© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben.

Von

L. Rhumbler,

Göttingen.

Mit 23 Textfiguren.

In einer sorgfältigen, sehr beachtenswerten und umfangreichen Studie hat Herbert S. Jennings neue Beobachtungen über die Bewegung der Amöben mitgeteilt, die auf den ersten Anblick in starkem Widerspruch zu stehen scheinen zu der physikalischen Theorie der Amöbenbewegung, wie sie auf Grund der Oberflächenspannungsgesetze von Berthold (86), Quincke (88), Bütschli (92), Verworn (92), Rhumbler (98), Bernstein (1900), Jensen (01) u. a. ausgebaut worden ist. Die ganze Oberflächenspannungstheorie könnte nach Jennings Mitteilungen erschüttert erscheinen. Im nachstehenden will ich zeigen, daß dies nicht der Fall ist.

Jennings ist im Irrtum, wenn er zu glauben scheint, daß die Oberflächenspannungstheorie der Amöbenbewegung an diejenigen Bewegungen der Amöben gekettet sei, welche ich als »Fontänenströmung« bezeichnet habe, und daß die Theorie nicht aufrecht erhalten werden könne, da er sich von der Realexistenz solcher Fontänenströmung offenbar bei keiner Amöbe hat überzeugen können.

Die in ihrer Existenzberechtigung angefochtene aber, wie sich bald zeigen wird, tatsächlich bei einigen Amöben häufig vorkommende Fontänenströmung hat mir aus drei Gründen zum Ausgangspunkt meiner mechanischen Erörterungen gedient.

Erstens: weil sie von allen Amöbenbewegungen diejenige ist, welche am zwingendsten für die Tätigkeit der Oberflächenspannungskräfte spricht; zweitens: weil sich von ihr aus am leichtesten Anschluß gewinnen läßt an die zeitlich vorausgegangenen Arbeiten von Berthold, Quincke, Bütschli, Verworn; drittens: weil sie bei einfachen mechanischen Bedingungen eine verhältnismäßig kompli-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zierte Strömungserscheinung darstellt, von der aus sich die einfacheren Strömungserscheinungen dann leicht unter Berücksichtigung besonderer Umstände ableiten lassen. Also nicht ihre Häufigkeit, die keinenfalls eine große ist, noch ihre unbedingte Notwendigkeit, sondern ihr theoretischer Wert als Ausgangspunkt hat der betreffenden Bewegungsart den Vorrang bei meinen Betrachtungen eingeräumt.

I. Amöben mit rückläufiger Randströmung.

A. Die vorwärts gerichtete Fontänenströmung.

Das Kriterium der Fontänenströmung ist folgendes: Aus dem hinteren Gebiet der voranschreitenden Amöbe bewegt sich in der Mittelachse ein Körnchenstrom nach vorn; dieser Strom fließt an dem Vorderende fontänenartig (= springbrunnenartig) nach den Seiten hin ab, so daß also rückläufige Randströme entstehen, die an den seitlichen Rändern der Amöben früher oder später zur Ruhe kommen (Fig. 2).

Jennings bemerkt hierzu, daß er trotz monatelanger kontinuierlicher Studien niemals, ein oder zwei zweifelhafte Fälle ausgenommen (sic!), irgend eine Rückwärtsbewegung auf den Seiten und unter der Oberfläche einer Amöbe wahrgenommen habe, wobei er allerdings die Einschränkung macht: »of an *Amoeba* that was moving forward in a definite direction«. Die von den früheren Autoren beschriebenen rückläufigen Randströme sind nach Jennings als optische Täuschungen aufzufassen[1]. Ich will keinen Augenblick bestreiten, daß eine optische Täuschung in dem von Jennings angegebenen Sinne tatsächlich sehr leicht zustande kommen kann; und daß man namentlich dann dieser Täuschung leicht zum Opfer fällt, wenn man vorher mehrfach echte Fontäneströmungen beobachtet hat und man unter der Suggestivwirkung solcher anderwärts gewonnenen Erfahrungen und entsprechend lautender Angaben bewährter Forscher steht. Unbedingt falsch wäre es aber, die Realexistenz echter Fontäneströmungen aus den genannten Gründen überhaupt bestreiten zu wollen; sie kommt bei ganz verschiedenartigen Amöben vor, wie an einigen Stichproben gezeigt werden soll.

[1] »It is true that in the movements of *Amoeba limax* for example, one receives the impression of two sets of currents, one forward in the central axis the other backward at the sides. But if the latter is studied carefully it is found that there is really no current here; the protoplasm is at rest, and the impression of a backward current at the sides is produced only by contrast with the forward axial current.« (Jennings, 04, p. 134.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a. *Amoeba blattae.*

Ein geradezu klassisches Beobachtungsobjekt für rückläufige Randströme ist die im Enddarm unsrer Küchenschabe (*Blatta germanica*) vorkommende *Amoeba blattae* Bütschli[1]. Sie zeigt die in Frage stehende Erscheinung zwar nicht ununterbrochen, sondern meist nur zeitweise und nicht in jedem Zustand mit gleicher Deutlichkeit, aber unter einer größeren Zahl von Stücken wird man sie kaum jemals ganz vermissen. Man suche nach kleineren Exemplaren, die nur wenig Stärkekörnchen des in dem Schabendarm angedauten Mehles in sich aufgenommen haben und in der Regel auch den Kern in ihrem Inneren deutlich erkennen lassen, und zwar vor allem diejenigen unter ihnen, die in langsamer Wanderung begriffen sind und hierbei eine mehr oder weniger zugespitzte Thränenform angenommen haben[2]. Man kann dann an den einzelnen Stärkekörnchen, deren geringe Zahl eine Verwechslung der Einzelkörnchen verhindert, die Strombahnen so deutlich verfolgen, daß auch der ungeübteste Schüler sie sofort richtig erkennt; ein prächtiges Schulobjekt.

Die rückwärtigen Randströme sind hier so lang, daß sie ohne weiteres durch die Progression ihrer Körnchen innerhalb der in

---

[1] In den in unserm Institut von Herrn Geheimrat Ehlers abgehaltenen zoologischen Kursen, denen ich assistiere, wird neben vielen andern Amöben auch die genannte Art alljährlich demonstriert. Außer ihrer Regsamkeit, ihren klaren Bauverhältnissen empfiehlt sie sich wegen der leichten Beschaffbarkeit. Der Bäcker liefert die Schaben gegen geringe Vergütung. Die Schaben werden in Äther betäubt, dann werden Kopf und die hinteren Leibesringe abgeschnitten, dann der Darm von der hinteren Schnittwunde aus mit einer feinen Pinzette gefaßt und langsam, damit er nicht reißt, aus dem Abdomen herausgezogen. Die Amöben finden sich in dem schwarz oder schwarzgrün erscheinenden Enddarm. Man legt den betreffenden Darmteil auf den Objektträger, öffnet ihn und streicht den Darminhalt in $^1/_2$%iger Kochsalzlösung aus, um dann nach den Amöben zu suchen. Sie fehlen hierorts fast in keinem Exemplar. Man muß aber frisch eingefangene Schaben verwenden, denn in der Gefangenschaft pflegen die Amöben schon nach 3 Tagen aus dem Darm zu verschwinden.

[2] Die Eigenschaft während der Lokomotion in bestimmter Richtung langgestreckte, blatt-, tränen- oder wurmförmige Gestalt annehmen zu können, ist unter den verschiedenartigsten Amöben weit — ich möchte sogar glauben »allgemein« — verbreitet. Ich werde in Zukunft die betreffenden zeitweisen Gestaltungszustände als »Wanderformen« oder Wanderzustände der Amöben bezeichnen, denn sie dienen offenbar dazu, die Amöbe so rasch als möglich vom Orte kommen zu lassen. Es unterbleibt jede Pseudopodienbildung nach wechselnden Seiten, die nur Zeitverlust brächte, die ganze Amöbe fließt wie ein einziges Pseudopodium in bestimmter Richtung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ruhe liegenden »Außenumgebung« kenntlich sind. Um zahlenmäßige Auskunft über die Länge der Randströme zu haben, stellt man den Mikrometermaßstab über der kriechenden Amöbe ein und beobachtet, ohne sich um das Voranschreiten der Amöbe selbst zu kümmern, um wieviel Teilstriche die Körnchen nach hinten verlagert werden; diese Beobachtung macht nicht die geringsten Schwierigkeiten, sobald man seine volle Aufmerksamkeit auf bestimmte Körperchen konzentriert. Die Rückströme des Randes sind in der Regel um so länger, je langsamer die Amöbe voranschreitet, und um so kürzer, je schneller sie vorankommt. Bei langsamem Voranschreiten haben die rückläufigen Randströme, wie meine mehrfachen Messungen ergaben, 64,3—115,6 μ Länge, sie erstrecken sich dann über $^2/_3$ bis $^3/_4$ des Längsmessers der Amöbe. Eine optische Täuschung ist bei der angegebenen Art der Messung natürlich absolut ausgeschlossen.

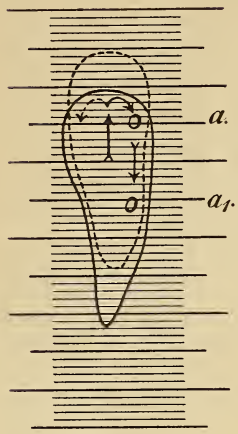

Fig. 1.
Wanderform der *Amoeba blattae* Bütschli unter dem Mikrometer, um unter Ausschluß einer optischen Täuschung die Wanderung des Körnchens *a* nach a_1 zu demonstrieren. Vergr. etwa 170/1.

b. *Pelomyxa penardi* sp. nov.

Die im Anhang näher beschriebene neue *Pelomyxa penardi* gehört fraglos einer ganz andern Gruppe von Amöben zu als die vorher behandelte *Amoeba blattae* Bütschli. Es handelt sich hier um eine vielkernige freilebende Amöbe, im Gegensatz zur einkernigen parasitären *Amoeba blattae* Bütschli. Da die vorwärts gerichteten Fontänenströme mit ihren rückläufigen Randströmen auch bei ihr vorkommen, zeigt sie, daß diese Strömungsart nicht eine ausschließlich mit dem Parasitismus der *Amoeba blattae* verbundene Sondererscheinung darstellt, sondern daß sie unter ganz verschiedenen äußeren Bedingungen auftritt, und fernerhin, daß sie auch bei ganz verschiedenen Kernverhältnissen bestehen kann.

Man sieht die Fontänenströmung hauptsächlich bei denjenigen Wanderzuständen, die nicht allzurasch in einer Richtung voranschreiten und die meistens in ihrem seitlichen Kontur die Gestalt einer Schuhsohle etwa vorführen. Die rückwärtigen Randströme sind hier zwar nicht annähernd so lang als bei *A. blattae*, aber immerhin lang genug, um sich jeder Verkennung zu entziehen (Fig. 2).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mit Hilfe des Mikrometers stellte ich die von den Körperchen innerhalb der Randströme nach rückwärts zurückgelegten Strecken zu 24 bis 30 μ fest, bei einer Amöbe, die im abgekugelten Ruhezustand

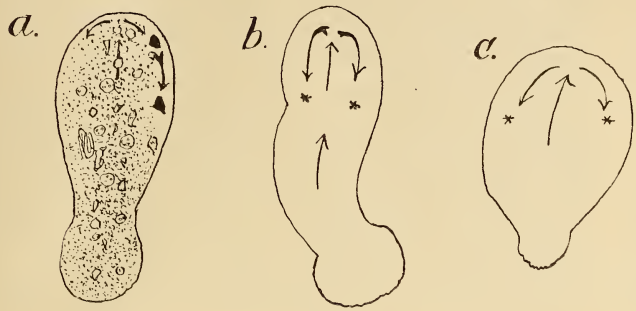

Fig. 2.
Schuhsohlenförmige Wanderformen der *Pelomyxa penardi* sp. nov., rückläufige Randstrombewegung am Vorderende. Vergr. etwa 250/1.

einen Durchmesser von 120 μ, im allgemeinen wird man die rückläufige Randstrecke zu $^1/_5$ bis zum mindesten $^1/_7$ der Körperlänge im Wanderzustand angeben dürfen.

c. Andre Amöben.

In einer Kultur (Oktober) von *Amoeba proteus* fand ich eine kleine Zahl ganz außerordentlich langgestreckter, geradezu wurmförmiger Amöben, die in ihrem plasmatischen Aufbau ganz demjenigen der mit ihnen zusammenlebenden *Amoeba proteus* glichen und sich nur durch die genannte ganz ungewöhnliche Körpergestalt von letzteren unterschieden[1].

Auch diese langgestreckten Amöbenformen bewegten sich mit vorwärtsgerichteten Fontänenströmen (Fig. 3). Die hierbei charakteristischen rückläufigen Randströme konnten durchschnittlich zu 30 μ Länge festgestellt werden. Da die Amöben selbst in dem angegebenen Zustande etwa 300 bis 330 μ lang waren, so ergibt sich hier ein Verhältnis von rückläufiger Stromstrecke zur Körperlänge von $^1/_{10}$ bis $^1/_{11}$[2].

---

[1] Ich vermute, daß die genannten Exemplare Wanderzustände der *Amoeba proteus* vorführten, muß aber zu dieser Vermutung bemerken, daß es mir trotz mehrstündiger Beobachtung nicht gelang, das Übertreten dieser Wurmgestalten in die gewöhnliche *Amoeba proteus*-Form zu konstatieren, so daß ich die versuchte Deutung mit aller Reserve gebe.

[2] Die Kleinheit dieses Verhältnisses ist der außergewöhnlichen Körperlänge

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn Bütschli (80), Behla (98) und ich die vorwärts gerichtete Fontänenströmung auch für *Amoeba limax* beschrieben haben, und wenn diese Amöbe gerade als erstes Porträt für die geschilderte Strömungsart, deren Realexistenz jetzt zahlenmäßig belegt ist, gedient hat, so kann ich auch in diesen unsern Angaben nicht das Werk optischer Täuschung erblicken, wie Jennings meint (04, S. 134), denn dazu stimmen die früheren Angaben allzusehr mit meinen neuen Mikrometerbeobachtungen überein. Es liegt vielmehr klar, daß die neueren Beobachter — außer Jennings verneint auch Vahlkampf (05, S. 174) das Vorkommen rückläufiger Randströme bei *Amoeba limax* — andre Amöben vor sich gehabt haben als wir. Keine Formgestalt unter den Amöben läuft mehr Gefahr, zu Verwechslungen Anlaß zu geben als diejenige der *Amoeba limax*, da die Wanderformen der allerverschiedenartigsten Amöben gleiche oder sehr ähnliche Gestalt annehmen können. Wenn man z. B. die Abbildung, die Vahlkampf (05, Taf. 6, Fig. 23) von seiner *Amoeba limax* gibt, mit denen früher von mir abgebildeten Stücken (Rhumbler, 98, Fig. 27, S. 166 und Fig. 30, 31, S. 169) vergleicht, so sieht man sofort, daß hier sicher keine identischen Formen vorliegen[1].

Fig. 3. Wurmförmige Wanderform einer *Amoeba* sp. mit rückläufigem Randstrom am Vorderende. Vergr. 230/1.

Penard (02, S. 37) sagt: »Il faut bien avouer que le terme *Amoeba limax* devrait être considéré non comme constituant une forme spécifique précise, mais comme représentant tout un groupe d'Amibes, différentes les unes des autres mais se rapprochant par les caractères généraux . . . Si l'on ajoute qu'un nombre considérable d'espèces bien caractérisées, tout en gardant leurs caractères bien nets, peuvent prendre momentanément la forme limax, on reconnaîtra que les observations sur ce groupe ne sont pas aisées.«

---

der Amöben zuzuschreiben und schädigt natürlich in keiner Weise die deutliche Erkennbarkeit der, absolut genommen, nicht unerheblichen randständigen Rückströme.

[1] Mit dieser Verschiedenheit im Aussehen (des Plasmas vor allem) stimmt auch diejenige ihres Vorkommens. Vahlkampf entnahm seine Tiere der Kahmhaut eines Strohinfuses, während meine in geringer Zahl aus dem Bodensatze klaren Tümpelwassers stammen. Die Strohamöben zeigen, wie ich mich durch Augenschein überzeugt habe, nichts Fontänenstromartiges aber auch nichts, was zu dahinzielenden optischen Täuschungen Anlaß bieten könnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

B. Vorwärts gerichtete Fontänenwirbel mit rückläufigen Randströmen.

In meiner früheren Arbeit (98, S. 119) wies ich auf folgendes hin: Zuweilen kommen bei kräftiger Strömung die nach rückwärts verlaufenden Randströme nicht am vorderen Körperteil der Amöbe oder schon dicht hinter den Pseudopodien der Amöbe zur Ruhe, sondern sie biegen wieder in den vorwärts gerichteten Axialstrom ein, so daß um den Axialstrom herum rotierende Wirbel entstehen. Dieser Strömungsart ist mit der vorigen, als Fontänenstrom bezeichneten gemeinsam: der nach dem Ziel der Bewegung nach vorn gerichtete innere Axialstrom. Verschieden bei beiden ist aber die Länge der rückläufigen Randströme; in dem einen Fall kommen die von dem Scheitel des Axialstromes fontänenartig ausgehenden

Fig. 4.
Ausbreitungswirbel *a* eines Emulsionstropfens (nach Berthold 86); *b*, eines stark gepreßten Bütschlischen Schaumtropfens; größte Länge 6 mm (nach Bütschli 92).

Randströme nach nur kurzstreckigem Rückwärtsfließen an der Ectoplasmaschicht zur Ruhe; im andern Fall münden sie nach längerer Rückwärtsströmung wieder in den Axialstrom ein, auf diese Weise sich zum rotierenden Wirbel schließend, ohne überhaupt zur Ruhe gekommen zu sein. Die Fontänenwirbel beanspruchen besonderes theoretisches Interesse, denn sie entsprechen mit Porträtgenauigkeit den Strömungserscheinungen, die man an künstlichen Tropfen wahrnehmen kann, deren Oberflächenspannung an einem bestimmten Punkte, nämlich an demjenigen, welcher dem vorderen Scheitelpunkt des Wirbels entspricht, herabgemindert worden ist, wovon Fig. 4 überzeugen wird.

a. *Amoeba blattae* Bütschli.

Am leichtesten lassen sich die geschilderten Fontänenwirbel wieder bei *Amoeba blattae* beobachten. Wenn die Lokomotion dieser

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Amöben sehr langsam geschieht oder wenn sie ganz sistiert wird, ohne daß die Strömungen selbst eingestellt werden[1], dann laufen die sehr lang werdenden rückläufigen Randströme hinterwärts direkt wieder in den vorwärts gerichteten Axialstrom ein, und erzeugen somit den Fontänenwirbel.

