

(Aus dem Timirjaseff-Institut für Biologie, Moskau, Pjatnitskaja 48.)

Über die Regulation der Reizbeantwortung bei koloniebildenden grünen Einzelligen (Versuche an *Synura Petersenii* KORSH. und *Eudorina elegans*).

Von

A. Luntz.

(Hierzu 1 Textfigur.)

A. Einleitung. Problemstellung.

Die Frage nach der Regulation der Reizbeantwortung bei Einzelligen steht schon seit längerer Zeit zur Diskussion in der protistologischen Literatur. Trotzdem wissen wir noch immer nicht recht, wie wir uns diese Regulation vorstellen und wo (wenn überhaupt) wir sie uns lokalisiert denken sollen. Da die Reizbeantwortung bei Protisten meist an deren Bewegungsreaktionen untersucht wird, so scheint für die meisten Autoren der Begriff der Regulation mit dem der Koordination des Cilien- bzw. Geißelschlages zusammenzufallen. An und für sich wäre dagegen nichts einzuwenden, da ja die koordinierte Tätigkeit der Bewegungsorganellen eben als einziger Index für eine Regulation in solchen Versuchen dient. Aber ist damit auch das Problem, das hinter diesen Erscheinungen steckt, erschöpft? Daß die Cilien- oder Geißelbewegung eine koordinierte ist, darüber kann natürlich kein Zweifel bestehen. Wir haben auch allen Grund anzunehmen, daß wenigstens bei Ciliaten die Reize, welche diese Koordination sichern, in der subpellikulären Zone geleitet werden und daß das Entoplasma dafür entbehrlich ist (dafür sprechen z. B. die Beobachtungen von BLÄTTNER (1926) an *Spirostomum*). Ist nun aber dieser Koordinationsmechanismus ein autonomer und

in welchem Grade? Man könnte sich ja die Sache so vorstellen, daß am Zustandekommen der Reaktion eben nur Rezeptoren, Leitungssystem und Effektoren teilnehmen und das übrige Plasma, aus dem der Organismus der Protisten besteht, an diesem Vorgang keinen Anteil hat. Das wäre dann der höchste Grad der Koordinationsautonomie. Oder aber es könnten auch verschiedene andere Teile der Zelle den Reaktionsablauf und damit auch die Koordination der Bewegungsorganellen beeinflussen; ja es könnten sogar spezifische, räumlich beschränkte „Zentren“ bestehen, von denen aus die Reaktionsvorgänge regiert werden. Da nun über alle diese Fragen kein gesichertes Tatsachenmaterial vorliegt, so gehen die Meinungen darüber stark auseinander. Um nur einige Beispiele zu nennen: KOEHLER (1926 a) teilt im Anschluß an manche ältere Autoren die Lenkung des Cilien-schlages während der Galvanotaxis von Ciliaten dem sich dauernd umpolarisierenden Zellplasma zu. MAST (1927) nimmt dagegen an, daß diese Funktion vom „neuromotor apparatus“ der Schule KOFORD's ausgeübt wird. Später hielt auch KOEHLER (1926 b) diese Auffassung für zulässig, wenn man sich den „neuromotor apparatus“ als diffuses Gebilde vorstellt; gegen die Annahme von räumlich beschränkten Zentren wendet KOEHLER ein, daß die Komplikation und Fülle der Befehle, die dieses Zentrum sämtlichen Körpercilien zusenden müßte, allein schon bei dem relativ einfachen Vorgang der Galvanotaxis jedes zulässige Maß übersteigen würde. Nun sind aber Lenkung durch das sich dauernd umpolarisierende Plasma oder Koordination durch den „neuromotor apparatus“ zwei recht verschiedene, ja sogar einander ausschließende Dinge. Wenn also KOEHLER beide Theorien für gleichberechtigt zu halten scheint, so ist das nur ein Zeichen dafür, wie wenig positives Tatsachenmaterial uns in diesen Fragen zur Verfügung steht.

Angesichts dieser verworrenen Sachlage schien es geboten, zuerst einmal nach einwandfreien Tatsachen zu suchen, die uns über den Grad der Autonomie der Koordinationsprozesse in den Bewegungsorganellen aufklären könnten. D. h. es müßte zunächst festgestellt werden, ob im Körper der Protisten Vorgänge bzw. Zustände vorkämen, die selbst am Zustandekommen der Reaktionen nicht teilnehmen, deren Ablauf jedoch beeinflussen können. Konnte die Existenz solcher Vorgänge oder Zustände exakt nachgewiesen werden, so durften wir von einer echten Regulation der Reizbeantwortung im Gegensatz zur automatischen Koordination der Bewegungsorganellen sprechen (wobei selbstverständlich der Begriff der Koordination nicht in dem der Regulation aufgeht und beide Vorgänge nebeneinander

bestehen können). Um diesen Nachweis zu führen, mußten wir nun nach solchen Veränderungen im Ablauf der Reaktionen suchen, welche bei gleichbleibenden Effektoren und Rezeptoren eintreten. Damit sind aber große technische Schwierigkeiten verbunden. Wenn wir mit irgendwelchen Mitteln von außen her auf die Protisten einwirken, so können wir niemals sicher sein, nicht auch eventuell direkt die Effektoren oder Rezeptoren mit getroffen zu haben. Auch sogenannte Stimmungsänderungen durch vorangehende Reizungen konnten auf direkten Veränderungen der Rezeptoren beruhen. Nachdem ich alle diese Schwierigkeiten erwogen hatte, sah ich, daß nur ein Weg offen blieb, der einige Aussicht auf Erfolg bot: 1. es mußte mit Kolonien von Einzelligen gearbeitet und deren Verhalten mit dem Verhalten von einzelnen, aus ihnen herausgelösten Zellen verglichen werden; 2. es mußte die Wirkung einer Reizart auf die Empfindlichkeit gegenüber anderen Reizarten geprüft werden, wobei Rezeptoren und Reaktionsmechanismus in den Effektoren für beide Reizarten verschieden sein mußten. (Die Effektoren selbst waren ja notgedrungen die gleichen in beiden Fällen.) Waren diese Bedingungen erfüllt, und ließen sich dann einwandfreie Veränderungen im Verhalten von einzelnen Zellen gegenüber ganzen Kolonien feststellen, so konnten diese Veränderungen nur darauf beruhen, daß die Bedingungen für das Zustandekommen der Reaktionen im System der Gesamtkolonie andere sind als im System der Einzelzelle, d. h. daß die Regulation in der Kolonie eine andere als in der Einzelzelle ist (denn bei Zerfall einer Kolonie in Einzelzellen werden ja Rezeptoren und Effektoren dieser Zellen direkt in keiner Weise beeinflußt). So war in solchen Versuchen die Möglichkeit enthalten, die Existenz einer Regulation in obigem Sinn exakt nachzuweisen.

Glücklicherweise fand ich in der Literatur eine Angabe, die mir das Suchen nach geeigneten Versuchsobjekten sehr erleichterte. MAST (1927) hat nämlich gefunden, das *Volvox* stets kathodisch reagiert, solange er photopositiv, und anodisch, wenn er photonegativ ist. Die Rezeptoren für beide Reizarten sind sicher verschieden, der Reaktionsmechanismus in den Effektoren nach MAST ebenfalls. Da nun lebens- und bewegungsfähige Einzelzellen von *Volvox* m. W. nicht erhalten werden können, versuchte ich die Versuche zunächst an *Eudorina elegans* auszuführen, doch war *Eudorina* insofern ungünstig, als hier Einzelzellen nur unter recht ungünstigen, und also wohl pathologischen Bedingungen erhalten werden können. Dagegen erwies sich *Synura Petersenii* KORSH. als für unsere Zwecke sehr gut geeignet, wobei sich an dieser Form auch die früher als zweifelhaft gewerteten

Resultate an *Eudorina* bestätigen ließen. So sollen denn auch hier die an *Synura* gewonnenen Ergebnisse zuerst geschildert werden und als Grundlage für die theoretischen Erörterungen dienen.

