene

Formenwechsel bewegte sich auch in so engen Grenzen, daß durch denselben der Gesamthabitus nicht mehr verändert werden konnte.

In dieser ganzen Zeit war das kernlose Stück niemals an die Unterlage geheftet, sondern ruhte nur, leicht auf dieselbe gestützt, und folgte der geringsten zitternden Bewegung des Wassertropfens.

Es wurden nun beide Stücke zusammen in einen kuglig ausgeschliffenen Objektträger mit sehr sorgfältig filtriertem, sauerstoffreichem Wasser in eine Feuchtkammer übertragen und von Zeit zu Zeit unter täglich 2—3-maliger Erneuerung des Wassers beobachtet.

Während der ersten neun Tage war das kernhaltige Teilstück in seinem ganzen Habitus und seiner Bewegung von einer normalen Amöbe nicht im geringsten zu unterscheiden. Es war also durch den Teilungsakt keine einzige seiner Funktionen derartig beeinflußt worden, daß sich auch nur die geringste darauf hindeutende Erscheinung hätte erkennen lassen.

Anders dagegen das kernlose Teilstück.

Im Verlaufe der ersten fünf Tage nach dem Teilungsakt zeigte dasselbe keine weiteren wesentlichen Veränderungen als diejenigen, welche bereits nach 20 Minuten aufgetreten waren. Es blieb dasselbe kontrakt und träge daliegende Protoplasmaklümpchen mit scheinbar erloschener Bewegungsfähigkeit, die sich aber doch bei länger fortgesetzter Beobachtung, wenn auch nur in kaum merklichen Schwankungen der Oberflächenkonturen, als nicht gänzlich aufgehoben verriet.

Die äußere Gestalt, welche während dieser Zeit in den Fig. 4b bis 7b dargestellt ist, war infolgedessen oft stundenlang die gleiche, das Plasma schien das Bestreben zu haben, sich kuglig abzurunden, und hatte auch am 3. Tage in der That die Form einer Kugel angenommen. In dieser Gestalt rotierte dasselbe um wechselnde Achsen außerordentlich langsam bis zur Mitte des vierten Tages, buchtete dann aber wieder seine Oberfläche an einigen Stellen der Kugel leicht aus und zeigte bis zum Ende des fünften Tages denselben Habitus und Bewegungsmodus wie in den ersten drei Tagen.

Ein merklicher oder irgendwie beträchtlicher Ortswechsel war während dieser ganzen Zeit nicht eingetreten, während das kernhaltige Stück bald auf der einen, bald auf der andern Seite des kugligen Ausschnitts im Objektträger am Rande des Wasser-

tropfens umherkroch; niemals war das kernlose Stück am Boden festgeheftet, sondern jederzeit nur leicht, entsprechend seiner Schwere, auf denselben gestützt und schon durch die leiseste Erschütterung des Objektträgers leicht beweglich.

Dieser soeben geschilderte Zustand des kernlosen Stücks dauerte bis zum Ende des fünften Tages. Am sechsten Tage traten dagegen sehr auffallende und unerwartete Erscheinungen auf.

Die bis dahin auf ein Minimum reduzierte Bewegung begann nämlich allmählich wieder etwas lebhafter zu werden und ihr Tempo zu beschleunigen; die bisher stundenlangen Ruhepausen wurden kürzer, die Schnelligkeit, mit welcher sich die Körnchenströmung vollzog, erreichte zuweilen nahezu denselben Grad, wie sie zur gleichen Zeit in dem kernhaltigen Stück zu beobachten war. Doch kam es nicht zu einer längere Zeit andauernden ruhigen und gleichmäßigen Bewegung, sondern dieselbe behielt stets den Charakter des Ruckartigen bei. Die bis dahin kontrakte, wenig veränderliche Körpergestalt wurde infolgedessen aufgegeben, das Plasma streckte sich in die Länge, zeigte bald einen reichlicher gebuchteten Umriß und trieb hier und da längere Lappen und kürzere Pseudopodien aus, so daß das Stück zuweilen den Anblick einer allerdings wenig ausgedehnten, ungeteilten Amoebe gewährte. Von einer solchen unterschied es sich aber sehr bestimmt dadurch, daß es niemals die oben angegebene große Zahl von Pseudopodien, auch nicht die exquisite Länge derselben erreichte, wie z. B. 10 Minuten nach der Teilung. Hatte das kernlose Stück aber auch den Habitus einer mäßig gestreckten, intakten Amöbe angenommen, wie er z. B. in Fig. 8 b abgebildet ist, so blieb derselbe jedoch nicht konstant der gleiche, sondern auf ein Stadium maximaler Ausdehnung und erhöhter Bewegungsintensität folgte bald früher, bald später ein Stadium größerer Kontraktion und starker Reduktion der Bewegung, cf. Fig. 9 b. So war das kernlose Stück am 7. Tage wieder so wenig beweglich wie z. B. am 2. Tage, am 8. Tage dagegen zeigte es dasselbe erhöhte Tempo wie am 6., ohne daß indessen innerhalb der einzelnen Tage etwa in jeder Stunde auch immer die gleiche Intensität der Bewegung vorgelegen hätte; innerhalb bestimmter Grenzen kamen kleinere Schwankungen stets vor.

Dieser fortwährende Wechsel zwischen größerer und geringerer Bewegungsfähigkeit dauerte nun etwa 4 Tage lang bis zum Ende des 9. Tages, wie auch aus den Fig. 8 b—11 b zu ersehen ist.

Niemals aber in dieser ganzen Zeit hatte sich das kernlose Stück an der Unterlage befestigt und dadurch einen aktiven Ortswechsel vollziehen können, sondern alle seine Bewegungsformen hielten sich, wie auch in den ersten 5 Tagen, im Rahmen der oben charakterisierten, nur indirekt oder mittelbar eine Ortsveränderung bedingenden Bewegungsweise.

Die bis zum Ende des 9. Tages bisher geschilderten Bewegungserscheinungen der beiden Teilstücke gewährten von dem Beginn des 10. Tages bis zu ihrem endgiltigen Absterben ein für diese Zeit charakteristisches eigenartiges Bild.

Das kernhaltige Stück, bisher unverändert eine normale Amöbe, begann allmählich den lebhaften Wechsel seiner Gestalten und die ihn verursachenden Bewegungsformen einzustellen. Es nahm allmählich eine immer mehr kontrakte Körperform an und machte zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bewegungszeiten immer größere Pausen, so daß es am 12. Tage z. B. stundenlang völlig regungslos dalag und auch seinen Ort nicht mehr wechselte. Fand eine Bewegung statt, so vollzog sich dieselbe träge und langsam, und der Wechsel der äußeren Gestalt schwankte nur in engen Grenzen, wie die während dieser Zeit aufgenommenen Figuren 12 a—15 a zeigen. Die Intensität der Bewegung hatte zu erlöschen begonnen, und diese Erscheinung potenzierte sich von Tage zu Tage. Das kernhaltige Stück wurde schließlich ein stark zusammengezogenes Protoplasmaklümpchen, welches die größte Ähnlichkeit mit dem kernlosen in den ersten Tagen nach der Teilung zeigte.

Genau dieselben Erscheinungen ließ auch das Letztere nach Ablauf des 9. Tages erkennen. War die Bewegung desselben in der Zeit vom 5. bis 9. Tage periodisch eine lebhaftere geworden, so sank dieselbe vom 10. Tage ab bis auf das Minimum, welches in den ersten Tagen noch zu beobachten war; auch der ganze Habitus war mit dem aus jener Zeit (1.—5. Tag) so identisch, daß ich mich zu seiner Beschreibung nur wiederholen müsste und daher auf die oben gegebene Schilderung verweisen kann. Jetzt traten auch die bisher verwischten Größenunterschiede der beiden Stücke wieder zu Tage. Bei der Teilung war ja das kernlose Stück etwa $^1/_3$ größer gewesen als das kernhaltige, da aber letzteres in den ersten 10 Tagen sich stets in mehr oder weniger ausgedehntem Zustand befunden hatte, so erschien es während dieser Zeit oft erheblich größer als das kernlose Stück. Je mehr sich aber der Kontraktionsgrad beider Stücke einander näherte,

um so mehr kam das ursprüngliche Größenverhältnis wieder zur Erscheinung, so daß am Ende des 10. Tages schon das kernlose Stück dem kernhaltigen an Umfang gleich, am 11. Tage wie anfangs überlegen war (cf. Fig. 13). Ob dieser Wechsel der scheinbaren Größe, wie er allein in der Zu- und Abnahme des Umfanges erkennbar war, auch mit einer etwa durch verschiedenen Wassergehalt bedingten Änderung des Volumens verbunden war, ließ sich nicht ermitteln, da wir kein Mittel zur Volumbestimmung so geringer und mathematisch undefinierbarer Formen besitzen. Er könnte auch allein durch die Verteilung des Plasmas in dünneren und dickeren Schichten hervorgerufen sein.

Die soeben geschilderten Veränderungen, deren Ursache bei beiden Teilstücken unzweifelhaft in dem durch gänzliche Entziehung von Futter bedingten Mangel an Nahrung zu suchen waren, führten am 12. Tage den Tod des kernlosen, am 14. den des kernhaltigen Teilstücks herbei.

Nachdem ich hiermit an einem speziellen Fall das Bild der Bewegungserscheinungen einer künstlich geteilten Amoeba Proteus entworfen habe, lasse ich einen Teil meiner Beobachtungsprotokolle über eine Anzahl auf gleiche Weise angestellter Versuche in tabellarischer Übersicht folgen.

Zuvor gebe ich jedoch noch eine kurze Erläuterung der in den Tabellen gebrauchten, nicht ohne weiteres verständlichen Ausdrücke.

Ich habe die Bewegung, deren Intensität im Mittel gleich oder nahezu gleich der einer ungeteilten Amöbe war, „lebhaft“ genannt. Alle übrigen für die verschiedene Geschwindigkeit der Bewegung gewählten Bezeichnungen sind graduelle Abstufungen davon und besitzen nur relativen Wert. So bezeichnen die Ausdrücke „sehr langsam“, „kaum beweglich“, „rotierend“ die Grenzen, innerhalb welcher die minimale Bewegungsfähigkeit sich noch zu erkennen gab; die Bezeichnung „unbeweglich“ bezieht sich auf das zeitweise völlige Aufhören jeder anderen Bewegungsweise als der Brown'schen Molekularbewegung.

In Bezug auf die Gestalt verstehe ich unter dem Ausdruck „normal“ die bei Amoeba Proteus so häufig zu beobachtende reichlich verästelte Körperform mit langen und zahlreichen Pseudopodien, wie sie z. B. in Fig. 2a und 16a abgebildet ist; mitinbegriffen under derselben Bezeichnung sind auch die Gestalten, welche mit der direkt oder aktiv einen Ortswechsel vermittelnden

Bewegungsweise verbunden waren, die ich in den Tabellen nicht besonders hervorgehoben habe, weil sie nur den kernhaltigen Teilstücken zukommt. War die Anzahl und Länge der Pseudopodien geringer, wie z. B. in Fig. 11a, so ist dafür die Benennung „fast normal“ gewählt. Weitere Abstufungen in demselben Sinne sollen die Worte „kurz-stumpflappig“ (Fig. 7b und 11b) „wurstförmig“, „birnförmig“, „fast kugelig“ (Fig. 6b, 9b) kennzeichnen. Der Ausdruck kugelig ist absolut zu verstehen, Fig. 5b.

Die Größenangaben bezeichnen zunächst das Verhältnis, in welchem das kernlose zum kernhaltigen Stück bei der Teilung ausgefallen war, ferner aber auch das durch den verschiedenen Kontraktionsgrad hervorgerufene Verhältnis beider Teilstücke im weiteren Verlauf der Beobachtung, wobei indessen die Angaben sich nur mehr auf die Oberfläche der Teilstücke beziehen und daher nur scheinbare Volumbestimmungen enthalten. In der Kolonne „Zeitangaben“ steht zuoberst das Datum der Teilung, hierauf folgt die Zeit, in welcher die Bewegungsreduktien eintrat, sodann der Reihe nach die einzelnen Tage bis zum Tode der Teilstücke.

Unter der Rubrik „Periode“ habe ich mit den Zahlen I, II, III, IV die vier Zeitabschnitte bezeichnet, in welchen die Bewegung, wie in dem vorher ausführlich beschriebenen Versuch, in Periode I lebhaft, in Periode II bis zum Minimum reduziert, in Periode III zeitweise lebhafter, in Periode IV bis zum völligen Schwinden herabgesunken war.

Um nun noch weiter ein etwaiges Mißverstehen der Tabellen, deren notwendigerweise kurze Ausdrücke deshalb immer etwas schematisch sein müssen, ganz zu vermeiden, habe ich den vorher eingehend erörterten Fall unter Nr. 31 in tabellarische Form gebracht.

Kernhaltige Stücke					Kernlose Stücke		
Gestalt	Bewegung	Zeitangaben: Tag	Zeitangaben: Stunde	Zeitangaben: Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
normal	lebhaft	1	1 30	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
,,	,,	,,	1 50		scheinb. kleiner	fast kuglig	sehr langsam
sehr gestreckt	sehr lebhaft	2			,,	kuglig	rotierend
,,	,,	3		II	,,	,,	,,
,,	,,	4			,,	kontrakt mit kurzen Lappen	sehr langsam
normal	lebhaft	5			,,	wurtförmig mit schwach gewelltem Rand	,,
,,	,,	6			ebenso grofs	,,	langsam
,,	verlangsamt	7		III	scheinb. kleiner	fast kuglig	sehr langsam
fast normal	langsam	8			ebenso grofs	,,	,,
,,	,,	9			,,	,,	,,
kontrakt, kurzlappig	,,	10			doppelt so grofs	kurzfächerförmig	langsam
,,	,,	11		IV	,,	fast kuglig	sehr langsam
,,	,,	12			abgestorben		
abgetötet und gefärbt		13					
normal	lebhaft	1	9 45	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
,,	,,	,,	11 10		scheinbar halb so grofs	fast kuglig	kaum beweglich
kurzlappig	,,	2			,,	kuglig	rotierend
lang-fächerfm.	,,	3		II	,,	,,	,,
normal	,,	4			,,	stumpf-kurzlappig	sehr langsam
,,	,,	5			,,	,,	,,
kurzlappig	,,	6			,,	kuglig	rotierend
normal	,,	7			nur wenig kleiner	fast normal	langsam, ruckweise lebhaft
fast normal	langsam	8			gröfser	,,	sehr langsam
normal	,,	9		III	,,	wurstförmig mit kurzen, stumpf. Lappen	langsam
fast normal	lebhafter	10			,,	,,	,,
,,	langsam	11		IV	,,	kontrakt	sehr langsam
,,	,,	12			war im Absterben begriffen und wurde getötet und gefärbt		
zeigte die ersten Spuren des Zerfalls und wurde abgetötet		13					
normal	lebhaft	1	9	I	wenig kleiner	normal	lebhaft
,,	,,	,,	9 15		scheinbar viel kleiner	kontrakt, wurstförmig	sehr langsam
fächerförmig	,,	2			,,	kuglig	kaum wahrnehmbar
normal	,,	3		II	,,	,,	,,
,,	,,	4			,,	fast kuglig	sehr langsam
,,	sehr lebhaft	5			,,	kuglig	fast unbewegl.
fast normal	langsam	6			,,	,,	,,
,,	,,	7			,,	kurz-stumpflappig	sehr langsam

Nr.	Kernhaltige Stücke: Gestalt	Bewegung	Zeitangaben: Tag	Stunde	Periode	Kernlose Stücke: Gröfse	Gestalt	Bewegung
	fast normal	langsam	8		IV	etwas kleiner	fast kuglig	,,
	lebte noch 2 Tage länger		9			war abgestorben		
4								
	normal	lebhaft	1	3 30	I	wenig gröfser	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	3 50		scheinbar viel kleiner	sehr kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	fast kuglig	,,
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	,,	,,	5			,,	fast kuglig	,,
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	,,	,,	7		III	,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	fast normal	langsamer	8			wenig kleiner	fast normal	,,
	,,	,,	9		IV	,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	langsam	10			war abgestorben		
	war durch Bakterien abgetötet		11					
5								
	normal	lebhaft	1	4	I	ebenso grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	4 5		scheinbar viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	,,	,,
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4			,,	,,	,,
	,,	,,	5			,,	,,	,,
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	,,	,,	7		III	wenig kleiner	fast normal	langsam
	,,	,,	8			,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	9		IV	,,	fast kuglig	kaum wahrnehmbar
	kontrakt	langsam	10			war abgestorben		
	wurstförmig	,,	11					
	lebte bis zum 13. Tage							
6								
	Das Stück ging wegen zu grofser Kleinheit zu Grunde, da fast nur der Kern mit Spuren von Plasma abgetrennt wurde.		1	1	I	sehr grofs	normal	lebhaft
			2	1 10	II		fast kuglig	sehr langsam
			3				kuglig	rotierend
			4				fast kuglig	sehr langsam
			5				,,	,,
			6				,,	,,
			7		III		wurstförmig	langsam
			8	10 30 V.	IV		ganz kontrakt	kaum wahrnehmbar
			,,	5 N.		war abgestorben		