Da die Amöben sehr oft während der Wirbelbewegungen ihren Ort nicht verlassen und somit auch der Scheitel des Fontänenwirbels nicht verschoben wird, ist jede optische Täuschung bezüglich der Rückströme ausgeschlossen und besondere Messung unnötig. Der Fontänenwirbel kann die ganze alsdann abgekugelte Amöbe erfassen, oder aber er spielt sich bloß in einem abgekugelten Hauptteil der Amöbe ab, während eine kleinere zapfenförmige oder zugespitzte Partie der Amöbe in Ruhe verharrt und dann auch beim Ruhigliegen die Verankerung der Amöbe in der Außenumgebung vermittels Festklebens übernimmt. Der Durchmesser des Wirbels beträgt im letzteren Falle etwa $^2/_3$ bis $^3/_4$ der jeweiligen Körperlänge, so daß $^1/_4$ bis $^1/_3$ für den ruhenden Teil übrigbleibt; wenn die Amöbe als Ganzes wirbelt, so entspricht der Durchmesser des Wirbels derjenigen der abgekugelten Amöbe.

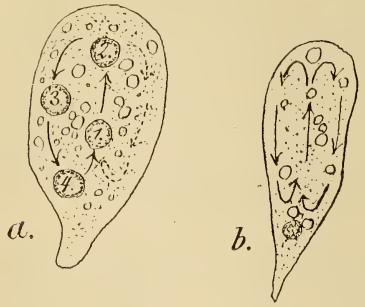

Fig. 5.
Fontänenwirbel bei *Amoeba blattae*. *a*, Der Kern nimmt an der Wirbelbewegung teil; *1*, *2*, *3*, *4*, aufeinanderfolgende Lagerungen desselben; *b*, der Kern liegt im ruhenden Hinterende fest. Vergr. etwa 170/1.

An der Wirbelströmung nimmt gelegentlich auch der Kern teil, nämlich dann, wenn er nicht im ruhenden zugespitzten Teil der Amöbe festgehalten wird. Er kann bis dicht zur Oberfläche der Amöbe verschwemmt werden. Ich sah ihn bei einer Beobachtung sechsmal hintereinander bei ruhig liegender Amöbe seinen Kreisgang vom vorderen Wirbelscheitel durch die rückläufigen Randströme nach hinten und den axialen Vorwärtsstrom wieder nach vorn zum vorderen Wirbelscheitel nehmen, ohne daß er dabei auch nur vorübergehend zur Ruhe gekommen wäre[2].

[1] Ohne daß also die Amöbe in vollständige Ruhe versinkt, wie dies ebenso wie bei jeder andern Amöbe auch hier gar nicht so selten und oft längere Zeit hindurch geschieht.

[2] Eine bestimmte Lagebeziehung zwischen Kern und Ausbreitungsscheitel ist also auf keinen Fall erforderlich. Die amöboide Bewegung erscheint von der Stellung des Kerns nicht direkt abhängig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b. *Pelomyxa penardi.*

Auch bei *Pelomyxa penardi* kann sich unter besonderen Umständen der früher besprochene Fontänenstrom, indem er seine Rückströme in den axialen Vorwärtsstrom hinterwärts einbiegt, zum vollständigen Wirbel schließen.

Ich hatte mehreren im Wassertropfen auf dem Objektträger liegenden Individuen eine geringe Spur einer ganz schwachen Methylenblaulösung zugesetzt. Die vorher lebhaften Tiere kugelten sich ab[1] und zeigten nunmehr deutliche Wirbelströmungen mit Ausbreitungsscheitel, ohne sich erheblich vom Platze zu bewegen, ganz analog der *Amoeba blattae.* Die Einlagerungen des Innenkörpers traten bei

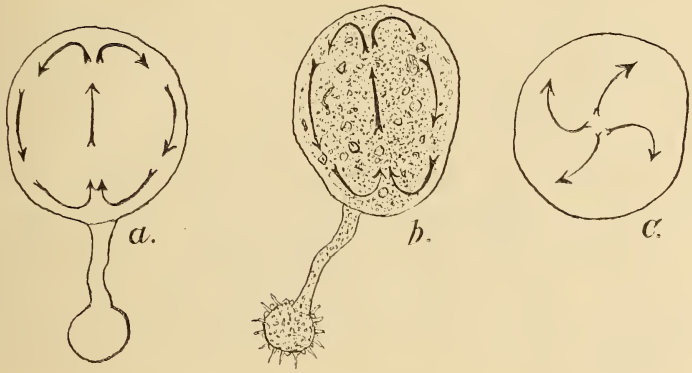

Fig. 6.
Pelomyxa penardi, Fontänenwirbel nach Einwirkung einer schwachen Methylenblaulösung; *a* und *b* mit Strang und Schopf der bei *b* pseudopodienartige Zotten trägt; *c*, Ausbreitungsscheitel von oben. Vergr. etwa 300/1.

den Strömungen bis unmittelbar unter die Oberfläche heran. Erwähnen will ich hierbei noch das ungewöhnliche Aussehen zweier Individuen. Hier hatte sich der am Hinterende auch sonst bei Pelomyxen häufig zu beobachtende zottige Schopf durch einen langgezogenen Strang von dem übrigen kugelig kontrahierten Körperteil scharf abgesetzt, und nur der kugelige Hauptteil der *Pelomyxa* zeigte den Wirbel; bei andern Exemplaren war von einer gleichen Schopfabschnürung nichts zu merken. Bei dem einen Exemplar fiel die Wirbelachse in die Verlängerung des Schopfstranges (Fig. 6 *a*);

[1] Die Tiere nahmen im Laufe der Zeit durch die Einwirkung der Methylenblaulösung eine zwar äußerst schwache aber immerhin gegen die fast farblos erscheinende Umgebung deutlich hervorstechende diffuse blaugrüne Tönung an.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei dem andern aber nicht. Die Wirbel hielten über eine Stunde an, bis die Tiere unter äußerst plötzlichem Tiefblauwerden abstarben.

Bei Individuen der *Pelomyxa penardi*, die ohne Vorbehandlung mit Methylenblau unter normalen Umständen lebten, habe ich ähnliche vollkommene Wirbel nicht gefunden, auch unter andern Amöben ist mir nichts Ähnliches bekannt geworden. Die tadelfreie Ausbildung der Wirbel bei Methylenblauwirkung zeigt aber, daß bei *Pelomyxa penardi* die mechanische Möglichkeit zur Installierung geschlossener Wirbel ebenso vorliegt wie bei der von ihr ganz verschiedenen *Amoeba blattae*.

C. Der Ento-Ectoplasmaprozeß.

Da die von mir als Ausgangspunkt für meine theoretischen Erörterungen gewählte Bewegungsart der Amöben nicht bloß der im vorigen Abschnitt behandelten rückläufigen Randströme, sondern auch der Umwandlungsfähigkeit von Entoplasma in Ectoplasma bedarf, wie in meiner ersten Arbeit (Rhumbler 98) näher ausgeführt ist, und da Jennings auch die Wesentlichkeit dieses Umwandlungsprozesses bezweifelt und nur sein gelegentliches mehr oder weniger nebensächliches Vorkommen bei der Nahrungsaufnahme u. dgl. zugibt, so lasse ich hier einige weitere Beobachtungen über diesen Umwandlungsprozeß, den ich bekanntlich als Ento-Ectoplasmaprozeß bezeichnet habe[1], folgen.

a. *Amoeba blattae.*

Es wurde hervorgehoben, daß bei den Wirbelströmen die entoplasmatischen Einlagerungen sehr häufig ganz dicht an die Oberfläche herantreten, wenn sie in den Randströmen ihren Lauf nach rückwärts durchmachen. Bei solcher Sachlage wird es schon wahrscheinlich, daß das Ectoplasma hier keine dauernde, spezifische, unveränderlich differenzierte Oberflächenschicht der Amöbe sein wird, sondern daß es den Wirbel mitmacht, seine Vorwärtsbewegung also im Inneren der Amöbe innerhalb des Axialstromes ausführt[2] und erst am Ausbreitungsscheitel auf die Oberfläche der Amöbe tritt, wohin es die Einlagerungen aus dem Inneren mitbringt. Zur Gewißheit

---

[1] Die Umwandlung von Entoplasma in Ectoplasma ist meines Wissens zuerst von Wallich (63, S. 370) behandelt worden. Man vgl. ferner F. E. Schulze (75, S. 348). — Bütschli (78, S. 274), besonders Gruber (86), Prowazek (01). — O. Israel (95, S. 233).

[2] Vgl. O. Bütschli 78, S. 274. Taf. XV, Fig. 26*a*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aber steigert sich diese Wahrscheinlichkeit, wenn der Nachweis gelingt, daß die äußerste Oberflächenschicht, die ja unbedingt dem Ectoplasma zugezählt werden muß, die rückläufige Randströmung im Wirbel mitmacht.

Dieser Nachweis ist aber unter besonderen Umständen einwandfrei zu liefern, nämlich dann, wenn man zufällig Individuen trifft, auf deren Oberfläche Fremdkörper des Außenmediums haften bleiben, was gelegentlich, wenn schon nicht häufig, bei allen Amöben vorzukommen scheint (vgl. Jennings 04).

In einem einzigen Präparate (18. I. 1905) traf ich sechs Individuen der *Amoeba blattae*, die sich alle in gleicher Weise verhielten.

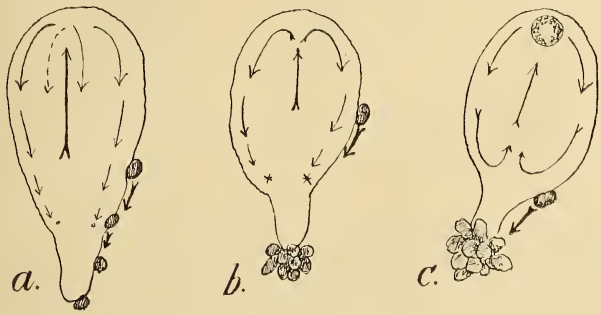

Fig. 7.

Amoeba blattae, die dunkel gezeichneten Fremdkörper bleiben auf der Oberfläche hängen und werden mit den Randströmen an das Hinterende der Amöbe gebracht; *a* und *b*, mit Fontänenströmung; *c*, mit Fontänenwirbel, Kern bis zum Ausbreitungsscheitel verschlagen. Vergr. 200/1.

Sie hatten keulenförmige Gestalt angenommen; der langsam nachgezogene oder auf dem Boden bewegungslos festgeheftete Griff der Keule nahm an der Bildung des Fontänenwirbels nicht teil, die aus dem Darm des Wirtes (Küchenschabe) stammenden Stärkekörnchen, die mit der Oberfläche zufällig in Berührung kamen, blieben auf der Oberfläche hängen, wurden, wie Fig. 7 *a—c* zeigt, ohne Ausnahme von den Seiten aus mit den »rückläufigen Randströmen« nach hinten verlagert und drängten sich hier so dicht zusammen, daß sie teilweise ganz auf den ruhenden Keulenstiel der Amöbe hinübergedrängt wurden und das ganze Hinterende der Amöbe nach und nach von einer dichten Schicht von Stärkekörnchen allmählich eingehüllt wurde. Gelegentlich wurden Fremdkörper des Darminhaltes der *Blatta*, die größer waren als die Amöbe selbst, in gleicher Weise verlagert (Fig. 8), was für die mechanische Leistungsfähigkeit der rückwärts gerichteten Randströme Zeugnis ablegen mag. Einen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

besonders interessanten Fall entnehme ich noch meinen früheren Protokollen (6. I. 1899), die Amöbe hatte eine ungleichteilige Biskuitform angenommen, von der die größere Teilhälfte in Fontänewirbelbewegung begriffen war; der Zufall wollte es, daß an dem Punkte der Oberfläche, wo sich der Scheitel der Wirbelbewegung einstellte, also am Ausbreitungsscheitel, zufällig ein größeres Aggregat von Darminhaltskörpern der *Blatta* lag. Dieses Aggregat wurde nun von dem Scheitel der Fontäne in zwei Hälften auseinandergerissen und jede Hälfte wanderte hiernach mit dem entsprechenden rückläufigen Randstrom rückwärts bis in die taillenförmige Einschnürung des Biskuits, wo es jederseits lange liegen blieb und noch weiteren Zuschuß von weiteren Fremdkörpern erhielt, die späterhin mit den klebrigen Randstromteilen in Berührung gekommen wären. Wir sehen

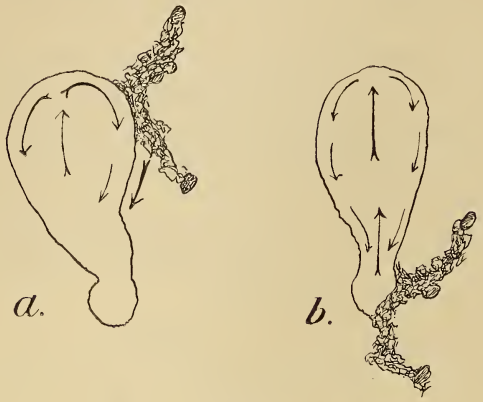

Fig. 8.
Amoeba blattae. *a*, ein großer Fremdkörper ist auf der Oberfläche hängen geblieben und wird mit der Randströmung nach hinten verschoben *b*. Vergr. 200/1.

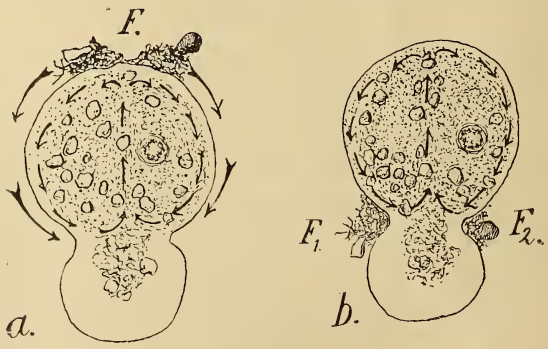

Fig. 9.
Amoeba blattae; ein am Ausbreitungsscheitel liegender Fremdkörper *F* wird von dem Fontänenwirbel in zwei Teile geteilt F_1 und F_2. Vergr. 230/1.

aus diesen Beobachtungen: soweit die Ströme mit der Außenwelt in Berührung kommen, soweit schleppen sie die Fremdkörper mit, vom Scheitelpunkt des Ausbreitungswirbels bis zur Stelle, wo sich der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Strom wieder in das Innere der Amöbe versenkt. Das Rückwärtsströmen der oberflächlichsten Außenschichten von einem Punkte, dem Fontänenscheitel, aus ist natürlich nur dadurch möglich, daß an dem betreffenden Punkte früheres Entoplasma aus dem Innern auf die Oberfläche der Amöbe tritt und erst dann zu Ectoplasma wird, mit andern Worten: Es ist hier keine präexistierende dauernde Ectoplasmaschicht vorhanden, sondern temporär wird dasjenige Plasma zu Ectoplasma, das während der Wirbelbewegung auf der Strecke Scheitelpunkt-Versenkungsstelle mit dem Außenmedium in direkte Berührung tritt.

[Ich möchte hier in Klammern die Vermutung aussprechen, daß die zeitweilige klebrige Beschaffenheit des Ectoplasmas, welche die beschriebenen Erscheinungen zustande kommen läßt, die Einleitung zur Nahrungsaufnahme darstellt. Nachdem ich nämlich durch Berufsgeschäfte auf einige Zeit von der Beobachtung der genannten sechs Exemplare abgerufen worden war, fand ich nachher die Amöben von einer großen Zahl von Nahrungskörpern erfüllt, die vorher nicht da waren.]

b. *Pelomyxa penardi.*

Da die Einlagerungen des Inneren bei den früher geschilderten Wirbeln (vgl. S. 9) auch bei *Pelomyxa penardi* bis unmittelbar an die Oberfläche herantraten, so muß ich annehmen, daß auch hier die Wirbel sich bis in die Oberflächenschicht selbst hinein abspielten, daß also auch hier eine stete Umwandlung von aufsteigendem Entoplasma in Ectoplasma (am vorderen Pole) und anderseits von in die Tiefe sinkendem Ectoplasma wieder in Entoplasma (am hinteren Wirbelpole) stattgefunden haben muß[1]. Fremdkörper blieben aber bei den beobachteten Exemplaren leider auf der Oberfläche nicht hängen, so daß ein sicherer Entscheid über die Ecto-Entoplasma-Frage bei diesen Wirbeln nicht zu erlangen war; um so zweifelloser ließ er sich bei nachfolgenden Vorgängen gewinnen.

Unsre *Pelomyxa penardi* hat nämlich die Eigentümlichkeit, sehr häufig in einen Zustand zu verfallen, in dem sie lange Zeit hindurch nur sogenannte »eruptive Pseudopodien« (Rhumbler 98, S. 145) bildet[2]. Sie läßt alsdann an irgend einer beliebigen Stelle Entoplasma aus ihrem Innern auf die Oberfläche treten, das sich, wenn es mit dem umgebenden Wasser in direkte Berührung kommt, in seinen oberflächlichsten Schichten ziemlich rasch in Ectoplasma umwandelt,

[1] Vgl. Penard 90, p. 68; 02, p. 611.

[2] Vgl. F. E. Schulze 75, S. 348.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

während das frühere Ectoplasma, über welches der ausbrechende Entoplasmastrom hingeflossen ist, allmählich wieder in Entoplasma umgewandelt wird, nachdem es durch die Überfließung der direkten Einwirkung des umgebenden Wassers entzogen worden ist.

Im wesentlichen spielen sich die genannten Vorgänge hier ganz so ab, wie ich sie in meiner früheren Arbeit für *Amoeba blattae* Bütschli und *Amoeba limicola* Rhumbler beschrieben habe; doch wurde ich bei den diesmaligen Beobachtungen auf eine neue Erscheinung aufmerksam, die ein gewisses theoretisches Interesse insofern beansprucht, als sie aufs neue einen Beleg für die Flüssigkeit des eruptiv ausfließenden Plasmas beibringt. Wenn nämlich das Entoplasma aus dem Innern der Amöbe aufsteigt und dann nach einer Seite über die Amöbenoberfläche hinfließt, so kann man deutlich feststellen, daß der vorrückende Rand mit dem überflossenen Ectoplasma einen ganz bestimmten Winkel bildet, der bei meinen Beobachtungen etwa 70° betrug. Natürlich ließ sich bei dem verhältnismäßig raschen Vorfließen des Randes der Winkel nur annähernd bestimmen. Es liegt hier ganz offenkundig die Wirkung des zweiten Kapillaritätsgesetzes vor, welches aussagt, daß ein und dieselbe Flüssigkeitsoberfläche, in unserm Falle die Oberfläche der eruptiv ausfließenden Plasmamasse, die gleiche Art von Wand, hier das überflossene Ectoplasma, bei gleicher Temperatur stets unter dem gleichen Winkel, der als Randwinkel bezeichnet wird, schneidet.

Das eruptive Vorfließen kann bei unsrer *Pelomyxa* mannigfache, durch die Fig. 10 *a—f* veranschaulichte Modifikationen bieten, der Randwinkel aber bleibt, soweit sich feststellen ließ, bei ungeänderter Temperatur immer der gleiche.

