

# Weitere Beiträge zur Physiologie der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium*.

## I. Lyotrope und cytotrope Reihen.

Von

**W. Stempell** (Münster i. W.).

(Hierzu 1 Tabelle und 1 Textfigur.)

---

### Einleitung.

Die hauptsächlich von DEGEN<sup>1)</sup> und mir<sup>2)</sup> vertretene und begründete Auffassung, daß die pulsierende Vakuole ein vorwiegend osmotisches System sei, dürfte jetzt kaum noch ernstlichen Widerspruch finden und ist auch noch in einer neueren Arbeit von HERFS<sup>3)</sup> wieder vertreten worden. Mit der Feststellung dieser Tatsache sind aber alle an den pulsierenden Vakuolen beobachteten Erscheinungen keineswegs restlos erklärt. Sehen wir hier zunächst einmal davon ab, daß die zahlenmäßigen Angaben der einzelnen Untersucher oft stark voneinander abweichen, und ferner von der auch von mir (l. c. p. 453) erörterten Tatsache, daß *ceteris paribus* zuweilen sogar vordere und hintere Vakuole des gleichen Tieres erhebliche Unterschiede in der Frequenz aufweisen — ein Umstand, der neben-

---

<sup>1)</sup> Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. in: Botan. Ztg. Jg. 63, 1905 p. 160 ff.

<sup>2)</sup> Über die Funktion der pulsierenden Vakuole und einem Apparat zur Demonstration derselben. in: Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Physiol. Bd. 34 1914 p. 437 ff.

<sup>3)</sup> Die pulsierende Vakuole der Protozoen, ein Schutzorgan gegen Aussüßung. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 44, 1922 p. 227 ff.

bei gesagt, der erblichen Analyse schon Schwierigkeiten machen würde —, so bleibt noch eine ganze Reihe von Tatsachen, welche die — an sich zweifellos richtige — Osmosetheorie doch noch nicht als eine ganz restlose Erklärung erscheinen lassen. Ich habe in meiner Arbeit (l. c. p. 448 ff.) einige dieser offenbar gesetzmäßigen Abweichungen unter dem Thema „Giftwirkungen“ schon kurz besprochen und damals gefunden, daß eine Anionenreihe  $\text{F} \langle \text{Cl} \rangle \text{J} \langle \text{Br} \rangle$  zu gelten scheint, deren Giftigkeitsgrenzen sich annähernd wie die Atomgewichte verhalten. Der Begriff der Giftwirkung konnte aber damals nicht weiter analysiert werden. Weitere Fortschritte waren hier nur zu erhoffen, wenn man von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten ausging. Die Abweichungen, welche starke Elektrolyte von den osmotischen Gesetzen zeigen, haben bekanntlich schon vor längerer Zeit dazu geführt, die Ionen in bezug auf ihre Fähigkeit zur Hydratation genauer zu untersuchen, und man war hier dazu gekommen, bestimmte, z. B. bei der Entquellung (Aussalzung) der hydrophilen Kolloide durch Neutralsalze gültige Ionenreihen aufzustellen, die sich mit den zuerst von HOFMEISTER<sup>1)</sup> angegebenen, für die verschieden starke Ausfällung der Kolloide durch Salze maßgebenden sogenannten Fällungsreihen deckten. Die gleiche, in ihren letzten Ursachen noch umstrittene Gesetzmäßigkeit trat dann auch bei vielen biologischen Erscheinungen hervor.<sup>2)</sup> Man bezeichnet nach dem Vorgange von FREUNDLICH<sup>3)</sup> die der Fällungswirkung (Entquellungswirkung) entgegengesetzte Lösungswirkung (Quellungswirkung) der Neutralsalze jetzt häufig als Lyotropie. Dieselbe ist für verschiedene Anionen und Kationen verschieden groß, und die resultierenden lyotropen Reihen kehren sich bei umgekehrter Reaktion je nach dem Objekt ganz oder teilweise um. So gilt im allgemeinen in alkalischer Lösung bei der Fällungswirkung an kolloidalem Eiweiß die Kationenreihe  $\text{Li} \langle \text{Na} \rangle \langle \text{K} \rangle \langle \text{Rb} \rangle \langle \text{Cs} \rangle \langle \text{NH}_4 \rangle \langle \text{Mg} \rangle \langle \text{Ca} \rangle$  (wobei also  $\text{Ca} \langle \rangle$  die stärkste Fällungswirkung hat) und die Anionenreihe  $\text{SCN} \langle \rangle \langle \text{J} \rangle \langle \text{Br} \rangle \langle \text{NO}_3 \rangle \langle \text{Cl} \rangle \langle \text{CH}_3\text{COO} \rangle \langle \text{HPO}_4 \rangle \langle \text{Tartrat} \rangle \langle \text{Citrat} \rangle \langle \text{SO}_4 \rangle \langle \rangle$ <sup>4)</sup>.

1) Verschiedene Aufsätze in: Arch. f. exper. Pathol. Bd. 24, 1887 p. 1, 247. Bd. 28, 1891 p. 210, 247.

2) Vgl. darüber HÖBER, Physik. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe 4. Aufl. 1914 p. 309 ff., OPPENHEIMER, Handb. d. Biochemie 2. Aufl. 1923 Bd. 2 p. 80. BECHHOLD, Die Kolloide in Biologie und Medizin. 3. Aufl. 1920 p. 87, 320 u. a. STFMPELL u. KOCH, Elemente der Tierphysiologie. 2. Aufl. 1923 p. 144. v. TSCHERMAK, Allg. Physiologie Bd. 1 1916 p. 130 u. a.

3) Kapillarchemie, Dresden 1909 p. 54, 410 ff.

4) cit. nach TSCHERMAK l. c. p. 129, 130.

Bei verdünnten Chloridlösungen und Säureeiweiß kehren sich die Reihen geradezu um. Auch im einzelnen hat die Natur des Eiweißkörpers, die H-Ionenkonzentration und die Art des zugehörigen Anions bzw. Kations Einfluß auf die Reihenfolge, und besonders über die Stellung von  $\text{SCN}'$  und  $\text{SO}_4''$  finden sich abweichende Angaben in der Literatur.<sup>1)</sup>

Die Reihen, die man bisher bei der Beeinflussung der verschiedensten organischen Prozesse (Flimmerbewegung, Plasmazerfall im Stiel von *Zoothamnium*, Wachstum der Pflanzen, Muskeleerregbarkeit, Ruhestrom des Muskels, Nervenirregbarkeit, Hämolyse usw.) durch Salze gefunden hat und die man als cytotrope, cytotoxische, cytolytische oder Übergangsreihen bezeichnet hat, zeigen zwar hier und da einzelne Abweichungen von den rein physikalisch-chemischen lyotropen Reihen, aber im großen und ganzen doch eine so große Übereinstimmung mit diesen, daß man hier die gleiche Gesetzmäßigkeit annehmen muß. So gilt z. B. für eine bei der Ausfällung von Hämoglobin aus künstlichen Lösungen, also für eine Versuchsanordnung, die gewissermaßen in der Mitte zwischen biologischem und physikochemischem Experiment steht, in neutraler, schwach saurer und alkalischer Lösung die Kationenreihe  $\text{Li}' < \text{Na}' \dots \dots < \text{K}'$ ; in saurer Lösung die Anionenreihe  $\text{SCN}' < \text{NO}_3' < \text{Cl}' < \text{CH}_3\text{COO}' < \text{SO}_4''$ , in neutraler und alkalischer Lösung dagegen die umgekehrte Anionenreihe:  $\text{SCN}' < \text{NO}_3' < \text{Cl}' < \text{CH}_3\text{COO}' < \text{SO}_4''$ .<sup>2)</sup> Der Kationenreihe und der „sauren“ Anionenreihe werden wir auch weiter unten begegnen.