B. Material und Methode.

Ich erhielt eine Kultur von *Synura Petersenii*, einer der *Synura wella* sehr ähnlichen Form, von Dr. K. A. GUSSEWA, der ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen möchte. Die Kultur stammte aus einem Gewässer bei Mytistschi (unweit von Moskau) und wurde in folgender Nährlösung gezüchtet: CaO 60 mg/L, KH_2PO_4 1% 0,5 ccm/L, CaNO_3 1,2 mg/L, FeSO_4 1,2 mg Fe/L.

Es war keine Klonkultur, aber die einzelnen Kolonien verhielten sich auf recht einheitliche Weise. Sie zerfielen in ziemlich gleichmäßige Perioden in einzelne Zellen (Schwärmer), aus denen dann wieder durch Teilung Kolonien hervorgingen. Im allgemeinen gedeiht *Synura* besser, wenn die Luft über der Nährlösung reich an Kohlensäure ist, aber ich erhielt recht gute Kulturen auch ohne CO_2 . Als Kulturgefäße wurden Kolben aus Jenaer Glas verwendet. Künstliche Belichtung wurde nicht gebraucht.

Eudorina elegans wurde in der üblichen Weise in 0,05 proz. BENECKE-Lösung an einer künstlichen Sonne nach HARTMANN gezüchtet. Diese Kultur war eine Klonkultur und stammte aus dem Kljasma-Fluß bei Bolschewo (nördlich von Moskau). Sie wurde in Schalen aus Glas, das dem Jenaer gleich, gehalten (Genaueres über die Zusammensetzung dieses Glases ist mir leider nicht bekannt, aber die Alkalinisierung des Mediums beim Stehen in solchen Gefäßen war genau dieselbe und verlief ebenso, wie in Gefäßen aus Jenaer Glas). Ließ man die Eudorinen längere Zeit (über 3 Wochen) stehen, ohne die Nährlösung zu wechseln, so zerfielen die Kolonien z. T. in einzelne Zellen, die dann nach 6—7 Tagen untergingen, falls die Nährlösung auch weiter dieselbe blieb; wurden dagegen die einzelnen Zellen in frische Nährlösung gebracht, so schienen sie wenigstens zu einem geringen Teil wieder Kolonien zu bilden, aber ganz sicher ist das nicht, denn es könnte sein, daß sich unter den einzelnen Zellen eventuell auch einige Gruppen von 2 oder 3 Zellen befanden.

Auf künstlichem Wege wurde ein Zerfall der *Synura*-Kolonien durch starke Beleuchtung erreicht. Es genügt, eine Kultur für einige Minuten in grelles Sonnenlicht (im Sommer) zu stellen, damit schon nach ganz kurzer Zeit zahlreiche Kolonien in Einzelzellen zerfallen, nur muß die Nährlösung sofort nach Abbruch der inten-

siven Belichtung gewechselt werden, sonst sterben diese Zellen. Nach einigen Tagen (hier schwankt die Zeit in relativ weiten Grenzen) beginnen allmählich aus den Einzelzellen wieder Kolonien hervorzugehen.

Auch auf anderem Wege wurden bei *Synura* und *Eudorina* einzelne Zellen aus den Kolonien herausgelöst, nämlich durch mechanische Zerstörung der Kolonien. Zu diesem Zwecke wurden die Kolonien auf einen Objektträger gebracht und mit einem Deckglas bedeckt, worauf so viel von der Flüssigkeit abgesaugt wurde, daß die Kolonien unbeweglich liegen blieben. Dann wurde ein sanfter Druck auf das Deckglas ausgeübt und letzteres sehr vorsichtig hin und her bewegt; auf diese Weise gelang es, die Kolonien in größere oder kleinere Fetzen zu zerreißen, von denen sich dann einzelne Zellen durch starkes Durchspülen mit der Pipette ablösen ließen. Bei *Synura*, wo die Verbindung zwischen den Zellen eine ziemlich lose zu sein scheint, führt diese Methode ziemlich mühelos zum Ziel; bei *Eudorina* dagegen ist die Ausbeute an Einzelzellen nur gering. Da es sich nun erwies, daß bei *Synura* die künstlich herausgelösten Einzelzellen stets auf gleiche Weise reagierten, unabhängig davon, ob das Ablösen durch starke Belichtung oder durch mechanische Eingriffe erzielt wurde, so brauchen wir nur folgende 3 Kategorien unserer Versuchsobjekte zu unterscheiden:

1. Intakte Kolonien;
2. spontan herausgelöste Einzelzellen (bei *Synura* — während der natürlichen Fortpflanzung; bei *Eudorina* — in alten Kulturen);
3. künstlich herausgelöste Einzelzellen (durch starke Belichtung — bei *Synura*; durch mechanische Eingriffe — bei *Synura* und *Eudorina*).

Es könnten Zweifel entstehen, ob man die „spontan herausgelösten Zellen“ von *Synura* und *Eudorina* in einer Kategorie vereinigen dürfte, da doch bei ersterer sie im Laufe ihres normalen Lebenszyklus, bei letzterer dagegen in alten Kulturen, also unter Bedingungen, die eventuell pathologisch sein könnten, auftreten. Später zu schildernde Versuche werden indes die Berechtigung dieser Zusammenstellung zeigen. Hier sei übrigens auf einen interessanten Umstand hingewiesen: bei dem *Eudorina*-Klon von Prof. M. HARTMANN, mit dem ich meine früheren Phototaxisversuche ausführte (LUNTZ, 1931—1932), war ein Zerfall der Kolonien in alten Kulturen nur in den seltensten Fällen zu beobachten, desgleichen bei einer *Eudorina*-Kultur, die aus Mytistschi stammte; der Klon, an dem die hier zu schildernden Versuche ausgeführt wurden,

stammte, wie erwähnt, aus dem Kljasma-Fluß bei Bolschewo (nördlich von Moskau) und hier trat der Zerfall unter den beschriebenen Bedingungen bei einem relativ hohen Prozentsatz der Kolonien auf.

Die Versuche selbst bestanden darin, daß der Zusammenhang zwischen Photo- und Galvanotaxisrichtung bei intakten Kolonien, spontan und künstlich herausgelösten Einzelzellen festgestellt wurde. Zu diesem Zweck wurde folgende Anordnung verwendet (Fig. 1): ein 6 cm langes und 2,5 cm breites und hohes, rechteckiges Glasgefäß mit planparallelen Wänden wurde mit flüssigem — mit BENECKE-Lösung angesetztem — Agar gefüllt; als der Agar erstarrt war, wurden in ihm 3 Kammern ausgeschnitten: eine mittlere (Fig. 1, A) und zwei seitliche (Fig. 1, C), die von der mittleren Kammer durch 0,5 cm dicke Agarwände (Fig. 1, B) getrennt waren. Auf das Gefäß wurde an einer Seite ein Stück schwarzes Papier (Fig. 1, D) aufgeklebt, das unten genau bis zum Gefäßrand reichte, an den Seiten dagegen 2 und oben 5 cm über die Ränder hinausragte. Gegenüber der mittleren Kammer befand sich in diesem Schirm eine runde Öffnung (E), deren Durchmesser genau dem Abstand zwischen beiden Agarwänden entsprach. Die mittlere Kammer wurde bis zur Hälfte mit Nährlösung, in welcher sich die zu untersuchenden Objekte befanden, gefüllt. In die seitlichen Kammern kam 1 proz. KCl-Lösung (ebenfalls bis zur Hälfte), in diese tauchten senkrecht Silberplatten F (je eine in jeder seitlichen Kammer), die über einen Vorschaltwiderstand und Schlüssel mit einer Akkumulatorenbatterie in Verbindung standen und als Elektroden fungierten. Das Gefäß wurde auf den Objektisch einer Binokularlupe von REICHERT gestellt, und zwar so, daß die ganze vordere (oder hintere) Hälfte der mittleren Kammer auf einmal übersehen werden konnte. Beobachtet wurde bei 20facher Vergrößerung.

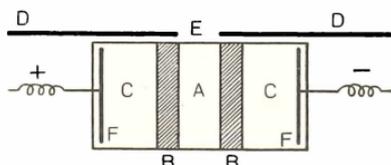


Fig. 1. Versuchsgefäß, schematisch.
(Erklärungen im Text.)