Fig. 10 *a* zeigt die Amöbe in langgestreckter Form, das eruptive Pseudopodium läuft mit seinem Randwinkel über die eine Längsseite der Amöbe hin. Fig. *b*, die Amöbe war kugelförmig, als das eruptive Pseudopodium vorbrach und, den Umgang einer Spirale beschreibend, über die Kugeloberfläche nach einer Richtung hin mit seinem Randwinkel kontinuierlich hinfloß.

In Fig. *c* geschah das einseitige Vorfließen über die Kugeloberfläche ruckweise, mit Einschaltung von einige Sekunden währenden Pausen; das jedesmal nach der Pause neu durchbrechende Plasma kam an der Stelle zum Austritt, wo das vorherige Pseudopodium Halt gemacht hatte[1] in der gleichen Weise, wie ich das früher für

[1] Die Figuren *b* und *c* sind dadurch bemerkenswert, daß sie an Verhältnisse des Schalenbaues gewisser spiralgewundener Foraminiferen erinnern, denkt man

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Amoeba limicola Rhumbler beschrieb (Rhumbler, 98, S. 145 Fig. 17). Fig. *d* zeigt ein andres Individuum, bei welchem an zwei gegenüberliegenden Stellen gleichzeitig Plasmamassen hervortraten und nun ihre Randwinkel in gleichem Sinne über die ursprünglich ellipsoide Oberfläche der Amöbe vorfließen ließen. Auch bei dem Exemplar Fig. *e* erfolgte die eruptive Pseudopodienbildung von zwei verschiedenen Stellen aus. Die Pseudopodien bewegten sich aber hier mit ihren Randwinkeln nicht im gleichen Sinne, sondern flossen von entgegen-

Fig. 10.

a—e, verschiedene Exemplare von *Pelomyxa penardi*, in der Bildung eruptiver Pseudopodien begriffen, die mit einem Randwinkel (von etwa 70°) über die Amöbenoberfläche hinfließen; Randwinkel durch Pfeile gekennzeichnet; *f* = Folgestadium von *e*. Vergr. 250/1.

gesetzer Richtung aufeinander zu, so daß sie bald zusammentrafen und unter einem merklichen Ruck miteinander verschmolzen (Fig. 10*f*).

Bei den geschilderten Vorgängen ist nun mit größter Leichtigkeit und Deutlichkeit zu beobachten, daß die jeweils überflossene

---

sich das überflossene Ectoplasma und die Oberflächenschicht des überfließenden Plasmas, die sich ja zu neuem Ectoplasma verdichtet, zu einer dauernd festen Substanz durch Kalkeinlagerung erhärtet, dann hätte man in Fig. *b* ein vollkommenes Analogon zu einer kalkschaligen *Cornuspira*, in Fig. *e* aber das Prototyp einer polythalamen Spiralform, einer *Rotalia* etwa.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ectoplasmastrecke sich nach ihrer Überdeckung durch das eruptiv übergeflossene Plasma in Entoplasma umwandelt; sie ist als stark lichtbrechende körnchenlose Schicht mehrere Sekunden lang noch unter dem Pseudopodium sichtbar und verschwindet dann in Bruchteilen einer Minute, indem sie ihr besonderes Brechungsvermögen verliert und sich zwischen den Körnchen des Entoplasmas unerkennbar verteilt (Fig. 11)[1].

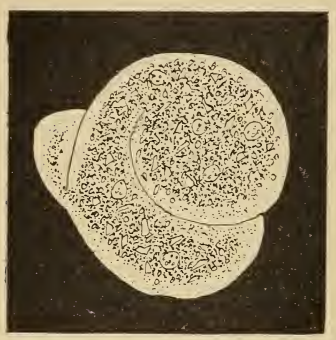

Fig. 11.
Pelomyxa penardi, in einer Tuscheemulsion liegend; läßt besonders deutlich die von den eruptiven Pseudopodien überflossene Ectoplasmaschicht durchschimmern. Vergr. 270/1.

Wenn hiernach das überflossene Ectoplasma zu Entoplasma wird, so steht anderseits diesem Ecto-Entoplasmaprozeß auch ein gegensinniger Ento-Ectoplasmaprozeß gegenüber, wie sich von vornherein erwarten läßt, denn sonst müßte ja bei den geschilderten Vorgängen eine stete Vermehrung des Ectoplasmas auf Kosten von Entoplasma stattfinden, während sich erfahrungsgemäß das Mengenverhältnis von Ectoplasma und Entoplasma während der Bewegung unsrer Amöben nicht merkbar ändert; das kann aber nur dadurch erreicht werden, daß Entoplasma an andrer Stelle zu Ectoplasma wird. Auch dieser Gegenprozeß läßt sich an unsrer Amöbe leicht beobachten. Er spielt sich an dem hervorbrechenden Plasma in der Weise ab, daß die Einlagerungen des Entoplasmas, die ursprünglich bis an die Oberfläche der ausgeflossenen Plasmamasse heranreichten, von der Oberfläche zurücktreten und die neue Oberfläche ziemlich rasch ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen erhält, wie es für das übrige Ectoplasma charakteristisch ist.

Bei den genannten Amöben ist also ohne Frage die Ectoplasmabildung ein reversibler Vorgang. Entoplasma wandelt sich in Ectoplasma um, und umgekehrt Ectoplasma in Entoplasma, je nachdem ob die betreffende Plasmaart auf die Oberfläche des Amöbenkörpers

---

[1] Bei Individuen, die man ihr eruptives Pseudopodienspiel in einer ziemlich dichten Tuscheemulsion ausführen läßt, bleibt das überflossene Ectoplasma etwas länger sichtbar (Fig. 11), als bei Beobachtungen in gewöhnlichem Wasser; durch Kontrastwirkung erhält dann das gesamte Ectoplasma einen außergewöhnlich starken Glanz, der die überflossenen Teile viel länger aus dem Entoplasma herausglitzern läßt, als dies sonst der Fall ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oder ob sie in deren Tiefe zu liegen kommt, erhält sie das hyaline oder körnige Gepräge, und besondere Beschaffenheit, die bei den letztgenannten Versuchen deutlich darin zum Ausdruck kommt, daß das überfließende Plasma mit dem überflossenen Ectoplasma einen Randwinkel bildet. Wären beide gleichgeartet, so würden sie ohne Randwinkelbildung direkt miteinander verschmelzen.

Die geschilderte Umwandlung von hyalinem Ectoplasma in körnchenführendes Entoplasma ist natürlich nicht auf die angeführten Amöben beschränkt, sondern kommt auch bei den andern vor (vgl. Rhumbler 98, S. 148); man wird Penard Recht geben, wenn er die Amöbenbewegung ganz allgemein folgendermaßen charakterisiert (Penard 90, p. 148): »La progression se fait par vagues ou ondulations successives, qui résultent de ce fait que l'ectosarc se liquéfie tout à coup ou se perce en un certain point, pour laisser sortir un jet liquide; ce dernier à peine au dehors, se répand soit en avant, soit sur les cotés du point de sortie, se fond avec l'ectosarc là où il vient à le border, et se fige instantanément sur ses bords libres, devenant finalement ectosarc lui-même.«

II. Bewegungsarten von Amöben ohne rückläufige Randströme.

Wenn alle Amöben wie die bislang genannten, sich mit vorwärtsgerichteten Fontänenströmen bewegten, dann hätte ich mich in meiner theoretischen Monographie vom Jahre 1898 rückhaltlos den auf Ausbreitungserscheinungen basierten Theorien von Quincke und Bütschli angeschlossen, denn es ist unverkennbar (vgl. Fig. 4), daß die geschilderten Bewegungen genau diejenigen sind, wie sie in Flüssigkeitstropfen entstehen, auf deren Oberfläche sich Ausbreitungserscheinungen von solchen Substanzen abspielen, deren Oberflächenspannung geringer ist, als diejenige der übrigen Tropfenoberfläche. Der rückwärtige Randstrom muß, sobald die Amöbe nicht mit einem ruhenden Körperteil (vgl. S. 8) festgeheftet ist, bei genügender Reibung die Amöbe auf ihrer Unterlage nach vorn schieben, wie er es tatsächlich in den oben S. 4 genannten Fällen und bei künstlichen Tropfen tut, das ist ganz klar.

Derartige Geschehnisse gelten aber nicht allgemein, und darum kann die auf Grund von Ausbreitungserscheinungen in flüssigen Oberflächen gegründete Theorie nur für die genannten und ähnliche Fälle, aber nicht allgemein gelten. Immerhin ist von vornherein wahrscheinlich, daß allen Amöbenbewegungen ein gemeinsames Prinzip zugrunde liegt, und es ist die Frage, wie man aus den nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allgemeinen Ausbreitungserscheinungen einen Faktor ausschälen kann, der als allgemeiner Grundfaktor auch für diejenigen Amöbenformen in Betracht kommen kann, die sich in andrer Weise bewegen.

Die Ausbreitungserscheinungen erwirken das Vorrücken des Pseudopodiums oder der nicht auf dem Untergrund festverankerten Amöben oder des sich auf einer Unterlage reibenden künstlichen Tropfens dadurch, daß an dem Ausbreitungsscheitel, also an der Stelle, wo die sich ausbreitende Substanz auf die Oberfläche tritt und sich dann über die frühere Tropfenoberfläche hin nach allen Seiten ausbreitet, eine Herabminderung der Oberflächenspannung eintritt[1]. Diese Herabminderung der Oberfläche ist dann der mechanische Grund für die Vorwärtsbewegung der Flüssigkeitsmasse, die als inkompressibel unter dem Oberflächendruck der gesamten Oberfläche nach der Stelle hin fortgedrückt wird, wo dieser Oberflächendruck am geringsten ist, also nach dem Ausbreitungsscheitel hin. Die rückwärtigen Randströme sind das Resultat der Ausbreitung selbst.

Sollen nun für die Amöben ohne und für diejenigen mit rückläufigen Randströmen eine gemeinsame Bewegungsursache gesucht werden, so liegt klar, daß diese »gemeinsame« Bewegungsursache nicht in den Ausbreitungserscheinungen selbst liegen kann, denn sie fehlen offenbar bei den Amöben ohne rückläufige Randströme; es bleibt nur als Wahrscheinlichkeit, daß beiden die lokale Herabminderung der Spannung der Oberfläche gemeinsam ist. Es wären hiernach zwei Möglichkeiten für die verschiedenartigen Amöbenbewegungen gegeben, nämlich erstens: lokale Herabminderung der Oberflächenspannung durch Ausbreitungsströme innerhalb der flüssigen Oberflächenschicht bei denjenigen Amöben, die rückläufige Randströme zeigen, und zweitens: lokale Herabminderung der Spannung der Oberfläche durch eine andre Ursache, welche wir bald als Adhäsionsströmung genauer kennen lernen werden, und die keine rückläufige Randströme erzielt.

Die erste Kategorie von Bewegungen mit Rückströmen kann durch die Theorien von Berthold, Quincke, Bütschli für mechanisch-theoretisch erschlossen gelten, nachdem im vorstehenden zum

---

[1] Nach physikalischen Gesetzen breitet sich eine Flüssigkeit nur dann auf der Oberfläche einer andern Flüssigkeit aus, wenn sie zu dem umgebenden Medium eine größere Adhäsion besitzt, als die andre Flüssigkeit, auf der sie sich ausbreitet, größere Adhäsion zum umgebenden Medium bedingt aber notwendig geringere Oberflächenspannung, denn Oberflächenspannung = Cohäsionsdruck minus Adhäsionswirkung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erstenmal gezeigt werden konnte, daß die Ausbreitungswirbel tatsächlich bis in die äußerste Oberflächenschicht hineinreichen, wie dies von einer Ausbreitungserscheinung verlangt werden muß, wenn sie als Movens für die Lokomotion dienen soll. Diese Art der Amöbenbewegung ist als Unterlage für weitere mechanische Betrachtungen deshalb von grundlegender Bedeutung, weil sie viel zwingender als die zweite Strömungskategorie durch ihre rückläufigen Randströme und ihre eventuellen geschlossenen Wirbel, die Tätigkeit von histologisch-topographisch bestimmt geordneten kontraktilen Elementen ausschließt. Nichts steht hier in fester Lagerung, alles kann an dem Wirbel teilnehmen, nirgends bieten sich Ansatzpunkte für kontraktile Elemente von bestimmter Lagerung, wie man sie sich auch gelagert denken möchte.

Wie sich die zweite Strömungskategorie (ohne Rückströme) der vorigen (mit Rückströmen) durch Übergänge anschließen läßt, wird aus dem Späteren hervorgehen; betreffs der Verbreitung solcher rückstromloser Amöbenbewegungen kann auf meine frühere Arbeit (98) verwiesen werden; jedoch möchte ich, da Jennings vor allem immer und immer wieder das Fehlen rückläufiger Randströme gegen mich betont, einzelne Stellen meiner Arbeit hervorheben, die zeigen werden, daß ich mit dem Fehlen solcher Rückströme sehr wohl vertraut war.

Es heißt S. 120: »Wenn bei dem Fontänenwirbel die rückwärts gerichteten Randströme sich bis zur Wiedervereinigung mit dem Axialstrom verlängerten, so können anderseits diese Randströme sich auch außerordentlich verkürzen und sogar ganz schwinden; man erhält dann ‚einfache Vorwärtsströme'.

S. 121 . . . Dagegen kommen ‚mehrfache Vorwärtsströme' bei Amöben häufig vor. Statt eines Axialstromes ohne Fontänenrückströme sieht man mehrere Ströme ohne Fontänenrückströme in der Amöbe nebeneinander verlaufen.

S. 122: Bei mehrfachen Vorwärtsströmen laufen einige Ströme in der Regel direkt in den Randpartien der Pseudopodien, es findet sich also da, wo bei den Fontänenströmen ausnahmslos eine rückwärtige Bewegung des Entoplasmas beobachtet wird, in solchen Fällen eine vorwärtige Randströmung des Entoplasmas. Bei *Amoeba proteus* sind derartige vorwärtige Randströme häufig zu beobachten.«

a. Bewegung der Oberflächenschicht bei rückstromlosen Amöben.

Jennings ist es gelungen, durch Beobachtung von verschiedenen Amöben unter Zusatz von Tusche die Oberflächenbewegung der betreffenden Amöben festzustellen. Wie nicht anders erwartet werden kann, stellte sich hierbei heraus, daß bei den Strömungen ohne rückläufige Randströme auch die oberste Oberflächenschicht keine rückläufigen Bewegungen durchmacht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tuschepartikelchen, die auf der oberen Körperoberfläche einer Wanderform der *Amoeba verrucosa* hängen bleiben, werden in der Richtung von hinten nach vorn bewegt, gelangen also an den Vorderrand der Amöbe, schlagen hier auf die Unterfläche der Amöbe um und bleiben hier nun zunächst fest liegen, während die Amöbe fortfährt, sich vorwärts zu bewegen. Die Ruhe der Tuschepartikelchen unter der Amöbe dauert so lange an, bis die ganze Amöbe sich nach vorwärts über die Tuschepartikelchen vorgeschoben hat und die Partikelchen dadurch an den Hinterrand der Amöbe zu liegen kommen. Vom Hinterrand steigen dann die Tuscheteilchen wieder zur oberen Körperoberfläche empor, werden auf ihr wieder nach vorn zum Vorderrand und dann auf den Untergrund verschoben, wo sie wieder

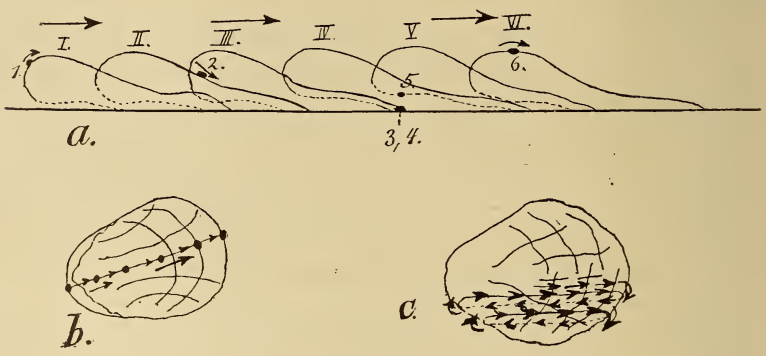

Fig. 12.

Schema der Ectoplasmabewegung bei *Amoeba verrucosa* (nach Jennings). *a*, von der Seite gesehen gedacht; *I—VI*, aufeinanderfolgende Lokomotionsstellungen der Amöbe; *1—6*, die entsprechenden Lagerungen eines dem Ektoplasma aufliegenden Körnchens, *3* und *4* dessen Ruhelage auf dem Untergrund. *b*, Fremdkörperbahn auf der dorsalen Amöbenoberfläche. *c*, Bahn zweier nebeneinanderliegender Fremdkörper.

liegen bleiben, bis der Hinterrand der Amöbe sie wieder hochhebt usf. (Fig. 12 *a—c*).

Jennings charakterisiert die geschilderte Bewegung folgendermaßen (l. c., p. 141)[1]: »It is thus clear that *Amoeba verrucosa* and its relatives have what may be called a rolling motion; a given spot on the outer pellicula passes forward on the upper surface, downward at the anterior end, remains quiet on the lower surface, passes upward at the posterior end and again forward. Its movement may be compared directly with the movement of a given point on the circumference of a wheel that is rolling forward.« Der Vergleich mit der Bewegung eines Rades

[1] Vgl. auch die übereinstimmende Schilderung Penards (02, p. 115).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hinkt jedoch insofern, als alle Punkte eines Rades[1] fortgesetzt in Bewegung verharren, während die Fremdkörper auf der Amöbenoberfläche, wie wir gesehen haben, abwechselnd in Bewegung sind (auf der freien Körperoberfläche der Amöbe) und dann zeitweise ruhen (auf der Unterfläche der Amöbe); passender läßt sich der von JENNINGS klargestellte Vorgang in seiner Vertikalprojektion durch einen kreisförmig geschlossenen Gummischlauch veranschaulichen, den man gegen eine ebene Unterlage so andrückt, daß er durch Abplattung auf der Unterlage seine Kreisform mit derjenigen einer unregelmäßig abgeplatteten Ellipse vertauscht; zeichnet man sich dann den Fremdkörper durch einen Fleck auf den Gummischlauch auf und setzt den Gummischlauch in der Weise in eine rollende Bewegung, daß man den Gummischlauch auf der einen der Seiten, wo er sich von der

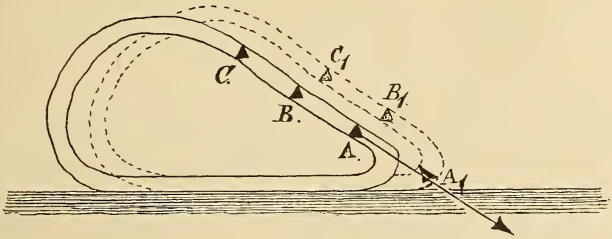

Fig. 13.
Senkrecht aufgestellter Gummischlauch, der in der Richtung des Pfeiles vom Punkt A aus auf eine feste Unterlage herangezogen wird. Hierdurch wird A nach A_1 auf die Unterlage verlagert; die Punkte B und C rücken nach B_1 und C_1 vor.

