

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem zool. Institut München.)

# Über die Morphologie der Ernährungsorganelle und die Physiologie der Nahrungsaufnahme bei *Paramaecium caudatum* EHRB.

Von  
**Emil Bozler.**

(Hierzu 10 Textfiguren und Tafel 8.)

## Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	164
B. Material und Methoden . . . . .	164
C. Morphologischer Teil . . . . .	166
1. Der Cytopharynx . . . . .	166
a) Äußere Gestalt . . . . .	166
b) Stützstrukturen . . . . .	168
c) Bewimperung . . . . .	170
2. Der Schlundfadenapparat . . . . .	172
D. Physiologischer Teil . . . . .	178
1. Das Einstrudeln der Nahrungspartikel . . . . .	178
2. Die Frage der Nahrungsauswahl . . . . .	180
a) Allgemeines . . . . .	180
b) Versuche an <i>Paramaecium</i> . . . . .	183
Kritik der Untersuchungen METALNIKOWS . . . . .	184
Eigene Untersuchungen . . . . .	188
Das „Lernvermögen“ . . . . .	192
3. Die Bildung der Nahrungsvakuolen . . . . .	196
4. Bemerkungen zur Physiologie der Verdauung . . . . .	207
5. Bakterien als Kernparasiten . . . . .	210
Zusammenfassung . . . . .	213
Literaturverzeichnis . . . . .	214

### A. Einleitung.

Den Anlaß zu der vorliegenden Arbeit gab eine Nachprüfung der Untersuchungen METALNIKOW's über die Nahrungsauswahl bei *Paramecium*. Dieser Forscher war zu Resultaten gekommen, die für den Fall ihrer Richtigkeit für die ganze Beurteilung der Organisationshöhe der Ciliaten und der einer Zelle zukommenden Funktionsmöglichkeiten, im Zusammenhang damit auch für die Tierpsychologie von einschneidender Bedeutung sein müßten, da er bewiesen zu haben glaubt, daß *Paramecium* nicht nur seine Nahrung unterscheiden und auswählen kann, sondern auch ein Lern- und Assoziationsvermögen besitzt. Trotzdem sie des öfteren erörtert wurden, haben sie bisher noch keine bis auf ihre Grundlagen zurückgehende Nachprüfung erfahren. Im Verlauf meiner Untersuchungen tauchten bald eine ganze Reihe neuer Fragen auf, so daß es nötig war, den ganzen Vorgang der Nahrungsaufnahme näher zu untersuchen. Es soll daher in dieser Arbeit eine vollständige Darstellung der Nahrungsaufnahme gegeben werden. Nicht zum wenigsten aber erwies sich aber auch eine Untersuchung der Morphologie der Ernährungsorganelle als erforderlich, was bei einem so viel untersuchten Objekt zunächst seltsam erscheinen mag; dennoch war sie notwendig, wie am besten die erhaltenen Ergebnisse zeigen. Daran anschließend seien noch einige mehr nebenbei erzielte Resultate mitgeteilt, die mit der übrigen Arbeit in weniger engem Zusammenhange stehen.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. R. v. HERTWIG für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie das große Interesse, das er dem Fortgange der Untersuchung schenkte, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Besonderen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. O. KOEHLER für wertvolle Ratschläge und mannigfache Unterstützung bei dieser Arbeit.

---

### B. Material und Methoden.

Als Untersuchungsobjekt diente mir fast ausschließlich *Paramecium caudatum* EHREB. Die Tiere wurden aus Kulturen gewonnen, die im hiesigen Institute nach verschiedenen Methoden angelegt wurden, teils Heuaufgüsse, teils Salatblätterkulturen, die man bekanntlich einfach dadurch herstellt, daß man Heu- bzw. Salatblätter

in viel Wasser, am besten Teichwasser, faulen lässt. Für besondere Zwecke wurden Reinkulturen nach der Methode von JOLLOS ange-setzt. Es waren dies stets Klone, also Kulturen, die sich von einem sich stets ungeschlechtlich vermehrenden Tiere ableiten. Ich züchtete sie in kleinen Glasschälchen in 0,05 proz. KNOP'scher Lösung bei 25° und fütterte sie täglich mit *Bacterium fluorescens*. Die Bakterien wurden aus Reinkulturen auf Agar gewonnen; täglich setzte ich den Paramäcienkulturen einen Tropfen einer Aufschwemmung der Bakterien hinzu.

Als Vergleichsobjekte dienten eine Reihe anderer Ciliaten, *Stentor coeruleus*, *Vorticella convallaria*, *Opercularia nutans*, *Stylochilia* u. a. Die morphologische Untersuchung wurde stets sowohl am lebenden als am fixierten Tiere vorgenommen. Nur eine Kombination beider Methoden kann bei diesen schwierigen Objekten über alle Einzelheiten Klarheit verschaffen.

Als Fixierungsmittel hat sich am besten die starke FLEMMING-sche Lösung bewährt. Eine ausgezeichnete Fixierung erreichte ich mit der folgenden Methode. Auf ein Deckglas bringe man einen ganz kleinen Tropfen Kulturflüssigkeit mit möglichst vielen Paramäcien. Hierauf fixiert man rasch mit einem Tropfen FLEMMING-scher Lösung, wobei ein Teil der Tiere stets am Deckglase aufklebt. Man lässt die Fixierungsflüssigkeit nur etwa zwei Minuten ein-wirken und wäscht dann aus, indem man das Deckglas in ein Schälchen mit Brunnenwasser bringt. Sollen Schnitte angefertigt werden, so führt man die aufgeklebten Tiere durch Alkohol in Xylol oder Chloroform und kann sie dann direkt auf dem Deckglas in Paraffin einbetten. Die Schnitte dürfen eine Dicke von höchstens 4 μ besitzen. Um Totalpräparate herzustellen, färbe ich die Tiere zuvor in toto mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Am besten habe ich es gefunden, nur etwa je fünf Minuten zu behitzen und zu färben. Dann führt man über Alkohol und Xylol in Canadabalsam über. Für den Ausfall der Färbung ist es nun merkwürdigerweise wichtig, ob man die Tiere vor der Färbung kurze Zeit in 70 proz. Alkohol getaucht hat oder nicht. Im ersten Falle färben sich die Kerne intensiv, das Plasma erscheint grau, die Vakuolen und andere Strukturen im Inneren des Tieres treten deutlich hervor. Im letzteren Falle hingegen färben sich Kern und Entoplasma kaum, dafür treten die Differenzierungen der *Pellicula* und der obersten Protoplasmapartien scharf hervor, besonders schön der Schlund mit seinen eigenartigen Strukturen, die durch das glasig erscheinende Plasma nicht verdeckt werden.

Man kann sich diese sonderbare Erscheinung vielleicht aus der Tatsache erklären, daß die Osmiumsäure nicht wie andere Fixierungsmittel das Eiweiß völlig zum Gerinnen bringt. Erst der Alkohol führt die Fällung vollends herbei. (Enzyklopädie der mikroskopischen Technik 2. Aufl. Bd. 2 S. 340.) Würde sich die Kombination der Osmiumsäure mit Chromsäure und Essigsäure ebenso verhalten, so wäre die Bedeutung der Alkoholbehandlung für die Färbung nach Fixierung mit FLEMMING'scher Lösung verständlich.

Diese Methode des Aufklebens, wie sie bisher in ähnlicher Weise nur für sehr kleine Protozoen in Anwendung kam, ist nicht nur äußerst bequem und rasch, — ein Präparat ist in einer halben Stunde fertig —, sondern sie gibt auch ausgezeichnete Präparate, wie es die nach Präparaten gezeichnete Fig. 1 und 2 zeigen. Nur die pulsierende Vakuole zeigt stets leichte Schrumpfung, die Zuleitungskanäle sind kollabiert, aber dennoch meist zu sehen. Merkwürdig ist es, daß die Trichocysten, die sich auf Schnitten mit Hämatoxylin sehr stark schwärzen, sich im Totalpräparat gar nicht färben.

Sehr vorteilhaft für die Lebenduntersuchung ist in vielen Fällen die Anwendung dickflüssiger Medien; ich benutzte Traganth. Um eine ganz gleichmäßige, dickflüssige Lösung herzustellen, sind mindestens zwei Tage nötig, man mischt diese Lösung auf dem Objektträger mit dem Paramäcien enthaltenden Kulturwasser. Die Tiere müssen dabei ihre Gestalt völlig beibehalten, starke metabolische Bewegungen zeigen an, daß das Medium zu dicht oder ungleichmäßig war.

## C. Morphologischer Teil.

### I. Der Cytopharynx.

#### a) Äußere Gestalt.

*Paramaecium* besitzt eine etwa zigarrenförmige Gestalt. Hinter der Körpermitte am Ende der für *Paramaecium* charakteristischen, von links gegen die Ventralseite herablaufenden sog. Peristommulde, befindet sich eine ovale Öffnung, das Cytostom. An dieses schließt sich nach hinten und ins Innere des Tierkörpers hineinragend der Zellschlund oder Cytopharynx an, ein etwa röhrenförmiger Zuleitungs-kanal, den die Nahrungskörper passieren müssen, ehe sie in das Innere des Tieres aufgenommen werden. Der Cytopharynx ist eine

Einsenkung der Körperoberfläche und infolgedessen von der Pellicula ausgekleidet, die, wie noch gezeigt werden soll, auch im Schlunde bewimpert ist. Das Cytostom, mit dem er nach außen mündet, könnte man besser auch als sekundäre Mundöffnung bezeichnen, während die primäre Mundöffnung, wie ich sie nennen will, eine Unterbrechung der Pellicula zum Eintritt der Nahrung in das Plasma darstellt, die sich am hinteren Ende des Schlundes befindet. Letztere entspricht der Mundöffnung primitiver Ciliaten, wie *Enchelys*, denen ein Schlund und damit ein sekundärer Zellmund noch fehlt.