Für die Versuchsbelichtung wurde eine 300 Watt-Lampe benutzt, welche in wechselnder Entfernung, aber stets genau gegenüber der Blendenöffnung aufgestellt wurde. Die richtige Justierung und Entfernung der Lampe wurde in der Weise gesichert, daß erstens die Stellung der Lupe auf dem Tisch mit roten Bleistiftstrichen fixiert wurde, zweitens senkrecht zum Objektisch und genau unterhalb der Blendenöffnung ein in Zentimeter eingeteilter Papierstreifen befestigt wurde, der etwa 2,3 m lang war, was für unsere Zwecke genügte. Die Lampe wurde an einem beweglichen Stativ befestigt und zwar

so, daß wenn sie sich genau über dem Papierstreifen befand, der Rand des Stativs genau bis zum Tischrand reichte. Da die Lupe so auf dem Tisch fixiert wurde, daß der der Lichtquelle zugewandte Rand des Objektisches genau senkrecht zu den Tischrändern stand, der Papierstreifen also parallel zu diesen verlief, so mußte sich die Lampe stets genau über diesem Streifen befinden, wenn der Rand des Stativs genau bis zum Tischrand reichte. Auch die Lage des Versuchsgefäßes auf dem Objektisch wurde durch rote Bleistiftstriche fixiert und zwar eine Lage, bei der die gesamte vordere, und eine andere, bei der die gesamte hintere Hälfte der mittleren Kammer übersehen werden konnte. Dabei wurde streng darauf geachtet, daß Versuchsgefäß und Objektischrand genau parallel zueinander standen. Die Entfernung der Lampe vom Versuchsgefäß wurde durch Fixieren des Papierstreifens von oben (durch die Lampe hindurch) festgestellt; da hierbei größere Fehler nicht ausgeschlossen sind, geben wir in folgendem nur Entfernungsunterschiede, die nicht unter 2 cm betragen, an; innerhalb dieser Fehlergrenzen sind unsere Angaben gesichert. Die Entfernung der Lampe vom Versuchsgefäß wurde durch Hin- und Herschieben des Stativs verändert.

Diese Versuchsanordnung ist ziemlich roh, aber sie reicht für unsere Zwecke aus, denn wenn wir auch nicht die Möglichkeit haben anzugeben, um welchen Betrag wir die Intensität der Belichtung veränderten, so können wir doch stets mit Sicherheit sagen, daß in dem einen Fall die Belichtung stärker bzw. schwächer war als in den anderen, was für unsere Zwecke vollauf genügt.

Für die Versuche wurde die mittlere Kammer mit Nährlösung, in welcher sich die Versuchsobjekte befanden, und die seitlichen Kammern mit 1 proz. KCL-Lösung in der oben beschriebenen Weise gefüllt. Darauf wurde das Versuchsgefäß in der durch die roten Striche gekennzeichneten Lage auf den Objektisch gebracht, die Elektroden in die Seitenkammern (stets in senkrechter Lage) eingetaucht, dann das Versuchslicht und der Strom eingeschaltet und das Verhalten der Objekte bis zu höchstens $\frac{1}{2}$ Stunde beobachtet. Nach wenigen Vorversuchen stellte sich heraus, daß es genügt, wie wir sehen werden, die Richtung der Reaktion in der Nähe der Schwelle und des Umkehrpunktes zu bestimmen. Es ist nun bemerkenswert, daß im Gegensatz zu meinen früheren Versuchen an *Eudorina* (LUNTZ, 1932) ich diesmal auch bei dieser Form eine Umkehr der Phototaxis bei hohen Lichtintensitäten erzielte. Da aber sowohl bei *Synura* wie bei *Eudorina* die für die Umkehr notwendige Intensität recht hoch lag, die Lampe also ziemlich nah an das Ver-

suchsgefäß gebracht werden mußte, wurde vor das Versuchsgefäß ein zweites, mit Wasser gefülltes Glasgefäß (mit planparallelen Wänden) gestellt; da die Dicke der Wasserschicht 3 cm betrug, durfte angenommen werden, daß die meisten Wärmestrahlen absorbiert wurden, und tatsächlich zeigten Temperaturmessungen im Versuchsgefäß, daß auch nach 1stündiger Belichtung die Nährlösung ihre Temperatur nicht merklich verändert hatte.

Was den elektrischen Strom betrifft, so begnüge ich mich hier damit, die Potentialdifferenz an den Klemmen anzugeben. Ich benutzte die gleichen Stromquellen wie in meinen Versuchen mit *Oxytricha* (LUNTZ, 1935), d. h. unter 2 V konnte ich jede beliebige Spannung, von 2 V aufwärts dagegen nur in Abstufungen von 2 V herstellen. Die Stromrichtung wurde bei jedem Versuch gewechselt, Da die Versuchsbedingungen stets die gleichen blieben, mußte die Stromstärke (und also auch die Stromdichte) der Spannung proportional sein, und für unsere Zwecke genügte diese relative Bestimmung der Reizintensität vollauf. Um auch hier möglichst genau vorzugehen, wurde am Versuchsgefäß ein dünner roter Strich angebracht, der als Marke diente, bis zu welcher das Versuchsgefäß stets gefüllt wurde während der Versuche.

C. Experimenteller Teil.

Synura Petersenii. Intakte Kolonien von *Synura Petersenii* besitzen relativ hohe Schwellen — und tiefe Umkehrpunkte für die Phototaxis. Die individuellen Schwankungen sind relativ groß; so wiesen voll ausgebildete und scheinbar identische Kolonien an ein und demselben Tag vormittags die eine einen Schwellenpunkt bei 200, die andere — bei 164 cm Entfernung von der Lichtquelle auf. Allerdings handelte es sich hierbei um Extreme: im allgemeinen lag die Schwelle zwischen 175 und 190 cm. Was den Umkehrpunkt betrifft, so stand dessen Höhe in umgekehrten Verhältnis zu der Höhe der Schwellenintensität, wie ja auch nach den Versuchen von MAINX (1929) gar nicht anders zu erwarten war. Aber der absolute Abstand zwischen den Extremen war hier viel kleiner: der tiefste gefundene Umkehrpunkt lag bei 50, der höchste — bei 38 cm Entfernung von der Lichtquelle.

Es ist hier am Platz, Näheres über die Feststellung von Schwellen- und Umkehrpunkt zu sagen. Da die Gefahr bestand, daß die Lage dieser beiden Punkte durch Vorbelichtung im Laufe des Versuchs selbst verändert werden konnte, verfuhr ich in der Weise, daß aus einer für den jeweiligen Versuch bestimmten Kultur-