Unterlage abhebt, kurz über der Abhebungsstelle erfaßt, also in Fig. 13 bei A etwa, und die erfaßte Stelle auf die Unterlage niederzieht, dann, wenn sie auf der Unterlage angekommen ist, sie losläßt und eine zweite Stelle wiederum dicht über der jetzt durch den rückwärtigen Reibungswiderstand auf der Unterlage etwas nach vorn verschobenen neuen Abhebungsstelle erfaßt, sie wieder in gleicher Weise auf die Unterlage niederzieht, und so fort immer eine neue

[1] Es scheint zweckmäßig den angegebenen Unterschied zwischen einer Radbewegung und derjenigen der Amöbe hier schärfer zu betonen, da eine einfache Radbewegung sich auch mit Hilfe eines in sich kontraktilen histologisch differenzierten Protoplasmaschlauches erklären ließe, wie ich früher (98, S. 127) zu zeigen versucht habe. Ich kann nicht finden, daß die von JENNINGS (l. c. p. 151) versuchte Kritik an meiner früheren Erörterung etwas ändert, es würde bei der Bewegung durch einen kontraktilen Ectoplasmamantel die Ruhelage der Strömung auf der Unterlage fehlen und deshalb bleibt eine derartige Bewegung nach wie vor abzuweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stelle über der Abhebungsstelle ergreift und niederzieht, so macht der aufgezeichnete Fleck genau dieselbe Bewegung wie die Tuschepartikelchen auf dem Ectoplasma der *Amoeba verrucosa* durch. Auf der freien Seite des Schlauches ist wie bei der Amöbe der Fleck in gleichsinniger, nach dem gezogenen Vorderende gerichteter[1] Bewegung, auf der Unterseite aber, wo der der Unterlage angepreßte und hier durch Reibung festgelegte Schlauch in Ruhe ist, bleibt auch der Fleck in Ruhe und gerät dann erst wieder in Bewegung, wenn das betreffende Schlauchstück durch den mit meiner Hand in der angegebenen Weise periodisch ausgeübten Zug nach dem Vorderende hin wieder von der Unterlage abgeholt wird. Führt man den einfachen Modellversuch in der angegebenen Weise aus, so erhält man gleichzeitig noch eine Ähnlichkeit mit der Amöbe selbsttätig von dem Modell geliefert; der Modellreifen wird durch die Zugwirkungen gegen die Unterlage hin am gezogenen Vorderende mehr zusammengepreßt als am passiven Hinterende, das sich bei dem Versuche selbst überlassen bleibt, und der direkten Einwirkung des von mir ausgeübten Zuges mehr und mehr entzogen, die ursprüngliche Kreisform wirksamer aufrecht zu erhalten vermag, also eine entsprechende Aufbauschung zeigt. Auch bei der Amöbe ist das vorrückende Vorderende gegen die Unterlage hin stark plattgedrückt, während das Hinterende eine entsprechende fast kugelige Aufbauschung zeigt (Fig. 12 *a*).

Da die Spannung der Oberfläche der Amöbe, welcher Art sie im übrigen auch sei, sich dem übrigen Inhalt der Amöbe gegenüber mechanisch wie eine elastische Spannung verhält (vgl. Rhumbler 02, S. 286), so ist diese von dem Modell selbsttätig gelieferte Analogie keine ganz zufällige, man darf aus ihr schließen, daß auch bei der Amöbe wie bei dem Modellversuch das Movens der Bewegung an dem bei der Bewegung der Amöbe vorausgehenden Vorderrande der Amöbe zu suchen ist. Was ist nun aber dieses Movens am Vorderrande der Amöbe?

b. Das Movens der Fortbewegung bei rückstromlosen Amöben und künstliche Nachahmung der Bewegungen.

Schon Berthold (86) hat die Theorie ausgesprochen, daß sich die Amöbe durch differente Adhäsionsverhältnisse zu ihrer Unterlage

[1] Also nicht in rückläufiger Bewegung wie bei Fontänen- und Wirbelströmen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fortbewegt; sie bewegt sich nach der Seite hin, nach der sie am meisten adhäriert. Da nun die Amöben, wie ich (98, S. 170) und Jennings (04, p. 144) gezeigt haben, mit ihrem Vorderrand auf der Unterlage adhärieren, mit ihrem Hinterende aber beim Kriechen in bestimmter Richtung überhaupt nicht, so ist kein Zweifel, daß der empirische Befund der Theorie vollkommen entspricht und es ist nur die Frage, ob die physikalische Grundlage der Theorie an sich richtig ist.

Jennings gibt selbst eine Methode an, die physikalische Möglichkeit der Theorie zu stützen.

Jennings (04, p. 209) durchtränkt ein Stück Zeichenkarton mit Knochenöl, sorgt aber durch vorheriges Auftragen eines Wassertropfens dafür, daß die Stelle, an der der Tropfen liegt, von der Öldurchtränkung freibleibt, der Wassertropfen wird dann abgesaugt und das solchermaßen mit einem ölfreien runden feuchten Fleck ausgestattete Kartonstück in eine einige Millimeter hohe Ölschicht innerhalb einer geeigneten Glasschale versenkt. Bringt man jetzt einen Glycerin- oder einen Wassertropfen (Glycerin eignet sich besser) in das Öl hinein und schiebt ihn sachte an den Rand der ölfreien Stelle auf dem Karton vor, so daß eine Seite des Tropfens mit dem ölfreien Fleck in Berührung kommt, dann breitet sich der Rand des Glycerintropfens selbsttätig nach dem ölfreien Fleck hin aus. Hierauf wird auch der übrige Teil des Glycerintropfens in der Richtung nach dem ölfreien Fleck hingetrieben, und der ganze Glycerintropfen nimmt über dem ölfreien Fleck Stellung. Bei dieser Bewegung verhält sich der Tropfen ganz wie die Amöbe. Jennings schildert: »In the movement of the drop toward the area to which one side adheres, it rolls exactly as *Amoeba* does. The currents on the upper surface and within the drop are forward. Toward the sides the currents are somewhat less marked, and on the under surface they cease entirely; particles within the drop but in contact with the lower surface are not moved at all. The forward corrent is most rapid in front, becoming slower at the rear, exactly as in *Amoeba*. At the posterior end the surface rolls upward; particles on the surface which were at first on the bottom may be seen to pass upward around the posterior end and then forward, as in *Amoeba*. The form of the drop may become much elongated; the anterior edge is thin, the posterior end thick and rounded. In all these respects the drop resembles the moving *Amoeba*.« (Auf p. 211 l. c. gibt Jennings noch weitere Ähnlichkeiten zwischen Tropfen und Amöben an, auf die hier nicht weiter eingegangen zu werden braucht.)

Während bei dem Jenningsschen Versuch der Tropfen nur ein kurzes Stück auf dem Karton kriecht, nämlich dann zur Ruhe kommt, wenn der Hinterrand des Tropfens auf den Wasserfleck übergetreten ist, so daß der Tropfen im günstigsten Falle einen Weg zurückzulegen vermag, der gleich ist seinem eignen Durchmesser[1], kann man durch folgendes von mir ausgeführtes Experiment die Wande-

[1] Vorausgesetzt, daß nicht schräge Lagerung des Kartons den Tropfen durch Schwerkraftwirkung weiter rollen macht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rung des Tropfens auf das fünfzigfache seines eignen Durchmessers und wohl noch mehr ausdehnen.

Man läßt kleine Chloroformtropfen in Wasser auf einer dünnen auf Glas aufgetragenen Schellackschicht hinkriechen[1]. Die Ähnlichkeit der Bewegung solcher Chloroformtropfen mit den von Jennings geschilderten Bewegungen der Wanderformen von Amöben kann eine ganz außerordentlich große sein, es treten zu den von Jennings bei seinem Vergleichsexperimente bereits genannten Ähnlichkeiten, von denen auch hier keine fehlt, hinzu: 1) Gelegentliche Veränderung der Kriechrichtung unter Strömungsverschiebungen, wie sie vollständig analog denen sind, die Jennings p. 144 Fig. 42 beschreibt und abbildet. 2) Ausweichen der Tropfen auf mechanische Einwirkung. Die Versuche, die Jennings p. 186 Fig. 68 u. 69 betreffs Kontaktreize mit Amöben ausgeführt hat, lassen sich in ganz entsprechender Weise auch mit den Tropfen ausführen. Man hält einen Glasfaden mit seinem unteren Ende in die Marschrichtung des Tropfens, sobald der Tropfen in Berührung mit dem Ende des Glasfadens kommt, weicht er aktiv dem Glasfaden aus, ohne daß man natürlich mit dem Glasfaden dabei zu stoßen braucht. Trifft der Glasfaden die Front des Tropfens dabei annähernd zentral, so wird die Front eingedellt, der Tropfen wandert dann aber nach einer Seite hin, entsprechend Fig. 69 bei Jennings, an dem Hindernis vorbei. Durch sachtes Streichen (nicht Stoßen) der einen Seite mit dem Glasfaden kann man ein aktives Abwandern des Tropfens wie bei einer Amöbe in

---

[1] Die Experimente werden in folgender Weise ausgeführt: Zur Erlangung einer dünnen Schellackschicht übergießt man eine ebene Glascheibe oder den ebenen Boden einer Glasschale mit einer alkoholischen Schellacklösung, läßt die überschüssige Schellacklösung durch senkrechte Aufrichtung von Glasscheibe oder Glasgefäß abträufeln, und die dem Glase nunmehr noch adhärierende Schellackschicht einige Minuten lang trocknen. Nach dem oberflächlichen Trocknen der Schicht wird Wasser (am besten ausgekochtes destilliertes Wasser, vgl. Fußnote S. 46; doch genügt auch gewöhnliches) in die Glasschale mit Schellackboden eingegossen, bzw. die präparierte Glasplatte wird in eine Glasschale mit Wasser gelegt. Die Schellackschicht nimmt im Wasser sehr bald einen weißlichen Hauch an, und ist somit zur Übernahme der Chloroformtropfen bereit. Man braucht jetzt nur aus einer feineren Pipette, deren Spitze man unter die Wasseroberfläche bringt, Chloroformtröpfchen auf die Schellackschicht zu träufeln, um die Mehrzahl der Tröpfchen nach kurzer Zeit ihre charakteristischen Jenningsschen Rollbewegungen ausführen zu sehen. Läßt man die Cloroformtropfen von oberhalb der Wasseroberfläche in das Wasser einfallen, dann breitet sich das meiste Chloroform in störender Weise auf der Wasseroberfläche aus und nur Restbestände desselben sinken zu Boden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

»direkt entgegengesetzter Richtung erzielen. Wenn Jennings p. 185 l. c. sagt: »By repeated mechanical stimuli it is possible to drive the *Amoeba* in any desired direction«, so gilt das in derselben Weise auch von den Chloroformtropfen, solange sie die dünne Schellackschicht unter sich haben. 3) Gelegentlich, bei besonders günstigem Erstarrungszustande der Schellackschicht und günstiger Tropfengröße überziehen sich die Tropfen mit einer Schellackhaut, die gefaltet sein kann, ohne daß die Bewegungen der Tropfen dadurch aufhören.

Die Chloroformtröpfchen flachen sich zunächt auf der Schellackschicht ab, ohne zu laufen; nach kurzer Zeit beginnen aber die meisten unter kugeliger Zusammenziehung ihres Hinterendes ihren merkwürdigen raschen Amöbenlauf von selbst, nur einzelne ziehen sich zu vollkommenen Kugeln zusammen und bleiben liegen.

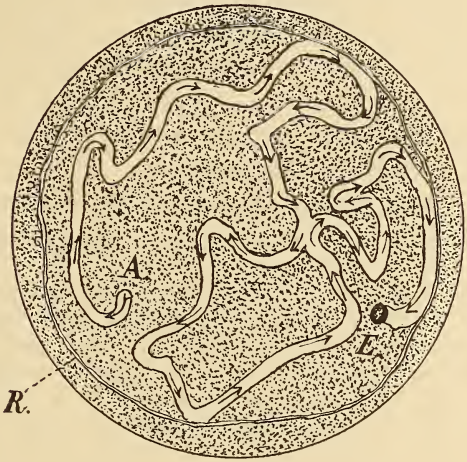

Fig. 14.
Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen hat sich auf einer dünnen Schellackschicht, die einer kreisrunden Glasscheibe aufgetragen ist, in Gestalt und Strömungsart der Wanderform einer Amöbe von dem Punkte *A* nach *E* hinbewegt und auf seiner Bahn den Schellack weggefressen. *R* = Nadelriß am Rande, um das Herunterlaufen des Tropfens von der Glasscheibe zu verhindern. Vergr. 2/1.

Als ich mir den Versuch ausdachte, hatte ich mit dem selbsttätigen Beginn des Laufens der Tropfen gar nicht gerechnet; ich glaubte, man müßte eine Seite des Tropfenrandes mit einem scharfen Glasfaden von der Schellackschicht lostrennen, um die beabsichtigte Bewegung des Tropfens nach der Seite des gegenüberliegenden nicht losgelösten Tropfenrandes zu veranlassen. In der Tat läßt sich auf diese Weise, solange der Tropfen noch abgeplattet auf der Schellackschicht liegt, jeder Tropfen augenblicks in Bewegung setzen. Der selbsttätige Antrieb zur Bewegung resultiert aber daraus, daß das Chloroform, welches die feine Schellacklage allmählich auflöst, sich bei der nach der Auflösung erfolgenden Kontraktion des Tropfens in der Regel nicht ringsum gleichzeitig von der Schellackschicht losreißt, sondern daß dieses Losreißen zunächst auf einer Seite zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erst erfolgt, und daß sich dann der Tropfen sofort nach der gegenüberliegenden Seite hin in Bewegung setzt (Fig. 14). Erfolgt ringsum »gleichzeitiges« Losreißen von der Schellackschicht, so bleiben die Tropfen unter kugeliger Kontraktion liegen, denn Bewegung erfolgt nur durch unmittelbare einseitige Berührung mit dem Schellack[1]. Schellackfreie Stellen, auch von geringster Ausdehnung, vermögen die Tropfenränder nicht zu überschreiten, so genügt es z. B. mit einer Nadelspitze an dem Rand der Glasplatte eine feine Linie in den Schellackbelag einzuritzen, um die Tropfen dauernd von dem Rand der Glasplatte fernzuhalten (Fig. 14 *R*), von dem sie sonst leicht abfallen. Wenn die Tropfen an dem Randriß angekommen sind, folgen sie ihm entweder oder sie laufen auch wieder in andrer Richtung von ihm weg, sie überschreiten ihn aber nie; das gleiche gilt von der eignen früheren Bahnspur oder derjenigen fremder Tropfen, sie werden nie überschritten.

Der Bewegungsvorgang der Tropfen ist natürlich dadurch zu erklären, daß Schellack zu Chloroform eine große Adhäsion besitzt;

---

[1] Das selbsttätige Antreten der Bewegung ist ein sehr interessantes Beispiel für ein labiles mechanisches System, das ursprünglich nach ganz verschiedenen Richtungen seine Kräfte entfalten kann, nach Aufnahme einer Richtung aber diese mit großer Stabilität weiter verfolgt. Derartige labile Systeme sind offenbar im Organismischen (ich gebrauche diesen Ausdruck für »lebend Organisches«, weil der Ausdruck organisch auch für leblose Dinge, sofern sie nur mit Organismen in Verbindung stehen, gebraucht wird; z. B. organische Membran anders als organismische Membran, von der Leben gefordert wird u. dgl.) weit verbreitet. Ich erinnere nur an die Bestimmung der ersten Teilungsebene des Eies und ähnliches. Derartige Systeme, die infolge ihrer Labilität ursprünglich ein vielseitiges Entfaltungsvermögen besitzen, dann aber eine einmal aufgegriffene Entfaltungsrichtung mit Konsequenz weiter verfolgen, werde ich künftig als labil-konsequente Systeme bezeichnen. Bei ihnen können in der Regel ganz verschiedenartige äußere Einflüsse den Übergang zur Konsequenz vermitteln; so lassen sich z. B. auch die Chloroformtropfen in ihrem labilen abgeplatteten Zustand durch andre als die obengenannten Eingriffe zur Aufnahme ihrer konsequenten Vorwärtsbewegung veranlassen, z. B. durch Anlegen eines Glasstabes an eine Seite, durch Rütteln am Gefäß, durch Wellenerzeugung im Wasser u. dgl. m., wobei aber natürlich anfänglich leicht auftretende passive Bewegungen der Tropfen außer acht zu lassen, oder selbst wieder nur als die die spätere aktive Bewegung der Tropfen auslösenden Faktoren zu betrachten sind. Um auch hierfür aus dem Organismischen ein Beispiel zu nennen, kann im labil-konsequenten System Amphibienei die erste Furche, sowohl durch den Spermapfad (Roux) als durch den Pfad des absinkenden Dotters (Moszkowski) die Bestimmung ihrer Lage erhalten. Bei der künstlichen Parthenogenese können die labil-konsequenten Furchungsteilungen durch die allerverschiedenartigsten äußeren Einflüsse ausgelöst werden (vgl. Martin H. Fischer und Wolfgang Ostwald 05) u. dgl. m.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenn der Chloroformtropfenrand einseitig mit dem Schellack in Kontakt steht, so wird auf der Seite des Kontaktes die Oberflächenspannung des Chloroformtropfens herabgemindert und der Chloroformtropfen schiebt seine Masse unter einer der Amöbe analogen Abplattung des vorwandernden Randes nach der Richtung der Herabminderung vor. Der äußerst dünnschichtige Schellackbelag wird aber von dem jetzt über ihn hinfließenden Chloroform gelöst, so daß der von dem Tropfen durchlaufene Weg hinterwärts vom Tropfen vollständig schellacklos, wie aus der Schellackschicht herausgeschnitten erscheint; seine Substanz hat sich dem Chloroform zugemengt. Nur der Vorderrand des wandernden Tropfens findet also den die Oberflächenspannung herabmindernden Schellack vor,

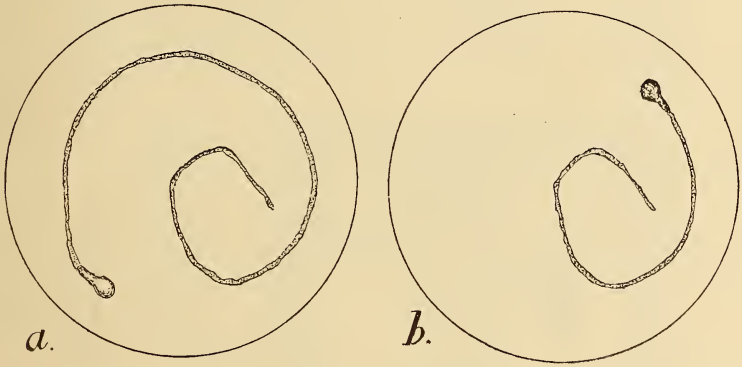

Fig. 15.
Ein in Wasser liegender Chloroformtropfen frißt sich einer vorgezeichneten Schellackbahn entlang. *b* eine Minute später als *a*. Vergr. 2/1.

der Hinterrand des Tropfens aber nicht mehr, weil er von den ihm vorausgegangenen Tropfenteilen fortgeräumt worden ist; so kommt es, daß der Tropfen hier viel länger kriecht als beim Jenningsschen Experiment.