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
Nr.	Gestalt	Bewegung	Zeitangaben: Tag	Zeitangaben: Stunde	Zeitangaben: Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
7	kontrakt	langsam	1	1 15	I	doppelt so grofs	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	,,	1 20		,,	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	1 40	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum wahrnehmbar
	,,	,,	2			,,	kuglig	rotierend
	,,	,,	3			,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	4		III	,,	fast kuglig	langsam
	,,	,,	5			,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	,,	6			wenig kleiner	,,	langsam
	fast normal	langsam	7			etwas gröfser	lang-wurstförmig mit 3 kurzen Lappen	langsam, ruckweise lebhaft
	,,	,,	8		IV		kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	fast kuglig	sehr langsam	9				,,	unbeweglich
	,,	,,	10			war abgestorben		
	starb am 12. Tage ab							
8	kontrakt	langsam	1	4	I	4mal so grofs und absolut sehr grofs	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	,,	4 10		,,	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	4 25	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	,,	,,	2			,,	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3			,,	,,	rotierend
	,,	,,	4			,,	,,	kaum beweglich
	,,	,,	5			,,	fast kuglig	sehr langsam
	wurstförmig	langsam	6			wenig kleiner	kuglig	,,
	fast normal	,,	7		IV	,,	,,	,,
	wurstförmig	sehr langsam	8			,,	,,	,,
	fast normal	langsam	9			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	abgestorben		10			abgestorben		
9	normal	lebhaft	1	5 30	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	5 45	II	scheinb. kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	,,	,,	2			wenig kleiner	fast normal	langsam
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4		III	viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	5			,,	,,	,,
	,,	,,	6			wenig kleiner	wurstförmig	langsam
	,,	,,	7			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	fast normal	langsam	8		IV	,,	,,	sehr langsam
	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam	9				fast kuglig	kaum beweglich
	,,	,,	10				,,	,,
	,,	,,	11				kuglig	unbeweglich
	kuglig	,,	12			abgestorben		
	abgestorben		14					

Kernhaltige Stücke							Kernlose Stücke		
Nr.	Gestalt	Bewegung	Zeitangaben Tag	Stunde	Periode		Gröfse	Gestalt	Bewegung
10	Es wurde nur der Kern mit wenig Protoplasma abgetrennt, daher ging das Stück sofort nach der Teilung zu Grunde.		1	12	I		mittelgrofs	normal	lebhaft
			,,	1				,,	,,
			,,	1 30	II			fast kuglig	sehr langsam
			2					kuglig	rotierend
			3					kurz-stumpf-lappig	langsam
			4					fast normal	langsam, zeitweise lebhaft
			5		III			fast kuglig	sehr langsam
			6					,,	,,
			7					wurstförmig mit wenig kurzen Lappen	langsam, zeitweise lebhaft
			8		IV			fast kuglig	sehr langsam
			9					,,	,,
			10				abgestorben		
11	kontrakt	langsam	1	5 30	I		doppelt so grofs	kontrakt	langsam
	normal	lebhaft	,,	5 50			scheinbar kleiner	kurz-stumpf-lappig	,,
	,,	,,	2				,,	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3				,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	,,	4		II			,,	,,
	,,	,,	5					wurstförmig	,,
	,,	,,	6					,,	kaum wahrnehmbar
	fast normal	langsam	7		III		wenig kleiner	,,	langsam
	kontrakt	sehr langsam	8		IV		,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	langsam	9				abgestorben		
	,,	,,	10						
	abgestorben		11						
12	normal	lebhaft	1	10 30	I		3—4mal so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	10 55	II		wenig gröfser	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	,,	2				,,	,,	,,
	,,	,,	3				,,	fast normal	langsam
	fast normal	langsam	4				,,	fast kuglig	,,
	fast kuglig	sehr langsam	5				,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	6		III		3—4mal so grofs	fast normal	lebhaft
	kurz-stumpf-lappig	langsam	7				,,	,,	,,
	,,	,,	8				,,	wurstförmig	langsam
	,,	sehr langsam	9		IV		,,	fast kuglig	sehr langsam
	fast kuglig	,,	10				,,	,,	,,
	abgestorben		11				,,	,,	,,
			12				abgestorben		

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
13	normal	lebhaft	1	11 45	I	5mal so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	1		,,	,,	,,
	,,	,,	,,	1 30		etwa 2mal so grofs	kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	,,	unbeweglich
	,,	,,	3			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	4			,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	,,	5			,,	,,	,,
	,,	weniger lebhaft	6		III	,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	7			,,	fast kuglig	,,
	fast normal	langsam	8			,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	sehr langsam	9				,,	sehr langsam
	fast kuglig	,,	10		IV		wurstförmig	langsam
	abgestorben		11				fast kuglig	unbeweglich
			12				abgestorben	
14	normal	lebhaft	1	11	I	ebenso gross	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	1		,,	,,	,,
			,,	1 30		wenig kleiner	wurstförmig	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	,,	,,
	,,	,,	3			viel kleiner	fast kuglig	,,
	,,	,,	4			,,	kuglig	nicht wahrnehmbar
	fächerförmig	,,	5			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	langsam	6			,,	,,	,,
	,,	,,	7		III	halb so klein	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	,,	8			,,	fast kuglig	sehr langsam
	fast normal	,,	9		IV	,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	,,	,,	10			,,	fast kuglig	,,
	,,	,,	11				abgestorben	
	kurz-stumpf-lappig	,,	12					
	,,	,,	13					
	abgestorben		14					
5	normal	lebhaft	1	12	I	$1\frac{1}{3}$ so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	1	12 10		scheinb. kleiner	kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	5			,,	,,	,,
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	,,	,,	7			,,	,,	,,
	,,	langsam	8			weniger klein	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	lebhafter	9		III	,,	fast kuglig	sehr langsam
	kontrakt mit vielen ganz kurzen Läppchen	sehr langsam	10			,,	kurz-stumpf-lappig	langsam

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
15	kontrakt mit vielen ganz kurzen Läppchen	langsam	11		IV	ebenso grofs	fast kuglig	sehr langsam
	fast kuglig	sehr langsam	12			,,	,,	,,
	,,	,,	13			,,	,,	,,
	,,	,,	14			,,	,,	kaum beweglich
	,,	,,	15	10 V.		,,	,,	,,
	wurde noch lebend abgetötet und gefärbt		,,	11 V.		wurde noch lebend abgetötet und gefärbt; es war keine Spur von Kern aufzufinden. Das Stück hätte wahrscheinlich noch länger gelebt, da die Zerfallerscheinungen kaum noch begonnen hatten.		
16	fast kuglig	sehr langsam	1	1	I	doppelt so grofs	fast kuglig	sehr langsam
	normal	lebhaft	1	1 8		,,	kurz-stumpf-lappig	lebhafter
	,,	,,	2		II	scheinb. kleiner	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3			,,	fast kuglig	fast unbeweglich
	,,	,,	4			,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	kurz stumpf-lappig	langsam	5			,,	fast kuglig	kaum beweglich
	,,	lebhafter	6			,,	,,	,,
	,,	langsam	7			ebenso grofs	,,	,,
	kurzlappig	,,	8			gröfser	,,	sehr langsam
	kurzlappig, aber mit vielen Lappen	,,	9			,,	ganz kurz stumpflappig	,,
	kurzlappig	,,	10		IV	,,	fast kuglig	,,
	ganz kurz-stumpflappig	,,	11			,,	,,	,,
	,,	sehr langsam	12			,,	war abgestorben	
	war abgestorben		13					
17	Das kernhaltige Stück ging wegen zu grofser Kleinheit sofort nach der Teilung zu Grunde.		1	1 1 20	I	absolut von mittlerer Gröfse	kontrakt	langsam
			1				,,	,,
			2		II		kuglig	rotierend
			3				,,	,,
			4				fast kuglig	sehr langsam
			5				,,	,,
			6				,,	,,
			7		III		wurstförmig	langsam
			8		IV		fast kuglig	sehr langsam
			9				,,	,,
			10				war abgestorben	
18	normal	lebhaft	1	11	I	3mal so gross	normal	lebhaft
	,,	,,	1	11 15	II	scheinbar nur wenig gröfser	kuglig	rotierend

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
18	wurstförmig	langsam	2			scheinbar nur wenig gröfser	kuglig	unbeweglich
	normal	lebhaft	3		II	,,	,,	,,
	,,	,,	4			,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	,,	5			,,	,,	langsam
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	,,	langsam	7		III	,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	8			,,	,,	langsam
	,,	,,	9				,,	,,
	fast normal	,,	10				,,	,,
	,,	,,	11		IV		fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	12				,,	,,
			13				war abgestorben	
	wurde abgetötet		14					
19	normal	lebhaft	1	11 15	I	etwas gröfser	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	12		scheinbar kleiner	kuglig	kaum beweglich
	fast kuglig	langsam	2			etwas gröfser	,,	unbeweglich
	normal	lebhaft	3			scheinbar kleiner	,,	,,
	,,	,,	4			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	5		II	,,	,,	,,
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	,,	langsamer	7			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	,,	,,	8			,,	fast kuglig	,,
	,,	,,	9			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	fast normal	,,	10		III	gröfser	wurstförmig, weniger kontrakt	langsam
	wurstförmig, kurzlappig	sehr langsam	11		IV	,,	wurstförmig, kontrakter	sehr langsam
	,,	,,	12				abgestorben	
	kuglig	unbeweglich	13					
	abgestorben		14					
20	normal	lebhaft	1	4	I	etwas kleiner	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	4 20		scheinbar viel kleiner	kuglig	ganz schwach
	,,	,,	2			,,	fast kuglig	,,
	,,	,,	3		II	,,	kuglig	rotierend
	,,	,,	4			,,	,,	,,
	,,	langsam	5			,,	,,	,,
	,,	lebhaft	6			,,	,,	unbeweglich
	,,	,,	7			,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	8		III	,,	,,	,,
	,,	,,	9			,,	fast kuglig	langsam
	kurzlappig	langsam	10		IV	,,	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	11			,,	,,	,,
	,,	,,	12				abgestorben	
	abgestorben		15					

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
21	normal	lebhaft	1	4 45	I	ca. $\frac{1}{5}$ kleiner	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	5	II	scheinbar viel kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2			,,	,,	,,
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4		III	,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	,,	5		IV	,,	eiförmig mit vielen ganz kurzen Läppchen	sehr langsam
	,,	,,	6				abgestorben	
	abgestorben		12					
22	normal	lebhaft	1	6 30	I	ca. $\frac{1}{4}$ kleiner	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	6 40		viel kleiner	stark kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	kuglig	kaum beweglich
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	sehr lebhaft	4			,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	lebhaft	5			,,	,,	,,
	,,	,,	6		IV	,,	kuglig	unbeweglich
	,,	langsam	7			,,	,,	rotierend
	fast normal	,,	8				abgestorben	
	fast kuglig	schwach	9	10 V.				
	abgestorben		,,	5 N.				
23	normal	lebhaft	1	5	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	5 25		scheinbar halb so klein	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2			,,	kurz-stumpf-lappig	,,
	kontrakt	langsam	3		II	,,	,,	,,
	normal	lebhaft	4			,,	kuglig	rotierend
	,,	langsamer	5			,,	,,	,,
	,,	lebhaft	6			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	7			,,	,,	,,
	kontrakt	langsam	8			,,	,,	,,
	,,	,,	9		III	,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	fast kuglig	sehr langsam	10		IV	ebenso grofs gröfser	birnförmig	sehr langsam
	,,	,,	11				,,	unbeweglich
	,,	,,	12				abgestorben	
	,,	,,	13					
	abgestorben		15					
24	normal	lebhaft	1	1	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	1	1 15	II	scheinbar halb so grofs	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2			,,	kuglig	rotierend

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
24	fast normal	langsam	3		II	scheinbar halb so grofs	kuglig	rotierend
	normal	lebhaft	4			,,	fast normal	langsam
	fast normal	langsam	5		III	,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	6			scheinbar kleiner	,,	,,
	,,	,,	7			,,	,,	,,
	normal	,,	8			,,	wurstförmig	langsam
	fächerförmig	,,	9			,,	fast kuglig	sehr langsam
	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam	10		IV		,,	,,
	fast kuglig	,,	11				,,	unbeweglich
	,,	,,	12				abgestorben	
	abgestorben		13					
25	Das kernhaltige Stück ging verloren, da fast nur der Kern mit sehr wenig Protoplasma entfernt wurde.		1	1 30	I	auffallend grofs	kontrakt	langsam
			,,	1 35			normal	lebhaft
			,,	1 50			sehr kontrakt	langsam
			2		II		kuglig	rotierend
			3				,,	,,
			4				,,	,,
			5				,,	unbeweglich
			6		III		gestreckt, fast normal	langsam
			7				,,	langsam, zuweilen ruckweise lebhaft
			8				wurstförmig	langsam
			9				fast kuglig	sehr langsam
			10		IV		kuglig	unbeweglich
			11				abgestorben	
26	normal	lebhaft	1	12 30	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	1 15		,,	,,	,,
	,,	,,	,,	1 30	II	scheinbar kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	2			ebenso grofs	fast normal	langsam
	,,	,,	3			,,	,,	,,
	,,	,,	4		III	scheinbar kleiner	fast kuglig	,,
	,,	,,	5			,,	,,	sehr langsam
	,,	,,	6			,,	,,	,,
	kontrakt, wurstförmig	langsam	7			ebenso grofs	,,	,,
	,,	,,	8			,,	,,	,,
	fast normal	,,	9		III	,,	,,	kaum wahrnehmbar
	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam	10			,,	,,	,,
	fast kuglig	,,	11				abgestorben	
	abgestorben		13					

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
Nr.	Gestalt	Bewegung	Zeitangaben Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
27	normal	lebhaft	1	5 15	I	wenig kleiner	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	5 20		scheinbar viel kleiner	kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2			,,	fast kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3		II	,,	,,	,,
	,,	,,	4			,,	kuglig	kaum wahrnehmbar
	,,	,,	5			,,	kurz-stumpf-lappig	sehr langsam
	,,	,,	6			,,	,,	langsam
	,,	,,	7		III	,,	,,	,,
	,,	langsamer	8			,,	fast normal	,,
	,,	,,	9		IV	wenig kleiner	,,	sehr langsam
	abgestorben		10				abgestorben	
28	normal	lebhaft	1	3 45	I	doppelt so grofs	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	4		scheinbar kleiner	fast kuglig	sehr langsam
	,,	sehr lebhaft	2		II	,,	kurzstumpf-lappig	langsam
	,,	lebhaft	3			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	4			,,	,,	,,
	,,	,,	5		III		fast normal	langsam
	,,	,,	6		IV		fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	7			ging bei der Untersuchung zu Grunde		
	abgestorben		12					
29	normal	lebhaft	1	5 30	I	etwas gröfser	normal	lebhaft
	,,	sehr lebhaft	,,	5 40		scheinbar kleiner	stark kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2		II	,,	kuglig	unbeweglich
	,,	,,	3			,,	kurz-stumpf-lappig	langsam
	,,	,,	4		III	,,	fast normal	langsam, zuweilen lebhafter
	,,	lebhaft	5			,,	fast kuglig	sehr langsam
	,,	,,	6			,,	fast normal	langsam
	,,	,,	7		IV	,,	fast kuglig	kaum beweglich
	,,	,,	8			,,	wurstförmig	sehr langsam
	,,	,,	9			,,	,,	,,
	,,	,,	10			,,	,,	,,
	,,	,,	11				abgestorben	
	abgestorben		14					
30	normal	lebhaft	1	5 45	I	etwas kleiner	normal	lebhaft
	,,	,,	,,	5 50	II	scheinbar viel kleiner	sehr kontrakt	sehr langsam
	,,	,,	2			,,	fast kuglig	,,

Kernhaltige Stücke						Kernlose Stücke		
			Zeitangaben					
Nr.	Gestalt	Bewegung	Tag	Stunde	Periode	Gröfse	Gestalt	Bewegung
30	normal	lebhaft	3			scheinbar viel kleiner	kurz-stumpf-lappig	langsam
					II			
	„	„	4			„	kuglig	kaum wahrzunehmen
	„	„	5			„	kurz-stumpf-lappig	langsam
					III	„		
	„	„	6				„	„
	„	„	7			„	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	8		IV		„	„
	„	langsam	9				abgestorben	
	abgestorben		11					
31	normal	lebhaft	1	10 40		ca. $^1/_3$ gröfser	normal	lebhaft
	„	„	„	10 45	I	„	„	„
	„	„	„	10 55		„	„	„
	„	„	„	11		scheinbar kleiner	fast kuglig	kaum beweglich
	„	„	2			„	„	„
	„	„	3		II	„	kuglig	rotierend
	„	„	4			„	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	5			„	kurz-stumpf-lappig	„
	„	„	6			„	fast normal	langsam, ruckweise lebhaft
	„	„	7		III	„	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	8			„	fast normal	langsam
	fast normal	„	9			„	kurz-stumpf-lappig	„
	kurz-stumpf-lappig	langsam	10			etwa gleich gross	fast kuglig	sehr langsam
	„	„	11		IV	„	„	„
	fast kuglig	sehr langsam	12	10 30		etwas grösser	„	unbeweglich
	„	„	12	5 N.			abgestorben	
	abgestorben		14					

Mit der vorstehenden Aneinanderreihnung eines Teils meiner Versuche schließe ich die Aufzählung der Beobachtungsprotokolle, da mit denselben die vorkommenden Variationen in der Bewegung der einzelnen Teilstücke erschöpft sind, und die übrigen Fälle nur mehr Wiederholungen bieten könnten.

Ich lasse jetzt die allen Versuchen gemeinsamen Erscheinungen in kurzer Zusammenfassung folgen.

1) Während der Teilungsakt auf die kernhaltigen Stücke ohne jeden Einfluß blieb, bewegten sich die kernlosen Teilstücke im Durchschnitt 15—20 Minuten lang nach der Teilung völlig normal; nach diesem Zeitraum, welcher in wenigen Fällen auch nur 5 Minuten währen konnte, in noch seltneren dagegen 150 Minuten

betrug, trat bei sämtlichen kernlosen Teilstücken ohne Ausnahme eine bis zum Minimum herabgesunkene Reduktion der Bewegung und eine starke Neigung zur Annahme der Kugelform im Protoplasma auf. Der Eintritt dieser Erscheinung ist in den meisten Fällen so scharf gekennzeichnet, daß es damit möglich ist, eine Grenze zu ziehen zwischen einer Periode normaler Bewegung — in der Tabelle mit Periode I bezeichnet — und einer darauf unmittelbar folgenden Periode II, in welcher die Bewegungsfähigkeit nahezu verloren gegangen erscheint. Nur in denjenigen Versuchen, bei welchen die Amöben schon vor der Teilung schwache Bewegungen gezeigt hatten, wie z. B. in Nr. 11, 16, 17, trat der Unterschied zwischen Periode I und II nicht so deutlich zu Tage, wohl aber in den Fällen, wie Nr. 7, 8, 25, in welchen lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung durch mechanische Reize zum Einstellen der Bewegung gezwungen und dann erst geteilt wurden, weil dieselben vor der Lähmung nochmals lebhafter geworden waren.