schale, die sich im Tageslicht bzw. an der „künstlichen Sonne“ befand, zunächst nur ein Teil der Kolonien in das Versuchsgefäß übertragen wurde. Dann wurde das Versuchsgefäß auf den Objektisch der Lupe gebracht und die Lampe in irgendeiner Entfernung von dieser aufgestellt und 10 Minuten stehen gelassen. Darauf wurde die eingetretene Reaktion notiert und das Versuchsgefäß für $\frac{1}{2}$ Stunde im Tageslicht bzw. an die künstliche Sonne, welche für die Kulturen die Rolle einer Normalbelichtung spielte, gebracht. Nach Ablauf dieser Zeit wurde zuerst die Lampe in eine neue Entfernung von der Lupe gebracht (je nach dem Ausfall der Reaktion im ersten Versuch näher zum Objektisch oder weiter von ihm), wobei der Unterschied gegenüber der Lage im ersten Versuch stets 10 cm betrug. Dann wurde das Versuchsgefäß wieder auf den Objektisch gebracht und 10 Minuten stehen gelassen, worauf es wieder für $\frac{1}{2}$ Stunde an die künstliche Sonne kam. War auch bei dem veränderten Abstand noch nicht die gewünschte Reaktion — Schwelle bzw. Umkehr — eingetreten, so wurde beim nächsten Versuch mit denselben Kolonien der Abstand der Lampe um weitere 10 cm in derselben Richtung verändert und so fort, bis die gewünschte Reaktion eingetreten war (mit $\frac{1}{2}$ stündigen Unterbrechungen zwischen jedem Versuch, wie es für die beiden ersten geschildert worden ist). War schließlich diese Reaktion eingetreten, so wurde (nach nochmaliger $\frac{1}{2}$ stündiger Unterbrechung) die Lampe zwischen ihre beiden letzten Lagen gestellt, dann die Reaktion wie üblich beobachtet, und so fort, bis schließlich 2 Stellungen gefunden wurden, bei deren einer noch keine Reaktion nachzuweisen war, bei der anderen dagegen diese schon mit Sicherheit festgestellt werden konnte. Falls die Schwelle bestimmt werden sollte, so bedeutet das, daß die ersten Kolonien sich an der belichteten Öffnung im Schirm anzusammeln und in charakteristischer Weise an ihr zu „kleben“ anfangen. Sollte dagegen der Umkehrpunkt bestimmt werden, so galt er als erreicht, wenn die ersten Kolonien zur Beobachtung gelangten, welche das typische Verhalten im Optimum aufwiesen (Bewegung nur quer zur Lichtrichtung in einer gewissen Entfernung vom belichteten Rand oder Stehenbleiben an einer Stelle unter Drehbewegungen um die eigene Achse, vgl. LUNTZ, 1932). Die Grenze zwischen der Intensität, bei welcher die Reaktion schon eingetreten und der nächsttieferen, bei der sie noch nicht zu beobachten war, pflegt ziemlich scharf zu sein: der Abstand zwischen beiden beträgt meist 4, manchmal sogar nur 2 und nur in den seltensten Fällen 8 cm. Als Schwellen- bzw. Umkehrpunkt wird im folgenden stets die höhere der beiden Inten-

sitäten, also diejenige, bei welcher die Reaktion schon eingetreten ist, bezeichnet.

In den Pausen zwischen den einzelnen Lichtversuchen wurden mit anderen Kolonien aus der gleichen Kulturschale Versuche über deren galvanotaktische Empfindlichkeit angestellt. Das Prinzip dieser Versuche war mutatis mutandis genau das gleiche wie in den Lichtversuchen. Nachdem durch die Vorversuche an 2 Portionen der Kolonien deren galvano- bzw. phototaktische Schwellen- oder Umkehrpunkte (je nach dem Zweck der Versuche) festgestellt worden waren, wurde eine 3. Portion von Kolonien aus der Kulturschale entnommen und an ihr zunächst die an den beiden ersten ermittelten Werte direkt (also ohne die beschriebene allmähliche Annäherung) nachgeprüft, und zwar getrennt für Photo- und Galvanotaxis. Stimmt diese neuen Werte mit den früher gefundenen überein (und das war der Fall in allen Versuchen außer einem), so begann ich mit den eigentlichen Versuchen über den Zusammenhang zwischen Photo- und Galvanotaxisrichtung an derselben 3. Portion.

Durch alle diese Maßnahmen sollte die eventuelle Wirkung der vorangehenden Licht- oder Stromreizungen ausgeschaltet werden, da es ja unmöglich ist, ganz ohne Vorversuche bei der Bestimmung von Schwellen- und Umkehrpunkt auszukommen. Der hier geschilderte Weg scheint ein ziemlich mühseliger zu sein und ist es auch zu Beginn der Versuche. Sind aber erst die Grenzen, in denen die zu ermittelnden Werte gewöhnlich schwanken, festgestellt, so gestaltet sich bei einer gewissen Übung das Auffinden der Schwellen- und Umkehrpunkte nun schon viel leichter. Die Übereinstimmung zwischen den Werten der 3. und der beiden ersten Portionen zeigt, daß die $\frac{1}{2}$ stündigen Unterbrechungen völlig ausreichen, um die Nachwirkung der Reizung im Vorversuch rückgängig zu machen.

Weitere Versuche betrafen die Frage der Lichtadaption, da ja die Möglichkeit bestand, daß durch das Sonnenlicht die Empfindlichkeit der Kolonien beeinflußt werden könnte. Doch stellte sich heraus, daß während der Zeit, in welcher die Versuche stattfanden (zwischen 11 und 19 Uhr, im Sommer) Schwelle und Umkehrpunkt unverändert blieben. Dadurch wird selbstverständlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß Adaptionerscheinungen zu Beginn der Belichtung, also am frühen Morgen, eintraten, auf unsere Versuche konnten sie jedoch keinen Einfluß ausüben.

Nun ging ich dazu über, die von MAST an *Volvox* gewonnenen Ergebnisse über die Abhängigkeit der Galvanotaxisrichtung von derjenigen der Phototaxis an *Synura* nachzuprüfen. Zu diesem Zwecke

wurden die Kolonien mit einer Lichtintensität bestrahlt, die etwas über dem Umkehrpunkt lag, also eine deutliche negative Phototaxis auslöste, und gleichzeitig wurde die Reaktion dieser Kolonien auf verschiedene Intensitäten des elektrischen Stromes geprüft. Auch reziproke Versuche wurden ausgeführt, nämlich solche, bei denen die Galvanotaxis primär, durch hohe Stromintensitäten umgekehrt wurde (nämlich aus einer kathodischen zu einer anodischen), worauf eine dadurch sekundär bewirkte Umkehr der Phototaxis eintrat. Da aber nach einer neueren Arbeit von GEBAUER¹⁾ (1930) die Umkehr der Galvanotaxis bei starken Strömen nicht auf der direkten Stromwirkung, sondern auf Milieubedingungen (O₂-Spannung und Wasserstoffionenkonzentration) beruhen soll, werde ich auf diese Versuche bis zur endgültigen Klärung dieser Frage nicht näher eingehen. In der vorliegenden Arbeit sollen also hauptsächlich die Versuche geschildert werden, in denen eine Phototaxisumkehr durch hohe Lichtintensitäten primär erreicht wurde, worauf sekundär auch eine Umkehr der Galvanotaxis eintrat.

Es stellte sich nun gleich zu Beginn der Versuche heraus, daß eine absolute Koppelung der Richtungen von beiden Taxien bei *Synura* nicht besteht. In zwei Fällen bleibt die Richtung der Galvanotaxis unabhängig von derjenigen der Phototaxis: 1. wenn die Stromintensität gleich dem Schwellenwert ist; 2. wenn die Lichtintensität gerade den Umkehrpunkt erreicht. Um eine sekundäre Umkehr der Galvanotaxis zu erreichen, müssen wir also die Lichtintensität etwas stärker, als es dem Umkehrpunkt, und die Stromintensität etwas stärker, als es dem Schwellenpunkt entsprechen würde, nehmen. Einen Überblick über diese Verhältnisse bietet uns Tabelle 1.

Tabelle 1.

Lichtintensität Stromintensität	Schwelle	> Schwelle	Umkehr	> Umkehr
	Schwelle	P+ GK	P+ GK	P— GK
> Schwelle	P+ GK	P+ GK	P— GK	P— GA

In dieser Tabelle bedeuten: P = Phototaxis, G = Galvanotaxis, + und — = positiv bzw. negativ, K und A = kathodisch bzw.

¹⁾ Leider war mir diese Arbeit im Original unzugänglich. Ich zitiere sie nach einem Referat von V. CZURDA in Berichte über wiss. Biol., Bd. 17, S. 465 (1931).

anodisch; \rangle Schwelle und \rangle Umkehr bedeuten, daß die Schwelle bzw. der Umkehrpunkt überschritten werden. Was nun den Betrag betrifft, um den diese beiden Werte überschritten werden mußten, so handelt es sich für die Phototaxis (Umkehrpunkt) um 6—8 cm, für die Galvanotaxis (Schwelle) um 0,08—0,10 V (hierbei kam schon eine recht deutliche Reaktion zustande; die Frage, ob wir es in unseren Versuchen mit einer Spannungs- oder einer Intensitätsschwelle zu tun haben — s. LUNTZ, 1935 —, haben wir nicht näher untersucht, da sie für unser Problem belanglos war).