Die Gestalt der wandernden Tropfen ist bei der gegebenen Anordnung des Versuches im allgemeinen breiter und kürzer als diejenige der Wanderformen der Amöben, bei denen man nur selten ähnlich breite Formen (Berthold, 86, Taf. II, Fig. 2) findet. Langausgezogene Wandertropfen erhält man, wenn man die Tropfen nicht auf einer breitgedehnten Schellackschicht, sondern auf einem, mit einer Schreibfeder schmal aufgezeichneten Schellackpfad kriechen läßt, sofern man den ursprünglichen Durchmesser des Tropfens größer nimmt, als die Breite des Schellackweges (Fig. 15).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im allgemeinen bewegen sich die Chloroformtropfen rascher als Amöben; man kann, um sie mit mehr Ruhe zu beobachten, ihre Geschwindigkeit dadurch verlangsamen, daß man dem Chloroform etwas Kanadabalsam oder Knochenöl zumengt; die Strömungen werden durch Zusatz von (möglichst wenig) Ruß wesentlich deutlicher, sind aber auch an den gelösten Schellackteilen kenntlich.

Erstaunlich ist die mechanische Leistungsfähigkeit der Tropfen.

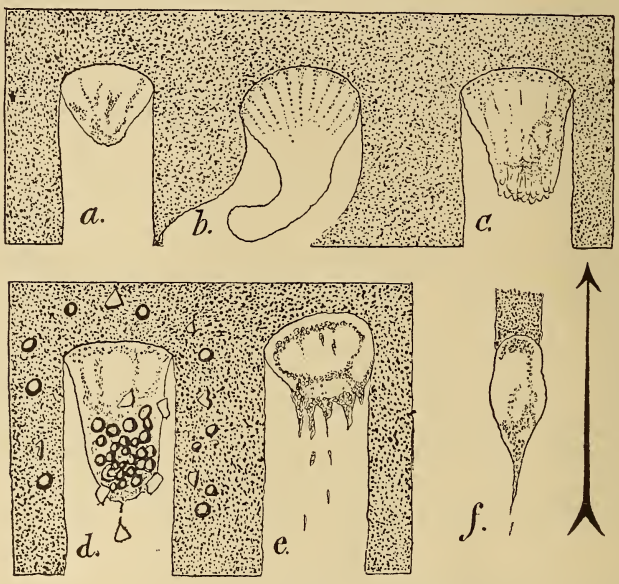

Fig. 16.

Verschiedene Gestaltungsformen der auf einer Schellackschicht wandernden Chloroformtropfen. *a*, gewöhnlichste Gestalt; *b*, der Tropfen macht eine Wendung; *c*, der Tropfen hat sich mit einer zarten Schellackhaut umgeben, die am Hinterende und nach vorn hin Falten schlägt: *d*, der Tropfen nimmt Quecksilbertröpfchen in sich auf, und schleppt Steinchen auf seiner Oberfläche mit; *e*, dem Chloroformtropfen ist etwas Knochenöl zugemengt, die Zacken am Hinterende sind durch Klebrigkeit auf der Glasfläche verursacht; *f*, der Tropfen kriecht auf einem schmalen Schellackpfad. Alle Tropfen bewegen sich in der Richtung des Pfeiles. Vergr. 10/1.

Ich habe der Schellacklösung gelegentlich vor dem Auftragen auf die Glasplatte kleine Quecksilbertröpfchen und Sand in einem Reibtiegel zugerieben. Die später über die Schellackschicht kriechenden Tropfen nahmen die Quecksilbertröpfchen in sich auf und schleppten sie in ihrem Hinterteil in erstaunlicher Menge mit. Die Sandkörnchen wurden nur z. T. aufgenommen und dann auf die Oberfläche gebracht, auf der sie hängen blieben oder von der sie auch beim Vorwärtskriechen wieder abgestreift wurden; sie wurden also mit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

großer Willkür behandelt. In manchen Fällen war die solchermaßen von dem Tropfen mitgeschleppte Last geradezu verblüffend.

Durch verschiedenartige Zumengungen zum Chloroform, durch Variieren der Tropfengröße, der Dicke der Schellackschicht und durch verschiedenstufige Austrocknung der Schellackschicht lassen sich die geschilderten Vorgänge ganz verschiedenen Amöben anähneln. Die Bertholdsche Adhäsions-Theorie ist also in ihrer physikalischen Grundlage durchaus richtig und erklärungstüchtig, wenn auch die Versuche, die Berthold vor 20 Jahren zur Stütze seiner Theorie anführte, wie Jennings näher ausgeführt hat (l. c. p. 208), nicht ganz dem Sachverhalt gerecht wurden; die im Wasser auf den Schellackpfaden wandernden Chloroformtropfen erfüllen nunmehr in weitgehendstem Grade alle Ähnlichkeitsforderungen; sie zeigen zum mindesten, daß die »Verteilung« der Druckkräfte in der Amöbe und in den künstlichen Tropfen sehr ähnliche sein müssen. Obgleich Jennings selbst den früher angegebenen Versuch zur Stütze der Bertholdschen Theorie angegeben hat, ist er in bezug auf die Wirkung der Oberflächenspannung betreffs der Amöben durchaus skeptisch. Er macht den Einwurf, daß bei einer kriechenden Amöbe, z. B. *A. verrucosa*, sehr häufig das kontrahierte Hinterende mit runzliger Oberfläche erscheint, und daß man eine gleiche Runzelung der Oberfläche bekanntlich auch an Pseudopodien wahrnimmt, die in Rückziehung begriffen sind (l. c. p. 213).

»This is exactly the opposite of what should take place in a fluid contracting as a result of surface tension. In such a case the primary phenomenon is the decrease in surface; the latter should therefore, remain perfectly smooth and as small as possible.«

Dieser an sich auf den ersten Anblick sehr berechtigt erscheinende Einwand könnte dadurch zurückgewiesen werden, daß man sagt, so gut Pseudopodien und das Vorrücken der Amöben durch lokal differente Oberflächenspannungen[1] veranlaßt werden können, ebensogut können auch alle Falten auf lokale Differenzen in der Oberflächenspannung zurückgeführt werden. Die Faltentäler besitzen eine größere Oberflächenspannung als die Faltenberge, in der anomogenen Oberflächenschicht; aber Oberflächenspannung besitzen trotzdem alle Teile.

[1] Die Existenzfähigkeit verschiedener Oberflächenspannungen in der lebenden Zelle (= anomogene Oberflächenspannung Roux) habe ich jüngst in meiner Entgegnungsschrift an M. Heidenhain eingehend behandelt (vgl. Rhumbler 05), so daß ich hier auf dieses Thema nicht näher einzugehen brauche.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich möchte aber trotzdem eine andre oder wenigstens etwas modifizierte Erklärung für die theoretisch offenbar sehr beachtenswerten Oberflächenrunzelungen für wahrscheinlich halten.

Ich habe immer schon in meinen vorangehenden Arbeiten darauf hingewiesen, daß bei den Colloiden, zu welchen das Plasma in seinen physikalischen Eigenschaften zu rechnen ist, »fest« und »flüssig« kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied ist (vgl. auch M. Verworn **01**, S. 568; W. Pfeffer, **04**, S. 716) und »daß temporäre und lokale Verfestigungen innerhalb der lebenden Substanz nicht ausgeschlossen sind, auch wenn sich die lebende Zellinhaltssubstanz in vielen Fällen mit physikalischer Genauigkeit als flüssig erwiesen hat. Auf lokale Verfestigungen der Zelloberfläche war ich früher schon bei späteren Embryonalzellen verschiedener Eier gestoßen, temporäre Verfestigungen könnten, etwa durch Übertreten des Hyaloplasmas in den gelatinierten Zustand und Wiederzurücktreten in den flüssigen, also als reversible Gelatinierung etwa entstehen (vgl. Rhumbler, **02**, S. 320; auch: Fischer und Ostwald, **05**). Den Amöben mit häutigem Plasma habe ich in meiner Theorie von 1898 bereits ein besonderes Kapitel gewidmet.

Ich glaube, kurz gesagt, daß die häufige Faltenbildung auf den Amöben ohne Rückströme tatsächlich nicht durch die Oberflächenspannungsanomogenitäten von Flüssigkeiten, sondern durch die Spannungsanomogenitäten festgewordener oder, um es gleich unzweideutig auszudrücken, »gelatinierter« Oberflächenhäute zu erklären sind. Die Begründung dieser Ansicht ist folgende.

Erstens habe ich früher schon vergeblich versucht *Amoeba proteus* und *Amoeba verrucosa* (Rhumbler, 02, S. 310) durch künstlichen Kontakt mit einer Grenzfläche »Wasser-Luft« zum Bersten und Ausbreiten der Amöbensubstanz zu einer unendlich dünnen Haut auf der Grenzfläche zu bringen, ein Vorgang, der nach dem zweiten Capillaritätsgesetz wegen der hohen Capillaritätskonstante des Wassers von »fast« allen Flüssigkeiten erwartet werden muß[1]. Bringt man beispielsweise frühe aus ihrer Eihülle befreite Furchungszellen einer Amphibienmorula mit einer Wasseroberfläche in Connex, so werden die Zellen augenblicks von der Wasseroberfläche auseinandergerissen

[1] Vgl. Rhumbler 02, S. 302. Jensen (**05**, S. 842) hält für möglich, daß die Oberflächenspannung des Plasmas gegen Luft unter Umständen größer sein kann als diejenige von Wasser gegen Luft. Unter solchen Umständen würde eine Ausbreitung nicht erfolgen, und das Versagen der Ausbreitung ist deshalb kein untrügliches, sondern nur ein wahrscheinliches Anzeichen für »fest«.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und ihre absterbende Substanz breitet sich in fast unerkennbarer Feinheit über die ganze Wasseroberfläche aus (l. c. S. 304, Fig. 109). Wenn die Amöben durch ihre ganze Masse hindurch flüssig sind, so ist auch von ihnen die gleiche Ausbreitungserscheinung auf einer Wasseroberfläche als sehr wahrscheinlich zu erwarten. Diese Erwartung bestätigt sich aber offenbar nur bei einer verschwindend kleinen Zahl von Amöben; nämlich gerade bei solchen[1] — das ist theoretisch interessant —, deren Oberfläche die Ausbreitungserscheinungen mit Rückströmen während der Bewegung erkennen lassen; nämlich außer der schon früher von mir (l. c., S. 309) erwähnten *Amoeba limicola* Rhumbler, wie ich jetzt hinzufügen kann, auch bei *Pelomyxa*. Bei diesem Genus hat schon Penard (02, p. 142) über das Zerschellen und die Ausbreitung der Leibessubstanz auf der Wasseroberfläche Mitteilung gebracht, ohne indes die richtige Erklärung dafür zu geben.

Das Ausbleiben der Ausbreitungserscheinung bei andern Amöben findet eine weitere Bestätigung in den Mitteilungen Jennings über Amöben, die an der Unterfläche der Wasseroberfläche (nach Schneckenart) umherkrochen (vgl. Rhumbler, 02, S. 310; Penard, 02, p. 83; Jennings, 04, p. 212).

Ich schließe also aus dem Versagen der Ausbreitungserscheinungen auf Wasser bei den Amöben ohne rückläufige Randströme, daß den betreffenden Amöben eine verfestigte »nicht flüssige« Oberflächenschicht zukommt, im Gegensatz zu den Amöben mit rückläufiger Randströmung.

---

[1] Bei *Amoeba blattae*, wo derartige Ausbreitungsversuche auf der Wasseroberfläche noch nicht vorliegen und auch schwer exakt auszuführen sind, da die Ausbreitungserscheinungen nur auf dem Oberflächenspiegel einer »reinen« Wasseroberfläche theoretisch zu erwarten sind und sekundäre Verunreinigungen aus dem Darm der *Blatta* sich schwer vermeiden lassen werden, zeigt eine andre Parallelerscheinung mit den Amphibienblastomeren (die ja die Ausbreitung auf dem Wasserspiegel prägnant zeigen), daß auch bei ihr die Oberflächenschicht nicht fest sein wird. In Wasser abgestorbene *Amoeba blattae* lassen sich genau ebenso, wie in Wasser abgestorbene Furchungszellen von Amphibien durch vorbeigeblasene Pipettenströme in konforme Wirbel versetzen, was eine Umhüllung dieser Wasserleichen mit einer festen Haut vollständig ausschließt (vgl. Rhumbler 02, S. 335). Die Wasserleiche einer *Amoeba proteus*, die zu unsrer zweiten Kategorie von Amöben gehört, erwies sich dagegen bei einem kürzlich von mir angestellten Versuch selbst sehr heftig über sie hingejagten Pipettenströmen gegenüber ganz unzugänglich, ihre Oberfläche war von gallertartiger Zähigkeit. *Amoeba verrucosa* bläht sich beim Absterben zu einer von einer deutlichen Haut umspannten Kugel auf.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einen zweiten Grund dafür, daß die häufige Faltenbildung im Ectoplasma der rückstromlosen Amöben auf Spannungsanomogenitäten einer gelatinierten Oberflächenhaut zurückzuführen ist, erblicke ich in der großen Ähnlichkeit, die unter Umständen auf älteren Schellackschichten wandernde Chloroformtropfen betreffs der Faltenbildung zeigen. Bei diesen Chloroformtropfen bildet sich eine zusammenhängende Schellackhaut die oftmals ein schwächeres oder deutlicheres Faltenrelief zeigt[1], ohne daß die allerdings hierbei verlangsamte aber dadurch gerade den Geschwindigkeitsbereich der Amöben nähergerückte Bewegung der Chloroformtropfen darum zum Stillstande käme.

Die Dynamik innerhalb des Chloroformtropfens läßt sich leicht übersehen.

Der Schellack, der in dem Chloroformtropfen in Lösung war, tritt an der Oberfläche desselben durch die Einwirkung des Wassers in den Gelzustand über. Im Innern des Chloroformtropfens befindet er sich im gelösten Zustand, oder, wie man es bei Colloiden nennt, als »Sol«, auf der Oberfläche wird dieses Schellacksol unter dem Einfluß des angrenzenden Wassers in ein sogenanntes »Gel« umgewandelt; als Gel bezeichnet man den verfestigten Zustand eines Colloids, der durch Coagulation, Gerinnung und Erstarrung aus dem Solzustand hervorgeht[2]. Ein solches Gel, das gelegentlich auch als »gelatinierte Lösung« bezeichnet wird, »bietet mehrfache Eigentümlichkeiten; ein Mittelding zwischen fest und flüssig, der Größe der inneren Reibung nach, mehr zu den festen Stoffen hinneigend, sowie durch den Besitz einer deutlichen Verschiebungselastizität scharf von strengflüssigem Brei unterschieden, hat sie sich doch viele Eigenschaften der tropfbar flüssigen Lösungen bewahrt« (W. Nernst, »Theoretische Chemie«, 4. Auflage, Stuttgart 1903, S. 413). Diesen zwischen »Fest« und »Flüssig« schwankenden Eigenschaften entsprechend, ist auch der Übertritt eines Sols in den Gelzustand in der Regel kein abrupter, sondern ein in den Einzelfällen mehr oder weniger allmählicher, gradueller. Man denke etwa an das allmähliche Dickflüssigerwerden und die schließliche Erstarrung einer ursprünglich fast wasserflüssigen wärmeren geringprozentigen Gelatine-

[1] Gelegentliche Reliefbildungen auf der Oberfläche von ruhenden in Wasser liegenden Chloroformtropfen, denen Schellack zugemengt war, sind schon in der Arbeit von 1898 erwähnt (Rhumbler 98, S. 302).

[2] Eine übersichtliche, für den Biologen berechnete Zusammenstellung der zahlreichen Faktoren, die zur Überführung eines Sols in ein Gel Anlaß geben, findet sich in der auch sonst in vieler Hinsicht für den Cytomechaniker empfehlenswerten Arbeit von Martin H. Fischer und Wolfgang Ostwald 05.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lösung, bei der die allmähliche Abkühlung eine Gelatinierung durch Temperaturerniedrigung zur Folge hat. Die Gelatinierung ist häufig von einer Flüssigkeitsabgabe von seiten des gelatinierenden Sols begleitet (Fischer und Ostwald, 05, p. 232), was natürlich mit einer Kontraktion der in den Gelzustand übergetretenen Masse verknüpft sein muß, sofern die Flüssigkeit aus dem Gel austritt. Das ist aber augenscheinlich bei dem auf der Tropfenoberfläche mit dem Wasser in Berührung kommenden Schellack-Chloroform der Fall; das die Gelatinierung bewirkende Wasser drängt das Chloroform aus der Chloroformschellacklösung zurück und besorgt dadurch eine Kontraktion des gelatinierenden Schellacks. Dieser Kontraktion der ausgelatinierenden Schellackrinde ist die Fähigkeit des Weiterlaufens der Tropfen trotz der entstehenden Schellackhaut zuzuschreiben. Diese Kontraktion tritt nämlich schrittweise an Stelle der Oberflächenspannung und ersetzt diese in ihrer Wirkung allmählich vollständig, da sie ganz im gleichen Sinne wirkt, nämlich zentripetal wie die Oberflächenspannung auf die unterliegende Chloroformmasse drückt. Da sich die Schellackrinde nun in der Regel nicht überall gleichmäßig abscheidet, sondern häufig in Streifen sich dichter zusammenschiebt, so sinken diese Streifen infolge ihrer Kontraktion tiefer in den Chloroformtropfen ein und bewirken auf diese Weise die Faltung[1].

Ganz entsprechend wird man sich nun auch den Vorgang bei den Amöben mit gelatinierter Oberflächenschicht zu denken haben.

Eine mit der Gelatinierung der Oberflächendecke verbundene Kontraktion ersetzt hier ganz offenbar die Oberflächenspannung, wir können von einem Gelatinierungsdruck der Oberfläche reden, und nunmehr sagen, daß bei Amöben mit gelatiniertem Ektoplasma, der Gelatinierungsdruck[2] an verschiedenen Oberflächenstellen

[1] Man sollte denken, die Falten müßten im Laufe der Zeit immer tiefer werden, während sie tatsächlich immer nur flach bleiben. Dem Tiefersinken der Faltentäler wird dadurch gesteuert, daß durch allzutiefes Einsinken der Täler die Faltenberge zum Reißen gebracht werden und dann das Wasser einen erleichterten Zutritt an den gerissenen Stellen erhält. Es muß also jetzt an den Rißstellen auf den Faltenbergen eine beschleunigte Schellackabscheidung eintreten, die naturgemäß die Faltenberge in die Tiefe und darum unter dem hydrostatischen Gegendruck des Tropfeninneren die Faltentäler in die Höhe treibt; so daß eine wechselseitige Höhenregulation zwischen Faltenbergen und Faltentälern stattfindet.