Die Dauer der Periode II mit minimaler Bewegungsfähigkeit schwankte in großen Grenzen, und zwar von 1—8 Tagen, betrug aber im Durchschnitt 4—5 Tage.

2) In sämtlichen kernlosen Teilstücken war durch die Entfernung des Kerns die Bewegung nicht aufgehoben; ein gewisser Grad von Bewegungsfähigkeit war auch in Periode II vorhanden, und auf das Stadium hochgradiger Reduktion der Bewegung in dieser Periode folgte in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle früher oder später eine Steigerung derselben. Die Intensität der von neuem gehobenen Bewegung blieb aber im Durchschnitt weit unter dem Mittel der zu gleicher Zeit an den zugehörenden kernhaltigen Teilstücken beobachteten Geschwindigkeit. Nur in sehr wenigen Fällen war die Bewegung eine lebhafte zu nennen, trug aber dann stets den Charakter des Ruckartigen und war schnell vorübergehend. Infolge dieses Bewegungsmodus schwankte der Wechsel der Körpergestalten in viel engeren Grenzen als bei den kernhaltigen Teilstücken, die Pseudopodien erreichten an Zahl und an Länge nur selten den Durchschnitt, niemals aber die maximalen Grenzen der letzteren.

Diese Zeit der gesteigerten Bewegungsfähigkeit ist in den Tabellen als Periode III bezeichnet worden. Der Eintritt derselben, oder die Grenze gegen die Periode II, welche lange nicht so prägnant war wie diejenige der Periode II gegen die Periode I, schwankte in den einzelnen Fällen ganz außerordentlich vom 2.—9. Tage nach der Teilung, vollzog sich aber im Durchschnitt

nach Ablauf des 5.—6. Tages. Ganz ebenso verschieden war die Dauer der Periode III, welche 1—7 Tage betragen konnte, im Mittel jedoch 4—5 Tage währte.

In einzelnen Versuchen, wie z. B. in Nr. 3, 8, 16, konnte die ganze Periode III überhaupt ausfallen, so daß dann die Periode II direkt in die Periode IV überging.

3) Bei sämtlichen kernlosen und kernhaltigen Teilstücken trat kürzere oder längere Zeit vor dem Tode infolge von Nahrungsmangel eine Periode hochgradiger Bewegungsverminderung auf, welche in ihrer allmählichen Steigerung bis zu völliger Bewegungslosigkeit führen konnte. Diese Zeit ist in den Tabellen als Periode IV gekennzeichnet; sie ist bei den kernlosen Teilstücken ebensowenig scharf gegen die Periode III abgesetzt, als die letztere gegen die Periode II, allein in ihren regelmäßig zu Tage tretenden Erscheinungen und deren Ursachen bei beiden Teilstücken genau genug charakterisiert, um sie als solche unterscheiden zu können. Der Eintritt der Periode IV vollzog sich im Durchschnitt 2 Tage vor dem Tode der Teilstücke.

4) Sämtliche kernlosen Teilstücke hatten nach der in Periode II eingetretenen Bewegungsreduktion die Fähigkeit verloren, sich an den Boden festzuheften und infolgedessen auch die Möglichkeit eines direkten unmittelbaren Ortswechsels eingebüßt.

5) Bei sämtlichen kernlosen Teilstücken trat mit der Periode II eine bedeutende Verminderung der Oberfläche, möglicherweise auch eine Abnahme des Volumens durch Wasseraustritt ein.

Allgemeiner Teil.

Nachdem wir aus den beobachteten Thatsachen die vorstehenden allen Versuchen gemeinsamen Erscheinungen abgeleitet haben, wollen wir versuchen, für dieselben eine Erklärung zu geben und den Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas näher zu bestimmen.

Dabei drängt sich uns zunächst die Frage auf, ob die geschilderten Bewegungsveränderungen der kernlosen Teilstücke überhaupt durch den Mangel des Kerns verursacht sind oder nicht.

Zur Beantwortung dieser Frage bieten sich zwei Möglichkeiten dar:

1) Die Ursache der Bewegungsstörungen ist in dem Teilungsakt, als solchem, zu suchen.

2) Die Ursache ist die Entfernung des Kerns.

1) Bereits in der Einleitung habe ich hervorgehoben, daß außer den beschriebenen Form- und Bewegungsstörungen in den kernlosen Teilstücken keine anderen sichtbaren, mikroskopisch feststellbaren Strukturveränderungen des Plasmas zu beobachten waren, welche etwa bei den kernhaltigen Teilstücken nicht aufgetreten wären. Die bei den Infusorien durch den Teilungsakt infolge übermäßiger Wasserdiffusion durch die Schnittwunde bedingten Verquellungserscheinungen fielen bei A. Proteus vollkommen fort; weder trat hier je eine Vakuolisation des Plasmas noch irgend eine abnorme, darauf hindeutende Thätigkeit der kontraktilen Vakuole auf, wie ich später noch genauer zeigen werde. Da ferner auch durch das sämtlichen Versuchen zu Grunde gelegte Größenverhältnis der kernlosen zu den kernhaltigen Teilstücken Schädigungen der Lebensfunktionen ausgeschlossen, und die Existenzbedingungen in den Kulturen für beide Teilstücke die gleichen waren, so konnte aus allen diesen Momenten kein Anhaltspunkt zur Erklärung der nach der Teilung auftretenden Bewegungsstörungen gewonnen werden. Es bleibt uns daher nur noch die mögliche Annahme, an eine unsichtbare, durch den mechanischen Akt der Teilung hervorgerufene Reizung des Protoplasmas zu denken. Allein auch diese kann unmöglich als die eigentliche Ursache der Bewegungsreduktion angesehen werden. Denn einmal müßte, eine Reizwirkung vorausgesetzt, dieselbe Erscheinung sich auch in gleicher Weise an dem kernhaltigen Stück abspielen; andererseits sprechen dagegen unwiderleglich die zahlreichen Experimente, von denen ich in Nr. 7, 8 und 25 einige Beispiele aufgeführt habe. In diesen Fällen wurden lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung durch mechanische Reize zur Kontraktion gebracht und dann in kontrahiertem Zustand geteilt. Würde nun der Teilungsprozeß mit einer hochgradigen Reizung des Plasmas verbunden sein, so hätten die Teilstücke in der während der Teilung vorliegenden kontrakten Gestalt und Bewegungsart verharren müssen, da erfahrungsgemäß bei den Amöben mechanische Reize zur Herabsetzung der Bewegung führen. Sie wurden dagegen wenige Minuten nach der Teilung lebhaft und bewegten sich in gleichem

Tempo und ganz ebenso normal, wie zu der Zeit, ehe sie gereizt worden waren, und zwar auch so lange, wie es sonst andere, vor der Teilung nicht zur Kontraktion genötigte Amöben nach ihrer Trennung in zwei Teilstücke thaten. Mit dieser öfters angestellten Beobachtung ist auch die Annahme einer Reizwirkung ausgeschlossen.

2) Es bleibt uns daher zur Erklärung der nach der Teilung gesetzmäßig auftretenden Reduktion der Bewegung keine andere Ursache übrig als die Aufhebung des Kerneinflusses auf das Protoplasma.

Nachdem wir diese Thatsache einmal richtig erkannt haben, erhebt sich die weitere, sehr wichtige Frage, ob sich dieser Einfluß des Kerns auf die Bewegung direkt oder indirekt geltend macht.

Unter einem indirekten Einfluß des Kerns auf die Bewegung würde ich einen solchen verstehen, durch dessen Aufhebung andere elementare Funktionen des Protoplasmas, so die Verdauungsfähigkeit, die Atmung, die Exkretion, derartig gestört worden wären, daß hierdurch die vorher beschriebene Bewegungsreduktion in ihrem ganzen Umfang allein erklärt werden könnte.

In allen übrigen Fällen, sei es daß das Protoplasma durch die Enukleation physikalisch oder chemisch verändert wird, müssen wir von einem direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas sprechen.

Bezüglich des ersten Punktes werde ich in den beiden nächsten Kapiteln den genauen Nachweis führen, daß zu der Zeit, als die Bewegungsreduktion in den kernlosen Stücken eintrat, sowohl eine lebhafte Verdauung, als auch eine ungestörte Atmung und Exkretion im Protoplasma stattfand. Noch mehrere Tage nach der künstlichen Teilung habe ich in den kernlosen Stücken Verdauungsprozesse beobachten können, und schon die Thatsache, daß einmal die kernlosen Stücke 14 Tage lang lebensfähig sein konnten, andererseits die kernhaltigen auch bei völliger Nahrungsentziehung durchschnittlich 10 Tage lang eine ganz normale Bewegung zeigten, läßt darauf schließen, daß nicht der Mangel an Nahrung die Ursache für die mit Periode II eintretende Bewegungsstörung sein konnte. Eine derartige Wirkung würde auch jedenfalls nie so plötzlich und unvermittelt aufgetreten sein.

Man könnte hier vielleicht den Einwand erheben, daß, wenn auch die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas mit Eintritt der Periode II nicht aufgehoben war, möglicherweise die weitere Ver-

wertung der bereits verdauten Nahrung durch die Enukleation unterbunden und dadurch die Herabsetzung der Bewegungsintensität hervorgerufen sei. Gegen diese Annahme spricht jedoch ganz entschieden der Umstand, daß in so vielen Fällen in Periode III eine Steigerung der Bewegung auftrat, demnach eine erhebliche Umsetzung der latenten Spannkräfte in lebendige Kraft noch mehrere Tage nach Beginn der Periode II stattgefunden haben mußte.

Ebensowenig aber wie die Störung der trophischen Prozesse reicht auch zur Erklärung der in Periode II veränderten Bewegung die eventuelle Annahme aus, daß durch die Entfernung des Kerns die Sauerstoffaufnahme und die Exkretion aufgehoben worden wäre. Denn während eine normale Amöbe nur wenige Stunden bei Sauerstoffabschluß zu existieren vermag, lebten die kernlosen Teilstücke durchschnittlich 10 Tage lang, mußten demnach auch fortwährend Sauerstoff aufgenommen haben. Andererseits zeigte auch die bis zum Tode der Teilstücke andauernde Pulsation der kontraktilen Vacuole, daß sich auch Exkretionsvorgänge im Protoplasma vollzogen haben mußten.

Aus allen diesen Gründen ergiebt sich, wie ich glaube, mit Notwendigkeit der Schluß, daß sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung nicht bloß in indirekter Weise geltend macht, sondern ein ganz direkter sein muß.

Daß die Bewegung der kernlosen Teilstücke auch von sekundären Momenten, speziell durch den Nahrungsmangel beeinflußt wurde, das zeigte zur Genüge das Verhalten derselben in Periode IV. Denn wie ein Vergleich mit den durchaus ähnlichen Bewegungserscheinungen der kernhaltigen Teilstücke kurze Zeit vor dem Absterben derselben lehrt, muß das völlige Schwinden der Bewegung in Periode IV auch mit als eine Folge des Verhungerns gedeutet werden. Dieser sekundäre Einfluß auf die Bewegung machte sich aber — und darauf kommt es hier besonders an — erst ca. 8 Tage nach der Teilung geltend, kann also nicht den Rückgang der Bewegung in Periode II erklären.

Wenn demnach die Schlußfolgerung, daß sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung in direkter Weise geltend macht, richtig ist, wie erklärt sich dann aber die im Durchschnitt $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Teilung andauernde, mit völlig normalen Körperformen verbundene lebhafte Bewegung der kernlosen Teilstücke in Periode I? Wenn bei aufgehobenem Einfluß des Kerns eine starke

Verminderung der Bewegung auftritt, warum erscheint dieselbe nicht sofort nach der Enukleation?

Diese regelmäßig beobachtete Thatsache ist offenbar auf eine Nachwirkung des Kerns zurückzuführen.

Ich habe vorher den sichern Nachweis erbracht, daß der Kern auf die Bewegung von direktem Einfluß ist. Wir können uns diesen Einfluß faßlicher durch die Annahme vorstellen, daß der Kern einen chemisch wirksamen Stoff ausscheidet, welcher mit dem Protoplasma in einer unserer Kenntnis vorläufig unzugänglichen Wechselwirkung steht. Nehmen wir nun an, daß diese vom Kern herstammende Substanz in bestimmter, zu verschiedenen Zeiten jedoch wechselnder Menge vorrätig in jeder Amöbe vorhanden ist und deshalb bei der Teilung in ein kernloses und kernhaltiges Stück beide Teile damit versorgt sind, dann können wir es begreifen, wie sich während der Periode I eine durchaus normale Bewegung abspielt, auch wenn der Kern schon entfernt ist; ebenso ungezwungen können wir daraus die zuweilen kürzere, zuweilen längere Dauer der normalen Bewegung erklären, je nachdem die Menge des vom Kern erzeugten Agens bei der Teilung kleiner oder größer war, endlich auch das stets nach einiger Zeit (Periode II) eintretende Sinken der Bewegung, wenn der Vorrat aufgebraucht war und seine Wirkung auf das Protoplasma nicht mehr ausüben konnte. Ein derartiges vom Kern herrührendes Substrat sind wir aber, glaube ich, gezwungen anzunehmen; denn wie wollten wir sonst die unter No. 7, 8 und 25 angeführten und bereits besprochenen Versuche deuten, in welchen lebhaft bewegliche Amöben vor der Teilung zum Aufgeben ihrer Bewegung gezwungen und dann geteilt wurden, dennoch aber vor der in Periode II eintretenden Reduktion der Bewegung wieder lebhafter wurden? Hieraus geht doch hervor, daß bestimmte vom Kern herrührende Kräfte im Protoplasma vorhanden sein mußten, welche mit mechanischer Notwendigkeit dasselbe zu einer entsprechenden Bewegung zwangen.

Nachdem wir somit aus den Beobachtungen einen direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegung sichergestellt haben, ergeben sich daraus die beiden weiteren Fragen:

I. Inwieweit erstreckt sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung?

II. Wie können wir uns denselben vorstellen?

Die Antwort hierauf bleibt naturgemäß so lange eine hypothetische, als wir, wie zur Zeit, noch nichts Sicheres über das Wesen

der Protoplasmabewegung wissen. Das Eine ist ja vollkommen sicher, daß für das Zustandekommen einer amöboiden Bewegung als solcher ein Kern nicht notwendig ist, denn sonst hätte die Enukleation einen absoluten Stillstand in der Bewegung zur Folge haben müssen. Wenn aber dennoch, wie ich gezeigt habe, der Kern auf die Bewegung von Einfluß ist, so werden die Unterschiede in der Bewegung der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke einen Hinweis darauf enthalten, wie weit sich derselbe erstrecken mag.

Welches sind nun diese Unterschiede? Zunächst werden wir uns daran erinnern daß sämtliche kernlosen Teilstücke das Vermögen verloren hatten, direkt oder unmittelbar einen Ortswechsel ausführen zu können. Dieser Mangel trat so auffällig zu Tage, daß man auf den ersten Blick versucht sein könnte, ihn auch mit einem direkten Einfluß des Kerns auf die Bewegungsfähigkeit des Protoplasmas in Verbindung zu bringen. Allein bei genauerer Überlegung und unter der schon früher begründeten Voraussetzung, daß der direkte Ortswechsel durch Anheften oder Kleben am Boden vermittelst eines Sekrets besorgt wird, werden wir aus den Beobachtungen nur den Schluß ziehen können, daß kernlose Stücke das Vermögen verloren haben, dieses klebende Sekret auszuscheiden. Offenbar spielt aber dasselbe bei der Bewegung nur die Rolle eines Hilfsmittels zu einer bestimmten Art der Bewegung, hat also mit der Bewegungsfähigkeit des Protoplasmas, d. h. mit der bewegenden Kraft direkt nichts zu thun. Es ist nur ein Sekret, das in den Dienst der Fortbewegung getreten ist, und deshalb fällt der durch die Enukleation bedingte Mangel desselben unter eine ganz andere Rubrik der unter dem Einfluß des Kerns stehenden elementaren Funktionen des Protoplasmas, nämlich unter das Sekretionsvermögen, welches wir später noch genauer besprechen werden. Demnach müssen wir die auf dem Mangel eines direkten Ortswechsels beruhende Differenz in der Bewegung der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke von der weiteren Betrachtung ausschließen.

Es bleiben uns daher zu einem Vergleich nur die in Periode II und III geschilderten Bewegungsformen übrig. Waren dieselben auch nicht durchweg die gleichen, insofern als in Periode III in sehr vielen Fällen eine Steigerung der Bewegung eintreten konnte, so stimmten dieselben doch prinzipiell überein und zeigten beide folgende gleiche Differenzen gegenüber der Bewegung der kernhaltigen Teilstücke:

1) Die Intensität der Bewegung war im Durchschnitt weit unter das gewöhnliche Maximum gesunken.

2) Die regelmäßige Bewegung war zu einer ungleichmäßig ruckartigen geworden.

3) Die Anzahl der Pseudopodien war erheblich verringert.

4) Die Länge der Pseudopodien hatte bedeutend abgenommen.

Wie wir sehen, sind die angeführten Unterschiede vorwiegend gradueller Natur, und zwar repräsentieren sie uns einen niederen Grad der Beweglichkeit.