Man kann am Schlunde zwei Abschnitte unterscheiden, einen vorderen und einen hinteren, die R. HERTWIG, der die genauesten Angaben über die Morphologie des Schlundes bei *Paramaecium* gemacht hat, die ich in der Literatur finden konnte, als Vestibulum und Ösophagus bezeichnet hat. Ich möchte diese Bezeichnung beibehalten, ohne daß damit das Vestibulum bei *Paramaecium* mit dem der Peritrichen homologisiert werden soll.

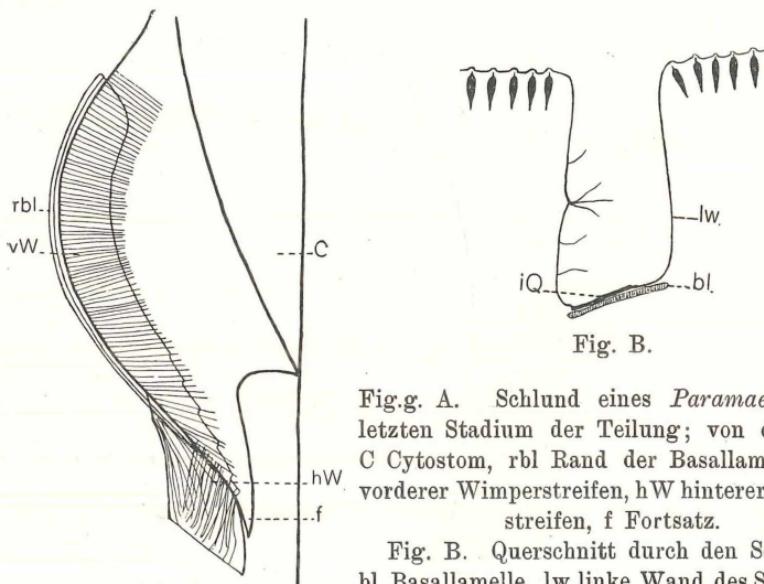


Fig. A. Schlund eines *Paramaecium* im letzten Stadium der Teilung; von der Seite. C Cytostom, rbl Rand der Basallamelle, vw vorderer Wimpernstreifen, hW hinterer Wimpernstreifen, f Fortsatz.

Fig. B. Querschnitt durch den Schlund. bl Basallamelle, lw linke Wand des Schlundes, iQ innerer Querstreifen.

Das Vestibulum hat etwa die Gestalt einer Tüte, deren ventrale Wand gerade nach hinten zieht, während die dorsale weit nach vorne reichende Wand leicht S-förmig gekrümmmt ist und sich hinten der Ventralwand allmählich nähert (Taf. 8 Fig. 4). Hinten läuft das Vestibulum in einen seltsamen, feinen Fortsatz aus, der blind endigt (Textfig. A f). Die Dorsalwand ist, wie Querschnitte zeigen,

eben und etwas schief nach rechts geneigt (Textfig. B). Sie geht unter einem Winkel in die seitlichen Wände über.

Eine ovale Öffnung führt in den Ösophagus hinein, der dem Vestibulum hinten als ein etwas schmäleres kurzes Rohr aufsitzt. Die Pellicula der Ventralseite ist bedeutend dicker als die der Dorsalseite und springt am weitesten nach hinten vor. Am hinteren Ende erscheint der Ösophagus wie abgeschnitten. Dort fehlt die Pellicula und das Entoplasma tritt nackt zutage; ich bezeichnete diese Stelle als das primäre Cytostom.

### b) Stützstrukturen.

Der Schlund hat eine ganz beträchtliche Festigkeit, auch sehr starkes Pressen hat keine merkliche Deformation desselben zur Folge, solange das Tier am Leben ist. Diese Festigkeit kommt der gewöhnlichen Pellicula nicht zu, ich führe sie daher auf bestimmte Strukturen zurück, von denen sich zwei Arten unterscheiden lassen.

Am lebenden Tier fällt am dorsalen Teil des Vestibulums ein helles, längsgestreiftes Band auf, das schon R. HERTWIG erwähnt hat (Taf. 8 Fig. 4 bl, Textfig. A). Es ist zweifellos dasselbe, was MAYER als Basallamelle beschrieb, welche Bezeichnung ich beibehalten werde. MAYER hat sie nur auf Schnitten festgestellt, viel genauer sieht man sie aber am lebenden Tier. Die Lamelle verläuft auf der dorsalen Fläche des Vestibulums bis fast an dessen hinteres Ende, die Öffnung des Ösophagus rechts lassend. Wegen der schiefen Stellung der Dorsalwand des Pharynx (Textfig. B) erscheint die Lamelle bei seitlicher Ansicht als links liegend. Man sieht bei dieser Ansicht auf den rechten Rand der Lamelle (Textfig. A, rbl), der sich infolge des starken Lichtbrechungsvermögens der Lamelle als dunkler Streifen von der Pellicula abhebt, der er dicht aufliegt. Auf Schnitten, auf denen die Lamelle tangential getroffen ist, erkennt man, daß sie aus etwa 15—20 längsverlaufenden Streifen zusammengesetzt ist; dies verleiht der Basallamelle die im Leben sichtbare Längsstreifung. Im übrigen erscheint sie völlig homogen. Die Breite der Lamelle nimmt dadurch nach hinten ab, daß die mehr links gelegenen Streifen hinten früher endigen als die rechts gelegenen; der linke Rand erhält dadurch ein staffelförmiges Aussehen (Textfig. C). Bei der Teilung wird die Basallamelle wahrscheinlich völlig aufgelöst. Es ist mir leider nur ein einziges Tier mit sich teilendem Pharynx in die Hände gefallen, an diesem vermißte ich die Basallamelle. Als ich es, um es ruhig beobachten zu können, preßte, kollabierte der Pharynx völlig. Dies zeigt auf das deutlichste die Bedeutung

der Lamelle als Versteifungsmittel für den Pharynx. In späteren Teilungsstadien, bei denen die Teilung des Pharynx beendet ist, ist die Basallamelle wieder zu sehen, aber sie ist noch dünn.

Am lebenden Tiere erscheint die ganze Pellicula des Pharynx fein quergestreift, was ebenfalls schon R. HERTWIG beschrieben hat. Besonders deutlich ist die Streifung zu sehen, wenn man den Pharynx von der Dorsalseite betrachtet; die Streifen sind nicht genau parallel. Am deutlichsten und leicht auf dem optischen Querschnitt zu sehen ist die Streifung auf der Dorsalseite des Vestibulum und der Ventralseite des Ösophagus; an diesen Stellen sind gleichzeitig die stärksten Cilien. Es handelt sich hier daher wahrscheinlich um eine zweite Art von Stützstrukturen. Ähnliche Strukturen treten sehr scharf in Totalpräparaten

Fig. C. Basallamelle bei seitlicher Ansicht des Schlundes, nach dem Leben. rR rechter Rand.

hervor, und zwar dann, wenn die Tiere vor der Färbung mit Eisenhämatoxylin, nicht in Alkohol gebracht werden. Die Streifen sind dann der am stärksten gefärbte Teil des Präparates. Im Vestibulum kann man zwei übereinanderliegende Systeme solcher Streifen unterscheiden. Außen verlaufen schwächer färbbare, die den ganzen Pharynx umziehen (Taf. 8 Fig. 3 aq). Jeder einzelne scheint aus einer größeren Anzahl feinerer Streifen zusammengesetzt zu sein, die sich ungleich gut färben.

Dicht darunter, aber nur auf der dorsalen Wand des Schlundes, liegen stark gefärbte, scharf begrenzte Querstreifen. Sie greifen von rechts bis über die Mitte der Dorsalfläche hinaus; die linke Seite bleibt merkwürdigerweise frei davon (Taf. 8 Fig. 3 iq.) Ob diese Querstreifen der Pellicula angehören oder dicht unter ihr im Plasma liegen, läßt sich aus den Präparaten nicht entscheiden.

Im hinteren Teile des Schlundes ist nur ein System von Streifen zu sehen; sie haben einen etwas komplizierteren Verlauf und sind sehr stark färbbar (Taf. 8 Fig. 3). Dort blieben in den Präparaten gewöhnlich auch die Cilien noch etwas gefärbt. Es ist nicht immer möglich, sie von den eben beschriebenen Strukturen sicher zu unterscheiden, besonders dann, wenn sie sich der Wand des Schlundes dicht anlegen. Darauf mag es wohl zurückzuführen sein, daß die Strukturen in verschiedenen Präparaten in Einzelheiten oft ein anderes Bild geben.

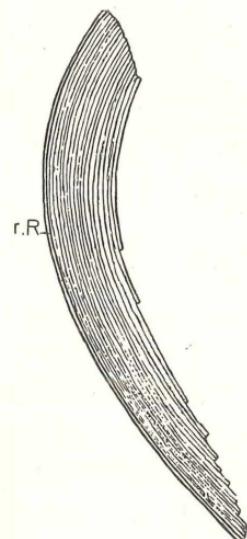


Fig. C.

### c) Die Bewimperung.

Ganz allgemein findet man in der Literatur die Angabe, daß sich an der Dorsalseite des Pharynx eine undulierende Membran befindet. Alle diese Angaben gehen, wie mir scheint, auf MAUPAS zurück, der auf einer vielfach wiedergegebenen Abbildung des Schlundes von *Paramaecium* eine solche eingezeichnet hat. Diese Figur ist aber eine so grobe Darstellung des Schlundes und gibt kaum die äußeren Umrisse einigermaßen richtig wieder, daß es für mich außer Zweifel steht, daß die Angabe von MAUPAS auf einem Irrtum beruht. Es ist möglich, daß er die Basallamelle für eine undulierende Membran hielt. Diese macht, wenn sich die Cilien davor bewegen, oft den Eindruck einer solchen.