[2] Man kann sich den »Gelatinierungsdruck« einfach so entstanden denken, daß das Lösungsmittel des Plasmas vom Wasser ausgewaschen wird, und dabei die gegen Wasser ausgefällte, gelatinierende Substanz sich naturgemäß kontrahiert, doch sind auch andre Gelatinierungsursachen denkbar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschieden stark sein muß, wenn die Fortbewegung der betreffenden Amöben und die dabei auftretenden Faltenbildungen im Ektoplasma, durch diesen Druck ihre Erklärung finden sollen.

c. Der Ento-Ectoplasmaprozeß bei rückstromlosen Amöben.

Zunächst liegt auf der Hand, daß der Gelatinierungsdruck am Vorderende der Amöbe am geringsten sein muß, denn hier liegt diejenige Stelle der Oberfläche, die unter dem Drucke der übrigen Oberflächenstellen stetig nach vorwärts gedrängt wird und die darum auch stetig geringer gespannt sein muß. Diese Forderung knüpft zugleich wieder direkt an die Tatsache an, daß bei den Amöben mit flüssiger Oberfläche der geringste Oberflächendruck gleichfalls am Vorderende, am Ausbreitungsscheitel gelegen ist. Wie bei den Amöben mit Rückströmen eine die Oberflächenspannung herabmindernde Substanz auf die Oberfläche der Amöbe tritt, die vorher im Inneren lag, so glaube ich nach wie vor, daß das gleiche auch bei den Amöben mit gelatinierter Oberflächenschicht der Fall ist, daß also sich auch bei ihnen der von Jennings, wie ich nicht zweifle, mit Unrecht in seiner allgemeineren Bedeutung und Verbreitung angezweifelte Ento-Ectoplasmaprozeß abspielt, nur mit der Maßgabe, daß wegen des Gelatinierungsprozesses der in das Ectoplasma neu eingeschalteten Substanz naturgemäß eine Ausbreitung derselben nach rückwärts nicht eintreten kann, und darum auch hier rückläufige Randströme nicht zur Ausbildung kommen können.

Was ist nun als Beleg für den behaupteten Ento-Ectoplasmaprozeß am Vorderende der Amöben mit gelatinierender Oberfläche beizubringen?

In erster Linie kann hier Jennings selbst als Gewährsmann herangezogen werden. Der Ento-Ectoplasmaprozeß geht als Notwendigkeit aus der Art hervor, wie das Vorderende auf seiner Unterlage bei *Amoeba verrucosa* und ähnlichen Amöben nach Jennings Schilderungen voranrückt. Jennings führt aus, daß das Ectoplasma auf der Unterlage und auch am Vorderende eine membranartige Verdichtung erfährt (l. c. p. 163).

»Thus at the anterior end there is, after a pause, a low barrier formed by this membrane. The next wave of advancing hyaloplasm arises just behind this barrier, overleaps it, and pushes forward; .... This advancing wave when first formed is very thin, forming a mere sheet lying on the substratum. . .. The thin sheet of hyaloplasm which has just pushed forward is bounded behind by a low wall, formed from the membrane which previously limited it in front (Fig. 17).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Now the granules of the endosarc flow forward until they reach this boundary; there they stop and become heaped against it (Fig. 17). After a time the membrane forming this barrier, since it is now completely enveloped by protoplasm, becomes dissolved and gives way in the manner described above; the granules then flow forward. Meanwhile, a new partial boundary has been left in front by the hyaloplasm ... and the whole process is repeated many times.«

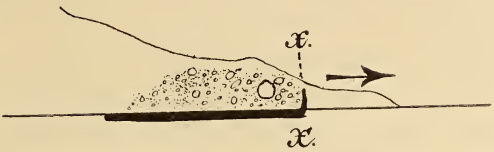

Fig. 17.

Schema des Vorderendes einer Amöbe von der Seite gesehen gedacht. *xx'* »low barrier« vgl. Text (nach Jennings).

Das Entoplasma bricht hier offenbar ähnlich wie bei den eruptiven Pseudopodienbildungen aus der früheren Oberfläche hervor, die ja in der »low barrier« zunächst sichtbar erhalten bleibt. Dieses Hervorbrechen des Protoplasmas bedingt mathematisch eine Oberflächenvergrößerung im vorfließenden Teil, und es ist ersichtlich, daß der hierzu notwendige Oberflächenzuschuß nicht in vollem Umfang von dem früheren Ectoplasma geliefert werden kann, sondern von einer neu eingeschobenen Ectoplasmastrecke geliefert werden muß, die nur durch Plasmazuschuß aus dem Inneren ihre Entstehung nehmen kann.

Würde nämlich das Ectoplasma der nach oben gewandten Oberfläche der Amöbe, die wir einmal kurz als dorsales Ectoplasma bezeichnen wollen, ohne Unterbrechung mit dem auf der Unterlage ruhenden ventralen Ectoplasma der »low barrier« in ungetrennter Kontinuität bleiben, wie es bei einem Ausschluß einer Neuentstehung von Ectoplasma der Fall sein müßte, dann müßte bei der festruhenden Lage der »low barrier« der zur Deckung des vorfließenden Pseudopodiums notwendige Oberflächenzuschuß allein von dem dorsalen Ectoplasma geliefert werden. Würde aber das Ectoplasma von dieser dorsalen Seite in vollem Umfange bezogen, dann müßte der Ectoplasmazufluß von der Dorsalseite aus, nachdem er über das vordere Ende der Amöbe herumgeflossen ist, in »rückläufiger Bewegung« nach der Basis der »low barrier« zurücklaufen. Da aber Jennings rückläufige Bewegung des Ectoplasmas bei diesen Vorgängen ausdrücklich ausschließt, so kann der Prozeß nicht in der genannten Weise ohne Neueinschaltung von Ectoplasma vor sich gehen. Es ist vielmehr bei der gegebenen Sachlage das Wahrscheinlichste, daß das auf dem Untergrunde vor der »low barrier« vorgeworfene und dort festhaftende Plasma der ventralen Oberfläche,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

direkt aus dem Inneren ausgetreten den notwendigen Neueinschub von Ectoplasma darstellt, während das frontale und das dorsale Ectoplasma des vorgeworfenen Vorderendes von dem rückwärtigen dorsalen alten Ectoplasma stammt, das von dem vorrückenden Vorderende in der Richtung des Pfeiles mitgezogen worden ist und dadurch auch den übrigen Amöbenkörper zum Nachrücken veranlaßt hat. Nur unter solchen Umständen kann sich das Plasma über die niedrige Stauwand hinübergießen ohne rückläufige Strömungen zu produzieren.

Der Ento-Ectoplasmaprozeß wird aber noch aus einem andern Grunde zum logischen Erfordernis; es ist nämlich ohne weiteres ersichtlich, daß in der von Jennings geschilderten allmählichen Auflösung der ins Innere versenkten »low barrier« der reversible Gegenprozeß, den ich als Ecto-Entoplasmaprozeß bezeichnet habe, vorliegt. Wird aber an einer Stelle, wie Jennings schildert, Ectoplasma in Entoplasma umgewandelt, so muß aus früher (vgl. S. 16) schon genannten Gründen auch an einer andern Stelle Entoplasma zu Ectoplasma werden[1], und keine Stelle ist für diesen Umwandlungsprozeß wahrscheinlicher und praktischer als der sich auf der Unterlage festhängende ventrale Teil der vorgestoßenen Plasmamasse.

Unter solchen Verhältnissen wird auch andres erklärlich.

1) Der auf dem Amöbeninhalt lastende Gelatinierungsdruck der gesamten Amöbenoberfläche bringt vor dem jedesmaligen Vorfließen der Amöbe denjenigen Teil des älteren Ectoplasmas am Vorderrand der Amöbe zum Bersten, der am meisten von rückwärts her nach vorn gezogen worden ist, und darum die stärkste Dehnung bzw. Widerstandsschwächung erfahren hat. So erklärt sich das Verweilen der Durchbruchsstelle am Vorderrand der Wanderform der Amöbe.

Der neu eingeschobene, auf der Unterlage festhaftende ventrale Ectoplasmateil ist durch den Wiederhalt an der Unterlage vor dem Zerbersten geschützt. Das Bersten findet unter Stehenbleiben der »low barrier« der Dorsalfläche genähert statt, weil hier der stärkste Druck herrscht; nämlich weil die Wandreibung an der festhaftenden Unterfläche die Druckwirkungen der ventralen Plasmapartien nach vorn erheblich abschwächen oder ganz aufheben muß, während er in der Nähe der Dorsalfläche mit voller Wucht zur Geltung kommen muß. Ist der Durchbruch erfolgt, so hilft die Adhäsion der überfließenden Plasmamasse zu dem Untergrund, die Plasmamasse aus der Durchbruchsstelle herausziehen. Die

[1] Sonst würde ja die Amöbe bei längerem Vorwärtskriechen allmählich ihr ganzes Ectoplasma einbüßen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorfließende Plasmamasse wird also gleichzeitig, nachdem sie mit dem Untergrund in Berührung gekommen ist, von dem Gelatinierungsdruck der gesamten Amöbenoberfläche von rückwärts vorgestoßen und von vorwärts her herausgezogen. Bei den auf der Schellackschicht wandernden Chloroformtropfen ist ganz das gleiche der Fall.

2) Die Besonderheit, daß dieselbe Substanzstrecke am Vorderrand der Amöbe auf der Unterlage festhaftet, während sie später, wenn sie von der Hauptmasse der Amöbe überschritten und ihrem Hinterrande genähert worden ist, nicht mehr haftet, läßt sich vielleicht mit dem fortschreitenden Gelatinierungsprozeß der neu eingeschobenen Ectoplasmastrecke in Zusammenhang bringen. Viele Colloide nehmen nämlich in der Nähe ihres Gelatinierungspunktes eine besonders klebrige Beschaffenheit an, die sie als Gel dann wieder verlieren (z. B. Gelatinelösung).

Im übrigen verkenne ich nicht, daß die angegebene Erklärung der lokal beschränkten Klebrigkeit nicht notwendig richtig zu sein braucht. Es ist vielmehr das lokal beschränkte Ankleben der Amöbe am Vorderrande auch dadurch erklärbar, daß das Protoplasma bei seinem ersten Kontakt mit der Unterlage infolge einer Reizwirkung klebrig wird, und dann diese Klebrigkeit mit der Dauer der Reizwirkung allmählich einbüßt. Schon Verworn (89, S. 81) hat bei *Actinosphaerium eichhorni* die Beobachtung gemacht, daß die Pseudopodien hier bei einer gewissen Kraft mechanischen Anstoßes klebrig werden, während sie es von Haus aus nicht sind. Ich selbst konnte für die Pseudopodien verschiedener Rhizopoden zeigen, daß sie bei erstmaliger Berührung mit Glasfäden an dem Glasfaden eine klebrige Substanz anhängen, die sich zu langen Fäden ausziehen läßt[1] (Rhumbler, 98, S. 162—172. Fig. 26). Je öfter man den Versuch beim gleichen Individuum wiederholt, desto mehr nimmt die Langausziehbarkeit der Fäden ab, und schließlich bei drei- bis viermaligem (Rhumbler, 98, S. 160) Wiederholen des Reizes bleibt an der Nadel überhaupt kein Faden mehr hängen. In gleicher Weise könnte die beim ersten Berührungsreiz auf der Unterfläche der Amöbe geweckte Klebrigkeit mit der Dauer des Berührungsreizes am Hinterende verloren gehen. Auf alle Fälle macht die Erklärung des Haftens am Vorderende und des Nichthaftens am Hinterende bei der Amöbe ebensowenig Schwierigkeiten, wie bei ihrem Analogon, den Chloroformtropfen.

3) Schließlich erklärt sich auch die speziellere Lagerung der Faltensysteme am kontrahierten Hinterende der Wanderform von Amöben mit gallertigem Ectoplasma durch die periodische Einschaltung neuer Ectoplasmastrecken am Vorderende der Amöbe.

Man kann bei einer rasch fließenden *Amoeba* (*verrucosa*) *terricola* zwei Faltensysteme unterscheiden, das erste zieht von dem kontrahierten Hinterende wie die Strahlen eines Fächers nach dem verbreiterten Vorderende und wird von senkrecht dazu verlaufenden, dem Vorderrande konzentrisch gerichteten Quer-

---

[1] Die selbe Beobachtung hat neuerdings auch Jennings wieder gemacht. (Jennings, 04, p. 166. Fig. 55.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

falten durchschnitten (Fig. 18). Dieses vordere Faltensystem ist nichts weiter als ein Trajektoriensystem, das die Übertragung des Zuges am verbreiterten Vorderende auf das in Kontraktion begriffene verschmälerte Hinterende vorstellt und trotz der nach vorwärts gerichteten Bewegung des dorsalen Ectoplasmas wie die Figuration eines Wellensystems seine relative Lagerung in der Dorsalfläche nicht ändert (vgl. JENNINGS, 04, p. 143), weil die Kräfteverteilung während des Vorwärtskriechens dieselbe bleibt.

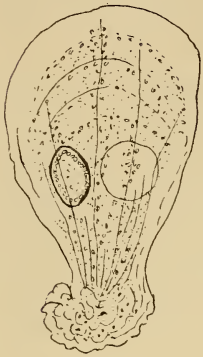

Fig. 18.
Amoeba terricola Ehrbg. (= *verrucosa*) mit ihren Ectoplasmafalten; nach PENARD).

Das kontrahierte Hinterende ist dagegen von einem welligen Faltensystem überzogen, das der hinteren Kontur der Amöbe, von unwesentlichen geringen Verschiebungen abgesehen, im wesentlichen parallel gerichtet ist. Dieses Faltensystem ist offenbar darauf zurückzuführen, daß das Ectoplasma durch die Einschiebung der Neustrecken am Vorderende ungleichaltrig ist, wenn es am Hinterende der Amöbe seine Umwanderung von der Ventral- zur Dorsalfläche durchmacht. Die noch nicht so stark gelatinierten neueingeschobenen Ectoplasmastreifen erheben sich zu Faltenbergen, die mit ihnen abwechselnden älteren stärker gelatinierten Ectoplasmastreifen sinken durch ihren größeren zentripetalen Druck zu Faltentälern ein (vgl. S. 33)[1].

Man wird aus diesem Abschnitt die Überzeugung gewinnen, daß die von JENNINGS ermittelten rückstromlosen Ectoplasmabewegungen, welche die Wanderformen von Amöben mit gallertiger Oberflächenschicht zeigen, sich ohne jeden Zwang der Annahme fügen, daß bei diesen Amöben die Oberflächenspannung, die das Aktionsmittel rückstromzeigender Amöben darstellt, durch den zentripetalen Gelatinierungsdruck der Oberfläche ersetzt ist. Da bei Colloiden der Übergang vom Sol zum Gel kein abrupter unvermittelter, sondern ein gradueller allmählicher ist, so erscheint jede Möglichkeit des Übergangs von rückstromzeigenden zu rückstromlosen Amöben phylogenetisch und ontogenetisch gegeben. Je zähflüssiger die während des Ento-Ectoplasmaprozesses in die Oberfläche eingeschobene Substanz ist, desto geringer wird ihre Ausbreitung

[1] Diese Druckdifferenzen im Faltensystem gleichen sich dann nach Fußnote S. 33 allmählich wieder aus, so daß dann beim Weiterrücken des Ectoplasmas auf der Dorsalfläche das vordere Trajektorienfaltensystem mit einer gleichmäßig gelatinierten Masse zu tun hat, die sich nur nach Maßgabe der Zugwirkung reckt und richtet, und darum eine durchaus regel- und sachgemäße Trajektorienanordnung liefert.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und hierdurch auch desto geringfügiger ihre Rückstrombildung sein, bis dann bei vollendeter Gelbildung die Rückströme auf 0 reduziert werden. Unter solchen Verhältnissen erlischt die Möglichkeit mit Hilfe der Rückströme vorwärts zu kommen, und es ist nicht zu verwundern, daß gerade diejenigen Amöben, bei welchen die Gelatinierung ihrer Oberfläche die Entstehung von Rückströmen hemmte oder hinderte, eine andre Art der Lokomotion zu hoher Ausbildung gebracht haben, nämlich die Ausbildung von Adhäsionsströmen, wie wir sie durch die Chloroformtropfen vom Zustand einer rein flüssigen zur gelatinierten und sogar zur vollkommen festen Decke durchgeführt sehen[1], so daß hierdurch eine freie Entfaltungsbahn für übergängliche Flüssigkeitszustände des Ectoplasmas mechanisch ermöglicht erscheint.

Nicht ohne Interesse ist die Frage, warum die Amöben mit Rückströmen nicht gleichfalls ihre Bewegung durch Verlegen des Ento-Ectoplasmaprozesses auf eine einseitige Unterlage mit Hilfe von Adhäsionsströmen ausführen, die ja auch einer durchaus flüssigen Oberflächenschicht zugänglich sind. Diese Frage ist ganz augenscheinlich dahin zu beantworten, daß für die Amöben mit Rückströmen, *Amoeba blattae*, *Amoeba limicola* und die *Pelomyxa*-Arten dadurch, daß sie in ihren normalen Lebensverhältnissen »allseits« von Fremdkörpern umgeben sind, die Rückstromfontänen ein viel ausgiebigeres Bewegungsmittel abgeben mußten, als Adhäsionsströme, die am praktischsten für einseitige Unterlagen arbeiten. *Amoeba blattae* hat sich im Darm der Küchenschabe allseits an ihr vorbeistreichenden nach dem Darmausgang fortbewegten Fremdkörpermassen gegenüber zu behaupten, *Amoeba limicola* und die *Pelomyxa*-Arten[2] leben auf allen Seiten von Detritusteilchen und Quarzkörnchen umgeben mitten im Schlamm.

Je nachdem, ob sich bei dem wechselnden Spiel vitaler Verhältnisse der Ento-Ectoplasmaprozeß als Ausbreitungsströmung oder Adhäsionsstrom abspielt, ob er in einer noch flüssigen oder in einer der Gelatinierung nahen oder bereits gelatinierten Oberflächenschicht statt hat, wird man auch bei ein und derselben Amöbenart unter

---

[1] Bei Chloroformtropfen, die lange auf Schellack gekrochen sind, bildet sich eine solide dorsale Decke aus, die sich schließlich an den rollenden Bewegungen nicht mehr beteiligt, der Strömungsprozeß spielt sich dann unterhalb der Decke vorwiegend am Vorderrand des Tropfens ab.