Da meines Wissens die Frequenz der pulsierenden Vakuole auf diese Gesetzmäßigkeiten, deren Einfluß auf die Permeabilität der Zellmembran und damit das Vakuolenspiel ja so wahrscheinlich ist, noch nicht geprüft worden ist, habe ich eine derartige Untersuchung angestellt und — wie ich hier vorwegnehmen darf — zu meiner Überraschung eine fast noch größere Übereinstimmung der ermittelten Reihen mit den lyotropen Reihen gefunden, als sie von den meisten anderen cytotropen Reihen bekannt war. Ich teile die in dieser Richtung erzielten Resultate hier mit und behalte mir vor, bei späterer Gelegenheit die Analyse der Vakuolenfunktion auch noch nach anderer Richtung hin (cytotoxische Wirkungen, Ionenantagonismus usw.) zu vervollständigen.

<sup>1)</sup> Leider führt die etwas verwirrende Schreibweise auch häufig zu Irrtümern und Druckfehlern, besonders in Lehr- und Handbüchern!

<sup>2)</sup> Vgl. MICHAELIS, L.: Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1921 p. 16.

### Material und Untersuchungsmethode.

Als Material diente *Paramecium*, und zwar wurde, soweit es möglich war, darauf geachtet, daß es sich stets um *Paramecium caudatum* handelte. Die Infusorien wurden in der üblichen Weise in Heukulturen gezüchtet, dann wurde das Material in senkrecht stehenden weiten Glasröhren unter Benutzung des negativen Geotropismus der Tiere und schließlich noch mittels einer Handzentrifuge weiter konzentriert. Da es darauf ankam, die rein osmotische Wirkung auszuschalten, so wurden als Untersuchungsflüssigkeiten nur isotonische Lösungen verwandt. Die benötigte Konzentration der verschiedenen Salze wurde ermittelt, indem das Molekulargewicht durch den isotonischen Koeffizienten<sup>1)</sup> und 100 dividiert wurde. Die so gewonnene Prozentzahl wurde dann noch mit 2 multipliziert, da bei dem Versuche die Lösung nachher, um die Paramäcien hineinzubringen, mit der gleichen Menge Wasser verdünnt werden mußte. Es wurden also in sorgfältig gereinigten Reagenzgläsern, die mit Kautschukstopfen verschlossen werden konnten, je 10 ccm einer den doppelten Prozentgehalt des Salzes enthaltenden Lösung in zweimal in Jenenser Glas destilliertem Wasser hergestellt. Als Salze dienten meist reine МЕРСК'sche Präparate, und zwar wurden möglichst trockne Salze genommen und bis zur dritten Dezimale genau abgewogen. Die so erreichte Genauigkeit dürfte für den vorliegenden Zweck völlig ausreichen, zumal die Schwankungen in der Vakuolenfrequenz oft sogar am einzelnen Tier so groß sind, daß etwaige kleine Abweichungen von völliger Isotonie der Lösungen miteinander, wie sie durch die der Methode anhaftenden Fehlerquellen (Kristallwasser und Feuchtigkeit mancher Salze, Ungenauigkeit des isotonischen Koeffizienten usw.) entstehen könnten, dagegen gar nicht ins Gewicht fallen. Bei allen benutzten Salzlösungen wurde endlich die Wasserstoffionen-Konzentration nach unten angegebener Methode bestimmt.

In der einen Versuchsreihe (A) wurden nun in Glasklötzchen mit Hohlschliff (sog. Salznäpfchen) gleichzeitig je 0,1 ccm einer viele

<sup>1)</sup> DE VRIES: Analyse der Turgorkraft. in: PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. 14 p. 537. Als isotonische Koeffizienten wurden abgerundete Zahlen genommen, und zwar für NaCl:3, KCl:3, RbCl:3, CsCl:3, LiCl:3, KJ:3, KNO<sub>3</sub>:3, KBr:3, KCl:3, KCH<sub>3</sub>COO:3, K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:4, Rohrzucker:2, Traubenzucker:2, MgCl<sub>2</sub>:4, BaCl<sub>2</sub>:4, CaCl<sub>2</sub>:4, SrCl<sub>2</sub>:4, AlCl<sub>3</sub>:6, NH<sub>4</sub>Cl:3, NaFl:3, Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>:4, NaHCO<sub>3</sub>:3, Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>:4, NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>:3, Na<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>:5, Dinatriumtartrat:4, Trinatriumcitrat:5, NaJ:3, NaNO<sub>3</sub>:3, NaBr:3, NaCl:3, NaCH<sub>3</sub>COO:3, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:4, Harnstoff:0, MgSO<sub>4</sub>:2, (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>:4, NaSCN:3.

Paramäcien enthaltenden Kultur und 0,1 ccm Salzlösung gemischt und sofort mit einer Glimmerplatte bedeckt, um die Verdunstung möglichst zu verhindern. Die Kulturen wurden dann nach je 1—5 Stunden, 24 Stunden, 48 Stunden, 72 Stunden usw. mit ZEISS' Objektiv A und Ocular 2, bzw. Compensationsocular 18 untersucht. Die Düntheit der Glimmerplatte ließ ohne weiteres eine Einstellung mit diesem Objektiv zu. Grundsätzlich wurden alle Bestimmungen der Vakuolenfrequenz also nur an solchen Tieren gemacht, die sich in einem genügend umfangreichen Medium frei bewegen konnten und nicht durch Deckglasdruck festgelegt waren. Wie ich schon in meiner ersten Vakuolenarbeit dargetan habe, wird ja die Frequenz durch den Deckglasdruck stark beeinflusst, und ich mußte daher bestrebt sein, wenigstens diese Fehlerquelle auszuschließen. Allerdings macht die Feststellung der Frequenzahlen unter diesen Umständen erheblich größere Schwierigkeiten, und lange Beobachtungsreihen am einzelnen Tier ließen sich so nur selten gewinnen; aber bei einiger Übung erhält man, besonders wenn man Comp. Oc. 18 und künstliche, etwas schiefe Beleuchtung anwendet, auch so genügendes Material. Natürlich ist es meist unmöglich, an einem schnell schwimmenden Tier die Vakuolenfrequenz zu bestimmen; aber es finden sich, besonders nachdem die erste Shockwirkung vorüber ist, immer genügend viele thigmotaktisch einige Zeit festliegende oder sich am Flüssigkeitsrand bzw. an Nahrungsmaterial langsam durcheinander schiebende Tiere, die sichere Feststellungen erlauben. Als Zeitmesser dienten ein auf Sekundenschlag eingestelltes Metronom und eine Stoppuhr. Die Versuchsreihe B wurde in der gleichen Weise wie A angestellt; nur wurde durch zweimaliges Zentrifugieren die Kulturflüssigkeit vollständig entfernt und durch destilliertes Wasser ersetzt, mit anderen Worten, es wurden die im Kulturmedium befindlichen Salze ausgeschaltet. Es zeigte sich aber, daß dies nur in unvollkommener Weise möglich war, da bei dem Einbringen der Paramäcien in das destillierte Wasser meistens sofort viele Tiere abstarben, und so doch wieder unbekannte Salze in die Flüssigkeit hineingelangen. Trotzdem starben auch die übrigen Tiere meist eher ab als bei Versuchsanordnung A, und es konnten daher für das zunächst ins Auge gefaßte Problem aus der Versuchsserie B nicht so gute Ergebnisse erzielt werden wie aus A. Immerhin waren sie als Kontrolle brauchbar und ließen auch hier und da Schlüsse über toxische Wirkungen ungenügender Ionenmischung usw. zu. Natürlich wurde bei beiden Versuchsreihen gleichzeitig eine Kontrolle in Kulturwasser (A) bzw. destilliertem Wasser (B) angesetzt.

Die angewandten Salze und noch einige weitere, von mir des Vergleichs halber herangezogene Stoffe, wie Harnstoff, Traubenzucker und Rohrzucker sind mit der bei den Versuchen wirklich angewandten Konzentration in der umstehenden Tabelle verzeichnet. Die Abkürzungen sind in der Tabelle erklärt. Untersucht wurde bei einer Zimmertemperatur von 19° Celsius. Um ein von der Vakuolentätigkeit unabhängiges Maß für das allgemeine Befinden der Tiere zu haben, wurde übrigens auch meist noch deren Schnelligkeit bestimmt.