Im Vestibulum konnte ich bei gewöhnlicher Beobachtung nur ein unbestimmtes Flimmern feststellen, keine Andeutung einer Membran. An Totalpräparaten ist von den Cilien wenig zu sehen, sie bilden darin nur ein Gewirre. Sehr geeignet erwiesen sich dagegen zur Lebendbeobachtung Tiere im letzten Stadium der Teilung, die bereits einen doppelten Schlund besitzen. Man sieht bei diesen auf der Dorsalseite des ganzen Vestibulums und noch eine kurze Strecke in den Ösophagus sich fortsetzend einen Streifen von langen Cilien, ich werde ihn als vorderen Wimpernstreifen bezeichnen (Textfig. A). Die Cilien sind deshalb ziemlich leicht zu sehen, weil sie sich im Gegensatz zu gewöhnlichen Tieren hier langsam und in sehr auffallender Weise bewegen. Sie stehen zuerst alle parallel und senkrecht zur Wand des Pharynx, dann schlagen sie nach hinten und bleiben in dieser Stellung wiederum kurze Zeit, um dann wieder vorwärts zu schlagen. Alle Cilien machen die Bewegung gleichzeitig, nicht von vorn nach hinten fortschreitend. Bei allen diesen Bewegungen sind die Cilien getrennt zu sehen. Daß sie nicht etwa miteinander zu einer Membran verklebt sind, ersieht man leicht aus kleinen Ungleichmäßigkeiten in der Bewegung der einzelnen Cilien. Ebenfalls an der Dorsalwand des Schlundes, hinten an der Grenze von Vestibulum und Ösophagus, inserieren lange Cilien, die wohl ebenfalls mit dem vorderen Wimpernstreifen in Zusammenhang stehen. Sie ragen in die in Bildung begriffene Vakuole hinein und verhalten sich ganz wie die Cilien des gleich zu erwähnenden hinteren Wimpernstreifens. Es scheint mir, daß die Cilien des vorderen Wimpernstreifens allmähliche Übergänge zu diesen stets nach hinten gerichteten Wimpern zeigen, wie ich es auf Textfig. A dargestellt habe.

Auf der linken Seite der Dorsalwand des Vestibulums ist in den Totalpräparaten eine Längsreihe von Basalkörnern deutlich zu erkennen (Taf. 8 Fig. 3 bk), häufig daneben noch eine zweite, schwächer gefärbte. Wahrscheinlich gehören sie dem Wimpernstreifen des Vestibulums an. MAYER gibt an, auf Längsschnitten die Basalkörner der vermeintlichen undulierenden Membran festgestellt zu haben. Ich konnte an Schnitten Basalkörner nie einwandfrei nachweisen. Allerdings fand ich auf Längsschnitten große, stark gefärbte Körner, diese stellen aber lediglich die Querschnitte der beschriebenen Querstreifen dar, die sich stärker färben als die Basalkörner. Da nun MAYER diese Querstreifen nicht erwähnt hat, so glaube ich, daß er ihre Querschnitte für Basalkörner gehalten hat.

Eine zweite Reihe von Cilien, die ich als hinteren Wimpernstreifen bezeichnen will, liegt im Ösophagus. Der Streifen zieht von der linken Wand des Ösophagus nach hinten zur Ventralseite, deren dicke, mit starken Querstreifen versehene Pellicula ich schon erwähnte. Die Cilien sind lang und dick und im Leben leicht einzeln zu sehen, im Totalpräparat erhalten sie sich völlig in ihrer Gestalt und Lage (Textfig. A, Taf. 8 Fig. hw). In dickem Traganth schlagen sie noch, nachdem alle anderen Cilien des Schlundes aufgehört haben zu schlagen. Dies beweist, daß sie zu dem vorderen Wimpernstreifen in keiner näheren Beziehung stehen. Die Cilien des hinteren Wimpernstreifens verhalten sich ganz abweichend von den übrigen Cilien. Sie ragen weit in die in Bildung begriffene Vakuole hinein und führen geißelartige Bewegungen aus, durch die sie die eingestrudelten Nahrungskörper in lebhafte Bewegung versetzen.

Sehr schwierig zu beobachten ist die übrige Bewimperung des Pharynx. Man erkennt davon erst dann etwas, wenn der vordere Wimpernstreifen aufgehört hat zu schlagen, was man am besten wiederum dadurch erreicht, daß man die Tiere in dicke Traganthlösung bringt. Meist sieht man dann nur eine einzelne Cilie weit hinten im Vestibulum, häufig auch noch zerstreut eine ganze Anzahl schwächerer; die Dorsalseite des Pharynx scheint mir dagegen frei davon zu sein. Alle bewegen sich sehr eigenartig, sie beschreiben etwa einen Kegelmantel. Diese Cilien scheinen aber viel spärlicher verteilt zu sein als auf der Körperoberfläche.

An dieser Stelle seien auch die Cilien des Cytostoms noch besonders erwähnt. In dickem Traganth hören zunächst die Cilien des vorderen Wimpernstreifens auf zu schlagen, dann die des hinteren, gleichzeitig oder schon vorher auch die Körpercilien. Die einzigen Wimpern, die dann noch in Tätigkeit sind, sind die des Cytostoms.

Hören auch sie schließlich auf zu schlagen, so sieht man deutlich, daß sie auch äußerlich kräftiger und dicker sind als die übrigen Körpercilien, selbst als die des Peristomfeldes.

## 2. Der Schlundfadenapparat.

Die hier zu beschreibenden Strukturen stellen ein morphologisch selbständiges Organell dar, das aber mit dem Pharynx in engste Verbindung getreten ist. Es ist bisher der Wahrnehmung völlig entgangen, in der Literatur habe ich es auch nicht andeutungsweise erwähnt gefunden.

Das Organell besteht aus einer Anzahl langer, feiner, nach hinten allmählich dünner werdender Fäden. Sie legen sich mit ihrem vorderen Teil innen an die rechte Wand des Schlundes an und scheinen dort mit der Pellicula des Schlundes verwachsen zu sein. Sie liegen alle annähernd in einer Ebene parallel der Sagittalebene des Tieres und erstrecken sich parallel zueinander weit nach hinten in das Entoplasma hinein (Taf. 8 Fig. 3 u. 4 sf); sie nähern sich dabei etwas der Dorsalseite, verlaufen also unter einem spitzen Winkel zur Frontalebene des Tieres.

Am leichtesten ist das Organell in Totalpräparaten zu sehen, wenn man das Tier von der Dorsal- oder Ventralseite betrachtet, wie es in Taf. 8 Fig. 2 u. 3 dargestellt ist. Für diesen Zweck ist es am besten, die Tiere vor der Färbung kurz in Alkohol zu bringen; dann färbt sich das Plasma grau, während die Fäden ungefärbt bleiben. Bei dorsoventraler Ansicht liegen die Fäden übereinander, sind daher nicht einzeln zu erkennen (Taf. 8 Fig. 3). Die rechte Wand des Schlundes erscheint hinten verdickt und scheint parallel mit der rechten Körperwand des Tieres einen Fortsatz in das Plasma hineinzutreiben, der nach hinten allmählich dünner wird und am hinteren Ende des Tieres ganz fein ausläuft. Am lebenden Objekt kann man bei Tieren mit hellem, körnchenarmem, Plasma dasselbe beobachten. Die Fäden scheinen mit der Pellicula des Pharynx völlig verwachsen zu sein; es ist mir nie gelungen, zwischen Schlundfäden und Pellicula eine Trennungslinie zu beobachten.

Instruktiver ist die Ansicht von der Seite, wie sie in Taf. 8 Fig. 1 u. 4 dargestellt ist. Man sieht die Schlundfäden in dieser Weise an lebenden, stark gepreßten Tieren mit hellem Plasma. Bisweilen sieht man sie noch besser an zerfließenden Tieren; während des Zerfließens kann man sie fast stets beobachten. Die Fäden sind ziemlich starr und erhalten sich dabei meist gut. Sie erscheinen als dunkle Linien, die, am Cytostom beginnend, zunächst

der Pellicula des Schlundes aufliegen, dann frei in das Entoplasma heraustreten. Im günstigsten Falle konnte ich zehn solcher Fäden erkennen. Davon sind die mehr ventral gelegenen die stärksten und längsten. Sie sind bei Tieren von  $250\text{ }\mu$  Länge etwa  $60\text{--}70\text{ }\mu$  lang. Die mehr dorsal gelegenen, schwächeren Fäden erscheinen kürzer, doch wäre es möglich, daß deren hintere Enden so fein sind, daß sie unterhalb der Grenze der Sichtbarkeit liegen. In seltenen Fällen ist es mir gegückt, an normalen ungepreßten Tieren mehrere Schlundfäden zu sehen; sie sind in diesem Falle stets parallel gestellt, während sie bei gepreßten Tieren meist nach hinten konvergieren.

Bei der Teilung werden die Fäden aufgelöst. Ich konnte sie bei Tieren, die bereits einen doppelten Schlund besaßen, weder im Leben noch auf Präparaten erkennen.

Die Fäden bestehen aus einer ganz homogenen, stark lichtbrechenden, festen, aber biegsamen Substanz. Nach dem Absterben des Tieres erhalten sie sich noch längere Zeit und lösen sich erst lange nach der Pellicula auf. Sie stellen offenbar ein Differenzierungsprodukt des Plasmas dar. Alle diese Tatsachen zwingen geradezu zu einem Vergleich des Schlundfadenapparates mit dem bei den Gymnostomiden unter den Holotrichen fast allgemein verbreiteten Reusenapparat. Dieser besteht bekanntlich aus stark lichtbrechenden, nach hinten dünner werdenden Fäden oder plattgedrückten Stäbchen, die die Mundöffnung im Kreise umgeben und sich weit nach hinten, oft bis fast an das Hinterende erstrecken.