Das Protoplasma hat ohne den Kern die Fähigkeit verloren, die ihm sonst innewohnende maximale Bewegungsenergie auf die Dauer gleichmäßig weiter erzeugen zu können. Zwar fehlten, wie die Beobachtung zeigte, Bewegungsmaxima nicht vollständig, sie waren aber nur von ganz kurzer, vorübergehender Dauer und wurden stets von langen Ruhepausen abgelöst. Die Bewegung machte daher den Eindruck, als ob sie von einer Kraft hervorgerufen wurde, welche sich nach ihrer Entstehung gänzlich erschöpfte, um sich dann erst wieder von neuem zu erzeugen. Es fehlte dem Protoplasma also die Möglichkeit, den bei der Bewegung entstehenden Kraftverbrauch rechtzeitig zu ersetzen; mit anderen Worten, das Protoplasma ermangelte, um mich bildlich auszudrücken, einer regulierenden Steuerung bei dem Verbrauch und Ersatz der die Bewegung erzeugenden Kraft. Daher die ruckartige Bewegung an Stelle der gleichartig regelmäßigen, daher die relativ kleinere Anzahl und erheblich geringere Länge der Pseudopodien, daher endlich der Gesamteindruck einer im Durchschnitt reduzierten Bewegungsintensität.

Wir werden demnach die oben aufgeworfene Frage, inwieweit sich der Einfluß des Kerns auf die Bewegung erstreckte, dahin zu beantworten haben, daß das Protoplasma zwar an sich die Fähigkeit der Bewegung besitzt, daß aber erst durch die Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma die Möglichkeit einer regulierenden Steuerung der bewegenden Kraft gegeben ist, infolge deren allein erst das gesamte, die ungeteilte Amöbe charakterisierende Bewegungsbild den äußeren Einflüssen adäquat gestaltet werden kann.

Mit dieser soeben entwickelten Ansicht steht nun die Thatsache durchaus nicht im Widerspruch, daß die Bewegung der kernlosen Teilstücke in Periode III gegenüber der Periode II in so vielen Fällen eine Steigerung erfahren konnte. Ein spezieller Erklärungsversuch dieser in ihrem Vorkommen eine gewisse Ge-

setzmäßigkeit verratenden Erscheinung stößt allerdings auf erhebliche Schwierigkeiten. Indessen ist eine Deutung derselben immerhin möglich. Es giebt vielleicht, wie in jedem höheren Organismus, so auch bereits in der Zelle gewisse Hemmungsvorrichtungen bei der Bewegung, welche mit zunehmender Schwächung des Protoplasmas etwa infolge von Nahrungsmangel unwirksam werden und dadurch eine Bewegungssteigerung ermöglichen. Ich lasse es bei dieser Andeutung bewenden und verzichte auf ein spezielleres Eingehen in diese Frage, solange nicht weitere Untersuchungen eine allgemeinere Verbreitung dieser ganzen Erscheinung sichergestellt haben.

II. Wenn wir uns jetzt zu der zweiten der oben aufgeworfenen Fragen wenden, wie wir uns den Einfluß des Kerns auf die Bewegung zu denken haben, so werden wir auf dieselbe auch keine sicher zu begründende Antwort geben können. Ich habe dieselbe auch nur aufgestellt, um einige, in den Tabellen unter der Rubrik „Größe" registrierte Beobachtungen mitteilen zu können, welche später vielleicht gelegentlich zur Verwertung kommen können.

Es zeigten nämlich sämtliche kernlosen Teilstücke mit der in Periode II eintretenden Bewegungsabnahme eine bedeutende Verminderung ihrer Oberfläche. Es wäre nun sehr wohl möglich, daß mit dieser Oberflächenverminderung gleichzeitig eine Abnahme des Volumens etwa durch Wasseraustritt aus dem Plasma verbunden war, und infolgedessen die Kohäsion des Plasmas natürlich gesteigert werden mußte. Dann läge der Gedanke nahe, die nach der Enukleation auftretenden Bewegungsstörungen auf Kohäsionsschwankungen zurückzuführen unter der Annahme, daß kohärenteres Plasma schwerer beweglich sei als dünnflüssiges. Der Einfluß des Kerns auf die Bewegung könnte dann dahin definiert werden, daß derselbe den Gehalt an Imbibitionswasser im Plasma und so die Konsistenz desselben regulierte und dadurch die normalen Bewegungsformen ermöglichte. Ich habe jedoch diesen Gedanken nicht weiter durchgeführt, weil die thatsächlichen Unterlagen dazu sich nicht genau und sicher genug feststellen ließen. Denn einmal konnte eine an sich mögliche Volumenabnahme bei mathematisch so undefinierbaren Körpern wie Amöben nicht zahlenmäßig bestimmt werden, und der allgemeine Eindruck, daß die kernlosen Teilstücke relativ kleiner erschienen, d. h., daß ihre optischen Querschnitte geringere Flächenbilder boten, konnte ebensogut dadurch hervorgerufen sein, daß das vor der Teilung in dünneren Schichten ausgebreitete Plasma sich nach

derselben beim Übergang in die Kugelform in dickeren Lagen anordnete, ohne dabei eine Volumenveränderung zu erfahren. Andererseits war eine Zunahme der Kohäsion auch aus optischen Veränderungen des Protoplasmas etwa durch den gleichsinnig mit der Kohäsion wechselnden Brechungsindex mit unseren Hilfsmitteln nicht sicher nachzuweisen. Zwar erschienen die kontrakten kernlosen Teilstücke in Periode II verhältnismäßig dunkler als die zugehörenden kernhaltigen Stücke (cf. Fig. 1—12); hieraus konnte aber mit Sicherheit nicht auf Veränderungen des Brechungsvermögens geschlossen werden, da dieser allgemeine Lichteindruck seine Ursache ebensogut in dem wechselnden Absorptionsvermögen dickerer und dünnerer Lagen derselben Substanz haben konnte.

Alle diese Gründe verhinderten daher eine theoretische Verwertung der oben angeführten Beobachtungen, welche aber vielleicht bei nochmaliger Prüfung mit verbesserten Hilfsmitteln einer ausgiebigeren Benutzung zugänglich gemacht werden könnten. Vorderhand ist es indessen unmöglich, eine speziellere Theorie über die Art und Weise zu begründen, wie der Einfluß des Kerns auf die Bewegung sich geltend macht, solange das Problem der Bewegung selbst noch in tiefes Dunkel gehüllt ist.

Wir müssen uns zur Zeit damit begnügen, erkannt zu haben, daß der Kern auf die Bewegung überhaupt von Einfluß ist.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, inwieweit die Resultate meiner Untersuchung einer Verallgemeinerung fähig sind.

Unzweifelhaft haben wir den Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas als einen in dem Chemismus der Zelle begründeten so fundamentalen Vorgang aufzufassen, daß ich nicht fehlzugehen glaube, wenn ich denselben auch ohne extensivere Versuche soweit ausdehne, als es sich um die Bewegung rein protoplasmatischer Massen, also um die amöboide Bewegung handelt.

Mit dieser Ansicht gerate ich allerdings in einen Gegensatz zu der Stellung, welche einige Forscher in dieser Frage bereits eingenommen haben. Wir werden daher auf die einschlägigen, in der Litteratur vorliegenden Angaben genauer einzugehen haben.

Der Erste, welcher den Einfluß des Kerns auf die Bewegung überhaupt einer Untersuchung unterzogen hat, ist Gruber [1]) gewesen. Das Thatsachenmaterial, welches den Schlußfolgerungen Gruber's zu Grunde lag, ist kurz folgendes:

---

1) Gruber, Untersuchungen über einige Protozoen, Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XXXVIII, Heft 1.

Gruber hatte bei Aktinophrys sol zu öfteren Malen eine Vereinigung größerer Exemplare mit viel kleineren beobachtet, und zwar so, daß die letzteren von den Pseudopodien der anderen erfaßt, herangezogen und wie eine zur Nahrung dienende Beute in den Körper des größeren Heliozoons aufgenommen wurden. Nach sorgfältiger Tötung und Färbung solcher Exemplare zeigte sich, daß nur die großen Aktinophryen einen Kern besaßen, die kleinen dagegen kernlos waren. Trotzdem sollten aber die Funktionen der letzteren die nämlichen sein, wie die der kernhaltigen Aktinophryen. „Sie bewegen sich", sagt Gruber, „selbständig vom Platz, sie zeigen einen lebhaften Wechsel in den Pseudopodien, in ihrem Innern sieht man Nahrungskörper liegen, auch die großen Vakuolen sieht man manchmal, in welchen große Nahrungsbestandteile verdaut werden. Schließlich fehlt auch sehr häufig die kontraktile Vakuole nicht, welche in derselben Weise rhythmisch pulsiert, wie beim normalen Tier" etc.

Aus diesen Beobachtungen zog Gruber den Schluß, „daß der Kern keine Bedeutung für diejenigen Funktionen des Zellkörpers hat, welche nicht direkt in Beziehung zur Fortpflanzung stehen, also zur Bewegung (Pseudopodienbildung), zur Nahrungsaufnahme, Exkretion (Pulsation der kontraktilen Vakuole) und zum Wachstum; auch auf die äußere Gestalt kann er einflußlos sein."

In seinen späteren Untersuchungen zur Physiologie und Biologie der Protozoen [1]) unterzog Gruber neben anderen Protozoen auch die Amoeba Proteus einer künstlichen Teilung und konstatierte bei dieser Amoebe, daß nach einem gelungenen Teilschnitt das kernhaltige Stück „ungestört fortfährt, seine Pseudopodien zu treiben und einzuziehen, kurz daß es in seinem Habitus keine Veränderung erfahren hat", daß hingegen bei dem kernlosen Stücke „die Pseudopodien verschwinden, wenn auch eine schwache Protoplasmabewegung anfangs noch sichtbar ist, und daß das Stück mit der Zeit ganz abstirbt." „Ich hatte z. B.", fährt Gruber fort, „eine solche Amöbe am 14. April künstlich halbiert, am 16. war die eine Hälfte noch so beweglich wie anfangs, die andere aber war kugelig geworden und im Absterben begriffen; bei der Färbung erwies sich erstere als die kernhaltige, letztere als die kernlose Hälfte, und dasselbe Resultat ergaben alle anderen Versuche auch. Hier führt also die Entfernung des Kerns sofort auch eine Alterierung der Bewegungsfähigkeit herbei."

Diese beiden, an Aktinophrys sol und Amoeba Proteus ge-

1) Freib. Ber. 1886—1887, S. 15.

machten, einander widersprechenden Beobachtungen hat nun Gruber nicht miteinander in Einklang gebracht, sondern vielmehr, auch nach seinen Beobachtungen an Infusorien, die allgemeine Behauptung aufgestellt, daß bei den Infusorien und überhaupt wohl bei den meisten Protozoen eine Alterierung der Bewegungsfähigkeit durch die Entfernung des Kerns nicht verursacht würde.

Obwohl ich die Richtigkeit der Beobachtungen Gruber's an sich durchaus nicht bezweifle, so kann ich dennoch den Schlußfolgerungen desselben nicht die gleiche Tragweite beimessen. Bevor ich hierauf jedoch näher eingehe, will ich zuvor noch über die Untersuchungen berichten, welche ich selbst an Heliozoen angestellt habe.

An Actinosphaerium Eichhornii gelang es zwar durch tangentiale Schnitte kernlose Stücke der Rindenschicht abzutrennen; dieselben waren aber naturgemäß so klein, daß sie bereits nach 2—3 Stunden durch Verquellung zu Grunde gingen. Sie versuchten allerdings, sich nach der Teilung zur typischen Kugelgestalt abzurunden; dieselbe blieb aber immer an der Peripherie unregelmäßig ausgebuchtet: auch einige wenige Pseudopodien wurden ausgestreckt, sie waren aber relativ sehr kurz. Indessen will ich diesen Befunden keinen größeren Wert beilegen, weil bei der auffällig kurzen Lebensdauer kernloser Teilstücke von Actinosphaerium Eichhornii wahrscheinlich soviel pathologische Erscheinungen, wie z. B. übermäßige Wasserdiffussion, zu geringe Größe, etc., sich geltend gemacht haben werden, daß sich ein reiner Einfluß des Kerns nicht nachweisen läßt.

Dagegen führten die Versuche an Aktinophrys sol zu einwurfsfreieren Resultaten. Es ist infolge der großen Kleinheit des Objekts nicht leicht, dasselbe in einen kernlosen und kernhaltigen Teil zu trennen, man kann aber zuweilen durch einen leichten Druck mit der Nadel den Kern allein zum Austritt zwingen und hat dann den Vorteil großer kernloser Stücke.

Die auf diese Weise gewonnenen kernlosen Stücke zogen nun infolge des mechanischen Reizes einen Teil ihrer Pseudopodien schon während der Enukleation ein, einen andern Teil aber erst später, so daß 1—2 Stunden nach der Teilung nur noch ca. 20 Pseudopodien durchschnittlich vorhanden waren, während eine ebenso große intakte Aktinophrys ca. 50—60 Pseudopodien treibt. Die Gestalt der Pseudopodien war dabei die typisch normale, und die Länge derselben zeigte nur bei dem kleineren Teil eine Abnahme. Im Verlaufe der weiteren Kultivierung zeigte sich während des ersten Tages eine stetig sich steigernde Abnahme in der Zahl der Pseudopodien, sodaß 8 Stunden nach der Enucleation

in einem Versuche z. B. nur 7, in einem anderen 10 Pseudopodien vorhanden waren. Diese Anzahl war aber keine konstante, sondern schwankte, wenn auch nur in sehr engen Grenzen, indem ab und zu ein Pseudopodium eingezogen, nach einiger Zeit dafür ein neues gebildet wurde. Am zweiten Tage hatte sich die durchschnittliche Zahl der Pseudopodien noch etwas verringert, und am dritten waren im Mittel von sechs Versuchen nur noch 4—5 Pseudopodien vorhanden. Vom dritten Tage an nahmen die Pseudopodien auch an Länge sehr erheblich ab, während dieselben bis zum Ende des 2. Tages in ihrer Form und Gestalt normal geblieben waren. Da aber bei allen Versuchen am dritten Tage bereits der Tod der kernlosen Teilstücke eintrat, so können die kürzere Zeit vor dem Absterben auftretenden Erscheinungen nicht mehr mit Sicherheit auf den Einfluß des Kerns zurückgeführt werden. Derselbe hatte sich also nachweislich nur dahin geltend gemacht, daß die Zahl der Pseudopodien während der ganzen Lebensdauer der kernlosen Teilstücke weit hinter dem Mittel der kernhaltigen Stücke resp. gleich großer intakter Aktinophryen zurückgeblieben war.

Sehr wichtig für die genaue Beurteilung des Kerneinflusses war die sichere Entscheidung der Frage, ob eine Neubildung von Pseudopodien bei kernlosen Teilstücken von Aktinophrys vorkommt. Zu diesem Zweck wurde eine Aktinophrys sol auf dem heizbaren Objekttisch durch Erwärmen bis auf 34° C zum Einziehen aller Pseudopodien genötigt, und dann sofort enukleirt. Schon $^1/_4$ Stunde darauf begann dieselbe völlig normale Pseudopodien auszusenden, die Maximalzahl derselben überschritt aber während der ganzen dreitägigen Lebensdauer nicht die Zahl neun. Die Gestalt derselben zeigte dagegen bis wenige Stunden vor dem Tode keine Abweichungen von der normalen Form. Wenn also die Gestalt der Pseudopodien bei sämtlichen kernlosen Teilstücken von Aktinophrys sol die typische blieb, so werden wir aus diesem Befund jedoch nicht den Schluß ziehen dürfen, daß der Kern auf die Bewegung ohne Einfluß ist; denn offenbar sind die Heliozoen für die Entscheidung dieser Frage nicht geeignet, da die Form der Pseudopodien hier bereits durch die Bildung eines Axenfadens vorgezeichnet ist. Wir haben es bei den Heliozoen nicht mehr mit der Bewegung rein protoplasmatischer Massen zu thun, sondern bereits mit einem durch eine Art von Skelettbildung in seiner Gestaltungsfähigkeit beschränkten Plasma. Derartig spezialisierte Verhältnisse können aber nicht zur Basis so allgemeiner Behauptungen gemacht werden, wie dies von Seiten Gruber's geschehen ist, welcher auf

Grund seiner besonders auf die Form der Pseudopodien an Aktinophrys sol gerichteten Beobachtungen den an den Infusorien gewonnenen Satz dahin erweiterte, daß der Kern wohl bei den meisten Protozoen ohne Einfluß auf die Bewegung sei.

Sehr viel schwerwiegender könnte indessen gegenüber der Verallgemeinerung meiner Befunde eine Angabe von Verworn [1]) sein, welcher von kernlosen Teilstücken der Polystomella crispa angiebt, daß dieselben „bei hellem Wetter reichliche Pseudopodien ausgestreckt hatten."

Da aber Verworn keine näheren Angaben darüber gemacht hat, in welcher Zeit nach der Teilung, in welcher Anzahl, ob in ganz normaler Weise etc. die Pseudopodien ausgestreckt wurden, so bedarf seine Beobachtung noch einer genaueren Prüfung. Ich habe es versucht, dieselbe an Polystomella crispa aus Triest anzustellen, allein die weitaus größte Anzahl der von mir untersuchten Tiere zeigte nach der Entkalkung mit Pikrinessigsäure und Färbung in Boraxkarmin in jeder Kammer einen Kern, sodaß dieselben für Teilungsversuche gänzlich unbrauchbar waren. Überhaupt konnte ich in der Anzahl der Kerne die allergrößten Schwankungen konstatieren. Während Verworn angiebt, daß Polystomella crispa nur einen Kern hat, welcher in der Nähe der vorletzten Kammer liegen soll, fand ich unter 20 Präparaten nur ein einziges einkerniges; in mehreren waren 6—10 Kerne enthalten, welche gewöhnlich auf je eine Kammer verteilt waren, doch traf ich auch Kammern mit 2 Kernen. Die Kerne selbst zeigten meistens die Bläschenstruktur, bei einigen Individuen war aber ein Teil der Kerne in eine Unmenge kleiner, scharf umgrenzter, chromatischer Körner zerfallen, sodaß es nur bei vollständiger Zerstörung aller Pigmente des Foraminiferenkörpers durch 1 % Salpetersäure und bei sorgfältiger Farbendifferenzierung in salzsaurem Alkohol möglich war, dieselben nachzuweisen. Bei einigen derselben konnte man außerdem immer noch im Zweifel sein, ob einzelne der feinen rotgefärbten Körner thatsächlich Kernteile waren. Möglicherweise hängen meine von den Angaben Verworn's abweichenden Befunde damit zusammen, daß die mir zu Verfügung stehenden Polystomellen sich im Stadium der beginnenden Fortpflanzung befanden. Ich habe aber die Tiere zu so verschiedenen Zeiten untersucht und immer die gleichen Resultate erhalten, daß mir die Vielkernig-

---

1) Max Verworn, Biologische Protistenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXXVI.

keit der Polystomella crispa zum mindesten ein ebenso häufiger Zustand zu sein scheint, wie die Ein kernigkeit. Wie dem aber auch sein mochte, jedenfalls konnte ich bei der schwebenden Unklarheit über die Zahl und Form der Kerne keine exakten Teilungsversuche an Polystomella anstellen; ich kann aber auch angesichts dieser Thatsachen einen Zweifel nicht unterdrücken, ob in jedem Fall die von Verworn für kernlos gehaltenen Teilstücke vollkommen kernlos waren.