### Untersuchungsergebnisse.

Indem ich der Platzersparnis halber hier davon absehe, meine ausführlichen Protokolle mitzuteilen, begnüge ich mich damit, in der bestehenden Tabelle die bei den einzelnen Kombinationen errechneten Durchschnittszahlen der Frequenz (in Sekunden) aufzuführen und setze nur in Klammern jedesmal die Zahl der beobachteten Individuen (römische Ziffern) sowie die Zahl der im ganzen beobachteten Pulsintervalle (arabische Ziffern) hinzu. Alles weitere ergibt sich aus der umstehenden Tabelle.

Betrachten wir zunächst an Hand der Tabelle die Wirkung der Kationen der Alkalimetalle. Ordnet man nach den in der Tabelle gegebenen Durchschnittszahlen (unter Einsetzung einer Vakuolenfrequenz von  $\infty$  in allen den Fällen, wo die Tiere tot waren) die Kationen je nach dem Grade an, in dem sie die Vakuolenfrequenz hinaufsetzen, d. h. also die Vakuolentätigkeit hemmen, so ergäbe sich bei Berücksichtigung des allgemeinen Durchschnitts der Versuchsserien A und B die Reihe:



Die gleiche Reihe erhält man aus dem Durchschnitt von A allein. Nimmt man dagegen allein den Durchschnitt von Versuch A 1 und A 2 so ergibt sich etwas abweichend:



Die aus A und B gewonnene Reihe entspricht genau der Reihe, die andere Untersucher (vgl. BECHHOLD l. c. p. 322) bei der Herabsetzung der Erregbarkeit der Nerven gefunden haben und fast genau den Reihen, die sich bei der Herabsetzung der Muskelirregbarkeit und der Begünstigung der Hämolyse ergeben haben:



eine Reihe, die sich, wenn auch etwas unsicher, herausstellt, wenn man im vorliegenden Fall Versuch B 2 für sich nimmt. Bei Berücksichtigung aller Faktoren und besonders der allgemeinen Unter-

Frequenzzahlen der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* bei 19° C in verschiedenen schnitt. Eingeklammerte Zahlen: römische = Zahl der beobachteten Individuen, arabische = Zahl Hälfte der Individuen tot, w + = einige wenige Individuen tot, st = meiste Individuen thigmotaktisch stadien, l = lebend, k = etwas kontrahiert, a = ausgestreckt abgestorben, M = Metanitrophenol, die Tiere brauchten, um bei Objektiv A und Okular 2 (ZEISS)

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoff-exponent der benutzten Salzlösung (Ph)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstammlösung mit Kulturwasser verdünnt)						
			A 1	A 2	A 3	A 4	A 5	A 6	A 7
			nach 1/2—5 Std.	nach 24 Std.	nach 48 Std.	nach 72 Std.	nach 96 Std.	nach 8 Tagen	Sch nach 1/2—2 Std.
NaCl 0,19 proz.	6,89	M	14 (II 5)	26 (III 6)	26,2 (II 8)	l	l	l	2
KCl 0,24 proz.	6,79	M	12,3 (II 18)	w st 40,7 (IV 10)	102,1 (II 6)	l	l	++	3,5
RbCl 0,40 proz.	6,79	M	21,6 (II 3)	w st 35 (III 10)	+ 74,3 (III 3)	l	l	++	4
CsCl 0,56 proz.	6,89	M	13,1 (IV 10)	st w + 103 (III 3)	++ a	++	++	++	3,5
LiCl 0,14 proz.	6,79	M	14,8 (XII 73)	21,9 (V 22)	st 38,4 (III 7)	l	l	++	2,5
MgCl <sub>2</sub> 0,23 proz.	6,65	M	C	21,5 (III 10)	27 (I 2)	l	l	++	2
BaCl <sub>2</sub> 0,52 proz.	6,89	M	+ 101 (II 2)	++ bis auf 3 258 (II 2)	++	++	++	++	++
CaCl <sub>2</sub> 0,27 proz.	6,79	M	15,3 (II 8)	w st C 15 (IV 19)	17 (I 3)	l	l	++	2
SrCl <sub>2</sub> 0,39 proz.	6,84	M	st 11,4 (V 24)	w st 14 (VI 16)	st 17 (I 2)	l	l	++	st 2
AlCl <sub>3</sub> 0,22 proz.	4,26	α	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a
NH <sub>4</sub> Cl 0,17 proz.	6,89	M	21,1 (III 8)	w + 11,1 (IV 17)	st 20 (I 3)	l	l	++	3
NaFl 0,14 proz.	6,89	M	w + 63 (12)	++	++	++	++	++	k 4 +
NaBr 0,34 proz.	5,48	P	21,3 (II 8)	st 23,8 (IV 10)	34 (II 3)	l	l	++	2
NaJ 0,55 proz.	6,18	P	22,4 (III 11)	C 25,2 (IV 11)	30 (II 6)	l	l	++	2 w + w st

belle.

isotonischen Lösungen. Frequenzzahlen = Zahl der Sekunden zwischen zwei Pulsationen im Durch-  
der Beobachtungen. Sonstige Zeichen: Es bedeutet: ++ = alle Individuen tot, + = etwa die  
festliegend, w st = wenige Individuen festliegend, C = einige Individuen in Conjugation, T = Teilungs-  
P = Paranitrophenol,  $\alpha$  =  $\alpha$ -Dinitrophenol, Ph = Phenolphthalein, Sch = Zeit in Sekunden, die  
einmal das Gesichtsfeld zu durchqueren.

Versuchsreihe B  
(Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)

B 1 nach 1/2—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ 15 (X 23)	13,6 (I 3)	28,5 (I 2)	18 (I 2)	++	
	über 50 (I 2) w + w st	++	++	++	++	3,5
	w t w st 27 (II 3)	++	++	++	++	4
	+ k C 28 (?)	++ a	++ a	++	++	3,5
	st 12,5 (VI 22)	w st 29,6 (III 8)	+ über 100	++	++	
	+ st 11,2 (II 5)	w + 17 (II 2)	st 16,2 (II 4)	13 (III 4)	1	
st	++ a	++ a	++ a	++	++	
	w + 10,7 (VII 24)	C 24,9 (VIII 16)	17,4 (IV 5)	14,2 (V 4)	++	2
st 12,8 (III 7)	w + 50 (II 1)	+ w st 33 (III 7)	30,2 (II 4)		1	
++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	
w +	+ 31 (I 2)	++ bis auf 4 Exemplare	++	++	++	
+ 20,8 (IV 7)	+ 93 (I 1)	+ 20 (I 2)	++	++	++	
+ 14 (I 1)	+ 11,7 (IV 7)	+ 16,8 (II 5)	50,4 (III 5)		1	
+ st 16,9 (IV 11)	+ 26 (I 3)	+ 10,4	+ 53,4 (III 5)			