[2] Mit dieser Lebensweise ist auch eine weitere Eigentümlichkeit namentlich größerer Pelomyxen in wahrscheinlichen Zusammenhang zu bringen; ich vermute, daß die reichliche Aufnahme von Quarzkörnchen bei größeren Pelomyxen den Tieren Einsinken und Aufenthalt im Schlamm erleichtern soll, der spezifisch schwerere Schlamm würde sonst das Eindringen der spezifisch leichten Lebewesen verhindern. Die Vielkernigkeit sichert durch Erhöhung der Regenerationsfähigkeit von Bruchstücken die leicht verletzbaren Tiere gegen die Gefahr der Vernichtung beim Durchkriechen der Schlammmassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Umständen rückstromzeigende und rückstromlose Bewegungen in temporärem Wechsel zu gewärtigen haben. So bin ich nicht im Zweifel, daß Blochmann (94, S. 83, Fig. 1) in dem Sinne, wie es Jennings (04, p. 150) auseinandergesetzt hat, Wanderformen der *Pelomyxa* vor sich hatte, die sich mit Hilfe von Adhäsionsströmen auf dem Objektträger bewegten, als er die vorwärtsläufigen Randströme im Gegensatz zu F. E. Schulze, Bütschli und mir beobachtete.

Ein Wechsel der Strömungsarten unter verschiedenen Verhältnissen ist unter den Amöben ganz ungemein weit verbreitet (vgl. M. Verworn, 03, S. 200; Rhumbler, 98, S. 196; Vahlkampf, 05, S. 175). Ich nenne hier zwei neue Beispiele (Fig. 19 u. 20). Fig. 20 zeigt eine *Amoeba proteus*, welche bei vollständiger Ruhe der Außenschichten

Fig. 19.
Amoeba blattae zeigt nach Wasserzusatz eine zirkulierende Innenströmung, welche die ganze Zusammenhäufung von Nahrungskörpern im Inneren mit sich wälzte, aber die außen angeklebten Fremdkörper (*F*) nicht fortbewegte. Vergr. etwa 200/1.

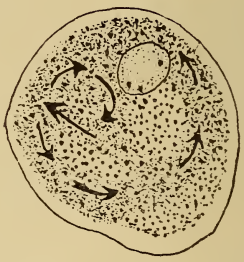

Fig. 20.
Amoeba proteus Rösel, nach Umsetzung in andres Wasser unter Abkugelung in Innenströmungen versetzt; das Ectoplasma fast hautartig abgesetzt. Vergr. etwa 200/1.

im Inneren sonst nicht vorhandene Zirkulationsströme zeigte, als sie in andres Wasser umgesetzt wurde; Fig. 19 veranschaulicht eine *Amoeba blattae*, die bei erneutem Wasserzusatz in ähnliche innere Strömungen versank; die Wirbel drehten, ohne daß außen angeklebte Fremdkörper die Wirbel mitmachten; das Verhalten war also hier wesentlich anders als es früher geschildert wurde. Man wird mit derartigem Wechsel der Strömungen bei widersprechenden Angaben zuverlässiger Autoren stets zu rechnen haben; sie erklären sich durch den Wechsel der Oberflächenspannungskräfte unter veränderten Innen- und Außenbedingungen und treten, soweit ich sehen kann, nie aus dem Bereich der Nachahmungsfähigkeit durch anorganismische Flüssigkeiten heraus. Die letzgenannten Zirkulationsströme bei ruhender Oberfläche lassen sich z. B. leicht an Chloroformtropfen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wahrnehmen, die nach längerem Laufe den Anschluß an die Schellackschicht irgendwie verloren haben; auch bei Öltropfen, die in Alkohol versenkt worden sind, stellen sie sich ein.

d. Die Ectoplasmabewegung auf den Pseudopodien.

Für Pseudopodien, die auf dem Untergrund haften, gelten nach Jennings (04, p. 152) die gleichen Verhältnisse wie für die Wanderformen der Amöben; dorsales Vorwärtsfließen, frontales Überwandern auf den Untergrund, dann Ruhe auf dem Untergrund. Natürlich ergibt sich hieraus auch die gleiche mechanische Erklärung, nur daß das Vorbrechen der Protoplasmamasse hier nicht in breiter Frontlinie sondern an beliebigen circumscripten Stellen in engerer Umschränkung erfolgt. Man erhält eine Nachahmung dieser Vorgänge, wenn man einen Chloroformtropfen in Wasser auf einen Schellackfleck aufsetzt, der sich nach verschiedenen Seiten verzweigt; der Chloroformtropfen muß natürlich so groß sein, daß er mehrere Abgangsstellen der Zweige gleichzeitig berührt.

Eine besondere Besprechung erfordern aber die frei in das Medium vorgereckten Pseudopodien.

Jennings (04, p. 156) kommt durch Tuschezusatz betreffs der freien Pseudopodien zu folgendem Resultat, das ich in Übersetzung wiedergebe.

»1) Das Pseudopodium wächst der Hauptsache nach (‚chiefly') von der Basis aus in die Länge, so daß jeder Teil auf der Oberfläche nahezu seine ursprüngliche Entfernung von der Spitze beibehält.

2) Der Oberflächenzuwachs während der Verlängerung des Pseudopodiums wird nicht durch Auswärts- und Rückwärtsfließen des Entoplasmas an der Spitze verursacht, sondern durch Verlagerung eines Teils der Oberflächenschicht des Körpers auf das Pseudopodium hinüber. Die gleiche Substanz verharrt von Anfang an an der Pseudopodiumspitze.

3) Demnach ist die Bewegung eines freien Pseudopodiums gleich derjenigen eines Pseudopodiums auf einer Unterlage, mit der Maßgabe jedoch, daß in letzterem Falle eine Seite durch die Festheftung auf der Unterlage festgehalten wird. Beim freien Pseudopodium bewegen sich alle Seiten nach außen, beim festgehefteten alle Seiten bis auf eine.

Die Außenschicht des Körpers mag zweifellos während ihrer Verlagerung auf das Pseudopodium dicker oder dünner oder in andrer Weise modifiziert werden. Ich bin gar nicht geneigt, die Möglichkeit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer Umbildung von Entoplasma in Ectoplasma und vice versa zu verneinen. Die Beobachtungen zeigen jedoch, daß diese Substanzumwandlung sich nicht als eine Regel, mit Hilfe von Fontänenströmen, wie sie in den Diagrammen von Rhumbler dargestellt sind, auf den Pseudopodien abspielt.

Fernerhin mag die Oberfläche des Pseudopodiums durch das Einströmen von Entoplasma, das eine Art Streckung der Außenlage verursacht, vergrößert werden und auch dadurch das Auftauchen von Substanzportionen auf der Oberfläche veranlaßt werden, die vorher bedeckt waren.«

Ich habe gegen diese Aufstellungen im allgemeinen, da sie den Ecto-Entoplasmaprozeß zulassen, wenig einzuwenden. Doch muß ich

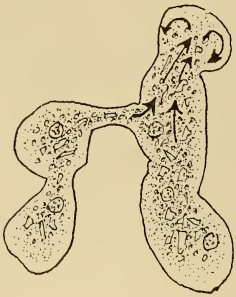

Fig. 21.
Pelomyxa penardi, ein Lobopodium unter Ausbreitungsströmung vorschiebend, vom Deckglas etwas gepreßt (vgl. Fig. 4*b*). Vergr. etwa 250/1.

Fig. 22.
Amoeba blattae, Lobopodien unter Ausbreitungsströmung vorschiebend. Vergr. etwa 200/1.

auch hier das Vorkommen von echten Ausbreitungserscheinungen mit rückläufigen Randströmen für diejenigen Amöben aufrecht erhalten, bei denen ich diese Strömungen an der ganzen Amöbe in dieser Arbeit nachweisen konnte. Ich gebe hierfür nur die Fig. 21 und 22, die einer weiteren Erläuterung nicht mehr bedürfen.

Ferner bleibt dem theoretisch ausbeutbaren, z. B. für die Theorien Verworns und Jensens sehr verwendbaren Ecto-Entoplasmaprozeß noch die Möglichkeit eines größeren Geltungsbereiches in weit höherem Grade, als es ihm von Jennings offenbar zugestanden wird.

Die neuen Beobachtungen Jennings bezüglich der Ectoplasmabewegung auf den freien Pseudopodien beweisen, so sehr sie als neuerrungene Kenntnisse zu begrüßen sind, absolut gar nichts gegen die Geltung der Oberflächenspannung oder gegen die Geltung ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

facher Flüssigkeitsgesetze oder gegen den Ento-Ectoplasmaprozeß. Man braucht nicht einmal eine Gelatinierung auf der Oberfläche anzunehmen, um das Wachsen der Pseudopodien an der Basis und den Verbleib aufgestreuter Körperchen in gleichem Abstand von der Spitze beim Größerwerden der Pseudopodien zu erklären. Dies Verhalten erklärt sich einfach daraus, daß die Sarkode längeren Druckwirkungen gegenüber wie eine plastische Masse reagiert. Ein Verhalten, das, wie ich früher gezeigt habe, sich selbst bei durchaus flüssigem Strukturbau des Plasmas ohne weiteres aus dem wabigen Bau des Plasmas mechanisch ableiten läßt (Rhumbler, 02, S. 367 u. ff., Gurwitsch, 04, S. 9).

Zu den früher genannten Belegen für die plastische Reaktion lebender Plasmakörper längere Zeit anhaltenden Druckwirkungen gegenüber, schiebe ich hier zwei neue ein.

Ein großes kugelig kontrahiertes Exemplar von *Pelomyxa palustris* konnte ich durch langsamen Druck auf das Deckglas zu einer dünnen kreisförmigen Scheibe plattdrücken; nach Aufhören des Druckes behielt die Amöbe noch längere Zeit ihre Abplattung bei und kehrte erst ganz allmählich zur Kugelform zurück um dann bald wieder ihre normalen Bewegungen aufzunehmen. *Pelomyxa* gehört, woran ich hier erinnere, zu denjenigen Amöben, die ihren flüssigen Strukturbau durch Ausbreitung auf der Wasseroberfläche bekunden.

Bei *Lieberkühnia paludosa* (Cienk.), die durch sehr rasche Protoplasmaströmung in ihrem Innern auf eine verhältnismäßig leichtflüssige Beschaffenheit ihres Plasmas schließen läßt, vermochte ich einen großen Teil ihres Plasmakörpers aus einem Loch der weichen Schale, durch Druck auf das Deckglas in Wurstform herauszudrücken (Fig. 23). Die ausgepreßte Wurst trat wie eine Fäkalie aus einem Darmende hervor, sie wuchs an ihrer Basis und die auf ihrer Oberfläche erkennbaren Fremdkörper (Nahrungskörper) veränderten beim Austreten ihren Abstand von der Spitze der Auspressung nicht, sie verhielt sich also in dieser Beziehung ganz entsprechend den Angaben Jennings über die freien Pseudopodien[1].

Man braucht sich bei diesem Versuch nur vorzustellen, daß auf dem ausgepreßten zylindrischen Plasmateil durch Berührung mit dem Wasser ein Ectoplasmamantel entstünde — was allerdings nicht der Fall ist, weil es sich bei *Lieberkühnia* um einen reticulären Rhizopoden handelt, der überhaupt keine besondere Ectoplasmaschicht erkennen läßt — um ein lebendes Analogon zur besprochenen Pseudopodienbildung zu haben; und dabei wäre klar, daß das ganze Ektoplasma neu auf dem Pseudopodium nachträglich entstehen könnte, ohne den von Jennings hervorgehobenen Tatsachen irgend welchen Abtrag zu schaffen.

---

[1] Im weiteren Verlauf setzte der ausgepreßte zylindrische Faden eine große Menge von Ingesta ab, während der plasmatische Teil sich unter starker Strömung in das Schaleninnere zurückzog, zum Teil auch schon vor seinem Rückzug in das Schaleninnere feine reticuläre Pseudopodien allseitig ausschickte. Der Versuch verlief bei drei Exemplaren in übereinstimmender Weise.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Läßt man einen Schaum (einen kleinblasigen Seifenschaum etwa) unter Druck oder unter Wirkung der Schwerkraft aus einem Gefäß etwa einfach aus dem unteren Ende eines Trichters ausfließen, dann geschieht der Ausfluß bei geeigneter Konsistenz des Schaumes in Form eines mehr oder weniger kurzen, am Vorderende zugespitzten Zylinders, dessen einzelne Schaumwaben ihre Lagerung zur Spitze bis zum periodischen Abfallen des ausgetretenen Zylinder-

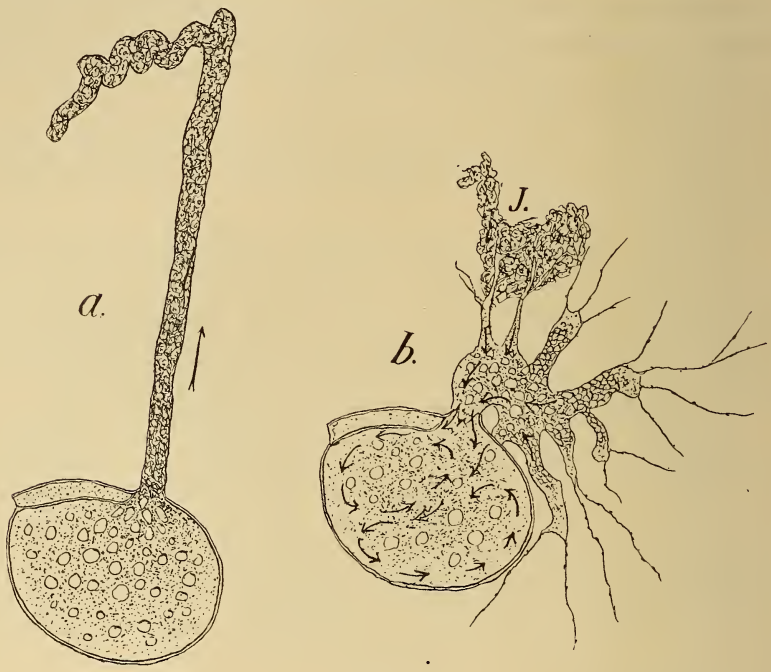

Fig. 23.

Lieberkühnia paludosa (Cienk.) bei *a* gedrückt, der Weichkörper wird mit seinen Inhaltsbestandteilen in Wurstform plastisch aus einem durch den Druck in der Schale entstandenes Loch herausgepreßt; bei *b*, etwa 20 Minuten später, die Ingesta (*J*) sind ausgezogen, das Plasma zieht sich unter stellenweise starkem Schaumigwerden durch die Rißwunde in die Schale zurück. Vergr. 150/1.

stückes in keiner Weise verändern. Bläst man Staubpartikelchen gegen die Oberfläche des austretenden Schaumzylinders, so zeigen sie ganz das gleiche Verhalten wie die Rußpartikelchen auf den freien Pseudopodien; sie ändern ihre Lage zur Spitze nicht und rücken mit der Längenzunahme des Ausflusses stetig von der Ausflußöffnung weiter ab. Es würde an dieser Tatsache natürlich gar nichts geändert, wenn man auch hier, der Ectoplasmabildung vergleichbar, eine sekundäre Umwandlung der oberflächlichsten Wabenschichten vornehmen könnte. Daraus erhellt für uns, daß angesichts des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wabigen Protoplasmabaues und des dadurch bedingten »plastischen« Ausfließens der Pseudopodien, die JENNINGSschen Befunde jeden Grad von Neubildung des Ectoplasmas aus vorher nicht ectoplasmatischen Teilen zulassen und daß also diese Befunde nicht als Gegenbeweis gegen einen in größerem Maßstabe sich abspielenden Ento-Ectoplasmaprozeß angeführt werden können; dagegen muß anerkannt werden, daß sie »für die JENNINGSschen Beobachtungsfälle« die Entstehung von Ectoplasma vorwiegend an der Pseudopodienspitze durch Ausbreitungsströme ausschließen; derartige Ausbreitungsvorgänge mit Rückströmen sind offenbar auch bei der Pseudopodienbildung nicht sehr weit verbreitet, ihr Vorkommen ist aber wiederum von großer Wichtigkeit, da diese Ströme mit geradezu zwingender Beweiskraft auf die Tätigkeit der Oberflächenspannung hinweist, die zwar auch in andern Fällen standhält, in den andern Fällen aber auch andre Erklärungen zuläßt und in manchen Fällen, bei häutiger Gelatinierung des Ectoplasmas nämlich, direkt eine andre Erklärung erfordert, nämlich Eintreten des Druckes des gelatinierenden Ectoplasmas an Stelle der Oberflächenspannung. Diese Substituierung der einen Druckart durch die andre macht, um es noch einmal zu sagen, keine Schwierigkeit, da bei Colloiden Fest und Flüssig nur graduelle, nicht prinzipielle Verschiedenheiten bedeuten. Die Pseudopodienbildung ist dann in solchen Fällen auf anomogenen Druck in der Ectoplasmagelatinierung zurückzuführen, ebenso wie bei reinflüssiger Beschaffenheit des Ectoplasmas auf anomogene Oberflächenspannung (ROUX).

So hält denn auch die früher von mir gegebene allgemeine Erklärung der Amöbenbewegung den neuen Beobachtungen JENNINGS über die Ectoplasmabewegungen gegenüber stand (RHUMBLER, 98, S. 189): »Das Ectoplasma verhält sich wie ein Sack — wenn wir einmal davon absehen, daß es keine konstante, sondern substantiell wechselnde Wandung darstellt, — der von allen Richtungen her gestoßen und gezogen werden kann und dessen flüssiger Inhalt deshalb bald dahin, bald dorthin hin und her bewegt und dadurch in mannigfach wechselnde Strömungen versetzt wird.«

Ferner S. 187: »Die rückläufigen Fontänenströme, die wir bei *Amoeba guttula* beobachteten, brauchen dabei gar nicht zur Ausbildung zu kommen, die Amöben können sich durch einfache Substanzverlagerungen nach vorn bewegen. Durch welche Art von Strömen diese Substanzverlagerungen stattfinden, ist ganz gleichgültig, »Substanz nach vorn« lautet der Befehl, der von der verringerten Ober-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

flächenspannung[1] gegeben wird; auch die vorwärtsläufigen Randströme, die oben erwähnt wurden, fördern die Amöbenbewegung, indem sie diesem Befehle Folge leisten.« (Man vgl. auch Rhumbler, 98, S. 195; W. Pfeffer, 04, S. 716.)

III. Nahrungsaufnahme. Schluß.

Ebensowenig wie ich die Oberflächenspannungstheorie in ihrer Bedeutung für die Bewegung der Amöben durch die Jenningsschen Beobachtungen gefährdet sehe, genau ebensowenig vermag ich eine Gefahr in ihnen für die mechanischen auf die molekularen Adhäsions- und Kohäsionskräfte gegründete Erklärung der Nahrungsaufnahme zu erblicken.

Ich will hier nur einiges erwähnen. Ich hatte früher (98, S. 230, Fig. 57) einen Chloroformtropfen in Wasser[2] gelegt und seine Oberfläche mit einem feinen Schellackfaden in Berührung gebracht. Wie physikalisch-theoretisch zu erwarten war, wurde der Schellackfaden, der um vielmals länger als der Durchmesser des Chloroformtropfens war, von dem Chloroformtropfen erfaßt und im Innern des Chloroformtropfens zu einem Knäuel aufgewickelt, so daß der Schellackfaden unter Aufrollung vollständig aus dem Wasser heraus in den Chloroformtropfen hineingezogen wurde[3].