Noch in einer anderen Beziehung ließ sich feststellen, daß die Koppelung der beiden Reaktionsrichtungen keine absolute ist. Wird nämlich zuerst der elektrische Reiz (in überschwelliger Intensität) angesetzt und nach einiger Zeit (bei fortdauerndem elektrischem Reiz) mit einer Intensität, die über dem Umkehrpunkt liegt, belichtet, so sehen wir die Kolonien zwar sofort negativ phototaktisch reagieren, dabei bleiben sie aber zunächst noch kathodisch. Dementsprechend sammeln sie sich in der Ecke, die von der unbelichteten Gefäßwand und der Agarkathode gebildet wird, an. Dieser Zustand dauert nur kurze Zeit: nach höchstens 2—3 Minuten sieht man sie mit einem Ruck die Kathode verlassen und an der unbelichteten Gefäßwand entlang zur Anode eilen, wo sie sich wieder in der vom Licht abgewandten Ecke ansammeln. Dabei bleiben aber immer einige Kolonien auf dem Wege zurück, so daß die Ansammlung an der Anode stets etwas weniger zahlreich ist, als es die an der Kathode war.

Ich prüfte nun die Frage, ob wir es in diesen Erscheinungen mit einer einfachen Summierung der beiden Reizarten zu tun hätten. Es stellte sich heraus, daß das keineswegs der Fall war. Wir können den Umkehrpunkt für die Phototaxis beliebig überschreiten, die Galvanotaxis bleibt stets kathodisch, solange ihr Schwellenwert nicht überschritten wird. Da wir, wie bereits erwähnt, die Möglichkeit besaßen, auch eine primäre Umkehr der Galvanotaxis durch Erhöhung der Stromintensität zu erhalten, konnte diese Frage auch auf anderem Wege nachgeprüft werden, nämlich dadurch, daß bei einer Lichtintensität, die eben den Umkehrpunkt erreichte (und also gewöhnlich keine sekundäre Umkehr der Galvanotaxis auslöste), die Intensität des elektrischen Reizes so gewählt wurde, daß sie möglichst nahe am Umkehrpunkt für die Galvanotaxis (aber noch unterhalb von diesem) lag. Auch in diesem Fall blieb die Galvanotaxis stets kathodisch. Daraus geht hervor, daß der Umkehrpunkt der Phototaxis und der Schwellenwert der Galvanotaxis zusammen

eine Art Schwelle für die sekundäre Umkehr der Galvanotaxis bilden: denn erst wenn beide überschritten sind, kommt es zu demjenigen Zustand des Organismus, bei welchem diese sekundäre Umkehr eintreten kann.

Wenden wir uns nun den „spontan herausgelösten“ Einzelzellen zu, so finden wir bei ihnen im Prinzip genau dieselben Verhältnisse wie bei den intakten Kolonien. Auch hier kann die Abhängigkeit der Galvanotaxis von der Phototaxisrichtung durch das Schema auf Tabelle 1 wiedergegeben werden. Daneben finden wir aber auch charakteristische Unterschiede, die in folgendem bestehen:

1. Die individuelle Variabilität ist bei Einzelzellen größer als bei Kolonien. Das ließ sich besonders deutlich am Umkehrpunkt beobachten. Fingen die ersten Kolonien z. B. in einer Entfernung von 44 cm an, negativ zu reagieren, so waren bei 34 cm stets schon alle Kolonien negativ phototaktisch. Bei den Einzelzellen dagegen betrug dieser Abstand nicht weniger als 16 cm, in einem Fall ging er sogar auf 22 cm herauf.

2. Der Schwellenwert lag bei den Einzelzellen durchweg tiefer, und dementsprechend der Umkehrpunkt höher. Die Differenz ist gering, aber deutlich. Wie erwähnt, liegt der Schwellenwert für die meisten Kolonien zwischen 175 und 190 cm und geht nur sehr selten über diese Grenzen hinaus. Für die Einzelzellen liegt er zwischen 190 und 210 cm, daneben findet man aber auch recht häufig Zellen, die schon bei etwa 230 cm zu reagieren anfangen.

3. Auch bei den Einzelzellen mußten phototaktischer Umkehrpunkt und galvanotaktische Schwelle überschritten werden, damit die sekundäre Umkehr der Galvanotaxis zustande käme. Genügten aber bei intakten Kolonien zu diesem Zweck 6—8 cm und 0,08—0,10 V, so waren bei Einzelzellen 12—16 cm und 0,2—0,25 V dafür notwendig. Die Koordination der beiden Reaktionsrichtungen war also bei Einzelzellen schwächer als bei ganzen Kolonien.

4. Die Zeit, die verstreichen mußte, bis die primäre Phototaxisumkehr eine sekundäre Galvanotaxisumkehr ausgelöst hatte, war länger: sie betrug etwa 4—5 Minuten (statt 2—3 bei Kolonien). Auch das ist ein Zeichen für die schwächere Koordination der Reaktionsrichtungen in den Einzelzellen.

Besondere Vorsichtsmaßnahmen wurden bei den Versuchen mit „künstlich herausgelösten“ Einzelzellen ergriffen, um soweit wie möglich durch pathologische Zustände bedingte Ergebnisse zu vermeiden. Nach dem Eingriff, durch den die Kolonien zerstört

wurden (übermäßige Belichtung, mechanische Zerstörung, siehe oben), wurden die Zellen an einem nicht übermäßig erhellten Ort $\frac{1}{2}$ Stunde ruhig stehen gelassen. Dann wurden diejenigen Zellen herauspipettiert, die sich am Lichtrand angesammelt hatten und nur diese Zellen dienten für die Versuche, soweit sie kein abnormes Verhalten erkennen ließen. Waren z. B. ihre Bewegungen merklich verlangsamt, oder stellten sich im Laufe der Versuche, wie das ab und zu vorkam, plötzliche Schwankungen ihrer Empfindlichkeit gegenüber Licht oder elektrischem Strom ein, so wurden diese Fälle nicht berücksichtigt. In den übrigen Versuchen, die wohl als an unverletzten Zellen vorgenommene gelten dürfen, beobachtet man die gleichen Unterschiede gegenüber den Kolonien, wie wir sie für die „spontan herausgelösten“ Einzelzellen beschrieben haben, bei den „künstlich herausgelösten“ sind aber diese Unterschiede noch größer. So liegt der Schwellenwert noch tiefer (niemals über 210 cm), der phototaktische Umkehrpunkt muß mindestens um 20 cm und die galvanotaktische Schwelle mindestens um 0,34 V überschritten werden, damit die sekundäre Umkehr der Galvanotaxis eintritt, und die Zeit, bis diese sekundäre Umkehr erfolgt, beträgt niemals weniger als etwa 7 Minuten (manchmal ging sie auf etwa 15 Minuten herauf). Nur die individuelle Variabilität schien dieselbe wie bei den spontan herausgelösten Zellen zu sein. Wenn wir also die bei spontan herausgelösten Zellen gefundenen Verhältnisse als schwächere Regulation deuten durften, so ist diese Regulation bei den künstlich herausgelösten eine noch schwächere.

Stellen wir die charakteristischen Unterschiede zwischen den drei Kategorien zusammen, so kommen wir zu folgender Tabelle:

Tabelle 2.
Synura Petersenii.

	Phototakt. Schwelle	Überschreiten		Zeit bis zur sekundären galv. Umkehr
		d. galv. Schwelle um	d. phototakt. Umkehrp. um	
Ganze Kolonien	175—190 cm	0,08—0,10 V	6— 8 cm	2—3 Min.
Spontan herausgel. Einzelzellen	190—210 cm	0,20—0,25 V	12—16 cm	4—5 Min.
Künstlich herausgel. Einzelzellen	> 210 cm	> 0,3 V	> 20 cm	> 7 Min.

Diese Zusammenstellung zeigt deutlich, daß alle Unterschiede, die wir zwischen den Reaktionen unserer Versuchsobjekte feststellen

konnten, einsinnig fortschreitend von den intakten Kolonien über die spontan herausgelösten Einzelzellen zu den künstlich herausgelösten führen. Diese Regelmäßigkeit dürfte, wie mir scheint, ebenfalls gegen die Möglichkeit sprechen, daß wir es in dem Verhalten der künstlich herausgelösten Einzelzellen mit Reaktionen zu tun hätten, die auf direkten Verletzungen der Zelle beruhen könnten.