Fortsetzung

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoffexponent der benutzten Salzlösung (Ph)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstammlösung mit Kulturwasser verdünnt)							
			A 1 nach 1/2—5 Std.	A 2 nach 24 Std.	A 3 nach 48 Std.	A 4 nach 72 Std.	A 5 nach 96 Std.	A 6 nach 8 Tagen	A 7 Sch nach 1/2—2 Std.	
NaCl 0,19 proz.	6,89	M	14 (II 5)	26 (III 6)	26,2 (II 8)	1	1	1	1	2
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> 0,26 proz.	10,3	Ph	w + w st 14 (II 12)	12,3 (IV 10)	14,6 (IV 7)	1	1	1	++	3
NaHCO <sub>3</sub> 0,28 proz.	9,30	Ph	w st 14,5 (IV 9)	20,4 (V 12)	30 (I 2)	1	1	1	++	2
Na <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub> 0,35 proz.	8,29	M	50,7 (IV 4)	18 (III 10)	39,3 (II 3)	1	1	1	++	3 k
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> 0,30 proz.	6,18	P	12 (I 4)	C 18 (IV 14)	29 (I 2)	1	1	1	++	2
Na <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> 0,32 proz.	10,3	Ph	13,5 (II 4)	10,8 (III 7)	st 41,7 (II 4)	++	++	++	++	+ k st
NaN <sub>2</sub> O <sub>3</sub> 0,28 proz.	5,58	P	24 (II 2)	st 21,8 (II 8)	st 42,7 (III 4)	1	1	1	++	2
Na <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 0,35 proz.	6,43	P	26,5 (II 8)	59,3 (IV 9)	86,5 (II 2)	1	1	1	++	2
NaCH <sub>3</sub> CO <sub>2</sub> 0,27 proz.	6,98	P	26,5 (I 3)	st 11,3 (V 16)	15 (II 5)	1	1	1	++	2
Dinatriumtartrat 0,48 proz.	6,89	M	13 (III 3)	st 19 (IV 20)	51,5 (I 2)	1	++	++	++	2
Trinatriumcitrat 0,48 proz.	6,49	M	+ st 17,1 (II 7)	+	13,5 (I 2)	++	++	++	++	3
NaSCN 0,27 proz.	6,68	P	18 (II 2)	w + st 57,6 (III 5)	w + st 71,3 (I 3)					2,5
KBr 0,39 proz.	6,79	M	—	21,7 (IV 14)	42,5 (I 2)	1	1	1	++	5
KJ 0,27 proz.	6,79	M	15,8 (III 7)	st 53,3 (I 2)	66 (II 2)	1	1	1	++	3,5
KCl 0,12 proz.	6,79	M	12,3 (II 18)	st 40,7 (IV 10)	102,1 (II 6)	1	1	1	++	3,5

der Tabelle.

Versuchsreihe B (Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)						
B 1 nach ½—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ 15 (X 23)	13,6 (I 3)	28,5 (I 2)	18 (I 2)	++	
w + 9,9 (IV 13)	w + 7,5 (VI 16)	T 9,4 (III 9)	10 (I 3)			
13,6 (I 3)	+ 23,2 (II 4)	+ 16 (IV 7)	+ 14,5 (I 2)			
+ 14 (II 5)	+ 18,7 (II 2)	+ 47 (III 3)	13 (II 4)			
10,3 (I 3)	7,7 (IV 10)	12 (II 3)		1		1,5
++	++	++	++	++	++	
+ 54,5 (III 7)	+ 58,6 (II 3)	+ 41,6 (II 3)	+ 29,3 (II 3)			
+ 13,5 (II 7)	+ 17,2 (III 5)	+ 18,6 (IV 6)	17,5 (IV 8)			
+ 21 (III 7)	+ 8 (II 4)	+ 8,7 (III 7)	7,6 (III 10)	1	1	
+ 18 (II 3)	+ über 100	+ 31(?) (I 1)	k 25 (I 1)			
78 (I 2)	++	++	++			
	+ 30 (I 3)	+ 11,2 (I 4)	+ 16,4 (III 7)			
	+ 147 (I 1)	++ bis auf wenige	++ bis auf wenige; 15 (I 1)	++	++	
	55,6 (II 3)	++	++	++	++	
	w + C über 50 (I 1)	++	++	++	++	

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoff-exponent der benutzten Salzlösung (Ph)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstamm-lösung mit Kulturwasser verdünnt)						
			A 1	A 2	A 3	A 4	A 5	A 6	A 7
			nach 1/2-5 Std.	nach 24 Std.	nach 48 Std.	nach 72 Std.	nach 96 Std.	nach 8 Tagen	nach 1/2-2 Std.
KNO <sub>3</sub> 0,337 Proz.	6,79	M	15,4 (IV 7)	26,2 (II 7)	39 (I 4)		1	++	4,5
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 0,43 Proz.	6,89	M	über 100	++	++	++	++	++	4
KCH <sub>3</sub> CO <sub>2</sub> ' 0,32 Proz.	7,05	M	12,5 (I 4)	st 9,6 (IV 16)	15,5 (I 2)	1	1	++	4
MgSO <sub>4</sub> 0,60 Proz.	6,43	P	w + 14,2 (II 3)	w + 16,7 (IV 7)	w + 22 (II 4)				2
(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 0,33 Proz.	6,79	M	100 (?)	+ 26,5 (I 2)	+ über 100?				3,5
Traubenzucker 0,9 Proz.	5,62	P	16 (?)	C 11 (III 19)	13,7 (III 4)	++ a	++	++	2
Rohrzucker 1,71 Proz.	6,34	M	12,3 (IV 3)	st C 23,7 (V 19)	22,5 (I 2)	1	1	++	2
Harnstoff 0,58 Proz.	6,58	P	22,6 (IV 8)	+ über 100	++				2
Kulturwasser			10 (V 40)	10,3 (IV 14)	st 12,2 (III 15)	1	1	1	2
Destilliertes Wasser	6,18	M							
Wasser- leitungswasser	7,34	M							

suchungsergebnisse scheint mir indessen, als ob die allein aus dem Versuch A 1 und A 2 gewonnene Reihe:

Cs>Rb>K>Na>Li

viel beweiskräftiger als letztere und die allgemeine Durchschnittsreihe sei, zumal die vielen, bei Versuch B meist vorhandenen abgestorbenen Individuen nicht so gut vergleichbare Zahlen ergeben wie Versuch A 1 und A 2, die ja insofern relativ günstige Bedingungen bieten, als einmal die Tiere sich dabei nicht zu kurze Zeit in der Beobachtungsfähigkeit befanden, und andererseits unkontrollierbare Schädigungen, wie sie bei allen Versuchen nach

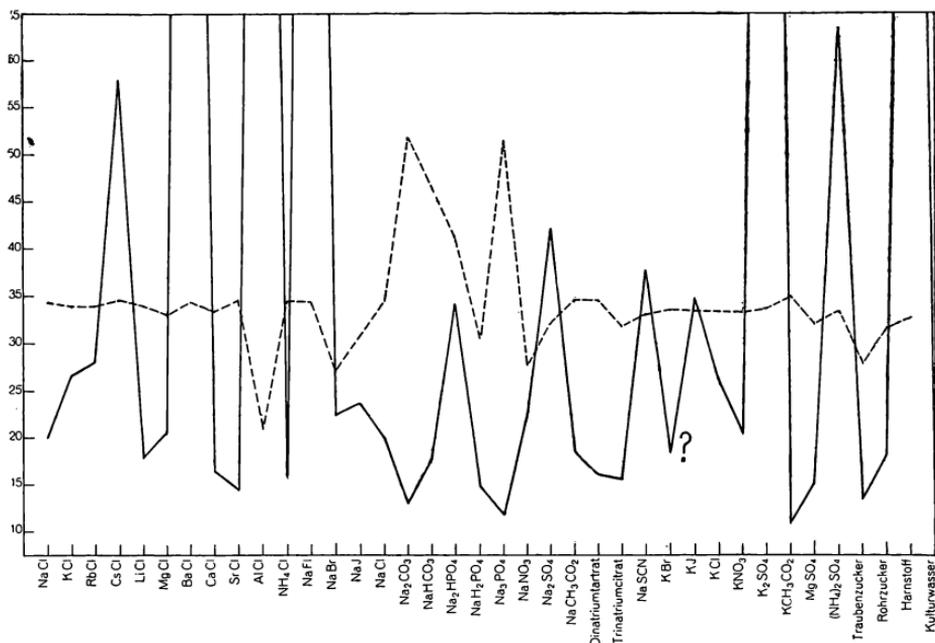
der Tabelle

Versuchsreihe B (Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)						
B 1 nach ½—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ st 91 (I 1)	++	++	++	++	3
	+ über 100	++	++	++	++	
	+ C 13,7 (I 4)	++ a	++	++	++	
	+ 6,6 (I 3)	+ 9,1 (I 3)	+ 29,5 (II 2)			
	w + über 100 ?	+ k	++			
	+ 100 (?)	++	++	++	++	
	w + 32 (I 4)	w + 16 (I 4)	20,5 (I 2)	179 (I 2)	1	
	11,4 (III 5)	++	++	++	++	
w st w +	w + 7,5 (III 7)	6,5 (III 8)	12,3 (IV 23)			2