Die bisher in der Litteratur vorliegenden gegenteiligen Angaben sind daher nicht so schwerwiegend, um den bei Amoeba Proteus thatsächlich vorhandenen Einfluß des Kerns auf die Bewegung des Protoplasmas in seiner Verallgemeinerung auf die gesamte amöboide Bewegung, also auf alle Rhizopoden einschränken zu können.

Es ist dabei durchaus nicht notwendig, wenn auch zwischen Kern und Protoplasma im wesentlichen gleiche Wechselbeziehungen herrschen werden, durch welche die Bewegung beeinflußt wird, daß deshalb überall die Aufhebung dieser Beziehungen durch künstliche Entfernung des Kerns auch die gleichen Bewegungsstörungen zur Beobachtung kommen läßt. Wie ich von den Heliozoen gezeigt habe, warum die Beseitigung des Kerns keine Veränderungen in der Form der Pseudopodien bedingte, ebenso können bei den verschiedenen Spezies der Amöben und Foraminiferen z. B. in Folge der verschiedenen Kohäsion durchaus verschiedene Bewegungsveränderungen die Folgeerscheinungen derselben Ursache, d. h. der Aufhebung des Kerneinflusses sein. Überall aber, glaube ich, wird sich ein gewisser Einfluß des Kerns auf die amöboide Bewegung des Protoplasmas nachweisen lassen; denn von vornherein wäre es zum mindesten höchst unwahrscheinlich, daß das funktionelle Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma, wie es bei der Bewegung der Amoeba Proteus zum Ausdruck kommt, nur ein zufälliges, dieser oder jener Spezies zukommendes und nicht von allgemeiner Bedeutung sein sollte.

Inwieweit nun die Resultate meiner Untersuchung auch auf die Bewegung der Flimmern und Muskeln ausgedehnt werden können, das läßt sich nach dem bisher vorliegenden Material noch nicht beurteilen. Wenn der Vorgang der zur Bewegung führenden Kontraktion bei den Flimmern und Muskeln aus dem Protoplasma in diese kontraktilen Elemente selbst verlegt ist, so wäre es sehr wohl möglich, daß der bei der amöboiden Bewegung in den Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma bestehende Einfluß des Kerns bei den Cilien und noch mehr bei den Muskeln

in den Hintergrund tritt, je mehr die kontraktilen Elemente selbstständiger wurden und sich von dem Protoplasma emanzipieren.

Die bisher angestellten einschlägigen Untersuchungen gedenke ich an einer anderen Stelle zu besprechen, wenn ich meine eigenen Beobachtungen hierüber zu einem gewissen Abschluß gebracht haben werde.

2. Über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung.

Über den Einfluß des Kerns auf die Verdauung sind bisher exaktere Versuche noch nicht angestellt worden. Zwar haben bereits einige Forscher zu dieser Frage mehr oder weniger entschieden Stellung genommen; die ihren Schlußfolgerungen zu Grunde liegenden Beobachtungen sind aber einer zu verschiedenartigen Deutung fähig, um zu gesicherten positiven Resultaten führen zu können.

Der erste, welcher den Einfluß des Kerns auf die Verdauung überhaupt einer eingehenderen Diskussion unterzogen hat, ist Gruber gewesen. Derselbe hatte bei Gelegenheit seiner schon oben mitgeteilten Beobachtungen über Aktinophrys sol unter den kernlosen Zerfallprodukten dieser Spezies auch solche Stücke beobachtet, bei denen sich Nahrungsbestandteile im Innern von Vakuolen eingeschlossen vorfanden. Gruber [1]) selbst sagt hierüber — — „auch die großen Nahrungsvakuolen sieht man manchmal, in welchen große Nahrungsbestandteile verdaut werden.“ Welcher Natur diese Nahrungsbestandteile waren, ob dieselben ferner von den kernlosen Stücken selbst aufgenommen, oder bei dem Zerfall der normalen Aktinophryen denselben mitgegeben wurden, vor allen Dingen aber, ob die Nahrung auch thatsächlich verdaut wurde, dafür hat Gruber keine Beweise beigebracht. Aus dem einfachen Vorhandensein von Nahrungskörpern in Vakuolen läßt sich doch durchaus kein Schluß ziehen, daß dieselben auch darin wirklich einer Verdauung unterliegen.

Eine zweite Beobachtung, aus welcher Gruber auf eine Verdauung, ja sogar auf ein Wachstum kernloser Aktinophrysstücke geschlossen hat, besitzt aber ebensowenig Beweiskraft.

Gruber berichtet hierüber folgendermaßen: . . . . „ich erhielt einmal ein Präparat einer kernlosen Aktinophrys, die im Begriff stand, mit einem ausgewachsenen kernhaltigen Individuum zu verschmelzen, von dem sie sich durchaus in nichts unterschied, sodaß man sie ohne Anwendung von Reagentien für ganz normal gehalten hätte. Hier hatte also jedenfalls ein Wachstum stattgefunden, da

1) loc. cit. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, S. 65.

ja ein Ausschnitt aus dem peripheren Protoplasma einer Aktinophrys — also ein kernloser Splitter — ursprünglich immer nur einen kleinen Bruchteil eines ausgewachsenen Individuums darstellen kann."

Dieser Schlußfolgerung Gruber's kann ich nicht beistimmen, da das Vorkommen kernloser Stücke von der Größe normaler ausgewachsener Aktinophryen sich in anderer Weise ganz natürlich erklären läßt. Hierauf führte mich folgender Versuch. Ich hatte eine große Aktinophrys mit einem durch die Körpermitte geführten Schnitt so halbiert, daß der Kern dabei herausgerissen wurde, und auf diese Weise zwei etwa gleich große kernlose Teilstücke entstanden waren, deren jedes, das eine einen grünen, das andere einen gelben Nahrungskörper einschloß. Die beiden Teilstücke lagen nun in demselben Wassertropfen zusammen und waren nach Verlauf einer Stunde einander so nahe gekommen, daß sie sich schließlich vereinigten und zu einem einzigen großen kernlosen Teilstück verschmolzen waren, welches nun fast die Größe der ursprünglichen kernhaltigen Aktinophrys besaß und sich nur durch seine geringere Anzahl der Pseudopodien (ca. 20) davon unterschied.

Durch diese Vereinigung kernloser Teilstücke, welche übrigens auch von Gruber [1]) beobachtet worden ist, erklärt sich der vorher erwähnte, von diesem Forscher mitgeteilte vereinzelte Fall in einfachster Weise. Somit ist der Schluß, daß hier ein Wachstum und eine demselben naturgemäß voraufgegangene Verdauung stattgefunden habe, hinfällig, und die darauf basierte Folgerung Gruber's, daß der Kern auf die Verdauung ohne Einfluß sei, zum mindesten unbewiesen.

In nicht so entschiedener Weise, aber doch in ähnlichem Sinne wie Gruber, hat sich dann neuerdings Balbiani [2]) für eine Einflußlosigkeit des Kerns auf die Verdauung ausgesprochen. Balbiani machte die Beobachtung, daß kernlose Stücke von Cyrtostomum leucas, welche von dem Vorderende der Tiere abgetrennt waren und so das Peristom mitbekommen hatten, eine Menge von Nahrungskörpern aufnahmen und wieder entleerten. Seine Fütterungsversuche mit Stärkemehl führten nun zu dem Resultat, daß die aufgenommenen Stärkekörner in demselben intakten Zustand wieder ausgeworfen wurden, in welchem sie vorher gefressen waren. Die

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVIII, S. 65.
2) loc. cit. S. 50 ff.

Stärke war also nicht verdaut worden, und die damit gefütterten Teilstücke lebten auch nach den Angaben Balbiani's durchaus nicht länger als andere, welche keine Stärke aufgenommen hatten.

Inbezug auf die Verdauung von Eiweißstoffen hat Balbiani keine Fütterungsversuche angestellt, dagegen aus dem Umstand, daß die Trichocysten der kernlosen Teilstücke in den letzten Stunden vor ihrem Tode teilweise verloren gingen, den Schluß ziehen wollen, daß dieselben resorbiert worden seien, daß also hier ein Prozeß der Selbstverdauung, also der Verdauung von Eiweißkörpern ohne Abhängigkeit vom Kern vorläge. Um diesen Schluß aber auch nur einigermaßen zu begründen, müßte doch erstens der Nachweis geführt werden, daß die Trichocysten aus Eiweißstoffen bestehen, vor allem aber, daß dieselben nicht, wie es nach den Schilderungen Balbiani's sehr wahrscheinlich ist, einfach durch Verquellung zu Grunde gingen. Balbiani beschreibt das Verschwinden der Trichocysten, welches stets ganz kurze Zeit vor dem Absterben der Teilstücke erfolgt, folgendermaßen:

Cette disparition n'est presque jamais complète, mais s'observe sur des régions plus ou moins étendues de la périphérie du corps, la mort survenant presque toujours avant que tous les trichocystes aient disparu. Ces organes paraissent d'abord plus clairsemés par places, puis disparaissent complètement dans certaines régions du corps, en même temps que la couche de plasma cortical que les renfermait. C'est la suite de cette destruction du plasma périphérique, que les granulations de l'endoplasme s'avancent j'usqu' au dessons de la cuticule. Comme, en même temps, les corps prend une forme plus ou moins sphérique ou ovalaire, l'on a sous les yeux une petite vésicule, ayant pour parvi la membrane mince formée par la cuticule, et renfermant dans son intérieur une masse claire avec des amas opaques de granulations. On voit sur un point de sa périphérie la vesicule contractile, tantôt très ample, tantôt très réduite, dont les contractions se manifestent encore de loin en loin. Ajoutons à ces changements de la dernière heure que les cils vibratiles disparaissent eux-mêmes sur certaines régions de la surface du corps. Les mouvements sont par suite presque totalement abolis et se réduisent à une rotation lente du corps sur lui-même. Enfin l'immobilité devient complète, la cuticule éclate sur un point du corps et laisse échapper le plasma, qui achève de se désorganiser au contact de l'eau.

Wie wir sehen, sind zu der Zeit, in welcher die Trichocysten teilweise verschwinden, bereits so hochgradige Störungen infolge

übermäßiger Wasseransammlung im Plasma aufgetreten, daß der partielle Verlust des Trichocysten durch einen Akt der Verquellung sehr viel ungezwungener erklärt werden kann, als durch einen im übrigen in keiner Weise bewiesenen Prozeß der Selbstverdauung. Aus dem Umstande aber, daß die kernlosen Stücke der Infusorien, wenn sie ein Peristom besitzen, Nahrung aufnehmen, folgt doch noch durchaus nicht, daß ihnen deshalb auch das Vermögen der Verdauung zukommt; denn die Nahrungsaufnahme der Infusorien steht zu dem Prozeß der Verdauung jedenfalls nicht in demselben Verhältnis wie bei denjenigen höheren Tieren, bei welchen derselbe infolge eines durch die Möglichkeit der Verdauung bedingten Hungertriebs erfolgt, sondern sie ist zu einem rein mechanischen Akt geworden. Deshalb besitzt die ganze Frage nach der Nahrungsaufnahme in ihren Beziehungen zum Kern überall da auch keine prinzipielle Bedeutung, wo die Nahrung ohne Mitwirkung lähmender oder tötender Sekrete von Seiten des Protoplasmas aufgenommen wird; sie ist dann im Zusammenhang mit der Bewegung und den Hilfsmitteln derselben zu beurteilen. Es könnten demnach die einen Protozoen, wie nach Balbiani z. B. Cyrtostomum leucas durch die Enukleation in ihrer Nahrungsaufnahme nicht geschädigt sein, soweit die Wimperbewegung durch die Aufhebung des Kerneinflusses nicht verhindert ist, andere dagegen, wie z. B. Amoeba Proteus, die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren haben, weil mit der Enukleation die Ausscheidung des klebenden Sekrets unmöglich gemacht war, mit Hülfe dessen die Amöben allein imstande waren, sich an den Boden festzuheften und Nahrung aufzunehmen. Bei den Polystomellen konnten, nach den Angaben Verworn's, in den Pseudopodien der kernlosen Stücke noch lebende Infusorien sich verfangen und absterben; inwieweit dabei eine aktive Thätigkeit von Seiten des Protoplasmas der Polystomellen mit im Spiele war, konnte aber ebensowenig konstatiert werden wie eine Verdauung der Infusorien. Jedenfalls verträgt die ganze Frage nach der Nahrungsaufnahme kernloser Stücke keine generelle Behandlung, sondern ist in den einzelnen Gruppen je nach der Art der Nahrungsaufnahme in ihren Beziehungen zum Einfluß des Kerns getrennt zu untersuchen.

Nach dieser Besprechung der in der Litteratur vorliegenden Angaben, welche, wie wir gesehen haben, für die Annahme einer Einflußlosigkeit des Kerns auf die Verdauung durchaus keine Hinweise enthalten, gehe ich jetzt zu der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über.

Schon bei Gelegenheit der ersten Versuche über die Bewegung der kernlosen Teilstücke war es mir aufgefallen, daß die Nahrungskörper, welche zufällig bei der Teilung in die kernlosen Stücke geraten waren, nach einiger Zeit, oft erst nach 5—6 Tagen ausgeworfen wurden. Unter denselben befanden sich ab und zu einige der Gattung Salpina angehörende Rädertierchen, deren Schalen teils ganz leer, teils aber auch noch mit sehr deutlichen Resten der Weichteile entleert wurden. Etwaige Irrtümer der Art, daß im letzteren Fall zufällig von außen in die Kulturen hineingeratene und abgestorbene Salpinen zu Verwechselungen mit ausgeworfenen Tieren Veranlassung gegeben hätten, sind bei der Art und Weise, wie die Versuche angestellt wurden, ausgeschlossen. Das Wasser, in welchem sich die isolierten Teilstücke befanden, war vor dem Gebrauch jedesmal durch ein dreifaches Filter gelaufen, also von allen Fremdkörpern möglichst befreit worden; außerdem habe ich mich nach jedem Wasserwechsel, welcher, um übermäßige Bakterienentwickelung und etwaigen Sauerstoffmangel zu verhüten, täglich mindestens zweimal vorgenommen wurde, stets durch sorgfältige Untersuchung davon überzeugt, daß außer den Amöbenstücken keine anderen Tiere oder etwaige Verunreinigungen in den auf dem ausgeschliffenen Objektträger befindlichen Wassertropfen vorhanden waren. Da ferner, wie ich schon früher erwähnt habe, die kernlosen Teilstücke das Vermögen des direkten Ortswechsels verloren hatten und infolgedessen immer an fast derselben Stelle des Wassertropfens liegen blieben, so fanden sich die ausgeworfenen Rädertierchen immer in unmittelbarer Nähe der kernlosen Teilstücke und waren deshalb um so leichter mit den vorher in den Teilstücken befindlichen Tieren zu identifizieren.

Ich stellte nun Parallelversuche an, indem ich Amöben, welche mehrere Rädertierchen gefressen hatten, so teilte, daß sowohl das kernlose als auch das kernhaltige Stück einen Anteil der Nahrung mitbekamen. Da aber das Material für größere Versuchsreihen zu spärlich war, die Teilstücke auch oft verhältnismäßig sehr klein ausfielen, so änderte ich die Versuche dahin ab, daß ich von einem Teil der Amöben möglichst große kernlose Teilstücke mit einem Rädertierchen abtrennte, von andern Amöben, welche gleichfalls Rädertierchen aufgenommen hatten, dagegen so viel Plasma, ohne den Kern zu berühren, abschnitt, bis die Größe der kernlosen und der kernhaltigen Teilstücke nahezu die gleiche war.

Die auf diese Weise erhaltenen Vergleichsobjekte zeigten die-

selben Verhältnisse wie die aus einer Amöbe genommenen Teilstücke. Die weitere tägliche Beobachtung ergab nun, daß aus den kernhaltigen Teilstücken immer leere Salpinaschalen, welche nur die chitinösen Teile des Kauapparats enthielten, im Durchschnitt nach 2—3 Tagen defäziert wurden, daß dagegen aus den kernlosen Stücken in dem einen Teil der Versuche gleichfalls leere Schalen, in einem andern Teil aber noch mit deutlichen Resten der Weichteile versehene Panzer zur Entleerung kamen und zwar in der Zeit vom 2. bis zum 7. Tage nach der Teilung. Die kernhaltigen Teilstücke hatten also die Rädertierchen stets völlig verdaut, von den kernlosen war dagegen nur ein Teil hierzu imstande gewesen, ein anderer nicht.

Durch diese Beobachtungen war es somit wahrscheinlich gemacht, daß die verdauende Thätigkeit des kernlosen Protoplasmas gegenüber dem kernhaltigen eine Abnahme erfahren hatte.