Eudorina elegans. Die Ergebnisse der Versuche an *Eudorina* gleichen völlig denen an *Synura*. Es bestehen nur geringfügige quantitative Unterschiede. Ich begnüge mich damit, die Ergebnisse an *Eudorina* in Tabelle 3 zusammenzustellen. Aus dem Vergleich dieser Tabelle mit Tabelle 2 gehen die zwischen *Eudorina* und *Synura* bestehenden Unterschiede ohne weiteres hervor.

Tabelle 3.
Eudorina elegans.

	Phototakt. Schwelle	Überschreiten		Zeit bis zur sekundären galv. Umkehr
		d. galv. Schwelle um	d. phototakt. Umkehrp. um	
Ganze Kolonien	160—170 cm	0,04—0,06 V	2— 4 cm	ca. 1—1,5 Min.
Spontan herausgel. Einzelzellen	185—205 cm	0,15—0,20 V	10—14 cm	3—4 Min.
Künstlich herausgel. Einzelzellen	> 210 cm	> 0,28 V	> 18 cm	> 6 Min.

Bemerkenswert ist, daß die stärksten Differenzen zwischen *Eudorina* und *Synura* bei den intakten Kolonien zu finden sind. Bei den spontan herausgelösten Einzelzellen sind sie schon viel geringer und bei den künstlich herausgelösten fast völlig verschwunden.

Versuche an unvollständigen Kolonien. Wie erwähnt, zerfallen die Kolonien von *Synura Petersenii* bei der Vermehrung in einzelne Zellen, aus denen dann durch Teilung wieder neue Kolonien entstehen. Ich verfolgte nun die Beziehungen zwischen Photo- und Galvanotaxis bei den im Aufbau begriffenen Kolonien. Dabei stellte sich heraus, daß, sobald ein System von zwei Zellen entstanden war, es sofort wie eine ganze Kolonie zu reagieren anfing. Die Unterschiede zwischen ganzen Kolonien und spontan herausgelösten Zellen von *Synura* sind so deutlich (s. Tabelle 2), daß ein Irrtum hier ausgeschlossen erscheint.

Diese Ergebnisse lassen sich bis zu einem gewissen Grade auch an *Eudorina* bestätigen. Hier besaß ich zwar keine Systeme aus

zwei Zellen, aber in alten Kulturen, wo die Kolonien schon anfangen zu zerfallen, findet man oft unregelmäßig geformte abnorme Kolonien, die statt 32 nur 4—16 Zellen besitzen. Die meisten davon liegen unbeweglich am Boden der Schalen, es finden sich jedoch stets einige wenige, mit denen photo- und galvanotaktische Versuche an- gestellt werden können. Es zeigt sich nun, daß alle diese abnormen, unvollständigen Formen stets wie ganze Kolonien reagieren (mit dem einzigen Unterschied, daß ihr Schwellenwert stets etwas höher liegt, ihre Empfindlichkeit also geringer ist).

Anhangsweise möchte ich noch kurz auf diejenigen Versuche eingehen, bei denen durch starke elektrische Reize eine primäre Umkehr der Galvanotaxis erzielt wurde, worauf eine sekundäre Phototaxisumkehr eintrat. Wie bereits erwähnt, scheint nach den Versuchen von GEBAUER diese Umkehr der Galvanotaxis auf Milieu- bedingungen und nicht auf der direkten Stromwirkung zu beruhen. Ist diese Auffassung richtig, dann ist aber auch die sekundäre Phototaxisumkehr nach einer primären Umkehr der Galvanotaxis eine Erscheinung sui generis und läßt sich nicht ohne weiteres mit der durch eine primäre Phototaxisumkehr induzierten sekundären Umkehr der Galvanotaxis, wie sie in der vorliegenden Arbeit ge- schildert worden ist, vergleichen. Die dabei zur Beobachtung ge- langenden Phänomene entsprechen aber ganz genau dem, was wir bei der primären Phototaxis- und der sekundären Galvanotaxis- umkehr gefunden hatten. Wir können das wieder in Tabellenform veranschaulichen:

Tabelle 4.

Stromintensität Lichtintensität	Schwelle	> Schwelle	Umkehr	> Umkehr
	Schwelle	G _K P+	G _K P+	G _A P+
> Schwelle	G _K P+	G _K P+	G _A P+	G _A P—

Auch der Vergleich von ganzen Kolonien mit spontan und künstlich herausgelösten Zellen läßt genau dieselben Gesetzmäßig- keiten erkennen: die Schwelle sinkt, die Zeit wird länger, der Betrag, um den Schwellen- und Umkehrpunkt (hier natürlich phototaktische Schwelle und galvanotaktischer Umkehrpunkt) überschritten werden müssen, nimmt zu, und zwar alles in der gleichen Reihenfolge: ganze Kolonien — spontan herausgelöste Einzelzellen — künstlich

herausgelöste Einzelzellen. Diese vollkommene Übereinstimmung läßt doch vermuten, daß der Mechanismus der Regulation in beiden Fällen wenigstens in den Hauptzügen der gleiche ist.

D. Diskussion der Ergebnisse.

Aus den geschilderten Versuchen geht einwandfrei hervor, daß die Beziehungen zwischen Photo- und Galvanotaxis bei ganzen Kolonien, spontan und künstlich herausgelösten Einzelzellen von *Synura Petersenii* und *Eudorina elegans* charakteristische Unterschiede aufweisen. Die Übereinstimmung der Richtung von Photo- und Galvanotaxis ist am größten bei ganzen Kolonien, nimmt ab bei spontan herausgelösten Einzelzellen und ist am schwächsten bei den künstlich herausgelösten. Das äußert sich, wie wir gesehen haben, darin, daß der Betrag um den phototaktischer Umkehrpunkt und galvanotaktische Schwelle überschritten werden müssen, damit die sekundäre Galvanotaxisumkehr einsetzt, sowie die Zeit, die bis zum Eintritt dieser sekundären Umkehr verstreicht, in der angegebenen Reihenfolge zunehmen. Um nun die Frage zu entscheiden, ob wir damit auch die Existenz einer Regulation, wie wir sie in der Einleitung definierten, bewiesen haben, müssen wir noch auf einige Einwände eingehen, die gegen eine derartige Deutung unserer Ergebnisse erhoben werden könnten.

Der erste Einwand beruht auf den eventuell pathologischen Verhältnissen, die bei *Eudorina* und den künstlich herausgelösten Einzelzellen von *Synura* vorliegen könnten. Trotz aller Vorsicht, die wir bei der Auswahl der Versuchsobjekte walten ließen, könnte es doch sein, daß in allen diesen Fällen direkte Veränderungen der Rezeptoren oder Effektoren vorgelegen hätten. Direkte Gegenbeweise gegen diese Annahme lassen sich nicht anführen. Aber sie dürfte kaum wahrscheinlich sein, wenn wir bedenken, wie gesetzmäßig die Veränderungen sind, durch welche die spontan herausgelösten Zellen sich von den künstlich herausgelösten und den intakten Kolonien unterscheiden. Außerdem werden durch diese Annahme die Ergebnisse an den spontan herausgelösten Einzelzellen von *Synura* nicht berührt, denn hier kann man sich wohl keine pathologischen Veränderungen vorstellen. Etwas anderes ist es, wenn wir uns die Frage vorlegen, ob in den Effektoren und Rezeptoren in unseren Versuchen überhaupt Veränderungen vorkommen konnten. Diese Möglichkeit ist nicht von der Hand zu weisen. Sofern wir aber diese Veränderungen nicht als direkt von außen her bewirkte betrachten (und gegen eine

solche Annahme sprechen dieselben Gründe, wie die gegen die Möglichkeit von pathologischen Zuständen angeführten), so sind sie also sekundärer Natur, d. h. durch die Veränderung des Gesamtsystems bewirkt und bestätigen somit die Existenz von Regulationen, die vom System ausgehen.