einiger Zeit eintreten, hier — nach 24 Stunden — noch nicht so groß sind, um das Ergebnis zu sehr zu trüben. Zudem entspricht die Reihe genau derjenigen, die man erhält, wenn man die Elemente nach steigendem Atomgewicht oder nach dem elektronegativen Charakter anordnet und damit den rein physikalisch-chemischen lyotropen Reihen, die sich bei Eiweißfällung in alkalischer Lösung ergeben. Bei den in der Einleitung schon erwähnten cytotropen Reihen gilt die gleiche Reihenfolge  $Li < Na \dots < K$  für neutrale, schwach saure und alkalische Lösung und mit Vertauschung von Cs und K auch für Herabsetzung der Muskeleerregbarkeit und die

Erzeugung eines Ruhestromes im Muskel. Da, wie aus der Tabelle hervorgeht, in den Versuchen neutrale oder nur sehr schwach saure Lösungen vorlagen, so stimmt also das gewonnene Ergebnis sehr gut mit dem bisher Bekannten überein, es würde bedeuten, daß die Verlangsamung der Vakuolenfrequenz eine Funktion stärkerer Auszählung (reversibler Fällung) der Eiweißkörper wäre — eine Vorstellung, die ja durchaus plausibel ist (s. u.).

Setzt man in die Reihe noch  $\text{NH}_4$  ein, so würde es (nach A 1 und A 2) hinter Li zu stehen kommen, d. h. an eine ähnliche Stelle, wie derjenigen, an der es bei manchen anderen physiologischen Reihen steht (hier vor oder hinter Li), während es in den eigentlichen lyotropen Fällungsreihen ganz abweichend, nämlich vor Cs steht. Diese Differenz findet sich also auch hier.



**Ausgezogene Kurve:** Frequenzzahlen der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* (in Sekunden) in isotonischen Lösungen bei 19° C (Durchschnittszahlen aus Versuch A 1 und A 2). Nach oben auslaufenden Kurven bedeuten sehr hohe Frequenzzahlen (über 100).

**Gestrichelte Kurve:** Mit 5 multiplizierte Wasserstoffexponenten ( $\text{P}_h$ ) der Salzlösungen bei 19° C (Konzentrationen der Salzlösungen siehe Tabelle).

Wenden wir uns nunmehr zu den Kationen der Erdalkalien, zu denen ich des Vergleichs halber noch das Aluminium hinzunehme. Aus A und B zusammen ergibt sich hier die Reihe:



aus A 1 und A 2 allein:



Aus den schon angeführten Gründen halte ich letztere für die maßgebende. Der Wirkungsgrad von Ca und Mg deckt sich auch hier mit dem bei reiner Lyotropie beobachteten; dagegen stimmt die Reihe nicht mit anderen cytotropen Reihen überein, die zum Teil von ihr, doch auch untereinander, stark abweichen wie:

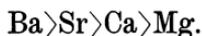


für Flimmerepithel<sup>1)</sup> und



für Geschwindigkeit des Stielzerfalls bei *Zoothamnium*.<sup>2)</sup>

Diese Abweichungen sind aber deswegen nicht weiter verwunderlich, weil die Erdalkalimetalle bereits Übergänge von reversiblen Fällungen zu jenen irreversiblen Zustandsänderungen des Eiweißes hervorrufen, die dann bei den Schwermetallsalzen allein herrschen. Die besonders stark irreversible, „toxische“ Wirkung des Baryums ist ja schon lange bekannt. Darum steht auch das Aluminium, das uns zwar subjektiv als ein viel „harmloseres“ Metall erscheint als das ihm nahe verwandte Chrom, das aber in Wirklichkeit nicht nur chemisch, sondern auch physiologisch, wie man aus den Versuchen sieht, den Übergang zwischen Erdalkalien und Schwermetallsalzen bildet, noch vor dem Baryum. Eine Reihe nach fallendem Atomgewicht erhält man, wenn man allein B 2 berücksichtigt:



Vergleichen wir nun die Alkalien mit den Erdalkalien! Hier ergibt sich aus A 1 und A 2:



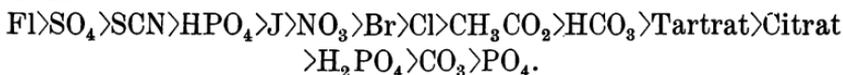
Von den Erdmetallen und Erdalkalien würden danach nur Al und Ba stärker verzögernd wirken als die Alkalien, Ca und Sr sogar weniger, und Mg hätte seinen Platz vor Na. Wie dieses Ergebnis theoretisch zu deuten ist, steht wohl dahin; es scheint aber, als ob man bei den physiologischen Versuchen überhaupt gut täte, die Alkalien und Erdalkalien nur unter sich, aber nicht beide miteinander zu vergleichen, da bei den Erdalkalien eben teilweise irreversible Fällungen das Resultat trüben.

Wir betrachten nunmehr die Anionenwirkungen. Aus A 1

<sup>1)</sup> TICHOMIROFF, W. in: Compt. rend. soc. bel. Bd. 76, 1914 p. 693.

<sup>2)</sup> KOLTZOFF, NK. in: PFLÜGER'S Arch. Bd. 149, 1912 p. 327 u. Arch. f. Zellforschung Bd. 7, 1911 p. 344.

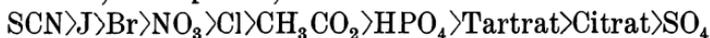
und A 2 ergibt sich zunächst ohne Rücksicht auf die Reaktion <sup>1)</sup> die Reihe:



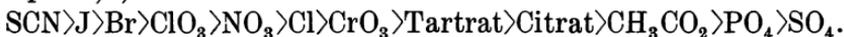
Dieselbe stimmt, abgesehen von der Stellung von  $\text{SO}_4$ , überein mit folgender lyotroper Anionenreihe für saure Lösung (cit. nach BECHHOLD l. c. p. 88).



nicht ganz so gut, aber auch annähernd mit folgender (cit. nach v. TSCHERMAK <sup>2)</sup> l. c. p. 130).



und auch nur annähernd mit folgender (cit. nach OPPENHEIMER l. c. p. 80) <sup>2)</sup>



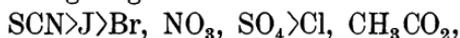
Immerhin sind die Unterschiede dieser verschiedenen „HOFFMEISTER'schen Ionenreihen“ unter sich fast größer als die zwischen jeder derselben und der oben von mir angegebenen Reihe. Übereinstimmend findet sich in allen jedenfalls die Folge



Um sicher zu sein, daß die abweichende Stellung von  $\text{SO}_4$  in meiner Reihe nicht auf irgendeiner unbekanntem Fehlerquelle beruhte, habe ich außer den obiger Reihe zugrunde liegenden Natriumsalzen auch noch die wichtigsten Kaliumsalze in ihrer Wirkung miteinander verglichen. Es ergab sich dabei die Reihe



also für die Stellung des  $\text{SO}_4$  das gleiche Resultat. Da auch in rein physiko-chemischen Reihen die Stellung des  $\text{SO}_4$ , wie schon oben bemerkt, oft strittig ist, und auch bei den hierher gehörigen, sonst ziemlich übereinstimmenden cytotropen Reihen  $\text{SO}_4$  zuweilen etwas anders plaziert ist, wie z. B. bei der für Lähmung der Cilienbewegung der *Arenicola*-Larven gültigen Reihe



(cit. nach BECHHOLD l. c. p. 322) so dürfte wohl allzuviel Gewicht auf die Abweichung nicht zu legen sein, zumal zu berücksichtigen ist, daß ohnehin die absolute Reaktion innerhalb der für die Bestimmung der Anionenreihe benutzten Flüssigkeitsreihe viel stärker schwankt als in der für die Kationenreihe benutzten (vgl.  $P_h$  der Tabelle). Schon

<sup>1)</sup> Doch sei schon hier darauf hingewiesen, daß mit Ausnahme von  $\text{CO}_3$ ,  $\text{HCO}_3$ ,  $\text{HPO}_4$  und  $\text{PO}_4$  die Ionen in neutralen oder sauren Lösungen wirkten (vgl.  $P_h$  der Tabelle).