Ein sicherer Schluß auf die Rolle des Kerns konnte indessen hieraus nicht gezogen werden, da die Versuche nicht unter ganz gleichen Bedingungen angestellt waren. Einerseits waren nämlich die aufgenommenen Rädertierchen nicht von gleicher Größe, andererseits war aber auch die Zeit völlig unbestimmt, wie lange dieselben bereits in den intakten Amöben vorher der Verdauung unterzogen waren, ehe sie zur Teilung kamen. Es mußten daher die Versuche so angestellt werden, daß die Zeit der Nahrungsaufnahme genau bestimmt werden konnte, und die Menge der aufgenommenen Nahrung eine möglichst gleiche war. Zu diesem Zweck versuchte ich die Amöben zu füttern, und da mir so kleine Rädertierchen, wie sie allein von den Amöben bewältigt werden konnten, nicht in genügender Menge zur Verfügung standen, so verfütterte ich lebende Paramäcien. Es wurden hierzu eine Anzahl möglichst großer Amöben ausgewählt, welche keine irgendwie erheblichen Nahrungskörper in ihrem Protoplasma zeigten und außerdem einen Tag lang in gut filtriertem Wasser gehungert hatten, um sie auf einen annähernd gleichen Ernährungszustand zu bringen. Sodann wurden zu denselben einige mit Paramäcien dicht belebte Wassertropfen zugesetzt und nun unter dem Mikroskop die Aufnahme derselben durch die Amöben direkt beobachtet, nach der Aufnahme dann sofort isoliert. Man hat sich, wenn der Versuch sogleich gelingen soll, nur eines kleinen Kunstgriffs zu bedienen. Es dürfen nämlich die Amöben vor der Fütterung sowohl, wie beim direkten Zusatz der Nahrung nicht so stark beunruhigt werden, daß dieselben

vom Boden loslassen und frei im Wasser umherschwimmen. Eine Nahrungsaufnahme ist den Amöben nämlich nur dann möglich, wenn sie sich an der Unterlage festgeklebt haben; niemals habe ich es beobachten können, daß von einer frei flottierenden Amöbe ein Paramäcium aufgenommen worden wäre; im Gegenteil, in diesem Fall wirbelten die massenhaft vorhandenen Paramäcien durch ihre lebhaften Bewegungen die Amöben so sehr umher und reizten dieselben derartig, daß sie sich stark, oft bis zur Kugelform kontrahierten und nach 2—3 Tagen bei anhaltender Reizung zum größten Teil zu Grunde gingen.

Läßt man dagegen die Amöben mehrere Stunden vor der Fütterung völlig unberuhigt und wartet so lange, bis sich der größte Teil derselben an den Boden festgeklebt hat, so werden, wenn der Zusatz der Paramäcien auch so vorsichtig geschieht, daß die Amöben nicht von der Unterlage losgerissen werden, nach einigen Minuten immer eine beträchtliche Anzahl von Amöben gefressen haben. Ich habe mir auf diese Weise ca. 100 Amöben zu meinen Versuchen verschafft, deren Nahrungsaufnahme ich direkt beobachten konnte.

Bei dieser Gelegenheit will ich gleichzeitig über die Art und Weise, wie die Nahrung von den Amöben aufgenommen wird, einige Mitteilungen machen, zumal die Nahrungsaufnahme einmal selten zur Beobachtung gekommen ist — klagt doch Auerbach, einer der besten Amöbenkenner, daß es ihm niemals gelungen sei, die Amöben fressen zu sehen — andererseits in neuerer Zeit hierüber von Duncan und Leidy [1]), Greenwood [2]) und Meisner [3]) Angaben gemacht sind, welche die von den älteren Forschern geschilderte Art der Nahrungsaufnahme an jeder beliebigen Körperstelle in Zweifel zu ziehen geeignet sind. Es sollen nämlich die Amöben vorwiegend mit ihrem sog. Hinterende, d. h. dem der Bewegungsrichtung entgegengesetzten Körperteil die Nahrungskörper in das Innere das Plasmas hineinziehen.

Dem gegenüber kann ich die zu den verschiedensten Malen angestellte Beobachtung entgegenhalten, daß bei Amoeba Proteus die Nahrung, speziell die Paramäcien an jeder beliebigen Körper-

---

1) P. M. Duncan, Studies amongst Amoeba. Popular science review 1877 (aus Bütschli Bronns Klassen u. Ord., Bd. I, pag. 118).

2) Greenwood, On the digestive process in some Rhizopods. Journal of Physiology 1886, Vol. VII, No. 3 (aus Meisner).

3) Meisner, Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1888, Bd. XXXXVI, S. 498.

stelle aufgenommen wurden und zwar stets da, wo von Seiten des Paramäciums durch die andauernden Bewegungen ein Reiz auf die Amöbe ausgeübt wurde. Die Paramäcien, welche bis zu einer Amöbe herangeschwommen waren, blieben sehr häufig vor derselben, wie vor einem Hindernis stehen und machten mit ihren Wimpern fortwährende Kraftanstrengungen, als ob sie dasselbe überwinden wollten. Infolge dieses andauernden Reizes begann in der Amöbe das Protoplasma nach der Reizstelle hinzuströmen, indem sowohl zu den Seiten wie oberhalb des Paramäciums ein Plasmalappen über dasselbe herüberfloß, welcher nach etwa $^1|_2$ Minute dasselbe völlig von oben und den Seiten bedeckt hatte. Nun begann die Amöbe auch von unten den Boden des Raumes, in welchem das Paramäcium eingefangen war, mit Plasma völlig zu verschließen, und nach 1 bis $1^1|_2$ Minuten war die Nahrungsaufnahme und die Bildung der Nahrungsvakuole beendigt, in welcher das Paramäcium äußerst lebhaft und unruhig umherschwirrte. Zu Anfang war die Nahrungsvakuole gewöhnlich so groß, daß das Paramäcium, ohne seine Körpergestalt zu ändern, lebhaft im Kreise umherschwimmen konnte. Bald aber verengerte sich die Vakuole, das Paramäcium wurde zusammengepreßt und in der Mitte eingeknickt, ohne indessen seine flinken Bewegungen und Befreiungsversuche aufzugeben. Erst nach $^1/_4$ Stunde im Durchschnitt, selten früher, zuweilen jedoch erst nach 1—2 Stunden, wurde das Paramäcium bewegungslos und war durch die Verdauungssekrete der Amöbe getötet worden. Nur einmal konnte ich beobachten, wie ein Paramäcium noch 10 Stunden nach der Aufnahme lebhaft in der Vakuole umherschwamm und sich nach weiteren 2 Stunden befreit hatte. In diesem Falle war aber die Amöbe auffallend klein gewesen, etwa nur 3—4 mal so voluminös als das Paramäcium. Daß auch sonst Paramäcien, die bereits in eine Nahrungsvakuole eingeschlossen waren, sich in kürzerer Zeit, nach 1—2 Stunden, wieder befreiten, konnte bei sehr kleinen Amöben zuweilen, wenn auch selten, beobachtet werden, bei größeren jedoch nur dann, wenn dieselben zu kurze Zeit nach der Nahrungsaufnahme vom Boden losgelöst wurden, um sie zu isolieren. In diesen Fällen war die Nahrungsvakuole aber immer sehr gross gewesen und die in das aufgenommene Wasser derselben abgeschiedenen Verdauungssekrete wahrscheinlich zu sehr verdünnt, um eine tötende Wirkung früher hervorzurufen, bevor die Paramäcien durch ihre energischen Befreiungsversuche die noch dünne Vakuolenwand durchbrochen hatten. Die weitere Verdauung der Paramäcien

ging nun in einer normalen Amöbe derart vor sich, daß während die Verdauungssekrete die Tiere zur Verquellung brachten und aufweichten, einige Stunden nach dem Absterben derselben das Protoplasma an einer oder mehreren Stellen die Vakuole immer mehr ein engte und dieselbe mit dem darinliegenden Paramacium vollkommen durchschnürte und in mehrere Teile zerlegte. Es geht also mit dem chemischen Prozess der Verdauung gleichzeitig eine mechanische Zerkleinerung der Nahrung durch das Protoplasma Hand in Hand, welche natürlich nur da stattfindet, wo der Widerstand von Seiten des verdauenden Körpers nicht zu groß ist. Die Salpinen z. B. wurden niemals zerkleinert, die Paramäcien waren dagegen oft nach 4—5 Stunden in 10—12 Stücke zerlegt, um dann durchschnittlich in 3—4 Tagen vollkommen verdaut zu werden. Indessen kam es auch vor, dass die Paramäcien nicht zerkleinert wurden, sondern in toto unter allmähliger Volumabnahme der Verdauung anheimfielen. Die unverdaulichen Teile der Paramäcien müssen im allgemeinen außerordentlich klein gewesen sein, da ich eine Defäkation derselben niemals beobachten konnte, ein Umstand, der bei dem vorwiegend aus Protoplasma bestehenden Körper derselben auch sehr begreiflich erscheint.

Bevor ich nach dieser kurzen Abschweifung zur der Schilderung meiner Versuche zurückkehre, will ich an dieser Stelle noch eines Mittels Erwähnung thun, dessen ich mich mit Erfolg bedient habe, um den Vorgang der Eiweißverdauung seiner Intensität nach direkt verfolgen zu können.

Ich machte nämlich die Beobachtung, daß verdünnte wässrige Lösungen von Bismarckbraun — eine Farbe, die nach den Angaben von K. Brandt [1]) eine Anwendung intra vitam gestattet — selbst bei mehrtägiger Einwirkung auf die Amöben das Plasma völlig ungefärbt ließen, dagegen schon nach 5—10 Minuten langer Anwendung die eiweißhaltigen Nahrungskörper in verschiedenen Tönen von blassgelb bis intensiv dunkelbraun färbten. Wurden die Amöben ca. 1 Stunde lang in Bismarckbraun gelassen, so färbte sich auch die Flüssigkeit der Nahrungsvakuolen in wechselnden Tönen entsprechend der Farbe der in denselben enthaltenen Nahrungskörper; schließlich nach ca. 12—24stündiger Einwirkung nahmen im Plasma größere oder kleinere Kugeln einer Substanz, welche mit dem Plasma gleiches Brechungsvermögen besitzt und

1) K. Brandt, Die Koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. 13. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1885.

deshalb ohne Färbung unsichtbar bleibt, einen gleichartig mattgelben Ton an. Das vollkommen ungefärbte Plasma erschien dann wie von blaßgelben zarten Vakuolen durchsetzt, zwischen denen es ein breites, farbloses Netzwerk darstellte. Wir haben es hier aber nicht mit Nahrungsvakuolen gewöhnlicher Natur zu thun, wie ich aus später anzuführenden Gründen gleich hervorheben will, sondern mit Eiweißkugeln, die zu dem Protoplasma in demselben Verhältnis stehen, wie z. B. im Ei die Dotterkörnchen zum Bildungsplasma. Der Umstand nun, daß die kompakten eiweißhaltigen Nahrungskörper in den verschiedensten Intensitäten gefärbt wurden, forderte zur weiteren Untersuchung der Ursachen für dieses wechselnde Verhalten desselben Farbstoffs auf.

Es wurden daher Amöben, welche nur Paramäcien gefressen hatten, sofort nach der Aufnahme in eine Lösung von Bismarckbraun übertragen. Dieselbe war mit vorher zum Zweck der Sauerstoffsättigung stark geschütteltem, sodann sorgfältig filtrirtem Leitungswasser in dem Verhältnis von 1:20000—30000 hergestellt worden, sodaß sie in dünnen Schichten nahezu farblos erschien. Die Amöben befanden sich in derartigen Lösungen völlig normal und zeigten selbst bei unausgesetzter sechstägiger Einwirkung keine wahrnehmbaren funktionellen Störungen, wenn nur die Lösung oft genug erneuert wurde. Die Versuche wurden aber stets so ausgeführt, daß die Einwirkung der Färbung über $^1|_4$—$^1|_2$ Stunde nicht ausgedehnt wurde, weil diese Zeit völlig genügte, um den jeweiligen maximalen Färbungsgrad der Nahrungskörper zu erzielen. Unter dem Einfluß des reinen Wassers ging dann der Effekt der Färbung nach einiger Zeit allmählich wieder zurück d. h. die Farbe wurde wieder ausgewaschen.

Solange nun die Paramäcien in den Amöben lebten, also im Durchschnitt $^1|_4$—$^1|_2$ Stunde, färbten sich dieselben durchaus nicht; auch 1—2 Stunden nach dem Aufhören der Bewegung, wenn die Paramäcien bereits lange tot erschienen, konnte eine Färbung nur sehr selten erzielt werden. Erst ca. 3—4 Stunden nach der Aufnahme, als die Infusorien schon stark deformiert und zweilen in mehrere Stücke zerlegt waren, nahmen dieselben bei 10—15 Minuten langer Färbung einen gelben Ton an. Dieser Farbenton konnte nun von Stunde zu Stunde gesteigert werden, sodaß, wenn die Färbung nach 12 Stunden wiederholt wurde, die Paramäcienstücke der Mehrzahl nach bereits intensiv gelb, teils sogar braun erschienen. Wurde die Färbung sodann am zweiten und dritten Tag von neuem angewandt, wenn die Nahrungsballen inzwischen

durch den Aufenthalt der Teilstücke in reinem Wasser wieder farblos geworden waren, so waren meistens sämtliche Nahrungsballen intensiv gelbbraun und zeigten diesen Farbenton, auch wenn sie schon bis zu Körnchen minimaler Größe geschwunden waren.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß sich die Färbung mit Bismarckbraun in den der Verdauung unterliegenden Eiweißkörpern ihrer Intensität nach mit zunehmender Verdauung progressiv steigert.

Hierdurch erklärten sich nun sofort die Resultate der früheren Färbungsversuche an Amöben, deren Nahrungsaufnahme nicht beobachtet worden war, mit den verschiedenen Abstufungen der Farben bei gleicher Einwirkungsdauer. Waren nämlich die Nahrungskörper erst wenig verdaut gewesen, so färbten sie sich noch schwach, je länger sie dagegen durch die Verdauungssekrete angegriffen waren, um so intensiver wurde der Farbenton. Da aber die Amöben zu den verschiedensten Zeiten Nahrung aufgenommen hatten, so mußte dieselbe Färbung natürlich die verschiedensten Farbentöne hervorrufen.

Man könnte gegen diese Deutuug vielleicht den Einwand erheben, daß die Abstufungen der Farben in keiner direkten Beziehung zu dem Prozeß der Verdauung der Eiweißkörper ständen, sondern daß die Fähigkeit, Bismarckbraun aufzunehmen, dem toten Eiweiß als solchem zukäme, so daß die Farbensteigerung nur eine Folge des vorschreitenden Absterbens und der damit verbundenen stärkeren Gerinnung des Protoplasmas wäre.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden einige Hundert Paramäcien durch Erwärmen in Wasser bis auf 45° C, andere im luftleeren Raum, wieder andere in verschiedenen Reagentien, z. B. Alkohol, Pikrinsäure, Essigsäure etc. abgetötet und sodann in die verdünnte wässrige Lösung von Bismarckbraun ($\frac{1}{20000}$) übertragen.

Dieselben nahmen nach 3tägiger ununterbrochener Einwirkung keinen stärkeren Farbenton an, als ihn die Lösung selbst zeigte. Sie ließen also nur einen ganz mattgelben Schimmer erkennen. In dem gleichen Zeitraum und bei gleicher Stärke der Farbstofflösung waren dagegen auch unzerlegte Paramäcien, welche in den Amöben einer Verdauung unterzogen waren, stets intensiv gelbbraun gefärbt. Nur in einem einzigen Falle wurden die Paramäcien intensiver gefärbt als die Farbstofflösung und zwar bei Behandlung derselben mit stark verdünnter Salzsäure, welche bekanntlich, ähnlich wie die Verdauungssekrete, hydrolytische Wirkungen auf das Eiweiß besitzt.

Hieraus folgt, daß ganz bestimmte, gerade durch den Prozeß der Verdauung aus dem Protoplasma entstehende Eiweißverbindungen eine besonders starke Verwandtschaft zum Bismarckbraun besitzen müssen; die Färbung derselben mit Bismarckbraun zeigte sich bei der großen Anzahl von Versuchen, welche ich angestellt habe, als ebenso zuverlässig, wie z. B. die Kernfärbung durch irgend ein Karmin.

Es färbten sich auch mit Bismarckbraun nicht nur die von den Amöben der Verdauung unterzogenen Paramäcien, sondern ebenso auch andere Infusorien wie z. B. Urocentrum turbo, Halteria und auch verschiedene Rotatorien, welche gefressen worden waren.

Überhaupt scheint es, daß das Bismarckbraun zu den Verdauungsprodukten der Eiweißkörper ganz allgemein die gleichen Beziehungen zeigt; denn ich konnte die Beobachtung machen, daß auch die Nahrungsballen anderer Protozoen, wie Paramäcien, Stylonychien, Vorticellen, Acineten, bei Anwendung von Bismarckbraun intra vitam dieselben Färbungen zeigten wie bei Amoeba Proteus. In ganz gleicher Weise verhielten sich aber auch alle bisher daraufhin untersuchten Metazoen, so Spongilla fluviatilis, Hydra grisea, Nais elinguis, Cyclops coronatus, Asellus aquaticus, die Larve von Corethra plumicornis, und noch einige andere nicht genauer zu bestimmende Dipterenlarven. Bei den Tieren mit einem Darmkanal, so z. B. bei Corethra plumicornis wurden außer bestimmten Nahrungsballen auch die Darmzellen gefärbt, aber nur in den verdauenden Abschnitten des Darmtraktus, und zwar die dem Darmlumen zunächst liegenden bedeutend intensiver als die an der äußeren Oberfläche befindlichen Entodermzellen. Auch der direkte Versuch mit Muskelfleisch vom Kalb, welches durch einen pankreatischen Auszug verdaut wurde, führte zu demselben Resultat. Nach 3—4stündiger Verdauung färbte das Fleisch sich intensiv braun, während eine gleiche Portion desselben Fleisches, welches ohne den pankreatischen Auszug direkt in dieselbe Bismarckbraunlösung gelegt wurde, farblos blieb.