Vergleichen wir damit den Schlundfadenapparat bei *Paramaecium*, so finden wir nur drei Unterschiede. Erstens sind die Fäden bei *Paramaecium* nur auf der rechten Seite entwickelt. Zweitens sind die Fäden mit der Pellicula des Schlundes eng verwachsen, was bei den Reusenapparaten nie der Fall zu sein scheint. Beides sind Besonderheiten, die mit der später zu besprechenden Funktion der Schlundfäden zusammenhängen. Ein dritter Unterschied besteht darin, daß sich die Schlundfäden weder auf Schnitten noch in Totalpräparaten mit Eisenhämatoxylin schwärzen im Gegensatz zu den Reusenapparaten (*Didinium* nach THON, *Chilodon*, *Coleps*, *Prorodon* nach MAYER). Für die morphologische Beurteilung des Organells dürfte auch dieser Umstand keine ausschlaggebende Rolle spielen. Die Erscheinung, daß sich das ganze Organell bei der Zellteilung auflöst, findet sich auch bei den Reusenapparaten. THON gibt für *Didinium* an, daß nur ganz wenige Reusenstäbchen sich teilen und in die Tochtertiere übernommen werden, während die Mehrzahl

sich aus dem Protoplasma neubildet. Bei *Chilodon* löst sich der Reusenapparat völlig auf, und aus dem Entoplasma bilden sich zwei neue, die in die Tochtertiere übergehen. (HARTMANN, Praktikum der Protozoologie.)

Es scheint mir somit kein Zweifel daran möglich zu sein, daß die Schlundfäden den Reusenfäden homolog sind.

Es bestehen aber weiterhin recht bemerkenswerte Vergleichspunkte zwischen dem Schlundfadenapparat und der Basallamelle. Auch die Basallamelle ist aus feinen Stäbchen zusammengesetzt, die aus einer stark lichtbrechenden, homogenen und ziemlich festen Substanz bestehen und sich dadurch von der Pellicula scharf unterscheiden. Bei der Teilung wird die Lamelle ebenfalls aufgelöst und aus dem Plasma neugebildet wie die Schlundfäden. Ich vermute daher, daß auch die Stäbchen, aus denen die Basallamella besteht, Homologa zu den Reusenstäbchen der Gymnostomiden darstellen. Die Basalmembran hat wohl eine weitere Verbreitung, MAYER hat sie auch bei *Glaucoma* und *Ophryoglena* nachgewiesen. Um die etwaige Homologie mit dem Reusenapparat besser zu stützen, wäre es notwendig, die Lamelle bei verschiedenen Formen genauer zu untersuchen.

Der Schlundfadenapparat ist ein so feines Gebilde, daß es von vornherein zu erwarten ist, daß er nur bei größeren und auch sonst günstigen Objekten festgestellt werden kann. Glücklicherweise sind wir aber, wenn wir uns ein Bild über die Verbreitung des Organells machen wollen, nicht auf die morphologische Untersuchung angewiesen, sondern können aus der Art der Bildung der Nahrungsvakuolen einen Schluß auf dessen Vorhandensein ziehen. Es ist daher notwendig, diesen Vorgang, der erst später genauer behandelt werden soll, hier kurz zu streifen.

Bei sämtlichen strudelnden Ciliaten, mit Ausnahme der Hypotrichen geht die Bildung der Nahrungsvakuolen, soweit sie genauer untersucht ist, in ganz übereinstimmender Weise vor sich. Stets tritt die merkwürdige Erscheinung auf, daß die Vakuole vor der Abschnürung am hinteren Ende in eine feine Spitze ausgezogen wird. Seit längerer Zeit ist das für die Peritrichen und manche Heterotrichen bekannt; NIERNSTEIN hat dasselbe für *Paramecium* und *Colpidium* festgestellt. Nun habe ich gefunden, daß die Zuspitzung der Vakuole bei *Paramecium* in sehr einfacher Weise dadurch zustande kommt, daß eine Protoplasmastromung die Vakuole den Schlundfäden entlang nach hinten führt (Textfig. J, S. 203), während ohne die Zuhilfenahme der Schlundfäden eine Erklärung dieser

Erscheinung nicht möglich ist. Es schien mir daher der Schluß berechtigt, daß überall, wo die Vakuolenbildung in der beschriebenen Weise vor sich geht, ein ähnliches Organell vorhanden sein muß wie bei *Paramaecium*.

Ich untersuchte zunächst *Stentor coeruleus* und konnte die Schlundfäden leicht feststellen; man braucht dazu die Tiere nur stark zu pressen. Sie sind in größerer Zahl vorhanden, liegen dicht nebeneinander und bilden so zusammen eine Art Band. Die einzelnen Fäden sind dicker als bei *Paramaecium* und werden nach hinten nicht merklich dünner, so daß das ganze Band hinten wie abgeschnitten aussieht (Textfig. D). Sie sind alle in ein helles, nicht vakuolisiertes Plasma eingebettet, wodurch sich das ganze Organell deutlich vom Plasma abhebt. Die Fäden haben eine Länge von etwa  $200\ \mu$ , die Breite des ganzen Bündels ist etwa  $30\ \mu$ .

Fig. D. Schlundende von *Stentor coeruleus*. Sf Schlundfäden.

Leider ist es nicht möglich, die Fäden entlang der Wand des Schlundes nach vorn weiterzuverfolgen, an der sie, wie ihr fester Zusammenhalt mit dem Schlund beweist, befestigt sein müssen. Die Strukturen der Pellicula und die Membranellen des Schlundes verdecken zu sehr. Bei kleineren *Stentor*-Arten konnte ich das Organell auch in seiner natürlichen Lage am ausgestreckten Tier sehen. Es erstreckt sich als ein zartes Band vom Schlundende bis weit nach hinten.

Zum ersten Male wurde der Schlundfadenapparat bei *Stentor* schon vor längerer Zeit von SCHUBERG beobachtet. Er erkannte ihn allerdings noch recht unvollkommen, doch geht aus seiner Beschreibung mit Sicherheit hervor, daß sein „Schlundstrang“ identisch ist mit dem Schlundfadenapparat: „Die Mundöffnung . . . ist stets offen und läßt das Protoplasma unmittelbar zutage treten. Letzteres besitzt jedoch eine bemerkenswerte Eigenschaft an dieser Stelle. Es setzt sich nämlich in einer strangartigen Anordnung an die Mundöffnung an. Man kann zwar beobachten, daß um die einzelnen Vakuolen des Entoplasmas gleichfalls strangartige Anordnungen erscheinen, von diesen aber unterscheidet sich der erwähnte Strang, den ich als Schlundstrang bezeichnen will, durch eine festere Verbindung mit den Rändern des Mundes . . . . Erstere Tatsache ist daraus zu entnehmen, daß er bei den mannigfachen Bewegungen und Drehungen, welche ein leicht gepreßter *Stentor* unter dem

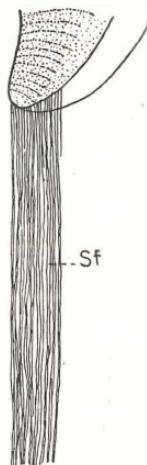


Fig. D.

Deckglas ausführt, stets von der Mundöffnung nachgezogen wird.“ SCHUBERG hielt den Schlundstrang für ein Organell, daß eine eigene Wandung besitzt, obgleich „dieselbe sich nicht als besondere Membran darstellt und unmittelbar in das Entoplasma übergeht“ und er glaubt, daß es ein schlauchförmiges Gebilde ist, dessen Lumen normalerweise nicht zu sehen ist, sondern erst, wenn eine Vakuole gebildet wird. „Die aufgenommene Nahrung gleitet nun unter allmählich beginnender und rasch wieder verschwindender spindelförmiger Erweiterung des Schlundstranges bis an dessen hinteres Ende, um erst hier eine typische Vakuole zu bilden.“ Ich möchte gleich hier darauf hinweisen, daß auch bei *Stentor*, genau so wie bei *Paramaecium*, die Vakuole auf der einen Seite der Schlundfäden, ihnen dicht anliegend, entlang gleitet, daß die Schlundfäden dabei völlig in Ruhe bleiben, nicht auseinanderweichen vor der abgeschnürten Vakuole. Es besteht also kein Grund, in dem Organell ein Lumen anzunehmen.

SCHUBERG macht nun bereits auf die Übereinstimmung des von ihm entdeckten Schlundstranges bei *Stentor* mit ähnlichen Gebilden aufmerksam, die schon seit längerer Zeit bekannt waren. Vielleicht hat EHRENBURG diese Strukturen schon gesehen, denn er behauptet gerade für *Epistylis*, bei der sie, wie aus Literaturangaben hervorgeht, am leichtesten zu sehen sind, den angeblichen Darmkanal in seiner ganzen Ausdehnung gesehen zu haben.

Sicher erkannt wurde das Organell erst 1871 von GREEFF an *Epistylis flavicans*, von WRZESNIEWSKY an *Ophrydium hyalinum*, von MÖBIUS an *Folliculina*, von SCHUBERG außer an *Stentor* noch bei *Conchophthirius*. Es wird als ein heller Streifen beschrieben, der vom Schlundende ausgeht, meist erst sichtbar wird, während eine Vakuole sich vom Schlund ablöst. Alle Forscher waren durch die Beobachtung der Vakuolenbildung zu der Ansicht gekommen, daß das Organell ein Rohr sein müsse, dessen Lumen gewöhnlich völlig kolabiert ist, und durch das die Vakuole hindurchgepreßt werde, so daß es sich spindelförmig erweitert.

Leider war es mir nicht möglich, eines der genannten Objekte, die offenbar dafür sehr günstig sind, in diesem Sommer zur Untersuchung zu bekommen. Ich mußte daher zu kleineren Peritrichen greifen, nämlich *Vorticella convallaria* und *Opercularia nutans*, beide verhalten sich völlig gleich.