<sup>2)</sup> Unter Umdrehung der dort für alkalische Reaktion gegebenen Reihen.

aus diesem Grunde sind lyotrope und cytotrope Reihe hier nicht unbedingt vergleichbar.

So viel über die cytotropen Reihen, die aus den Versuchen abzuleiten sind. Es ergibt sich alles in allem, daß die Vakuolenfrequenzzahl (ausgedrückt in Sekunden), umgekehrt proportional dem osmotischen Druck in der Zelle und direkt proportional der Fällungswirkung der Salze des Mediums ist. Wenn  $f$  die Frequenz der pulsierenden Vakuole,  $e$  die Fällungs-(Entquellungs-)Wirkung der Salze,  $o$  den osmotischen Druck in der Zelle bedeutet, und  $k$  eine von der Natur des Organismus und der Art der in der Membran vorhandenen Eiweißkörper<sup>1)</sup> abhängige Konstante ist, so ist

$$f = \frac{k e}{o}$$

und für die vorliegenden Versuche, in denen der osmotische Druck überall gleich ist, könnte man, wenn man  $o = 1$  annimmt, setzen:

$$f = k e.$$

Wie man sich den Zusammenhang zwischen der Fällungswirkung der Salze und der Frequenz der Vakuole zu denken hat, ergibt sich wohl ohne weiteres aus folgenden Überlegungen.<sup>2)</sup> Alle Membranen an den Oberflächen von Zellen, mögen sie nun dauernd vorhanden sein oder sich erst unter bestimmten Bedingungen als Niederschlagsmembranen bilden, stehen hinsichtlich der Durchlässigkeit sehr stark unter dem Einfluß der Salze des Außenmediums. Wenigstens teilweise sind sie als Kolloide stets der Quellung oder Entquellung unterworfen, und es muß daher auch ihre Durchlässigkeit für Wasser starken Schwankungen unterliegen. Salze mit stark entquellenden (fällenden) Wirkungen werden diese Membranen gewissermaßen dichten, also den Wassereintritt in die Zelle verringern, und bei den Infusorien wird eine entsprechende Hinaufsetzung der Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole die Folge sein.

Bei den Versuchen habe ich nebenbei darauf geachtet, in welchen Salzlösungen eine abnorme Undurchsichtigkeit bzw. Durchsichtigkeit der Tiere zu beobachten war. Undurchsichtigkeit zeigte sich nun nicht nur bei stark fällenden Salzen wie  $\text{NH}_4\text{SO}_4$ ,  $\text{BaCl}$  usw., sondern

<sup>1)</sup> Die Werte der Lyotropie gelten immer nur für bestimmte Eiweißkörper. Da unter den vorliegenden Bedingungen  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  in relativ geringer Konzentration „aussalzt“, so kann man vielleicht annehmen, daß es sich um Globuline handelt.

<sup>2)</sup> Vgl. auch das neueste Referat von СРЁБК: Kolloidchemische Gesichtspunkte zur Analyse der Probleme der Zellteilung, Befruchtung und ersten Entwicklung. in: Verh. D. Zool. Ges. 28. Jahresvers. Berlin, 1923.

auch zuweilen bei Salzen mit nur mittlerer oder schwacher Fällungswirkung wie Dinatriumtartrat, Trinatriumcitrat,  $\text{NH}_4\text{Cl}$ ,  $\text{NaHPO}_4$  und  $\text{NaNO}_3$ , große Durchsichtigkeit zuweilen bei  $\text{LiCl}$ . Diese Unregelmäßigkeiten hängen wahrscheinlich damit zusammen, daß die Paramäcien nicht einfache, durch eine einheitliche Membran nach außen abgeschlossene Zellen sind, sondern außerdem noch ein Cytostom haben, durch welches aktiv „biologisch“ und nicht nach einfachen physikalischen Gesetzen Salzlösung in das Protoplasma hineingetragen wird. Wären sie einfache Zellen, so könnte man vielleicht erwarten, daß sie gerade in den stärker fällenden, doch nicht tödlichen Medien relativ durchsichtig blieben, weil die Fällungswirkung an der Oberfläche den Salzen den Durchtritt ins Innere erschwert, während schwächer fällende Salze schon eher eine schwache Trübung hervorrufen könnten. So wird aber infolge der Tätigkeit des Cytostoms ein Mittelweg eingeschlagen.

Spielen nun noch andere Faktoren als Osmose und Lyotropie bei der Vakuolenfrequenz eine Rolle? Bei dem großen Einfluß, den die Wasserstoffionenkonzentration auf die Lyotropie, d. h. also auf die Quellbarkeit der Eiweißkörper und damit auf so viele Vorgänge im lebenden Organismus hat, drängt sich natürlich die Frage auf, ob man nicht auch eine direkte Beeinflussung der Vakuolenfrequenz durch die Wasserstoffionenkonzentration nachweisen kann. Ich habe daher die Wasserstoffionenkonzentration der sämtlichen von mir bei den Versuchen benutzten Lösungen — natürlich in der gleichen Verdünnung mit destilliertem Wasser, in der sie, wie in Versuch B, auf die Paramäcien wirkten — mittels der von L. MICHAELIS und A. GYEMANT<sup>1)</sup> angegebenen Methode, d. h. mit Indikatoren ohne Puffer, bestimmt. Als Indikatoren wurden  $\alpha$ -Dinitrophenol, p-Nitrophenol, m-Nitrophenol und Phenolphthalein benutzt und danach der Wasserstoffexponent ( $\text{P}_\text{H}$ )<sup>2)</sup> berechnet (cf. Tabelle). Ein Blick auf die beistehenden Kurven, deren eine (ausgezogene) die aus Versuch A 1 und A 2 berechnete Vakuolenfrequenz angibt, während die andere (punktierete) den mit 5 multiplizierten Wasserstoffexponenten der entsprechenden isotonischen Salzlösungen<sup>3)</sup> darstellt, zeigt, im Gegensatz zu anderen an In-

<sup>1)</sup> Bioch. Zeitschr. Bd. 109, 1920 p. 165. Anleitungen auch in L. MICHAELIS, Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1921, p. 21, sowie in STEMPELL u. KOCH, Elemente der Tierphysiologie 2. Aufl. Jena 1923 p. 680 ff. (einen Druckfehler bitte hier zu verbessern: p. 681 vorletzte Zeile muß es natürlich heißen: 1,0 ccm statt 0,1 ccm).

<sup>2)</sup> SÖRENSEN. in: Bioch. Zeitschr. Bd. 21 1909 p. 131.