Aus allen diesen Beobachtungen geht hervor, daß wahrscheinlich die Eiweißkörper durch die Verdauung bei den Protozoen denselben Veränderungen unterliegen werden wie bei den Metazoen.

Ob es möglicherweise noch andere Stoffe giebt, welche bei gleicher Behandlung mit verdünnten wässrigen Bismarckbraunlösungen dieselben Eigenschaften zeigen, das zu entscheiden fehlen mir vor der Hand die notwendigen Untersuchungen. Stärke, unverdaut oder in Verdauung begriffen konnte jedenfalls nicht in gleicher Weise gefärbt

werden. Für die hier vorliegenden speziellen Versuche war diese Frage aber irrelevant, da bei denselben ja nur Eiweißkörper verfüttert wurden; diesen gegenüber aber habe ich das Verhalten des Bismarckbraums dahin sicher feststellen können, daß dieser Farbstoff das lebende Protoplasma nicht zu tingieren imstande ist, das tote Eiweiß nur in einer der Stärke der Farbstofflösung entsprechenden Intensität färbt, wenn dasselbe aber in Verdauung begriffen ist, darin aufgespeichert und kumuliert wird.

Nach diesen für das Verständnis der nachfolgenden Darstellung notwendigen Vorbemerkungen kehre ich zu der Schilderung der eigentlichen Versuche zurück.

Nachdem eine Anzahl von Amöben unter den angegebenen Bedingungen mit Paramäcien gefüttert waren, wurden dieselben, wie bei den Versuchen mit den Rädertierchen, so geteilt, daß, wenn mehrere Paramäcien aufgenommen waren, beide Teilstücke ihren Anteil an Nahrung bekamen. Da aber die Teilung nicht immer so eingerichtet werden konnte, daß die Teilstücke gleich groß waren, die Größe des Protoplasmas jedoch von wesentlichem Einfluß auf die Intensität der Verdauung ist, so wurde aus einem Teil der Amöben nur der Kern mit möglichst wenig Protoplasma entfernt, einem andern Teil dagegen soviel Plasma abgeschnitten, daß die so entstandenen kernhaltigen Stücke entweder ebenso groß oder kleiner waren als die kernlosen Teilstücke. Auf diese Weise waren für die Versuche vergleichbare Bedingungen geschaffen. Für den weiteren Verlauf derselben war es nun von größter Wichtigkeit, ob die Teilung der Amöben zu einer Zeit vorgenommen wurde, wenn in denselben die Paramäcien noch lebten, oder erst, wenn dieselben schon abgestorben waren, also im Durchschnitt $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Aufnahme. Im ersten Falle wurden die kernhaltigen Stücke zwar weniger davon beeinflußt, vorausgesetzt, daß dieselben nicht zu klein bemessen wurden. Dann konnte es sich unter Umständen ereignen, wenn z. B. das Amöbenplasma an Volumen nur das Doppelte des Paramäciums betrug, daß das letztere durch seine energischen Befreiungsversuche die Vakuolenwand durchbrach und aus seinem Gefängnis nach einigen Stunden entkam. In diesen Fällen konnte also das kernhaltige Protoplasma wegen zu geringer Größe die zum Abtöten der Paramäcien notwendige Menge an Verdauungssekreten nicht liefern. Größere kernhaltige Amöben ließen aber ihre einmal aufgenommenen Paramäcien nicht mehr entkommen.

Wenn dagegen die Amöben so geteilt wurden, daß in die

kernlosen Stücke die lebenden Paramäcien hineinkamen, dann befreiten sich dieselben in der überwiegenden Zahl der Fälle und brachen fast immer nach 2—3 Stunden aus der Vakuole aus, auch wenn das Volumen des Amöbenplasmas ca. 10mal so groß als das der Paramäcien war. Einmal habe ich sogar ein kernloses Amöbenstück beobachtet, bei welchem ein Paramäcium $2^1/_4$ Tag lebend in der Vakuole umherschwamm und sich dann erst befreite. Nur in seltenen Fällen gelang es, kernlosen Stücken noch lebhaft bewegliche Paramäcien abzutöten, gewöhnlich auch nur dann, wenn die Teilung nicht sofort nach der Aufnahme erfolgte. Infolge dieses Verhaltens mußten die Versuche so eingerichtet werden, daß die Paramäcien in den Amöben erst abstarben, bevor zur Teilung derselben geschritten werden konnte. Im Durchschnitt erfolgte daher die Teilung $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde, zuweilen auch erst 1—2 Stunden nach der Aufnahme.

Während nun die kernhaltigen Stücke ihre Nahrung, sei es daß sie 1, 2 oder mehr Paramäcien aufgenommen hatten, innerhalb 3—4 Tagen stets bis auf verschwindende Reste verdauten, ohne davon irgend welche wahrnehmbaren, unverdauten Teile zu defäzieren, behandelten die kernlosen Stücke ihre aufgenommene Nahrung je nach der Menge derselben verschieden. War die Nahrungsmasse relativ groß, d. h. wenn z. B. 2 oder 3 Paramäcien vorhanden waren, so wurden entweder alle oder nur ein Teil, 1 oder 2 davon ausgeworfen, welche an ihrer Peripherie leicht durch die Verdauungssekrete verquollen waren. Wenn dieselben, was öfters vorkam, in mehrere Stücke zerlegt waren, so wurde der größte Teil dieser Stücke gleichfalls entleert und zwar nicht stets auf einmal, sondern nacheinander in bestimmten Zwischenräumen, einzelne zuweilen erst nach 6 Tagen. Auch diese Stücke waren stets noch kompakt, und zeigten nur geringe Grade der Verdauung. Die nicht ausgeworfenen Teile der Nahrung wurden völlig verdaut. War die ursprüngliche Nahrungsmenge klein, z. B. nur 1 Paramäcium gefressen worden, dann konnte dasselbe zuweilen ganz verdaut werden; in der überwiegenden Zahl der Fälle wurden indessen auch hiervon noch größere oder kleinere Teile unverdaut entfernt. Es folgt somit aus diesen Beobachtungen, daß die kernlosen Stücke nur bestimmte kleine Teile ihrer Nahrung zu verdauen imstande waren.

Die Bismarckbraunfärbung ergab nun folgende Resultate. In den ersten Stunden nach der Nahrungsaufnahme konnten im allgemeinen in beiden Teilstücken die Paramäcien nicht gefärbt

werden; in wenigen Fällen traten in den kernhaltigen Stücken allerdings schon nach 1 Stunde die ersten Anzeichen der Färbung ein. Nach 3—4 Stunden waren gewöhnlich in den kernhaltigen Stücken die Paramäcien bei 15 Minuten langer Einwirkung des Farbstoffs bereits gelblich zu tingieren und zwar um so intensiver, je mehr dieselben zerkleinert waren. Bei den kernlosen Stücken ergab nach derselben Zeit die Färbung sehr wechselnde Bilder. Waren mehrere Paramäcien aufgenommen und nicht weiter zerkleinert worden, so färbten sich dieselben meistenteils ebensowenig wie in den ersten Stunden; nur davon abgeschnürte Stücke besaßen schwaches Imbibitionsvermögen. War dagegen nur 1 Paramäcium gefressen worden, so konnte sich dasselbe in einem Teil der Versuche in gleicher Intensität färben wie in den kernhaltigen Stücken, in andern ebenso häufigen Fällen blieb es dagegen auch noch ungefärbt.

Am zweiten und dritten Tage waren in den kernhaltigen Stücken fast stets sämtliche Paramäcienstücke nach 15 Minuten langer Einwirkung intensiv gelbbraun gefärbt; in den kernlosen Stücken, falls noch nichts ausgeworfen war, zeigte aber immer nur ein Teil der Nahrungsballen denselben Farbenton, ein anderer erschien oft noch am 6. Tage nur mattgelb oder mit seiner Eigenfarbe. Diese wenig oder gar nicht gefärbten Paramäcienstücke waren es auch, welche dann unverdaut entleert wurden. Wenn nach dieser Zeit, also am 4., 5. resp. 6. Tage das Bismarckbraun von neuem zugesetzt wurde, so zeigten sich die kernhaltigen Stücke durchsetzt von einer Menge feiner, intensiv brauner Körnchen, den letzten Resten der Paramäcien; dieselben waren in den kernlosen Stücken gleichfalls vorhanden, aber bei ursprünglich gleichen Nahrungsmassen stets in bedeutend geringerer Anzahl als in den kernhaltigen Stücken, so lange die totale Resorption derselben in den Letzteren, welche sich schneller vollzog als in den kernlosen Stücken, nicht zu einem völligen Schwinden derselben geführt hatte, was z. B. vom 7. Tage ab der Fall sein konnte.

Die Bismarckbraunfärbung zeigt uns demnach, daß in den kernlosen Teilstücken thatsächlich eine Verdauung stattfand, daß dieselbe aber gegenüber den kernhaltigen Stücken sowohl der Zeit nach, als auch an Intensität eine erhebliche Abnahme erfahren hatte.

Versuchen wir es nun, aus den mitgeteilten Beobachtungen auf unsere Hauptfrage eine Antwort zu geben, ob der Kern auf die Verdauung von Einfluß ist oder nicht.

Wäre das letztere der Fall, so könnten wir mit Recht erwarten, daß die aufgenommene Nahrung in den kernlosen Stücken der Amöbe in der gleichen Weise verdaut werden müßte wie in den kernhaltigen.

Dies traf jedoch, wie die Versuche zeigten, nicht zu; denn

1) besaßen die kernlosen Stücke in den meisten Fällen nicht das Vermögen, noch lebende Paramäcien abzutöten, während viel kleineren kernhaltigen Stücken diese Fähigkeit innewohnte;

2) wurde aus den kernlosen Stücken, wenn die Nahrung eine bestimmte Menge überschritt, ein Teil derselben stets unverdaut ausgeworfen, während kleinere, kernhaltige Stücke ihre Nahrung unabhängig von der Größe derselben stets bis auf verschwindende Reste verdauten;

3) wurden in den kernlosen Stücken diejenigen Nahrungsballen, welche überhaupt zur Verdauung kamen, wie die Bismarckbraunfärbung zeigte, langsamer und weniger intensiv verdaut als in den kernhaltigen Stücken.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die verdauende Kraft, d. h. die Menge der verdauenden Sekrete in den kernlosen Stücken eine geringere gewesen sein muß als in den kernhaltigen, daß demnach der Kern auf die Verdauung, soweit es sich um den wichtigsten Teil derselben, die Abscheidung von Verdauungssäften von seiten des Protoplasmas handelt, von entschiedenem Einfluß sein muß.

Inwieweit erstreckt sich nun dieser Einfluß?

Wir haben mit Hilfe der Bismarckbraunfärbung den Nachweis führen können, daß bestimmte Mengen von Nahrung von dem kernlosen Protoplasma zweifellos verdaut werden konnten.

Wenn wir jedoch berücksichtigen, daß die gefressenen Paramäcien bis zu ihrem Tode, also $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde durchschnittlich, in den ungeteilten Amöben verbleiben mußten, daß ferner während dieser Zeit bestimmte Mengen von Verdauungssäften vom Protoplasma bereits ausgeschieden sein mußten, um die Paramäcien zu töten, dann werden wir es uns erklären können, weshalb kleinere Teile der aufgenommenen Nahrung auch weiter verdaut werden konnten. Es wirkten eben die in den ungeteilten Amöben erzeugten, den kernlosen Stücken nur mitgegebenen Sekrete fermentativ weiter und vermochten eine ihrem eigenen Volumen entsprechende Nahrungsmenge in lösliche Form überzuführen, d. h. zu verdauen, ohne daß dabei das Amöbenprotoplasma eine weitere aktive Thätigkeit zu entfalten brauchte. Waren diese Sekrete in größerer Menge

vorhanden, dann konnten auch größere Teile der gefressenen Paramäcien verdaut und dementsprechend eine intensivere Bismarckbraunfärbung erzielt werden; bekamen die kernlosen Teilstücke dagegen nur geringere Massen von Sekreten mit, dann wurde die Hauptmasse der Nahrung ausgeworfen und die Bismarckbraunfärbung ergab schwächere Farbentöne. Die Fütterungsversuche konnten eben nicht so angestellt werden, daß erst nach der Teilung der Amöben die Paramäcien zugesetzt wurden; denn die kernlosen Stücke hatten ja die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme völlig verloren, und alle Versuche dieselben unter den verschiedensten Bedingungen zu füttern, verliefen gänzlich resultatlos, während die kernhaltigen Teilstücke stets wieder Nahrung aufnehmen konnten. Da also die Versuche, nur in der oben angegebenen Form angestellt werden konnten, so läßt die durch die besondere Art und Weise derselben bedingte thatsächlich vorhandene Verdauung der kernlosen Teilstücke durchaus nicht den Schluß zu, daß die Verdauungssekrete von dem kernlosen Plasma abgeschieden worden seien; vielmehr haben wir genügende Gründe zu der Annahme, daß das kernlose Plasma einer Neubildung verdauender Sekrete unfähig ist. Denn wenn dasselbe dieses Vermögen besessen hätte, dann wäre kein Grund einzusehen, warum die kernlosen Stücke nicht stets imstande waren, noch lebende Paramäcien abzutöten; besaßen doch die kernhaltigen Stücke diese Fähigkeit, auch wenn sie erheblich kleiner waren. In gleicher Weise — und auf diesen Umstand ist der größte Nachdruck zu legen — hätten die kernlosen Stücke auch stets ihre gesamte Nahrung, ebenso wie die kernhaltigen Stücke verdauen müssen; wenn sie dagegen thatsächlich nur bestimmte kleine Teile derselben zu verdauen imstande waren, entsprechend der Menge des ihnen bei der Teilung mitgegebenen Sekrets, einen andern Teil der Nahrung dagegen unverdaut auswarfen; dann müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß das kernlose Plasma das Vermögen der Sekretion verdauender Säfte eingebüßt hatte. Denn für das Auswerfen unverdauter, an sich jedoch sehr wohl verdaulicher Nahrungsballen ist durchaus kein andererer Grund aufzufinden, wie die kernhaltigen Kontrollstücke zeigten, welche unter denselben Existenzbedingungen gehalten wurden.

Man könnte hierfür vielleicht eine durch den Akt der künstlichen Teilung möglicherweise hervorgerufene Reizung des Protoplasmas verantwortlich machen wollen, allein dann hätte die Entleerung der Paramäcien, ähnlich wie wir dies bei der Teilung

der Infusorien so oft beobachten können, sofort nach der Teilung erfolgen müssen. Ich habe dagegen das Auswerfen unverdauter Paramäcien durchschnittlich nach 3—4 Stunden, sehr oft erst am 2. Tage beobachten können, in einzelnen Fällen sogar am 6. Tage nach der Teilung.

Es bleibt somit keine andere Möglichkeit übrig, als das Auswerfen der unverdauten Nahrung darauf zurückzuführen, daß das kernlose Protoplasma nicht die Fähigkeit besitzt, Verdauungssäfte zu sezernieren. Es wird sich infolgedessen gegenüber den in ihm vorhandenen, an sich verdaulichen Stoffen ebenso verhalten wie das kernhaltige Plasma oder normale Amöben gegen unverdauliche Körper oder Fäces. Denn die eigentliche direkte Veranlassung zu dem mechanischen Prozeß der Defäkation wird in kernlosen wie kernhaltigen Teilstücken die gleiche sein. Versuchen wir es, für den Prozeß der Defäkation in einer intakten Amöbe eine Vorstellung zu gewinnen, so werden wir annehmen können, daß auf jeden in eine Vakuole aufgenommenen Körper die Amöbe zunächst mit ihren Verdauungssekreten zu reagieren versuchen wird. Ist der Körper ein verdaulicher, z. B. ein Eiweißkörper, so wird diese Reaktion von Erfolg begleitet sein, und eine dem Volumen des angewandten Sekrets entsprechende Menge gelösten Eiweißes durch die Vakuolenwand in das Protoplasma diffundieren. Durch diese Diffusion wird aber der Nahrungskörper einen chemischen Reiz auf das Protoplasma ausüben können und dasselbe so lange zur Absonderung neuer Sekrete veranlassen, als dieser Reiz anhält, d. h. als noch verdauliche Stoffe vorliegen.

Wenn dieselben dagegen verbraucht sind, oder wenn die aufgenommenen Körper von vornherein unverdaulich waren, dann wird der durch die Sekrete ausgelöste Reizzustand unterbleiben, und die betreffenden Stoffe werden deshalb von dem Protoplasma als Faeces resp. unverdauliche Fremdkörper behandelt, d. h. ausgeworfen werden.

Dieselbe Veranlassung zur Defäkation wird aber auch eintreten, wenn der von dem Nahrungskörper ausgehende chemische Reiz deshalb nicht hervorgerufen wird, weil die zu seiner Auslösung nötigen Verdauungssekrete mangeln, derselbe wird dann die gleiche Rolle spielen wie ein unverdaulicher Fremdkörper in einer ungeteilten Amöbe, und von dem Protoplasma defäcirt werden, auch wenn er noch so leicht verdauliche Stoffe enthält. Das letztere war aber bei den kernlosen Stücken der Fall, von diesen wurden verdauliche Stoffe defäciert, ohne daß dafür ein anderer Grund aufzufinden war; somit konnte nur der Mangel an verdauenden

Sekreten die Veranlassung zur Defäkation unverdauter Paramäcien gewesen sein.

Wenn ich nun vorher habe zeigen können, daß für diesen Mangel keine andere Ursache vorlag, als die Entfernung des Kerns, dann wird der Schluß berechtigt erscheinen, daß der Kern auf die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas insoweit von Einfluß ist, als es dem Protoplasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren.