Bei hellen, gut durchsichtigen Tieren sieht man, wenn das Vestibulum in der Ebene des Gesichtsfeldes liegt, am Ende des spitz zulaufenden Ösophagus von der äußeren, vorderen Wand einen

äußerst feinen langen Faden parallel mit der Körperoberfläche des Tieres nach hinten verlaufen (Textfig. E sf). Wahrscheinlich entspricht diese Ansicht der dorsoventralen Ansicht bei *Paramaecium*; es dürften ebenfalls mehrere Fäden vorhanden sein, die hier übereinander liegen. Entlang diesem Faden gleitet nun die Vakuole wie bei *Paramaecium*, in spindelförmiger Gestalt, mit einer Seite an den Faden gepreßt, nach hinten. Es ist nicht anzunehmen, daß die Verhältnisse bei *Ophrydium* und *Epistylis* anders liegen. Eine genauere Beobachtung dürfte wohl sofort, ebenso wie bei *Stentor*, zeigen, daß die Deutung des Organelles als ein Rohr nicht richtig ist. Ich halte es daher für sehr wahrscheinlich, daß alle als Schlundrohr beschriebenen Strukturen Schlundfadenapparate darstellen. Wenn

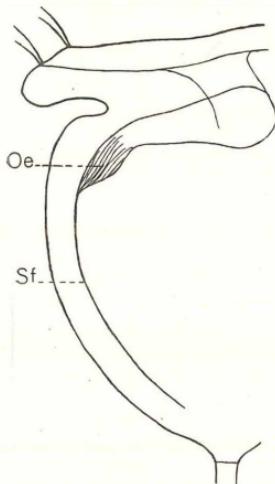


Fig. E.

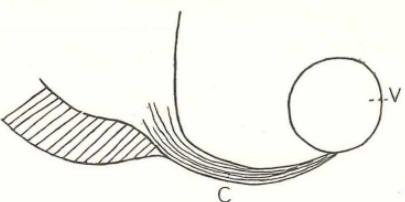


Fig. F.

Fig. E. Schlund von *Vorticella*. Oe Ösophagus,  
Sf Schlundfaden.

Fig. F. Schlund von *Stylonychia*. C Cilien  
des Schlundes, V Vakuole.

auch die Zahl der genauer untersuchten Formen noch eine sehr geringe ist, so gehen wir dennoch nicht zu weit, wenn wir annehmen, daß der Schlundfadenapparat allen Heterotrichen und Peritrichen zukommt, wir dürfen dies vor allem auch aus der zweispitzigen Gestalt schließen, die die Vakuole bei allen diesen Formen bei der Abschnürung annimmt.

Dagegen dürfte das Organell den Hypotrichen gänzlich fehlen. Gegen das Vorhandensein von Schlundfäden spricht vor allem die von den übrigen strudelnden Ciliaten abweichende Art der Nahrungs vakuolenbildung (Textfig. F, die Abbildung bezieht sich auf eine nicht sicher bestimmte Art, die wahrscheinlich der Gattung *Stylo nychia* angehört). Es tritt dabei keine Zuspitzung auf; die Vakuole bleibt nach der Ablösung am Ende des Schlundes liegen, um von hier aus eine langsame Wanderung durch das Tier zu beginnen. Da nun die Hypotrichen einen sehr spezialisierten Typus darstellen, der phylogenetisch auf holotrichie Ausgangsformen zurückzuführen ist, so ist anzunehmen, daß das Fehlen des Schlundfadenapparates

auf einer Rückbildung desselben beruht, die mit der veränderten Art des Nahrungserwerbes, dem Übergange zu teilweise räuberischer Lebensweise im Zusammenhang steht.

Für die Holotrichen ist der Schlundfadenapparat bisher nur bei *Paramaecium* nachgewiesen, die Zuspitzung der Nahrungsvakuole außerdem noch bei *Colpidium*. Trotzdem glaube ich, daß er unter den Holotrichen allen Hymenostomiden zukommt; die Untersuchung ist hier nur wegen der Kleinheit der Objekte sehr schwierig und bisher noch nicht durchgeführt.

Wir kommen damit zu dem wichtigen Schlußse, daß alle strudelnden Ciliaten ursprünglich einen Schlundfadenapparat besitzen; wo er fehlt, wie bei den Hypotrichen, muß er durch Rückbildung verloren gegangen sein. Die niederer Ciliaten, die Gymnostomiden unter den Holotrichen, besitzen statt dessen den Trichitenapparat oder den wahrscheinlich daraus hervorgangenen Reusenapparat. Mit dem Nachweis, daß solche faden- bis stäbchenförmige Gebilde an der Mundöffnung aller Ciliaten vorkommen, sind die großen Unterschiede, die die Gymnostomiden einerseits, die Hymenostomiden und die übrigen Ciliaten andererseits zu trennen schienen, in hohem Maße ausgeglichen.

Diese Befunde werfen auch ein gewisses Licht auf die Phylogenie der Ciliaten. Von diesen müssen wir die ganze letztere Gruppe phylogenetisch wahrscheinlich von Formen mit echtem Reusenapparat herleiten. Aus dem Reusenapparat ging der Schlundfadenapparat dadurch hervor, daß sich die Stäbchen der einen Seite der Wand des Pharynx noch enger anlegten, während die der anderen Seite rückgebildet wurden, vielleicht auch unter Beibehaltung ihrer Stützfunktion zu der Basallamelle zusammenraten, wie sie z. B. für *Paramaecium* nachgewiesen ist. Es ist bemerkenswert, daß der Schlundfadenapparat besonders bei *Paramaecium*, der primitivsten daraufhin untersuchten Form, eine überaus augenfällige Übereinstimmung mit dem Reusenapparat zeigt.

## D. Physiologischer Teil.

### 1. Das Einstrudeln der Nahrungskörper.

Man kann die Ciliaten nach der Art ihres Nahrungserwerbes in zwei Gruppen einteilen, in räuberische Formen, zu denen die Gymnostomiden zu zählen sind, und in Strudler, zu denen fast alle übrigen Ciliaten gehören, auch *Paramaecium*. Die letzteren nehmen

nur sehr kleine Partikelchen auf, die sie vermittels eines durch die Cilien erzeugten sogenannten Nahrungsstromes zu ihrem stets offenen Cystotom herbeiführen.

Bei *Paramaeceum* nimmt dieser Wasserstrom, wenn das Tier thigmotaktisch festsitzt, einen Verlauf, wie er in Textfig. G dargestellt ist. Im umgebenden Wasser entsteht dabei ein Strudel, der Partikel, die in der Nähe des Zellmundes vorbeiströmend nach hinten gelangen, in weitem Bogen wieder nach vorn führt, so daß sie unter Umständen von neuem vom Nahrungsstrom erfaßt werden.

Die Partikel, die das Cystotom erreichen, gelangen durch den Pharynx in die eben in Bildung begriffene Nahrungsvakuole. Gewöhnlich nimmt man an, daß der Nahrungsstrom direkt in den Pharynx eindringt, und die Nahrungsteilchen dorthin befördert. Diese Annahme könnte aber nicht erklären, auf welche Weise die Partikel in so hohem Maße angereichert werden, wie es in der Vakuole zu konstatieren ist. Diese müßten durch irgend einen Mechanismus im Schlunde zurück behalten werden.

Es läßt sich aber zeigen, daß der Nahrungsstrom gar nicht in den Schlund eindringt. Dagegen spricht erstens, daß *Paramaeceum* auch größere Partikel aufnehmen kann, z. B. Stärkekörner bis zu einem Durchmesser von  $11 \mu$ , die den Schlund völlig ausfüllen. Es ist dann für einen Rückstrom, der notwendig einem hereindringenden Strom entsprechen müßte, kein Raum mehr da. Zweitens läßt sich der Verlauf des Nahrungsstromes aber auch direkt feststellen, nämlich dadurch, daß man dem Wasser soviel feine Partikel zusetzt daß das Tier nur einen kleinen Teil davon aufnehmen kann. Die meisten Teilchen machen dann einen Weg, wie er in Textfig. G dargestellt ist. Auch von denen, die direkt an das Cytostom herankommen, gelangt nur ein Teil in die Vakuole hinein.

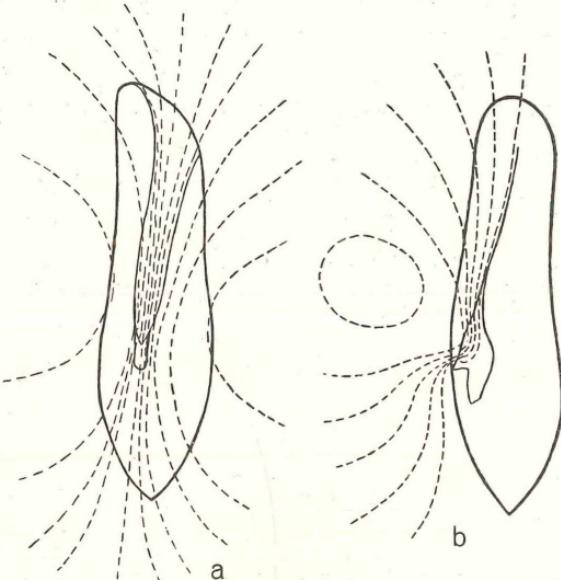


Fig. G. Schematische Darstellung des Verlaufs des Nahrungsstromes. a Ventralansicht, b Seitenansicht.

Die Nahrungskörper müssen offenbar aus dem Nahrungsstrom abgefangen werden, und dies kann, wie ich glaube, nur so geschehen, daß diese durch den direkten Stoß der Cilien in den Pharynx und die Vakuolen hineingetrieben werden. Bei Beobachtung der Tiere von der Seite mit starker Vergrößerung gelang es mir, direkt zu beobachten, wie Partikelchen, die, durch den Nahrungsstrom herbeigetragen, auf den hinteren Teil des Peristomfeldes auftrafen, von den Peristomwimpern gegen das Cytostom weitergeschleudert wurden. Im Schlund sieht man häufig, daß die Partikel sich dort nicht gleichmäßig fortbewegen, sondern ruckweise, was nur so zu erklären ist, daß sie mehrmals einen Stoß durch die Cilien erhalten. Dieser Funktion, die Nahrungspartikel in den Schlund hineinzutreiben, sind die Cilien des Cytostoms dadurch besonders angepaßt, daß sie, wie ich schon hervorgehoben habe, kräftiger und dicker sind als die übrigen Cilien, auch als die des Peristomfeldes.