<sup>3)</sup> Zwar würde diese  $\text{P}_\text{H}$ -Kurve ja, streng genommen, nur für Versuch B gelten, da in den Versuchen A 1 und A 2, deren Durchschnittszahlen der Frequenz-

fusorien gemachten Feststellungen<sup>1)</sup>, daß sich irgendeine direkte gesetzmäßige Beeinflussung der Vakuolenfrequenz durch die Reaktion des Mediums aus den vorliegenden Versuchen nicht ableiten läßt. Zwar könnte man ja zunächst (s. Tabelle) meinen, daß stark alkalische Reaktion (wie z. B. bei  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{NaHCO}_3$  und  $\text{Na}_3\text{PO}_4$ ) das Vakuolenspiel beschleunige und umgekehrt saure Reaktion (wie bei  $\text{AlCl}_3$ ) hemmend wirke<sup>2)</sup>; aber so viele andere Beobachtungen (vgl.  $\text{NaBr}$ ,  $\text{NaNO}_3$ , Traubenzucker) und besonders die Tatsache, daß auch bei gleicher H-Ionenkonzentration starke Schwankungen der Vakuolenfrequenz hervortreten können, sprechen dagegen. Sehr schön zeigt sich die direkte Unabhängigkeit der Vakuolenfrequenz von der H-Ionenkonzentration auch beim Vergleich der Wirkungsweisen der Natriumkarbonate und Phosphate in Versuch B: bei den beiden Karbonaten wirkt höhere H-Ionenkonzentration gerade umgekehrt wie bei den Phosphaten! So viel zur tatsächlichen Feststellung des Fehlens direkter Beziehungen zwischen beiden Faktoren. Denn trotzdem ist die ganze Unabhängigkeit der Vakuolentätigkeit von der H-Ionenkonzentration doch nur eine scheinbare und kann nur bei oberflächlicher Betrachtung überraschen. Und zwar aus dem einfachen Grunde, weil die nach bisherigen Erfahrungen unerwartete Antwort hier lediglich auf einer falschen Fragestellung beruht. Wenn wir wissen, daß die Lyotropie von der H-Ionenkonzentration stark modifiziert wird, und wenn wir wissen, daß die Lyotropie ihrerseits wieder die ursprünglich auf Osmose beruhende Vakuolentätigkeit modifiziert, so würden wir zweimal Modifikation mit ausschließlicher Bedingtheit verwechseln, wenn wir die Vakuolenfrequenz als direkt bedingt durch die H-Ionenkonzentration ansähen! Die Frage nach einem direkten Einfluß der H-Ionenkonzentration

---

kurve zugrunde gelegt sind, ja die Salzlösung nicht mit destilliertem Wasser, sondern mit Kulturflüssigkeit verdünnt war, und somit die H-Ionenkonzentration gegen die Werte der Ph-Kurve wohl etwas erniedrigt war; da aber stets die gleiche Menge des gleichen Kulturwassers genommen wurde, so dürfte das als Fehlerquelle nicht ins Gewicht fallen, zumal es sich ja nur um den allgemeinen Vergleich der beiden Kurven handelt. Für die Frequenzkurve war jedenfalls der B-Versuch weniger geeignet.

<sup>1)</sup> So soll auch bei *Paramecium* nach DALE (Journ. of physiology Bd. 46, 1913 p. 130) die Bewegung von der Wasserstoffionenkonzentration abhängig sein, und nach LOEB (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7, 1898 p. 631 u. Bioch. Zeitschr. Bd. 2, 1916 p. 81) soll stärkere OH-Ionenkonzentration die Lebensdauer der Infusorien erhöhen.

<sup>2)</sup> Es würde das übrigens in striktem Gegensatz zu der Regel stehen, daß zunehmende H-Ionenkonzentration den Quellungsgrad der Plasmakolloide begünstigt und umgekehrt!

auf die Vakuolenfrequenz ist daher falsch. Wir können einen solchen Einfluß überhaupt nicht erwarten, denn dieser Faktor steckt gewissermaßen schon in dem Faktor Lyotropie. Mit anderen Worten: Ohne das Zwischenglied der Lyotropie sind Feststellungen über die Wirkung der H-Ionenkonzentration hier — wie vermutlich auch an anderen Objekten — aussichtslos; — eine Feststellung, die mir auch eine allgemeinere prinzipielle Bedeutung zu haben scheint.

Immerhin könnte man vielleicht einwenden, daß sehr hohe und sehr niedrige Wasserstoff-Ionenkonzentrationen doch außerdem auch eine mehr direkte Wirkung auf den ganzen Organismus haben müßten. Zweifellos ist das der Fall; aber die Grenzen scheinen wenigstens bei *Paramaecium* recht weit gesteckt. Denn wie z. B. die Versuche mit NaBr, NaNO<sub>3</sub> und Traubenzucker<sup>1)</sup> zeigen, wird jedenfalls relativ hohe H-Ionenkonzentration ( $P_h = \text{ca. } 5$ ) von den Tieren genau so gut vertragen, wie sehr geringe in den stark alkalischen ( $P_h = \text{ca. } 10$ ) Lösungen von Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> und NHCO<sub>3</sub>. Man kann daher auch nicht sagen, daß es die zu saure oder zu alkalische Reaktion bei AlCl<sub>3</sub> einerseits und Na<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> andererseits ist, die tödlich wirkt. Gewiß ist auffallend, daß die Paramaecien beim Einbringen in reine Na<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>-Lösung (Versuch B) genau so an einem Ende nach wenigen Minuten platzen wie in 0,1 proz. Natronlauge<sup>2)</sup>; da sie es aber in der mit Na<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> gleichalkalischen Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>-Lösung nicht tun, so ist das Platzen nicht gut allein auf die H-Ionenkonzentration zu beziehen. Vielmehr liegen hier vermutlich zurzeit noch schwer analysierbare — aber im Hinblick auf die verschiedene Wirkung der drei Phosphate mit anderen Methoden doch wohl analysierbare — „Giftwirkungen“ vor.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die auffallende Tatsache hingewiesen, daß die Magnesiumsalze (MgSO<sub>4</sub> und MgCl) auf *Paramaecium* keineswegs die sonst bei lebenden Organismen durch sie hervorgerufene narkotische Wirkung zeigen. (Bei MgSO<sub>4</sub> haben wir in B sogar eine Beschleunigung der Frequenz.)

Zur Frage der Giftwirkung ist von Interesse, an der Hand der Versuche zu ermitteln, wie sich die Vakuolenfrequenz während der Beobachtungszeit ändert. Häufig ist hier ein Anstieg zu beobachten und zwar ist er am größten in Versuch A bei KCl, CsCl und NSCN;

<sup>1)</sup> In der benutzten Traubenzuckerlösung war wohl zum Teil Schimmelbildung mit eine Ursache der sauren Reaktion; es ist das ja aber für die vorliegenden Betrachtungen ohne Belang.

<sup>2)</sup> Vgl. STEMPELL u. KOCH, Elemente der Tierphysiologie 2. Aufl. 1923 p. 38.

beträgt aber selbst bei relativ „harmlosen“ Salzen wie NaCl, LiCl, NaBr, NaHCO<sub>3</sub>, NH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, KNO<sub>3</sub> und Rohrzucker in zwei Tagen etwa das Doppelte, bei anderen, wie RbCl, Na<sub>3</sub>PO<sub>4</sub>, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, Dinatriumtartrat und KJ etwa das Dreifache. In einigen Salzlösungen wie denen von MgCl<sub>2</sub>, SrCl<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>, NH<sub>4</sub>Cl, NaJ, Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, Traubenzucker und in Kulturflüssigkeit bleibt die Frequenz sich fast gleich, oder es ist nur ein sehr geringer Anstieg zu beobachten. In einigen wenigen Fällen endlich (NaCH<sub>3</sub>CO<sub>2</sub>, KCH<sub>3</sub>CO<sub>2</sub> und vielleicht NaHPO<sub>4</sub>) geht dagegen andererseits die Vakuolenfrequenz bei mehrtägigem Aufenthalt in der Salzlösung zurück! Die Ergebnisse aus Versuch B sind in mancher Hinsicht abweichend und wegen des Absterbens vieler Individuen schwer zu beurteilen; doch findet sich jedenfalls die auffallende Tatsache des Zurückgehens der Frequenz hier häufiger (SrCl<sub>2</sub>, NaHCO<sub>3</sub>, NaNO<sub>3</sub>, Tartrat, Rohrzucker, NaSCN).