Obwohl ich bisher nur eine einzige Form aus Mangel an geeignetem Material bezüglich des Kerneinflusses auf die Verdauungsfähigkeit des Protoplasmas untersucht habe, stehe ich doch nicht an, die Resultate meiner Untersuchung auf sämtliche verdauenden Zellen zu verallgemeinern; denn in dem Prozeß der Verdauung haben wir es jedenfalls mit einem so elementaren, in dem Wesen der Zelle begründeten Lebensprozeß zu thun, daß ein prinzipiell verschiedenes Verhalten desselben in den einzelnen Formen von vornherein zum mindesten sehr unwahrscheinlich ist.

Ich thue dies um so eher, als bereits Schmitz [1]), Klebs [2]) und Balbiani [3]) den Nachweis geführt haben, daß auch die Sekretion anderer Stoffe, so bei den Pflanzen einer Cellulosemembran, bei den Infusorien einer Cuticula, in unbedingter Abhängigkeit vom Kern steht.

Es ist somit wahrscheinlich, daß das Protoplasma überhaupt, wenn es einmal unter dem Einfluß des Kerns gestanden hat, durch die Aufhebung desselben die Fähigkeit der Sekretion im weitesten Sinne verloren hat.

Inwieweit auch die Assimilation und das durch dieselbe bedingte Wachstum in Abhängigkeit vom Kern steht, habe ich nicht weiter entscheiden können.

Meine Versuche, kernlose Amöbenstücke in Peptonlösungen zu kultivieren, scheiterten bisher an der Schwierigkeit, reine Peptonlösungen von neutraler Reaktion zu erhalten.

Eine experimentelle Entscheidung dieser Frage auf einem andern Wege als durch Kultivierungen in bereits verdauten Nährstofflösungen wird aber wohl stets auf die unüberwindlichen Schwierigkeiten stoßen, welche durch die Aufhebung der Verdau-

---

1) loc. cit.
2) loc. cit.
3) loc. cit.

ungsfähigkeit, der Vorbedingung für die Assimilation und das Wachstum gegeben sind.

Hier wird allein die direkte Beobachtung des Kerns während seiner Thätigkeit in der Zelle zum Ziel führen können, und die bekannten Untersuchungen von Haberlandt [1]) und Korschelt [2]) haben es auch bereits sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Assimilation und das Wachstum des Protoplasmas gleichfalls unter dem Einfluß des Kerns stehen.

3. Ueber den Einfluß des Kerns auf die Funktionen der kontraktilen Vakuole.

Die Funktionen der kontraktilen Vakuole sind in ihren Beziehungen zum Kern von Balbiani [3]) bereits genauer untersucht worden. Dieser Forscher konnte bei Cyrtostomum leucas und Prorodon niveus konstatieren, daß die kontraktile Vakuole auch in den kernlosen Teilstücken zu pulsieren fortfährt, nur ihren Rhythmus um so mehr verlangsamt, je schwächer sich die gesamten Lebensprozesse äußern und je mehr die Teilstücke ihrem definitiven Ende entgegengehen. Auf Grund dieser Beobachtungen sprach sich Balbiani in Uebereinstimmung mit Gruber [4]) mit Recht für eine Einflußlosigkeit des Kerns auf die Funktionen der kontraktilen Vakuole aus. Bei Prorodon niveus beobachtete Balbiani sodann, daß, wenn bei der Teilung die kernlosen „Merozoiten" [5]) die kontraktile Vakuole nicht mitbekommen hatten, in denselben dennoch nach einiger Zeit eine neue Vakuole pulsierte. Balbiani will dieselbe allerdings nicht als eine „organische Neubildung" auffassen, sondern leitet die neue kontraktile Vakuole von einer lokalen Erweiterung in den zuführenden Kanälchen der alten Vakuole ab, welche infolge ihres durch die ganze Zelle sich erstreckenden Verlaufs bei der Teilung immer in die kernlosen Teilstücke mit hineingekommen sein müssen.

Es steht diese Deutung mit der allgemeinen Auffassung Balbiani's von der Natur der kontraktilen Vacuole in Zusammenhang, in welcher er ein „Organ" der Zelle sieht. Verlassen wir

---

1) Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

2) Korschelt, Ueber die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle. Sitzungsber. Ges. Nat. Fr. Berlin 1887. No. 7.

3) loc. cit.

4) Gruber, loc. cit. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXXVIII.

5) Unter „Merozoiten" versteht Balbiani die kernlosen Teilstücke.

aber diesen jedenfalls nur für einzelne ganz spezielle Fälle zutreffenden Standpunkt, und betrachten wir die kontraktilen Vakuolen in der Form, wie sie bei den Rhizopoden ausschließlich, bei den Infusorien aber sehr häufig vorkommen, als Flüssigkeitstropfen im Plasma von bestimmtem chemischen Charakter, welche nach der jedesmaligen Entleerung als solche zu existieren aufhören und demnach auch normaler Weise stete Neubildungen sind; dann besitzt das Auftreten derselben in kernlosen Teilstücken keine weiteren Schwierigkeiten.

Zu dieser Auffassung war ich durch meine Versuche an Amoeba Proteus geführt worden, bevor mir noch die Arbeit Balbiani's in ihrer neuerdings erfolgten teilweisen Publikation vorlag.

Amoeba Proteus besitzt nur eine kontraktile Vakuole, welche durch allmähliches Zusammenfließen von 3—4 kleinen Vakuolen nach jeder Pulsation an irgend einer Körperstelle von neuem entsteht. Der Rhythmus derselben dauert bei gewöhnlicher Temperatur durchschnittlich 6—7 Minuten. Wurden nun die Amöben so geteilt, daß die kontraktile Vakuole in die kernhaltigen Teilstücke kam, dann trat in den kernlosen nach einiger Zeit stets eine neue kontraktile Vakuole auf, welche in gleicher Weise entstand wie in einer ungeteilten Amöbe und bis zum Tode der kernlosen Teilstücke pulsierte. Nur der Rhythmus derselben erfuhr eine stetig sich steigernde Verlangsamung, so daß ich z. B. in einem Teilstück am vierten Tage innerhalb 4 Stunden nur 2 Kontraktionen beobachten konnte. Auch der spezielle Prozeß der Entleerung veränderte sich in der Art, daß die normaler Weise ruckartige Systole immer mehr erschlaffte, so daß es schließlich öfters nicht mehr zu einer totalen Entleerung der Vakuole kam.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß sowohl die Entstehung als auch die Pulsation der kontraktilen Vakuole bei Amoeba Proteus nicht in direkter Abhängigkeit vom Kern steht. Denn die allmähliche Abnahme in der Thätigkeit derselben kann nur auf das allerdings durch die Enukleation hervorgerufene, allgemein sich steigernde Sinken sämtlicher Lebensfunktionen des Protoplasmas zurückgeführt werden.

Auf den ersten Blick könnte es nun erscheinen, als ob diese Beobachtungen in direktem Widerspruch mit den Vorstellungen stünden, welche wir bisher aus den Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf die Regenerationsfähigkeit, die Bewegung, die Verdauung und die Sekretion des Protoplasmas erhalten haben. Haben wir aus denselben entnehmen können, daß durch die Enu-

kleation die wichtigsten Lebensfunktionen des Protoplasmas teils völlig aufgehoben, teils tief gestört sind; dann hätten wir von vornherein dasselbe wohl auch von den Funktionen der kontraktilen Vakuole erwarten müssen.

Allein bei genauerer Betrachtung werden wir zu der Ueberzeugung gelangen, daß die kontraktile Vakuole für das Leben der Zelle nur eine mehr untergeordnete Bedeutung besitzt.

Nach den bisherigen Untersuchungen kann es wohl als sicher gelten, daß dieselbe eine Hilfseinrichtung für die Exkretion verbrauchter Stoffe ist. Das durch die gesamte Oberfläche aufgenommene Sauerstoff enthaltende Atemwasser wird nach der Abgabe des Sauerstoffs an das Protoplasma, wahrscheinlich mit Kohlensäure beladen, durch die Pulsationen der Vakuole wieder entfernt werden. Diese Hilfseinrichtung ist aber keine für das Leben der Zelle absolut notwendige, da eine große Anzahl mariner Protozoen, so alle Radiolarien, viele Foraminiferen und Ciliaten, auch einzelne Süßwasserformen, z. B. Lieberkühnia, keine kontraktile Vakuole besitzen. Bei diesen Tieren vollzieht sich die Entfernung der für den Organismus überflüssigen Stoffe auf demselben Wege, wie die Aufnahme, mittelst Diffusion durch die gesamte Oberfläche.

Aus dieser beschränkten Verbreitung der kontraktilen Vacuole geht demnach hervor, daß dieselbe keine für die Existenzfähigkeit des Protoplasmas unentbehrliche Einrichtung ist und damit verliert die Thatsache ihr Befremdendes, daß der Kern auf die Thätigkeit derselben keinen direkten Einfluß ausübt.

Wenn aber die Funktion der kontraktilen Vakuole durch eine vorhergegangene Sauerstoffaufnahme von seiten des Protoplasmas bedingt erscheint, dann müssen wir von der Einflußlosigkeit des Kerns auf dieselbe gleichzeitig den Schluß ziehen, daß auch die Respiration der Zelle nicht unter der direkten Einwirkung des Kerns steht. Dies zeigt uns auch bereits die Thatsache, daß das Protoplasma ohne Kern sehr bedeutend längere Zeit überhaupt lebensfähig ist, als sonst eine Zelle ohne Sauerstoff zu existieren vermag. Über wenige Stunden ist es völlig unmöglich, das Leben einer Amoebe in einem sauerstofffreien Medium zu erhalten; die kernlosen Teilstücke von Amoeba Proteus lebten dagegen zuweilen über 14 Tage. Es müssen sich daher notwendigerweise Oxydationsprozesse in denselben abgespielt haben, für deren Zustandekommen der Kern demnach völlig entbehrlich ist.

Wenn ich nunmehr zum Schluß die Resultate meiner Untersuchung kurz zusammenfasse, so ergeben sich folgende Sätze:

1) Der Zellkern besitzt einen direkten Einfluß:

a) auf die Bewegung des Protoplasmas, welchem an sich zwar die Fähigkeit der Bewegung innewohnt, das aber erst durch seine Wechselbeziehungen zum Kern die Gesamtheit aller die normale Zelle charakterisierenden Formen der Bewegung zur Entfaltung bringen kann, da die Aufhebung des Kerneinflusses wahrscheinlich einen Verlust der Steuerung in der bewegenden Kraft zur Folge hat, der Kern — mit andern Worten — ein regulatorisches Centrum für die Bewegung darstellt.

b) auf die Verdauung, insofern, als nur durch das Zusammenwirken von Kern und Protoplasma eine Sekretion verdauender Säfte möglich ist.

2) Der Zellkern besitzt keinen direkten Einfluß:

a) auf die Respiration des Protoplasmas,

b) auf die Funktion der kontraktilen Vakuole.

Nachschrift.

Während des Drucks der vorliegenden Arbeit, welche bereits Ende Juni d. J. der Universität München als Habilitationsschrift eingereicht wurde, erhielt ich die Psycho-physiologischen Protistenstudien von Verworn [1]), eine an originellen Ideen und Beobachtungen reiche Untersuchung. Leider habe ich dieselbe, soweit deren Resultate sich mit den meinigen berühren, wegen der Kürze der Zeit keiner ausführlichen Besprechung im Text unterziehen können, sondern muß mich auf eine kurze Nachschrift beschränken.

Es handelt sich hierbei nur um den Einfluß des Kerns auf die Bewegung und Verdauung des Protoplasmas. Während Verworn mehr aus theoretischen Gesichtspunkten zu der Ansicht gelangt ist, daß der Zellkern bei der Verdauung beteiligt ist, hat er dagegen auf Grund sehr ausgedehnter Untersuchungen an Rhizopoden und Ciliaten die Behauptung aufgestellt, daß der Kern ohne Einfluß auf die Bewegung wäre. Die Berechtigung dazu ergaben die zahlreichen Beobachtungen, daß kernlose Teilstücke von Protozoen eine Zeitlang nach der Teilung normale Bewegungen zeig-

1) Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

ten. Während nun Verworn darüber keine Untersuchungen angestellt hat, wie lange die normale Bewegungsfähigkeit kernloser Teilstücke anhält, wie er selbst sagt [1]), haben meine Untersuchungen an Amoeba Proteus gerade gezeigt, daß es auf dieses Moment sehr viel ankommt. Verworn rechnet bei der Deutung seiner Beobachtungen nicht mit dem einen wichtigen Faktor, den ich als die sog. Nachwirkung des Kerns definiert habe, und aus welcher sich, wie ich glaube, die relativ kurze Zeit nach der Teilung anhaltende normale Bewegungsfähigkeit kernloser Teilstücke sehr wohl erklären läßt.

Wenn ferner Verworn z. B. bei Amoeba princeps das durch die Enucleation bedingte Sinken der Bewegung durch die Annahme zu erklären versucht, „daß nun allmählich der Tod eintritt, obgleich kaum weitere Veränderungen im Protoplasma zu bemerken sind“ [2]), so erscheint diese Deutung angesichts der Thatsache, daß die Teilstücke noch 14 Tage darauf lebensfähig sind, wenig wahrscheinlich, um so weniger, als sich zu dieser Zeit und noch einige Tage später d. h. mit Beginn der Periode II, nachweislich Verdauungsprozesse in den kernlosen Teilstücken abspielen. Ich habe vielmehr gezeigt, daß die ersten Anzeichen beginnenden Zerfalls im Protoplasma erst viel später mit Eintritt der Periode IV zu erkennen sind. Dieselben Einwürfe, zu denen mich die direkte Beobachtung an Amoeba Proteus geführt hat, sind aber auch bei allen andern Versuchen Verworn's an Rhizopoden stichhaltig. Es genügt eben nicht zum Studium des Kerneinflusses auf die Bewegung, wenn die letztere nur eine kurze Zeit nach der Teilung beobachtet wird, vielmehr sind hier genaue Protokolle und jedesmalige Vergleiche mit kernhaltigen Teilstücken notwendig.

Die Beobachtungen in vielkernigen Rhizopoden, wie Pelomyxa palustris und Actinosphaerium Eichhornii, bei welchen die künstliche Teilung nur sehr kleine kernlose Stücke ergiebt, besitzen deshalb auch nur sehr bedingten Wert, weil die Größe derartiger Stücke nach meinen Versuchen zweifellos von erheblichem Einfluß auf die Dauer des Lebens erscheint und eine längere Kultivierung derselben ausgeschlossen ist.

Darüber kann ja freilich kein Zweifel mehr obwalten — und hierin stimme ich mit Verworn vollkommen überein —, daß dem

---

1) Verworn, loc. cit. S. 164.
2) loc. cit. S. 161.

kernlosen Protoplasma die Fähigkeit der Bewegung als solcher innewohnt; daraus folgt aber noch durchaus nicht, daß der Kern auf die Art und Weise der Bewegung nicht von Einfluß sein könne; bei Amoeba Proteus und Aktinophrys sol habe ich ja bereits den direkten Nachweis desselben geliefert.

Daß das Protoplasma der hypothetischen Moneren einmal die Fähigkeit besessen hat, sich nach jeder Richtung hin selbständig zu bewegen, ist für unsere Folgerungen gleichfalls irrelevant, wenn es sich darum handelt, festzustellen, welche Rolle der Kern in der Zelle spielt. Denn ebenso gut wie das Monerenplasma sich bewegte, mußte es auch verdauen können; dennoch aber ist der Kern auf die Verdauung der Zelle von sehr großem Einfluß. Ich kann somit der Schlußfolgerung Verworn's nicht beistimmen, daß die kernlosen Teilstücke der Rhizopoden „genau dieselben Bewegungen ausführen, die sie im Zusammenhang mit dem Körper ausführten“ [1]).

Inwieweit die entsprechenden Beobachtungen Verworn's an Ciliaten berechtigt erscheinen, vermag ich aus eigenen Erfahrungen noch nicht sicher zu beurteilen.

---

1) loc. cit. S. 177.

Erklärung der Tafel IV und V.

Sämtliche Figuren sind als Projektionen auf eine Ebene ihren Umrissen nach mit dem Prisma gezeichnet worden; die feineren Strukturen des Protoplasmas und des Kerns sind als belanglos für unsern Zweck schematisch gehalten.

Fig. 1. Amoeba Proteus unmittelbar nach der Teilung.
Fig. 2. 5 Minuten nach der Teilung.
Fig. 3. 20 „ „ „ „
Fig. 4. Am 2. Tage nach der Teilung.
Fig. 5. „ 3. „ „ „ „
Fig. 6. „ 4. „ „ „ „
Fig. 7. „ 5. „ „ „ „
Fig. 8. „ 6. „ „ „ „
Fig. 9. „ 7. „ „ „ „
Fig. 10. „ 8. „ „ „ „
Fig. 11. „ 9. „ „ „ „
Fig. 12. „ 10. „ „ „ „
Fig. 13. „ 11. „ „ „ „
Fig. 14. „ 12. „ „ „ „
Fig. 15. „ 13. „ „ „ „
Fig. 16. Amoeba Proteus mit sehr langen Pseudopodien.
Fig. 17. „ „ „ „ kurzen „

Zeichenerklärung, für sämtliche Figuren gültig.

a Das kernhaltige Teilstück.
b Das kernlose Teilstück.
v Kontraktile Vakuole.
n Kern.

Heber ... Gustav Fischer

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11

Fig. 12.

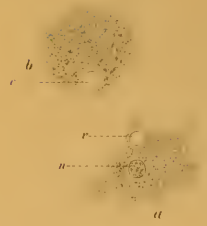


Fig. 13.

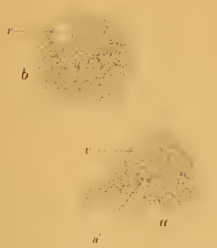
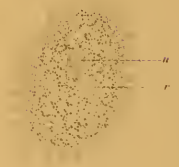


Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.



Hofer [illegible] Gustav Fischer in Jena [illegible]

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: NF_17

Autor(en)/Author(s): Hofer Bruno

Artikel/Article: Experimentelle Untersuchungen über den Einflufs des Kerns auf das Protoplasma. 105-176