Ähnliche Ansichten über das Einstrudeln sind für andere Objekte schon früher geäußert worden, so für *Carchesium* von GREENWOOD, für *Stentor* von A. A SCHAEFFER. Auch sie nehmen an, daß Nahrungspartikel, sobald sie auf das Tier auftreffen, nicht mehr dem Nahrungsstrom folgen, sondern von den Cilien erfaßt und in die Vakuole hineingestoßen werden. SCHAEFFER konnte dies für die Cilien des Stirnfeldes bei *Stentor* direkt beobachten.

## 2. Die Frage der Nahrungsauswahl.

### a) Allgemeines.

Die Nahrung der einzelnen Protozoenformen ist zwar im allgemeinen viel mannigfaltiger als die der Metazoen, sie nehmen viel leichter unbrauchbare Stoffe auf als diese, aber wohl in allen Fällen läßt sich feststellen, daß sie gewisse Körper bevorzugen, andere niemals fressen. Es fragt sich nun, ob dies durch eine Nahrungsauswahl zu erklären ist, wie wir sie von den höheren Tieren kennen, die ja ihre Nahrungsobjekte mittels ihrer Sinnesorgane unterscheiden und so eine Auswahl treffen können.

Diese Frage hat deshalb besonderes Interesse, weil den Protozoen infolge ihrer Einzelligkeit sämtliche Organe fehlen, die bei den höheren Tieren Voraussetzung für die Nahrungsauswahl sind, die Sinnesorgane und das Nervensystem.

Eine Spezialisierung in der Art der Nahrung braucht nun durchaus nicht immer auf einer Nahrungsauswahl zu beruhen. Sie

kann auf durchaus verschiedene Arten zustande kommen, vor allem einfach durch eine mechanische Auslese der Nahrungskörper, die dadurch zu erklären ist, daß ein Teil der Nahrungskörper zur Aufnahme nicht oder weniger geeignet ist als die anderen. Sie kann durch eine große Zahl von verschiedenen Faktoren zustande kommen, die alle mit der mechanischen Einrichtung des Tieres für den Fang und die Aufnahme der Nahrung zusammenhängen. Diese kann beschränkt sein durch die Größe des Cytostoms, durch die Art des Festhaltens der Beute, die Geschwindigkeit der Fortbewegung und vieles andere. Die genauere Feststellung dieser Umstände begegnet aber gerade bei den Protozoen zumeist großen Schwierigkeiten. Es ist nämlich infolge der Kleinheit und Eigenart der bei der Nahrungsaufnahme beteiligten Organelle oft außerordentlich schwer, sich über deren Wirksamkeit eine ganz richtige Vorstellung zu machen, selbst wenn wir morphologisch über sie genau unterrichtet sind; auch können Faktoren eine ausschlaggebende Rolle spielen, die bei höheren Tieren gar nicht in Frage kommen.

Es seien nur einige Beispiele erwähnt, um dies zu erläutern. *Trichosphaerium Sieboldi* frißt nur Pflanzen und festsitzende Tiere, „bewegliche, wie Infusorien, Flagellaten Copepoden kann es nicht fangen. Doch verschmäht es dieselben nicht, wenn man sie ihm tot vorwirft“ (SCHAUDINN). Die Trägheit des Tieres ist die Ursache der Auslese. Ein ganz ähnlicher Fall dürfte bei *Actinosphaerium Eichhorni* vorliegen. Diese Tiere nehmen in Kulturen, auch dann, wenn daneben Paramäcien reichlich vorhanden sind, fast nur die verhältnismäßig tragen Stentoren auf, nur selten ein *Paramaecium*. Wahrscheinlich gelingt es den Tieren nicht, sich rascher fortbewegende und auf Berührung mit rascher Fluchtreaktion reagierende Infusorien festzuhalten.

Seit den Untersuchungen von BALBIANI war das Verhalten von *Didinium nasutum* ein Schulbeispiel für eine hoch ausgebildete Nahrungsauswahl. BALBIANI fand, daß *Didinium* fast nur *Paramaecium* frißt, auch dann, wenn viele andere Ciliaten zugegen sind. Er schreibt deshalb *Didinium* ein sehr feines Unterscheidungsvermögen für seine Beutetiere zu, und zwar soll das Tier durch einen chemischen Sinn in die Ferne wittern können, was BALBIANI daraus schließt, daß nach seiner Beobachtung das Tier kurz vor seinem Beutetier hält macht, um sein Fangorgan auszuschnellen. Nach der neueren Untersuchung von MAST liegen jedoch die Verhältnisse viel einfacher. *Didinium* sucht planlos unaufhörlich umher. Stößt es dabei zufällig auf ein *Paramaecium*, so klebt das Fangorgan, das am

Vorderende des Tieres einen Vorsprung bildet, fest, und die Beute ist gefangen. Ebenso geht es mit *Colpidium*, *Vorticella* und *Nassula*. Stößt es dagegen zufällig auf *Stentor*, oder eine Reihe anderer Ciliaten, so klebt das Organ nicht an, und die Beute kann nicht aufgenommen werden. Man braucht zur Erklärung dieser Erscheinungen nur anzunehmen, daß es von der physikalischen Oberflächenbeschaffenheit des Beutetieres abhängt, ob der Fangtentakel anklebt oder nicht. Wir haben es also wahrscheinlich lediglich mit einer mechanischen Auslese zu tun. Ein Wittern in die Ferne bestreitet MAST, da nach seinen Beobachtungen *Didinium* erst dann das Fangorgan ausstößt, wenn es mit seinem Beutetier in direkte Berührung gekommen ist.

Es mag aus diesen Beispielen hervorgehen, mit welcher Kritik alle Experimente und Beobachtungen zur Lösung der Frage der Nahrungsauswahl angestellt werden müssen. Soll daher die Fähigkeit der Nahrungsauswahl bei einem Tier erwiesen werden, so ist vor allen Dingen die Möglichkeit der mechanischen Auslese völlig auszuschließen, es ist also nachzuweisen, daß das Tier Nahrungskörper, die es nicht aufnimmt, mechanisch ebenso gut bewältigen könnte, wie die aufgenommenen Nahrungskörper.

Noch eine weitere Art der Auslese der Nahrungskörper wird häufig fälschlicherweise als Auswahl bezeichnet. VERWORN hat bei *Actinosphaerium* und *Diffugia* beobachtet, daß nur sich bewegende Objekte aufgenommen werden und daß eine geeignete mechanische Reizung dieser Tiere durch beliebige Stoffe den Vorgang der Nahrungsaufnahme auslöst. Dasselbe hat neuerdings SCHAEFFER bei *Amoeba proteus* festgestellt. Viele Rhizopoden nehmen auch ruhende Partikel auf, sie fressen aber nur verdauliche Stoffe, während sie die anderen gar nicht beachten. SCHAEFFER fand, daß *Amoeba* zwar Eiweißkörper sich einverleibt, Glas- und Kohlepartikel unbeachtet läßt. JENSEN streute auf die Pseudopodien von *Orbitolites* Glas- und Stärkekörner. Nur letztere wurden (nach 2—10 Min.) gegen das Zentrum des Tieres befördert und eingeschlossen. Wollte man darauf den Begriff der Nahrungsauswahl anwenden, so würde er jeden Inhalt verlieren. Es ist ganz selbstverständlich, daß die Amöben nicht jeden festen Körper zu fressen suchen, sonst könnten sie gar nicht auf einem festen Substrate leben. Der Vorgang der Nahrungsaufnahme setzt einen auslösenden Reiz voraus, der durch sich bewegende Objekte u. a. erzeugt werden kann, während die übrigen Teilchen, die wir im Experimente vorsetzen, ebenso behandelt werden wie die Unterlage, auf der die Tiere kriechen. Jeden-

falls können wir dies annehmen, bis das Gegenteil erwiesen ist. Diese Nahrungsauslese braucht also nicht notwendig auf einem Unterscheidungsvermögen für Nahrungskörper zu beruhen, sondern ist wahrscheinlich lediglich eine Folge der Tatsache, daß die Nahrungsaufnahme nicht spontan erfolgt, sondern eines äußeren Reizes bedarf. Die Untersuchungen SCHAEFFER's an *Amoeba proteus*, so interessant sie reizphysiologisch sind, genügen daher nicht, um eine Nahrungswahl zu beweisen. Wollen wir dem Begriff der Nahrungsauswahl einen bestimmten Inhalt geben, so dürfen wir darunter nur jene Fälle der Auslese der Nahrungskörper verstehen, die auf ein Unterscheidungsvermögen zurückzuführen sind, und dieses ist nur dadurch nachweisbar, daß das Tier auf gewisse feste Stoffe positiv, auf andere negativ reagiert.

Überblicken wir von diesem Standpunkte die in der Literatur beschriebenen Fälle von Nahrungsauswahl, so kommen wir leider zu dem Ergebnis, daß fast in keinem Falle die Nahrungsauswahl sicher erwiesen ist, da die Möglichkeit der mechanischen Auslese nicht ausgeschaltet werden konnte und gerade bei den interessanten Fällen, ich erinnere an *Vampyrella spirogyrae* und *Amoeba Blochmanni*, die sich je nur von einer Art von Algen ernähren, nämlich *Spirogyra* bzw. *Haematococcus Bütschlii*, scheint bis jetzt noch nicht die Möglichkeit zu bestehen, eine Entscheidung herbeizuführen. Vielleicht spielt dabei auch Chemotaxis eine Rolle, die das Tier zu seinen Nahrungsobjekten hinführt; das ist bei Amöben in vielen Fällen festgestellt. Bei dem Vorgang der Nahrungsaufnahme jedoch, um den es sich bei der Nahrungsauswahl allein handelt, ist sie unbeteiligt.

#### b) Versuche mit *Paramaecium*.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über den derzeitigen Stand des Problems, wende ich mich zu der Frage, wie sich die strudelnden Ciliaten und speziell mein eigenes Untersuchungsobjekt, *Paramaecium*, verhalten. Im Gegensatz zu den räuberischen Formen wie *Didinium* und *Coleps* wurde früher den Strudlern die Fähigkeit der Nahrungsauswahl völlig abgesprochen, da diese Tiere in feinverteiltem Zustande fast alle Stoffe in großen Mengen fressen. Die Fütterung mit Karmin, Indigo u. dgl. ist schon seit langer Zeit ein wichtiges Mittel zum Studium der Ernährung dieser Formen gewesen.