Was zunächst den mäßigen Anstieg etwa bis zum Doppelten des ursprünglichen Betrages anbelangt, wie er sich auch in Kulturwasser und in destilliertem Wasser findet, so dürfte er auf der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten in der Lösung, vielleicht bei den Salzlösungen auch teilweise darauf beruhen, daß im Laufe mehrerer Tage sich die Lösung eben doch etwas durch Verdunstung konzentrierte<sup>1)</sup>. Ein noch stärkerer Anstieg kann bei der Gleichheit der Versuchsbedingungen aber wohl nur durch spezifische Giftwirkung bestimmter Ionen erklärt werden, und zwar kommen nach dem Gesagten hier vielleicht in erster Linie K, Cs, SO<sub>4</sub> und diejenigen Ionen in Frage, welche die Tiere sofort abtöten oder schwer schädigen wie Al, Ba und Fl. Wie weit diese Giftwirkung einfach Entquellung (Aussalzung) ist und wie weit sie irreversibel ist, kann man bei allen Ionen zurzeit noch nicht sagen; denn, wie aus obigem hervorgeht, sind lyotrope und cytotrope Reihen doch nicht ganz identisch. Immerhin spielt die Lyotropie bei der „Vergiftung“ zweifellos eine Rolle und man wird um so leichter dazu kommen, die Lyotropie als Erklärungsprinzip mit heranzuziehen, als die durch manche Ionen gesetzte auffallende Verminderung der Frequenz sich wohl so am ungezwungensten deuten läßt. Dafür spricht, daß in Versuch B, wo die antagonistischen Wirkungen anderer Ionen viel mehr ausgeschaltet sind als in A, diese Erniedrigung häufiger hervortritt. Bei Sr stimmt dieses Ergebnis sehr gut mit dem aus A gewonnenen Ergebnis, daß Sr unter den Erdalkalien die größte Lyo-

<sup>1)</sup> Beim destillierten Wasser könnte auch Ausfällung der Globuline der Membran beteiligt sein.

tropie besitzt; für die anderen Salze ist zu berücksichtigen, daß sie sämtlich Na-Salze sind und daß das stark lyotrope Na die nur mittelstarke Lyotropie der damit kombinierten Anionen  $\text{HCO}_3$ ,  $\text{NO}_3$  und Tartrat erheblich verstärkt. Was die frequenzmindernde Wirkung von  $\text{NaSCN}$  anbelangt, so wird man, falls das relativ geringe vorliegende Material überhaupt verwertbar ist, darauf hinzuweisen haben, daß einmal die Stellung von  $\text{SCN}$  in der lyotropen Reihe überhaupt umstritten ist, und daß vielleicht der Antagonismus von Na hier stark genug ist, um die negative Lyotropie in eine positive zu verkehren. Ganz sicher dürfte das bei der nach obigem mittelstarken Lyotropie der Essigsäure zutreffen. Die frequenzherabsetzende Wirkung des Natriumazetats tritt in Versuch A und B sehr klar hervor, während sie bei dem Kaliumazetat nicht so deutlich ist. Hier dürfte an der ausschlaggebenden Wirkung des Natriums nicht zu zweifeln sein.

Wir sind mit diesen Erörterungen bereits auf das Problem des Antagonismus der Ionen gekommen. Um hier ein klares Bild zu erhalten, bedürfte es aber weiterer Versuche, die außerhalb des Plans dieser Arbeit liegen<sup>1)</sup>. Doch zeigen die Ergebnisse aus B schon sehr deutlich, daß die einzelnen Salze für sich fast alle (mit Ausnahme von  $\text{LiCl}$ ,  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{NH}_2\text{PO}_4$ ) sofort unbedingt giftig wirken, indem sie zahlreiche Tiere absterben lassen, die dann dadurch, daß sie die fehlenden Ionen an die Flüssigkeit abgeben, den Überlebenden wieder — teilweise wenigstens — normale Existenzbedingungen schaffen (besonders bei  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{NaBr}$ ,  $\text{NaCH}_3\text{CO}_2$ , wo die übrigen Tiere noch 4 Tage und länger lebten).

Zum Schluß seien noch einige mehr gelegentliche Beobachtungen hier mitgeteilt, die mit dem Thema der Arbeit nur in losem Zusammenhang stehen. So wurde abnorme Kleinheit der Vakuolen beobachtet im Harnstoff (A),  $\text{MgSO}_4$  (A), Rohrzucker (A, B)  $\text{BaCl}_2$  (B)  $\text{CaCl}_2$  (B),  $\text{NaJ}$  (B), Rohrzucker (B) und  $\text{NaNO}_3$  (A). Abnorme Größe der Vakuolen zeigte sich in Harnstoff (A),  $\text{NaHPO}_4$  (A),  $\text{BaCl}_2$  (A),  $\text{NH}_4\text{SO}_4$  (A) und  $\text{RbCl}$  (A). Zuweilen traten neben den normalen Vakuolen merkwürdigerweise noch kleine akzessorische, selbständig pulsierende Vakuolen auf, so in Trinatriumcitrat (A),  $\text{NaJ}$  (A),  $\text{NaBr}$  (A) und Rohrzucker (B). Auffallend langsame Entleerung wurde beobachtet in  $\text{NaFl}$  (B)  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  (B), Dinatriumtartrat (B) und  $\text{NaJ}$  (B).

<sup>1)</sup> Dazu käme als weiterer Gesichtspunkt die besonders vom vererbungsphysiologischen Standpunkte wichtige Frage der Gifftätigkeit (vgl. darüber JOLLOS, Experimentelle Protistenstudien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 43, S. 1 ff., 1921).

### Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* wird durch Alkali-Kationen vergrößert nach der Reihe



welche der bei Eiweißfällung in alkalischer Lösung gültigen lyotropen Reihe und vielen cytotropen Reihen bei neutraler, schwach saurer oder schwach alkalischer Reaktion entspricht.  $\text{NH}_4$  in die obige Reihe eingesetzt, würde hinter Li zu stehen kommen. Die Wirkung der Erdalkalien und des Aluminiums zeigt die Reihe:

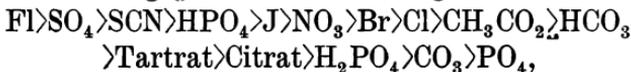


Bei Vergleich der Wirkungsweise der Alkalien und Erdalkalien ergibt sich:



die aber theoretisch kaum verwertbar ist.

Für den Wirkungsgrad der Anionen gilt die Reihe:



die mit den für saure Lösungen angegebenen Reihen in der Hauptsache übereinstimmt; abgesehen von der abweichenden Stellung von  $\text{SO}_4$ . Für die Frequenz der pulsierenden Vakuole ergibt sich somit der Satz, daß sie umgekehrt proportional dem osmotischen Druck in der Zelle und direkt proportional der Fällungswirkung der Salze des Mediums an der Zellmembran ist. Ist  $f$  die Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole,  $e$  die Fällungswirkung der Salze,  $o$  der osmotische Druck in der Zelle und  $k$  eine von der Natur des Organismus und der Eiweißkörper abhängige Konstante, so ist

$$f = \frac{ke}{o}.$$

2. Die Wasserstoffionenkonzentration des Mediums hat auf die Frequenz der Vakuole keinen direkten Einfluß, ihre Wirkung äußert sich indirekt in den Modifikationen der Lyotropie. Das Gleiche gilt vermutlich von allen biologischen Vorgängen.

3. Die besonders durch K, Cs, Rb,  $\text{SO}_4$ , Al, Ba und Fl gesetzte, sich u. a. in stetig zunehmender Verlangsamung der Vakuolentätigkeit äußernde Giftwirkung ist wenigstens zum Teil geringer Lyotropiegleichzusetzen, Beschleunigung der Vakuolenfrequenz großer Lyotropie. Mg-Salze wirken auf *Paramecium* nicht narkotisierend.

(Abgeschlossen im Juli 1923.)

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [48\\_1924](#)

Autor(en)/Author(s): Stempel Walter

Artikel/Article: [Weitere Beiträge zur Physiologie der pulsierenden Vakuole von Paramecium 342-364](#)