Ein anderer möglicher Einwand beruht auf der Geringfügigkeit der beobachteten Veränderungen. Es scheint sich ja bloß um kleine rein quantitative Verschiebungen der Grenzwerte zu handeln. Reichen sie aus, um uns das Recht zu geben, von einer echten Regulation zu sprechen? Es scheint mir, daß dieser Einwand nicht berechtigt ist: nicht die Größe der Veränderungen, sondern daß sie überhaupt vorkommen, ist für unsere Frage ausschlaggebend. Hinzu kommt, daß wir ja unsere Versuche an Kolonien ausführten, d. h. an Systemen, in denen die Verbindung der einzelnen Teile miteinander eine recht lose sein dürfte. Hier wäre somit auch kein stärkerer Einfluß von seiten des Gesamtsystems zu erwarten. Von diesem Standpunkt bietet ein Vergleich der Verhältnisse bei *Eudorina* und *Synura* gewisses Interesse: wir haben gesehen, daß die Übereinstimmung der Photo- und der Galvanotaxisrichtung bei Kolonien und spontan herausgelösten Einzelzellen von *Eudorina* eine bessere war, als bei denen von *Synura*. Das könnte darauf hinweisen, daß die *Eudorina*-Kolonie ein einheitlicheres Ganzes, als die Kolonie von *Synura* bildet. Schließlich werden wir noch sehen, daß der Regulationsvorgang höchstwahrscheinlich sich nicht nur auf diese Differenzen zwischen Kolonien und Einzelzellen beschränkt, sondern daß die Übereinstimmung der Reaktionsrichtungen selbst als Regulationsvorgang aufzufassen ist.

Wir kommen somit zu dem Schluß, daß die Differenz im Verhalten von ganzen Kolonien und Einzelzellen auf einer Regulation, die vom Gesamtsystem ausgeht, beruht. Wie sind nun aber die Unterschiede zwischen spontan und künstlich herausgelösten Zellen aufzufassen? Ich möchte dafür folgende Erklärung vorschlagen: die Einzelzellen im Verband der Kolonie verlieren einen Teil ihrer Selbständigkeit, sie sind weniger vollkommene Individualitäten; wenn wir sie nun aus diesem Verband plötzlich und auf künstlichem Wege herausreißen, so haben sie keine Zeit sich umzustellen und behalten auch weiter diese ihre unvollkommenere Individualität, die sich u. a. auch in der unvollkommeneren Regulation äußert. Wenn dagegen das System sich von selbst auflöst, seine Bestandteile also allmählich und sozusagen auf physiologischem Wege frei werden (das gilt besonders für *Synura*), so haben sie die Möglichkeit, ihre

in der Kolonie unterdrückte Individualität schon während dieses Zerfalls allmählich wiederzugewinnen, sie werden zu vollkommeneren Individuen und dementsprechend ist auch ihre Regulation eine vollkommenerere.

Aus dem Unterschied zwischen künstlich und spontan herausgelösten Zellen geht also mit Sicherheit wenigstens die Existenz einer Regulation bei den letzteren hervor. Was dagegen erstere betrifft, so können wir keine direkten Beweise dafür anführen, daß auch hier die Beziehungen zwischen Photo- und Galvanotaxisrichtung durch das Gesamtsystem reguliert werden. Da aber bei Kolonien und spontan herausgelösten Zellen eine solche Regulation, wie wir gesehen haben, zweifellos besteht, so sehe ich keinen Grund, warum wir annehmen sollten, daß bei den künstlich herausgelösten sich nun die Sache prinzipiell anders verhalten sollte, und glaube, daß auch hier eine Regulation der Photo- und Galvanotaxisrichtung durch das Gesamtsystem der Zelle vorliegt.

Wir können nun daran gehen, Natur und Wirkungsbereich dieser Regulation näher zu umschreiben. Vor allem wollen wir auf die Frage der Lokalisation eingehen. Wir haben schon in der Einleitung den Einwand erwähnt, den KÖHLER gegen die Existenz von räumlich beschränkten Zentren macht. Mir scheint dieser Einwand recht beweiskräftig. Mehr noch: ich glaube, daß alle Vorstellungen von „Zentren“ bei Protisten von unerlaubten Analogien zu den Verhältnissen, wie wir sie bei Metazoen kennen, ausgehen. Nun mögen solche Analogien in Wirklichkeit bestehen oder nicht — wenn wir sie aber zum Ausgangspunkt unserer Untersuchungen an Protisten machen, so laufen wir Gefahr, gerade das Spezifische und Charakteristische der Vorgänge bei den Einzelligen aus unserem Blickfeld zu verlieren. So auch in unserem Fall; aus unseren Versuchen geht hervor, daß von einer „zentralen“ Regulation hier keine Rede sein kann. Ist es schon kaum möglich von Zentren in so undifferenzierten Kolonien, wie die von *Eudorina* und *Synura*, zu sprechen, so wird diese Möglichkeit durch das Verhalten der unvollständigen Kolonien gänzlich ausgeschlossen. Denn wo sollte ein „Zentrum“ z. B. in einem 2-Zellensystem von *Synura* herkommen? Es gibt auch nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, daß eine der Zellen die führende Rolle übernehmen sollte. Wir haben es also in unseren Objekten nicht mit einer „zentralen“ Regulation, sondern mit einem Systemfaktor der Regulation zu tun und wenn wir uns daran erinnern, was wir im vorigen Absatz über die Regulation in den Einzelzellen gesagt haben, so werden wir zu dem Schluß kommen,

daß ein analoger Systemfaktor der Regulation die Vorgänge nicht nur in ganzen Kolonien, sondern auch in den Einzelzellen beherrscht (selbstverständlich ist das System der Kolonie ein anderes, als das einer Einzelzelle, und das Zustandekommen der Regulation muß bei beiden auf verschiedenen Grundlagen beruhen, aber es wird sich eben auch bei den Einzelzellen nicht um lokalisierte, räumlich beschränkte „Zentren“ handeln).

Was nun den Wirkungsbereich dieses Regulationsfaktors betrifft, so könnte man zunächst denken, daß er nur eine größere Übereinstimmung der beiden Reaktionsrichtungen herbeiführt, die Übereinstimmung als solche aber ein von ihm autonomer Vorgang sei. Bei näherer Betrachtung sehen wir aber, daß das nicht der Fall sein kann. Da die Rezeptoren für beide Reizarten sicher verschieden sind, so kann die „Gleichschaltung“ der beiden Reaktionen nicht in ihnen zustande gekommen sein. Wollten wir aber die Effektoren dafür verantwortlich machen, so wäre der Unterschied zwischen spontan und künstlich herausgelösten Einzelzellen unverständlich: denn wenn wir auch annehmen würden, daß durch die Zerstörung der Kolonie Veränderungen in den Effektoren oder in den Bedingungen für ihre Tätigkeit eintreten sollten, so müßten diese Veränderungen für beide Arten von Einzelzellen die gleichen sein, und also auch gleiche Abweichungen im Verhalten bedingen, was, wie wir wissen, nicht der Fall ist. Es bleibt also nur das Leitungssystem, das für die „Gleichschaltung“ der Reaktionen verantwortlich gemacht werden kann. Nun wissen wir nichts Sicheres über die Reizleitung bei Protisten überhaupt und bei unseren Objekten im besonderen; es ist durchaus möglich, daß bei diesen eine diffuse Reizleitung durch das ganze Protoplasma stattfindet, die sich eben nur an den Stellen äußert, wo Effektoren vorhanden sind. Dann wäre eine „Gleichschaltung“ in der Reizleitung eben gleichbedeutend mit einer „Gleichschaltung“ durch das Gesamtsystem. Aber auch wenn es sich herausstellen sollte, daß ein irgendwie differenziertes Leitungssystem bei unseren Protisten vorhanden ist (wofür bis jetzt keine Anzeichen vorliegen), so müßten wir sagen, daß seine Tätigkeit sich nicht auf die bloße Reizleitung beschränkt, sondern eine integrierende, d. h. regulierende, ist. Wir müßten also auch in diesem Fall die Existenz einer Regulation in obigem Sinn annehmen, wobei dieser Regulationsvorgang noch von einer übergeordneten, vom Gesamtsystem ausgehenden Regulation beeinflusst wird. So führen uns also die geringfügigen quantitativen Unterschiede im Verhalten von ganzen Kolonien und einzelnen Zellen zu recht interessanten theoretischen Schluß-

folgerungen über die Bedeutung des Gesamtsystems für die Reizerscheinungen der Protisten.