Eine genauere Untersuchung dieser Verhältnisse wurde jedoch erst viel später, fast gleichzeitig von zwei Forschern ausgeführt,

von A. A. SCHÄFFER an *Stentor coeruleus*, auf welche Untersuchung erst später eingegangen sei, und von METALNIKOW an *Paramaecium caudatum*. Eine neuere polnische Arbeit von DEMBOWSKY über die Nahrungsauswahl bei *Paramaecium* blieb mir im Original unzugänglich. Nach dem Referat von CORI kommt der Verf. auf Grund ähnlicher Methoden im wesentlichen zu denselben Ergebnissen wie METALNIKOW, ich brauche daher diese Arbeit nicht besonders zu berücksichtigen, sie sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt.<sup>1)</sup> Im folgenden sei zunächst eine eingehende Kritik der Untersuchungen METALNIKOW's gegeben.

#### Kritik der Untersuchungen METALNIKOW's.

Auf Grund überaus zahlreicher, durch viele Jahre fortgesetzter Versuche kam METALNIKOW zu dem Ergebnisse, daß *Paramaecium* ein hochgradiges Unterscheidungsvermögen für die verschiedensten Stoffe besitze und daß die Tiere aus Gemischen gewisse Stoffe auswählen können. Der eine Weg, den METALNIKOW eingeschlagen hat, um dies zu beweisen, besteht darin, daß er den Versuchstieren nacheinander eine Reihe fein aufgeschwemmter Stoffe vorsetzt und untersucht, ob alle diese Stoffe mit gleicher Intensität, gleich „gern“ aufgenommen werden. Als Maß für die Intensität der Nahrungsaufnahme dient ihm die Zahl der in einer bestimmten Zeit gebildeten Nahrungsvakuolen. Da diese im gleichen Versuche individuell sehr verschieden ist, nimmt er den Durchschnitt aus 20 Tieren. Daß der auf diese Weise erhaltene Mittelwert genügend genau ist, sucht METALNIKOW dadurch nachzuweisen, daß die Mittelwerte in mehreren Versuchen, die er mit derselben Kultur unter denselben Bedingungen anstellte, sehr nahe übereinstimmten. In einem Falle erhielt er z. B. in vier Versuchen die Mittelwerte 16.9, 17.2, 17.3, 17.4.

Zweifelhaft wird aber die Genauigkeit der Mittelwerte bereits, wenn wir deren statistische Fehler berechnen. Es ergibt sich, da die Zahl der von den einzelnen Tieren gebildeten Vakuolen sehr variiert, ein mittlerer Fehler von 0,75 Vakuolen. Die Unsicherheit des Mittelwertes beträgt also  $\pm 2,25$  Vakuolen. Die sehr große Übereinstimmung der Mittelwerte muß daher auf einen Zufall zurückgeführt werden. Meine eigenen Versuche ergaben denn auch, daß die bei verschiedenen Versuchen erhaltenen Mittelwerte durchaus

<sup>1)</sup> Auch die Angaben von LUND über eine Nahrungsauswahl bei *Bursaria* erfahren durch die folgenden Ausführungen eine Widerlegung, ohne daß ich darauf besonders einzugehen brauche. LUND hat genau dieselben Experimente, die METALNIKOW an *Paramaecium* anstellte, an seinem Versuchsobjekt angestellt und kommt zu denselben Resultaten.

nicht so genau übereinstimmten wie in METALNIKOW's Beispielen. Sie schwankten bei peinlichstem Arbeiten und dann, wenn ich anstatt Karmin Tusche benützte, die eine gleichmäßiger Aufschwemmung ergibt, um etwa 15 Proz. des mittleren Wertes bei drei Versuchen. Für die Versuche, die METALNIKOW zur Frage der Nahrungsauswahl anstellte, ist seine Methode, soweit es sich um gröbere Verhältnisse handelt, gerade noch genau genug. Andere Versuche, die hier nicht erwähnt werden sollen, sind jedoch schon wegen der Ungenauigkeit der Mittelwerte wertlos.

METALNIKOW fütterte den Tieren vor allem Karmin und Tusche. Ich verwendete statt Sepia chinesische Tusche, die dieselben Ergebnisse liefert. Man findet stets, daß die Tiere um die Hälfte mehr bis fast doppelt soviel Vakuolen bilden, wenn sie mit Sepia gefüttert werden, als wenn man ihnen Karmin gibt. Bei Fütterung mit anderen Stoffen, wie Glas, Kalk, Aluminium u. a. ergeben sich nach METALNIKOW für jeden Stoff eine bestimmte Anzahl von Vakuolen, deren Verhältnis ziemlich konstant ist. METALNIKOW zieht daraus den Schluß, daß die Tiere alle diese Stoffe zu unterscheiden vermögen.

Dies wäre dann richtig, wenn für die Aufnahme der einzelnen Stoffe die äußeren Bedingungen in allen Versuchen völlig gleich wären. Bei einer genaueren Prüfung zeigt es sich jedoch, daß dies nicht der Fall ist. Wie man leicht beobachten kann, ist Karmin in einer Aufschwemmung ganz anders zerteilt als Tusche; während diese fast nur aus sehr feinen Partikeln besteht, etwa von der Größe von Bakterien, ist die Karminaufschwemmung viel ungleichmäßiger, es sind viele gröbere Partikel darin enthalten. Ich werde zu zeigen versuchen, daß dies die Ursache für die verschieden große Zahl der in den Versuchen gebildeten Nahrungsvakuolen ist.

In Karmin- wie Tuschevakuolen findet man bei mikroskopischer Untersuchung fast nur ganz feine Teilchen, meist nicht größer als Bakterienstäbchen. In gewöhnlichen Karminaufschwemmungen sind nun neben diesen kleinen viel größere Partikel vorhanden, die nicht aufgenommen werden. Haben wir also Aufschwemmungen von Karmin und von Tusche mit derselben Teilchenzahl, so sind in der ersten bedeutend weniger aufnahmefähige Teilchen als in der letzteren. Die Zahl der in einer bestimmten Zeit gebildeten Vakuolen sinkt nun im Gegensatz zu dem, was METALNIKOW behauptet, mit der Konzentration der Teilchen. Ich erhielt in drei Fütterungsversuchen, in denen sich die Konzentrationen wie 1 : 5 : 10 verhielten, unter sonst gleichen Bedingungen die Mittelwerte 8.9, 10.95, 15.2. Die Zahl der Vakuolen steigt demnach zwar nicht proportional der

Konzentration der Aufschwemmung, sondern viel langsamer. Aber tatsächlich ist die Zahl der aufnahmefähigen Teilchen kleiner Partikel in einer Aufschwemmung von Tusche um ein vielfaches höher als in einer solchen von Karmin, so daß der Unterschied in der Zahl der Nahrungsvakuolen seine volle Erklärung findet.

Einen direkten Beweis dafür, daß Karmin und Tusche nicht unterschieden werden, konnte dadurch erbracht werden, daß ich Karmin ähnlich fein zerrieb wie Tusche. Dies wird dadurch erreicht, daß man das Karmin in trockenem Zustande äußerst fein verreibt, so fein, daß die Aufschwemmung davon ein lackfarbenes Aussehen erhält, das davon herröhrt, daß ein Teil des Karmins kolloidal in Lösung geht. Diese Aufschwemmung läßt man zwei Stunden absitzen oder man centrifugiert sie. In der so von großen Bestandteilen gereinigten, sehr feinen Aufschwemmung bilden die Tiere ebensoviele Vakuolen wie in konzentrierter Tusche. Jede Substanz wird von den Tieren gefressen, sofern sie nur fein genug zerteilt ist.

Daß nützliche Partikel gieriger gefressen werden als unverdauliche, schließt METALNIKOW auch aus der Beobachtung, daß Tiere, die aus einem normalen Medium in eine dichte Bakterienaufschwemmung gebracht werden, meist zuerst eine sehr große Vakuole, eine sog. „Riesenvakuole“ bilden. Solche großen Vakuolen werden aber in Aufschwemmungen der verschiedensten Stoffe gebildet, dann nämlich, wenn die Tiere aus einer sehr dünnen in eine sehr konzentrierte Aufschwemmung gebracht werden. Sie können also auch in einer solchen von Karmin, Tusche, Schwefel, Hefe und anderen unverdaulichen Körpern entstehen. Vielleicht müssen wir annehmen, daß die geringere Zahl der Vakuolen, die die Tiere enthalten, wenn sie sich einige Zeit in einer dünnen Aufschwemmung befinden, bewirkt, daß sie stärker einstrudeln, daß sie also dadurch in eine Art von Hungerzustand versetzt werden.

Eine zweite Reihe von Versuchen METALNIKOW's soll beweisen, daß *Paramaecium* die Fähigkeit besitzt, aus einer Mischung von Stoffen diejenigen auszuwählen, die es bevorzugt. Gibt man den Tieren ein Gemisch von schätzungsweise gleichen Teilen Tusche und Karmin — METALNIKOW beurteilte das Mengenverhältnis offenbar nach der Farbenintensität —, so findet sich in den Vakuolen zum weit überwiegenden Teil Tusche. Dies ist aber leicht ohne die Annahme einer Auswahl zu erklären; es ist lediglich die Folge davon, daß in dem Gemisch die Zahl der aufnehmbaren Tuscheteilchen die der Karminteilchen weit übertrifft. Gab METALNIKOW den Tieren eine Karminaufschwemmung mit nur einer Spur Sepia,

so erhielt er trotzdem fast schwarze Vakuolen. Dies trifft zu. Zerdrückt man aber eine solche Vakuole, so ist man erstaunt, darin fast nur Karmin zu finden; die Spuren von Sepia sind diffus zerteilt und machen die Vakuole lichtundurchlässig.