Dieser Versuch sollte die mechanische Ermöglichung der Aufnahme von Oscillarienfäden durch die *Amoeba verrucosa*, die in ganz ähnlicher Weise diese Algenfäden in sich aufrollt (Rhumbler, 98, S. 211; Lang, 01, S. 39; ähnlicher Vorgang bei Leidy, 79, S. 86), auf Grund von Adhäsionskräften dartun.

Hierzu bemerkt Jennings (04 [*a*], S. 637):

»Dieser Versuch ist ein interessantes Beispiel für eine der vielen Schwierigkeiten, die Arbeiter auf diesen Pfaden umgeben — für die

[1] Man wird in der Folge besser im allgemeinen Sinne von der »Spannung der Oberfläche«, die dann alle Sonderfälle umgreift, sprechen; von Oberflächenspannung aber nur dann, wenn man in Einzelfällen das Flüssigsein der Oberfläche auf irgend eine Weise erwiesen hat.

[2] Man benutzt am besten durch Auskochen vor dem Versuch möglichst luftfrei gemachtes Wasser, weil sonst leicht Luftblasen an der Grenzfläche Wasser-Chloroform abscheiden, die den Aufwicklungsvorgängen im Wege sind, und altes Chloroform.

[3] Dieser Versuch war als Beleg für die Möglichkeit ausgeführt worden, daß eine Flüssigkeit ein gegebenes nachgiebiges Fadenmaterial, aus einer andern Flüssigkeit heraus, zu welcher der Faden weniger adhäriert, in sich hineinziehen kann, und zwar mit einer Kraft, die ausreicht, den Faden in Knäuelschlingen zu legen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tatsache nämlich, daß selbst die Nachahmung nicht mit der gegebenen Erklärung übereinzustimmen braucht. Die Aufknäuelung des Schellackfadens ist nicht in der von Rhumbler vermuteten Weise erklärbar; die Oberflächenspannung des Tropfens hat in Wirklichkeit gar nichts damit zu tun. Das wird durch die Tatsache belegt, daß der Schellackfaden in derselben Weise aufgeknäuelt wird, wenn er in einem größeren Gefäß mit Chloroform untergetaucht wird, derart, daß er nirgends mit den Oberflächenhäutchen in Berührung kommt.«

In Jennings (04, S. 224) wird sogar behauptet, daß das im Chloroformbassin entstehende Knäuel ebenso klein und geschlossen sei als dasjenige im Tropfen. (!)

Ich muß nach eingehender Nachprüfung die Richtigkeit des Jenningsschen Einwandes auf das entschiedenste bestreiten. Wenn Jennings bei allseitigem Untertauchen des Schellackfadens in ein Chloroformbassin Knäuel erhalten hat, dann hat er an dem Gefäß gewackelt oder er hat das Chloroform besonders starken Verdunstungsströmen ausgesetzt. Die Schellackfäden werden innerhalb des Chloroforms äußerst klebrig und sind durch ihr geringes spezifisches Gewicht nach dem Aufquellen im Chloroform äußerst leicht in flottierende Bewegung zu bringen, die jeder stärkeren Strömung nachgibt. Es genügt eine etwas unstete Überführung des Gefäßes vom Tisch auf das Mikroskop, um durch diese Schwankungen den Faden hin und her zu bewegen und dadurch Aneinanderhängenbleiben der gegeneinander schlagenden klebrigen Fadenstücke und dadurch eine Art Knäuelbildung zu veranlassen. Läßt man das Gefäß ruhig stehen, überdeckt man es, um zu starke Verdunstungsströme zu verhindern, mit einem Glasdeckel, oder noch besser, — des Vergleichs mit den in Wasser liegenden aufknäuelnden Tropfen wegen, — gießt man eine Wasserschicht über das Chloroform, in das der Schellackfaden in toto eingeführt wird, so erfolgt auch nicht die Spur einer Aufrollung. Das System Schellackfaden-Chloroform besitzt in sich keinerlei Art von aufrollenden Kräften, wie sich a priori erwarten läßt, da das Chloroform von allen Seiten aus auf den Schellackfaden in gleicher Weise einwirkt; auch entstehen durch die Berührung mit dem Wasser nicht etwa Strömungen im Chloroform, die die Knäuelung bewirken[1], sondern die Aufknäuelung wird allein durch

[1] Es entstehen zwar, namentlich zu Anfang des Versuchs, Strömungen im Chloroformtropfen, diese verlaufen aber der Richtung nach, wie sich leicht beobachten läßt, ganz unabhängig von der Richtung, in der der Schellackfaden aufgeknäuelt wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Importkräfte, welche die Grenzfläche Chloroform-Wasser gegen den Schellackfaden ausübt, in meinem Experiment besorgt. Hieran läßt sich nichts umdeuten[1].

Jennings gibt uns eine interessante Schilderung von der Jagd einer größeren Amöbe auf eine kleinere (l. c. p. 199, Fig. 75; auch Penard, 02, p. 700 und Leidy, 79, S. 427, Fig. 12—19). Die kleinere wurde mehrmals von der größeren erreicht und partiell umflossen, es gelang ihr aber immer wieder, sich aus der Umfließung frei zu machen. Ich erinnere mich, selbst Zeuge einer derartigen Jagd, und zwar mit merkwürdig ähnlichem Verlauf, gewesen zu sein, die kleinere wurde von der größeren gefaßt, entrann, wurde wieder gefaßt, entrann wieder, wurde abermals gefaßt und entkam schließlich. Hierbei war erstaunlich, wie die größere Amöbe immer aufs genaueste trotz zeitweise größeren Abstandes der in der Richtung wechselnden Fährte des Flüchtlings zu folgen wußte. Muß man hier nicht eine Sinneswahrnehmung irgend welcher Art und eine komplizierte Auslösung zweckmäßig auf den Fang gerichteter Bewegungen annehmen? Ich glaube nicht; man kann sich den Verfolgungsvorgang ohne Witterungsorgane in der Weise bei der Amöbe ausgelöst denken, daß die verfolgte Amöbe auf dem Untergrunde eine Kriechspur hinterließ (vgl. Rhumbler, 98, S. 168), welche in analoger Weise eine Erniedrigung der Spannung der Oberfläche bei der verfolgenden Amöbe auslöste, wie dies ein aufgezeichneter Schellackpfad dem Chloroformtropfen gegenüber tut.

Wie allerdings die früher schon von andern Autoren und neuerdings von Jennings wieder gemachte Beobachtung, daß verschiedene Amöben ihre Beute einfangen, indem sie seitlich an der Beute vorbei Pseudopodien schicken[2], die sich vor ihr zusammenschließen, so daß die Beute zusammen mit einer Wasserhülle umschlossen wird, auf das wechselnde Spiel differenter Spannungen der Oberfläche zurückzuführen ist, bleibt zunächst ein ungelöstes, aber darum doch kein

---

[1] Jennings gibt im übrigen zu, daß die von mir gegebene Mechanik der Algenaufrollung richtig sein kann, wenn auch, wie er irrtümlicherweise meint, der von mir gegebene Vergleichsversuch falsch gedeutet sei. Die Richtigstellung der Versuchsdeutung schien mir angezeigt, damit in Zukunft der vermeintliche Irrtum nicht weiter gegen die Vergleichsexperimente der Zellmechanik ausgespielt werden kann. Denn derartige Vergleichsversuche geben eine der wichtigsten Kontrollen für die mechanische »Möglichkeit« der aufgestellten Theorien ab. Jeder unbegründete Angriff ist daher von ihnen fernzuhalten.

[2] Ähnliches tut übrigens auch ein Quecksilbertropfen bei Bernsteins Experiment, vgl. Bernstein (00).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

prinzipiell unlösbares Problem. Möglich, daß hierbei andre Kräftespiele, die ja dem chemischen Stoffwechsel des Lebens der Amöbe reichlich zur Verfügung stehen werden (osmotische elektrische Vorgänge usw. usw.), in Wirksamkeit treten. Es soll ja mit der Heranziehung der Oberflächenspannung als Erklärungsprinzip durchaus nicht gesagt werden, daß nur die Spannung der Oberfläche das Energiemagazin für alle Handlungen der Amöbe abgebe. Eins aber scheint gewiß: Die Amöbe hat sich offenbar die einfachsten Mittel der Oberflächenspannung, oder allgemeiner gesagt, der Spannung der Oberfläche, die sich innerhalb der Amplitude des Stoffwechsels und seiner lokalen Konstellationen ändert, in hohem Grade nutzbar gemacht, um Reiz und Reizeffekt möglichst unmittelbar aneinander zu schließen. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß diese einfachsten Mittel auch die einzigen sein müßten.

Ich habe mich immer dagegen gewehrt, daß meine Vergleichsversuche zwischen anorganischer und organismischer Mechanik als Konvergenten[1] aufgefaßt werden, die früher oder später zum Zusammentreffen gebracht werden könnten. Ich war immer bemüht, den reinen Parallelwert dieser Versuche besonders hervorzuheben, die nur in durchaus bewußt und gewollt einseitiger Weise den mechanischen Teil der Vorgänge betreffen, und die schon dadurch von jeder Kurve des Lebens in bleibendem Abstand gehalten werden, daß in beiden Reihen vornweg der Chemismus ein grundsätzlich verschiedener ist, von den eventuell tätigen psychischen Momenten der lebenden Substanz ganz abgesehen[1]. Dadurch, daß die organischen Vorgänge vom organismischen Stoffwechsel abhängig sind, werden sie zu »autogenen« (Pfeffer), und in dem autogenen Umsatz und Kräftespiel wird sich manche Kräftekonstellation erreichen lassen, die den anorganischen Tropfen der Vergleichsexperimente nicht ohne weiteres zugängig sind. Solche Ausnahmen tun aber der Tatsache nicht Abtrag, daß die Amöbe im großen und ganzen höchst einfache, aus

[1] Dem nicht nach dem Ende unsrer Erkenntnis hinzielenden Werte der Zellmechanik hat kürzlich W. Pfeffer (04, S. 717) treffenden Ausdruck verliehen: »Mag nun eine mechanische Aktion durch Oberflächenenergie, durch osmotische oder chemische Energie oder durch ein andres Energiemittel vollbracht werden, so ist durch die Präcisierung des Energiemittels und der mechanischen Ausführung ein Fortschritt, aber keineswegs eine völlige Einsicht in den physiologischen Prozeß gewonnen. Denn mit einer solchen Präcisierung bleibt die Gesamtheit der physiologischen Tätigkeiten und Operationen unbestimmt, durch welche die bestimmt gerichtete Nutzbarmachung des bezüglichen Energiemittels im Dienste des Organismus vorbereitet und erzielt wird.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Aggregatzustand ihrer Komponenten ableitbare mechanische Mittel verwendet hat, um den mechanischen Anforderungen der Außenwelt bezüglich der Bewegung, Nahrungsaufnahme, der Ausbildung der eignen Körpergestalt u. dgl. zu genügen. Möglich, daß schon in der Amöbe eine Miniaturpsyche[1] wohnt. Aber gering sind augenscheinlich die Anforderungen, die an die Fähigkeiten und Leistungen dieser Miniaturpsyche gestellt werden, es genügt z. B. für die Bewegung der Amöbe, daß sie auf irgend eine Weise an irgend einer Stelle den Anstoß zum Ento-Ectoplasmaprozeß abgibt, um die Amöbe in bestimmter Richtung auch ohne weitere Beihilfe der Miniaturpsyche so lange fortrollen zu lassen, bis sie auf gleichfalls unbekannte Weise den Prozeß wieder abstellt. An dieser stark gestützten Auffassungsmöglichkeit haben auch die neuen Jenningsschen Beobachtungen nichts geändert.

Anhang.

Diagnose zu Pelomyxa penardi sp. n.

Die im Text als *Pelomyxa penardi* bezeichnete Rhizopodenform gibt sich als zu dem Genus *Pelomyxa* gehörend dadurch zu erkennen, daß sie mehrere (etwa 4—12) Kerne besitzt und daß sie in ihrem Innern eine große Zahl von bakterienähnlichen Stäbchen beherbergt, die allerdings in dem intakten lebenden Tier nicht sichtbar sind, aber sofort deutlich werden, wenn das Tier unter ihm zugefügte Belästigungen (z. B. Hin- und Herstoßen mit einer Nadel) Körperbestandteile von sich losstößt, was es sehr leicht tut; man sieht dann in der abgegebenen, schnell sich auflösenden auseinandertretenden Leibesmasse Stäbchen bei Stäbchen liegen. Glanzkörper scheinen in den meisten Fällen zu fehlen, in andern Fällen waren sie sicher zu konstatieren.

Von den seither bekannten Arten unterscheidet sich *Pelomyxa penardi* durch die gelegentliche im Text genannte (Fig. 10) eruptive Pseudopodienbildung, bei der die ausströmende Plasmamasse einen äußerst deutlich hervortretenden Randwinkel von etwa 70° mit der überflossenen Oberflächenschicht bildet. Auffällig sind ferner eigentümlich periodisch auftretende, von einzelnen wechselnden Punkten ausgehende zitternde Bewegungen auf der Oberfläche, die ganz den Eindruck machen, als ob auf der Oberfläche fortgesetzt in kleinen Pausen kleine Vacuolen zum Platzen oder zur Ausbreitung

[1] »Psyche« als ein Energiespiel unbekannter Art genommen, und nicht etwa darum notwendig metaphysisch, weil sie den Anorganismen fehlt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kämen[1]. Kleine Vacuolen ließen sich tatsächlich in einigen Fällen in der Nähe der Oberflächenschicht erkennen; doch waren sie in der körnigen dichten bräunlichen Leibesmasse der Amöbe stets schlecht zu verfolgen. Der Zellleib enthält nur wenig Quarzkörnchen im Gegensatz zu einigen andern Pelomyxen, die Bewegungen sind für eine *Pelomyxa* sehr rasch, die Körpergröße gering, 120—150 μ.

Die eruptive Pseudopodienbildung erinnert an *Amoeba limicola*, von der sie sich aber durch die Vielkernigkeit unterscheidet. Zweifelhaft bleibt, ob sie nicht etwa Jugendzustände von *Pelomyxa palustris* darstellt, von denen schon Penard mitteilt, daß sie lebhafter als die erwachsenen sind; doch sind seither ähnliche Besonderheiten wie die eruptiven Pseudopodien und die Zitterbewegungen bei Pelomyxen nicht beobachtet worden.

Fundort: Im Schlamm des Tümpels auf dem kleinen Hagen bei Göttingen.

Literaturverzeichnis.

J. Bernstein (00), Chemotropische Bewegungen eines Quecksilbertropfens. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXX. S. 628—637. 1900.

—— Bemerkung zur Wirkung der Oberflächenspannung im Organismus. In: Anat. Heften. Bd. XXVII. Heft 83. S. 823—827. 1905.

G. Berthold (86), Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

F. Blochmann (94), Kleine Mitteilungen über Protozoen. Biol. Centralbl. Bd. XIV. S. 82—91. 1894.

O. Bütschli (78), Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. In: Diese Zeitschrift. XXX. Bd. 1878. S. 205—281. Taf. XI—XV.

—— (80, 89), Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig und Heidelberg 1880, 1889.

—— (92), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892.

H. Fischer und W. Ostwald (05), Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. In: Arch. ges. Physiol. Bd. CVI. 1905. S. 229—266.

A. Gruber (86), Die Frage nach dem Bestehen verschiedener Plasmaschichten im Weichkörper der Rhizopoden. In: Biol. Centralbl. Bd. VI. Nr. 1. 1886. S. 5—8.

Gurwitsch (04), Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904.

H. S. Jennings (04), Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Washington 1904.

---

[1] Über die Natur dieser zitternden Bewegungen bin ich nicht ins klare gekommen; manchmal gingen sie von Orten aus, an denen gleich darauf die Bildung eines eruptiven Pseudopodiums statt hatte, sie spielten sich dann aber auch an andern Orten ab, ohne die Pseudopodienbildung irgendwie zu beeinflussen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

H. S. Jennings (04*a*), Physical imitations of the activities of Amoeba. In: The American Naturalist. t. XXXVIII. Nr. 453. p. 625—642. 1904.

P. Jensen (01), Untersuchungen über Protoplasmamechanik. In: Arch. ges. Physiol. Bd. LXXXVII. S. 361—417. 1901.

—— (02), Die Protoplasmabewegung. Ascher und Spiros Ergebn. der Physiol. 1. Jahrg. 1902. 42 S.

—— (05), Zur Theorie der Protoplasmabewegung und über die Auffassung des Protoplasmas als chemisches System. In: Anatom. Hefte (Merkel und Bonnet). Bd. XXVII. Heft 83. S. 831—858. 1905.

O. Israel (95), Über eine eigenartige Kontraktionserscheinung bei Pelomyxa palustris Greef. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. S. 228—236. Taf. 16.

A. Lang (01), Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 2. Lief. Protozoa. Jena 1901.

W. Nernst (03), Theoretische Chemie. 4. Aufl. Stuttgart 1903.

E. Penard (90) Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Soc. de Physique et d'Histoire naturelle de Génève. Vol. XXXI. p. 1—230. Pls. I—II. 1890.

—— (02), Faune rhizopodique du bassin du Leman. 714 pp. Génève 1902.

W. Pfeffer (04), Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. II. Band. 2. Hälfte. Leipzig 1904.

S. Prowazek (01), Beiträge zur Protoplasma-Physiologie. Biol. Centralbl. Bd. XXI. S. 87—95 und 144—155. 1901.

G. Quincke (88), Über periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen. In: Sb. Ak. Wiss. Berlin. Bd. XXXIV. S. 791—804. 1888.

L. Rhumbler (98), Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vacuolen-Pulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden. In: Arch. Entw.-mech d. Organismen. Bd. VII. S. 103—350. 1898.

—— (02), Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. In: Zeitschr. allg. Physiol. Bd. I. S. 279—388 und Bd. II. S. 183—340. 1902.

—— (04), Zellenmechanik und Zellenleben. (Vortrag.) Leipzig 1904.

—— (05), Die anomogene Oberflächenspannung des lebenden Zellleibes. Zur Erwiderung an M. Heidenhain. In: Anat. Heften. Bd. XXVII. Heft 83 S. 861—883. 1905.

F. E. Schulze (75), Rhizopodenstudien. IV. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. S. 329 bis 353. Taf. 18—19. 1875.

E. Vahlkampf (05), Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. In: Arch. f. Protistenkunde. Bd. V. Heft 2. S. 167—220. 1905.

M. Verworn (89), Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen. Jena 1889.

—— (92), Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.

—— (01, 03), Allgemeine Physiologie. Ein Grundriß der Lehre vom Leben. Jena. 3. Aufl. 1901. 4. Aufl. 1903.

G. C. Wallich (63), Further observations on an undescribed indigenous Amoeba. in: Ann. Mag. Nat. Hist. (3. ser.) v. XI. 1863. p. 365—371. t. IX.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Rhumbler Ludwig

Artikel/Article: Zur Theorie der Oberflächenkräfte der Amöben 1-52