Aus unseren Versuchen lassen sich noch einige Schlüsse ziehen, die für verschiedene theoretische Probleme von Bedeutung sind. So sehen wir z. B., daß Kolonien keine einfachen Summen der sie zusammensetzenden Zellen darstellen. Sie sind Systeme, die eine höhere Einheit bilden nicht nur in bezug auf Form, sondern auch hinsichtlich der Reizvorgänge. Von besonderer Bedeutung ist dabei die Tatsache, daß schon eine Kolonie aus 2 Zellen ein solches, der Einzelzelle übergeordnetes, System bildet. Die ersten Merkmale des vielzelligen Organismus sind also schon in diesem primitiven, undifferenzierten Zweizellensystem enthalten und grenzen es gegen die eigentlichen Einzelligen ab. Wie die Grenze gegen die eigentlichen Vielzelligen aufzufassen ist, darüber müssen uns weitere Untersuchungen aufklären.

Eine andere Schlußfolgerung aus unseren Versuchen bezieht sich auf die Frage der Individualität bei Protisten. Bei den Vielzelligen ist gerade die zentral erfolgende Regulation der Reizantwortung eine der Grundlagen des ein einheitliches Ganzes darstellenden Individuums. Bei den Protisten fehlen höchstwahrscheinlich die Zentren und vielleicht auch ein spezifisches Reizleitungssystem in dem Sinne, wie wir diese Gebilde bei den Vielzelligen auffassen. Trotzdem sehen wir auch bei Protisten eine vom Gesamtsystem ausgehende einheitliche Regulation der Reizvorgänge. Diese Regulation bildet auch hier eine der Grundlagen des einheitlichen Systems, eine der wichtigsten Äußerungen des organisierten Individuums.

Eine speziellere Bedeutung gewinnen unsere Versuche für die Theorie der Reizerscheinungen bei Protisten. Wenn unsere Ansicht über den Geltungsbereich der vom Gesamtsystem ausgehenden Regulationsvorgänge zu Recht besteht, so sind 1. Erklärungsversuche der Umkehrerscheinungen, die mit irgendwelchen spezifischen die Richtung bestimmenden Substanzen (z. B. licht- oder elektrizitätsempfindlichen, vgl. LUNTZ, 1935) operieren, sehr wenig wahrscheinlich; 2. die bekannten Erscheinungen von Umstimmung durch Begleitreize (z. B. der Geotaxis von Paramaecien durch Belichtung) sind höchstwahrscheinlich auf analoge Regulationsprozesse zurückzuführen; 3. es ist zu erwarten, daß auch ganz andere Reizqualitäten in dem gleichen Verhältnis zum Lichtreiz stehen wie die elektrische Reizung. Alle diese Fragen harren noch der weiteren experimentellen Untersuchung.

E. Zusammenfassung.

1. Es wird der Begriff der Regulation der Reizbeantwortung in seinem Gegensatz zur bloß automatischen Koordination der Bewegungsorganellen bei Protisten definiert und eine Methode ausgearbeitet, um die Existenz einer solchen Regulation experimentell nachzuweisen.

2. Die Erscheinungen der Regulation werden an den Beziehungen zwischen Photo- und Galvanotaxis bei ganzen Kolonien und einzelnen, aus diesen herausgelösten Zellen von *Synura Petersenii* und *Eudorina elegans* untersucht. Die Einzelzellen werden auf 2 Wegen erhalten: 1. durch spontanen Zerfall der Kolonien, entweder im normalen Lebenszyklus, wie bei *Synura*, oder in alten Kulturen, wie bei *Eudorina* („spontan herausgelöste Einzelzellen“), oder 2. durch künstliche Zerstörung der Kolonien — direktes Sonnenlicht bei *Synura*, mechanische Zerstörung bei *Synura* und *Eudorina* („künstlich herausgelöste Einzelzellen“).

3. Negative Phototaxis wird primär durch starke Belichtung erzeugt; sie löst sekundär eine Umkehr der Galvanotaxis (von kathodischer zu anodischer) aus. Die sekundäre Galvanotaxisumkehr tritt aber nur unter der Bedingung ein, daß der Umkehrpunkt für die Phototaxis und die Schwelle für die Galvanotaxis um einen gewissen Betrag überschritten werden; außerdem vergeht eine gewisse Zeit, bis nach dem Beginn der primär negativen Phototaxis die sekundär anodische Galvanotaxis einsetzt.

4. Diese Beträge und die Zeit sind verschieden bei ganzen Kolonien und den beiden Kategorien von Einzelzellen. Sie sind am kleinsten bei ganzen Kolonien, größer bei den spontan herausgelösten Einzelzellen und am größten bei den künstlich herausgelösten. Auch der Schwellenwert ist verschieden: er ist am höchsten bei ganzen Kolonien, am tiefsten bei künstlich herausgelösten Einzelzellen. Die Beträge, um welche Umkehrpunkt und Schwelle überschritten werden müssen, und die Zeit, die bis zum Eintritt der Galvanotaxisumkehr verstreicht, sind in ganzen Kolonien von *Eudorina* kleiner als in solchen von *Synura*; der Unterschied ist geringer bei den spontan herausgelösten Einzelzellen und verschwindet fast völlig bei den künstlich herausgelösten. In unvollständigen Kolonien von *Synura* reagieren Systeme aus zwei Zellen bereits wie ganze Kolonien.

5. Durch starke elektrische Ströme läßt sich auch eine primäre Galvanotaxisumkehr erreichen, auf die eine sekundäre Phototaxisumkehr folgt. Die Verhältnisse sind hier genau dieselben wie bei

der primären Phototaxis- und sekundären Galvanotaxisumkehr; da aber nach einigen Angaben die Umkehr der Galvanotaxis durch starke Ströme nicht auf der direkten Stromwirkung, sondern auf Milieubedingungen beruht, so werden diese Versuche für die Beurteilung der Versuchsergebnisse nicht herangezogen.

6. Aus allen geschilderten Resultaten wird gefolgert, daß die Reizbeantwortung in den Kolonien und Einzelzellen von *Synura Petersenii* und *Eudorina elegans* durch das ganze System der Kolonie bzw. der Zelle reguliert wird („Systemfaktor der Regulation“). Es werden einige theoretische Schlußfolgerungen angeführt, die sich auf das System der Kolonien, auf die Individualitätsfrage und die Theorie der Reizerscheinungen bei Protisten beziehen.

Literaturverzeichnis.

- BLÄTTNER (1927): Arch. f. Protistenk. Bd. 58 p. 55.
 GEBAUER (1930): Beitrag Biol. Pflanz. Bd. 18 p. 463.
 KOEHLER, O. (1926 a): Jahresber. ges. Physiol. p. 823.
 — (1926 b): Handb. norm. path. Physiol. Bd. 11 p. 1029.
 LUNTZ (1931 a): Ztschr. vergl. Physiol. B. 14 p. 68.
 — (1931 b): Ibid. Bd. 15 p. 652.
 — (1932): Ibid. Bd. 16 p. 204.
 — (1935): Arch. f. Protistenk. Bd. 84 p. 495.
 MAINX (1929): Arch. f. Protistenk. Bd. 60 p. 105.
 MAST (1927 a): Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 5 p. 730.
 — (1927): Ibid. Bd. 5 p. 739.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [86_1935](#)

Autor(en)/Author(s): Luntz A.

Artikel/Article: [Über die Regulation der Reizbeantwortung bei koloniebildenden grünen Einzelligen \(Versuche an *Synura Petersenii* Korsh. und *Eudorina elegans*\). 90-112](#)