METALNIKOW sucht weiterhin zu beweisen, daß das angebliche Unterscheidungsvermögen auf einem außerordentlich feinen chemischen Sinn beruhe. Er fütterte zu diesem Zwecke organische Stoffe, die in verschiedener Weise chemisch behandelt wurden, Stärke, die mit Jod gebläut war, Hefezellen und Leukocyten, die teils mit Kongorot, einem ganz unschädlichen Farbstoffe, teils mit Thionin, einem stark giftigen, blauen Farbstoffe gefärbt wurden. METALNIKOW findet, daß die mit Jod behandelte Stärke, sowie die mit Thionin gefärbten Hefezellen und Leukocyten kaum aufgenommen werden, im Gegensatz zu den nicht mit giftigen Chemikalien behandelten Stoffen. Er schließt daraus, daß „unzweifelhaft“ ein chemisches Unterscheidungsvermögen vorliegen müsse; jedoch mit Unrecht, da eine Reihe von Fehlerquellen unberücksichtigt geblieben ist, wie aus den folgenden Versuchen hervorgeht.

Als ich versuchte, die mit Jod behandelte Stärke zu verfüttern machte ich die Erfahrung, daß die leicht gequollenen Stärkekörner am Objektträger festklebten und aus diesem Grunde nicht aufgenommen wurden. Deshalb benutzte ich, um das Unterscheidungsvermögen für Jod zu prüfen, statt Stärke Hefezellen. Werden diese mit Jod behandelt, so ist es, wenn man es nicht allzu stark aussächst, zu erreichen, daß die Tiere in einer Aufschwemmung davon fast keine Vakuolen bilden, ohne daß äußere Zeichen von Schädigung wie Veränderung der Gestalt, Langsamwerden der Fortbewegung zu erkennen sind. METALNIKOW hatte offenbar daraus geschlossen, daß die Tiere überhaupt nicht geschädigt sind. Durch stärkeres Abwaschen, oder auch einfach dadurch, daß man die Hefe in mehr Wasser aufschwemmt, erreicht man indessen leicht, daß ebensoviele Vakuolen gebildet werden wie von ungefärbter Hefe. Man darf daraus den Schluß ziehen, daß die Vakuolenbildung durch eine Schädigung des Tieres durch gelöstes und nicht genügend ausgewaschenes Jod verhindert wurde.

Ich gab den Tieren weiterhin ein Gemisch aus Hefezellen, die mit Jod behandelt waren und im oben erwähnten Versuche kaum aufgenommen wurden, und solchen, die ich zur Unterscheidung davon mit Kongorot gefärbt hatte. Es wurden dann die in die Vakuolen aufgenommenen Hefezellen von beiden Sorten gezählt. Ich fand, daß auf 76 durch Jod blaßgelb gefärbte Hefezellen 34 rote kamen.

Gleichzeitig wurden auch die gelben und roten Hefezellen, die in der freien Kulturflüssigkeit lagen, innerhalb eines Gesichtsfeldes gezählt. Hier kamen 105 gelbe auf 55 rote Hefezellen, also dasselbe Verhältnis wie in den Vakuolen. Es läßt sich keine Bevorzugung einer der beiden Sorten feststellen.

Nur noch ein Versuch soll hier Erwähnung finden, da er zunächst sehr verblüffend ist. METALNIKOW mischte mit Kongorot und mit Thionin gefärbte Hefezellen und gab sie den Tieren zu fressen. Die gebildeten Vakuolen waren alle rot; ich kann dies bestätigen. Dies kommt aber ganz einfach davon her, daß das Thionin sich leicht entfärbt, am raschesten im Inneren der Tiere, langsamer in der freien Kulturflüssigkeit. Die Entfärbung vollzieht sich auch beim Erhitzen oder bei langem Stehenlassen unter Luftabschluß, nicht dagegen bei Luftzutritt. Es handelt sich offenbar um eine Reduktion des Farbstoffes.

Wie im vorhergehenden Versuche wurden die roten und farblosen Hefezellen innerhalb der Vakuolen gezählt, und es ergab sich dasselbe Verhältnis wie außerhalb des Tieres; eine Auswahl findet daher sicher nicht statt.

Ich glaube, damit gezeigt zu haben, daß METALNIKOW in den meisten Fällen nur unvollständig beobachtete, daß die Schlüsse, die er aus seinen Versuchen zieht, falsch sind. Seine Versuche gewähren daher nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Frage der Nahrungsauswahl. Überhaupt erscheint mir die ganze Methode METALNIKOW's, die ich als eine rein statistische bezeichnen möchte, als ein Irrweg, der nie zur Lösung dieser Frage führen kann. Dies kommt daher, daß den Fütterungsversuchen viele unberechenbare Faktoren von an sich untergeordneter Bedeutung eine entscheidende Rolle spielen können, so daß uns das Endergebnis eines Versuches keinen sicheren Aufschluß über eine etwaige Nahrungsauswahl geben kann.

#### Eigene Untersuchungen:

Die Frage der Nahrungsauswahl kann, wie ich glaube, nur durch die direkte Beobachtung der Nahrungsaufnahme beim einzelnen Tier gelöst werden. Zwei Fragen sind dabei zu beantworten. Erstens: werden alle Partikel, die der Nahrungsstrom zum Cytostom führt, gleichgültig, wie sie beschaffen sind, aufgenommen, oder nicht? Zweitens: ist das etwaige Verwerfen einzelner Partikel durch ein mechanisches Hindernis, also durch mechanische Auslese verursacht oder nicht?

Es sei zunächst die erste Frage beantwortet. Während alle genügend kleinen Partikel, seien es Tusche- oder Karminkörner oder

Bakterien in gleicher Weise gefressen werden, nehmen die meisten Tiere aus ungleichmäßigen Aufschwemmungen z. B. von Karmin, Schwefel, Kalk nur die kleinsten Teilchen auf, die von Bakteriengröße und noch kleinere. Größere Partikel gelangen nicht in die Vakuole. Man sieht dies leicht, wenn man den Inhalt der Vakuolen untersucht; er besteht nur aus ganz feinen Körnchen. Es läßt sich aber auch durch direkte Beobachtung der Tiere mit starker Vergrößerung feststellen. Man bringt die Tiere in eine dünne, mäßig feine Karminaufschwemmung und gibt einige Fließpapierfasern hinzu, an denen sich die Tiere thigmotaktisch festsetzen können. Man kann dann beobachten, daß alle kleinen Karminpartikelchen ebenso wie etwaige Bakterien, soweit sie zum Cytostom kommen, in den Schlund und in die in Bildung begriffene Vakuole befördert werden. Die größeren dagegen folgen meist einfach dem Strome und fliegen, ohne in den Schlund einzudringen, nach hinten weiter. Man muß sich dies so erklären, daß die Cilien des Cytostoms diese Partikel nicht wie die kleinen in den Schlund hineinstoßen, sondern zurück in den Wasserstrom, der die Körnchen fortführt. Beobachten läßt sich die Tätigkeit der Cilien nicht direkt, aber daß sie dabei beteiligt sind, ist daraus zu ersehen, daß mittelgroße Körnchen häufig nicht sofort nach hinten weiter befördert werden, sondern am Cytostom sich mehrmals rasch hin und her bewegen, um dann meist hinaus-, seltener in den Schlund hineinzugelangen. Es macht den Eindruck, wie wenn das Tier nicht entschlossen wäre, ob es das Partikelchen aufnehmen will oder nicht. Dies ist nur zu verstehen, wenn man annimmt, daß ein Teil der Cilien versucht, den Körper in den Schlund hineinzustoßen, andere dagegen entgegengesetzt schlagen. Man ersieht daraus weiterhin, daß das Hineinfördern der Nahrungsteilchen nicht durch ein planmäßiges Zusammenwirken der Cilien geschieht, sondern daß jede Cilie auf Grund der Reize reagiert, die sie direkt von dem Nahrungskörper erhält. Daher kann es vorkommen, daß die Cilien auch gegeneinander arbeiten; sie werden also nicht von einem Zentrum aus dirigiert. Nicht selten geraten auch größere Partikel bis weit in den Schlund hinein, bis fast an die Grenze von Vestibulum und Ösophagus. Dort führen sie meist sehr deutlich vor- und zurückgehende Bewegungen aus, und können dann aufgenommen oder verworfen werden; der letztere Fall ist der häufigere.

Ähnliches ist bei Vorticellen schon vor langer Zeit beobachtet worden. Nach BüTSCHLI werden oft Nahrungskörper, die ins Vestibulum eingedrungen sind, wieder herausgeschleudert. STEIN gibt an, beobachtet zu haben, daß die adoralen Cilien die Nahrungskörper

„betasten“ und dann zum Teil wieder fortschleuderten. Vielleicht beobachtete er etwas ähnliches, wie das eben beschriebene Hin- und Hertanzen der Nahrungskörper.

Nun zur zweiten Frage! Schon die eben erwähnten Erscheinungen sprechen dagegen, daß größere Partikel mechanisch von der Aufnahme ausgeschlossen sind. Sicher geht dies aus dem Folgenden hervor. Nicht alle Tiere machen einen deutlichen Unterschied zwischen großen und kleinen Karminkörnern. Viele nehmen auch relativ große Partikel an, und manche Tiere fressen überhaupt alle festen Körper, die zum Cytostom gelangen. Dies hängt von inneren Faktoren ab, von einer „physiologischen Stimmung“, die hier willkürlich hervorgerufen werden kann, doch soll darauf erst unten eingegangen werden. Daß größere Karminpartikel etwa deshalb abgelehnt werden, weil die Cilien sie nicht bewältigen können, kommt deshalb nicht in Frage, weil dieselben Tiere, die nur feinste Karminkörnchen aufnehmen, sich viel größere Algen, Hefezellen und Stärkekörner in großer Menge einverleiben. Ich brachte eine Anzahl Paramaecien nacheinander in grobe Karminaufschwemmung, dann in eine Aufschwemmung von Hefezellen und Stärke. Die Vakuolen enthielten jetzt von Karmin nur Teilchen von Bakteriengröße, also etwa  $1-2 \mu$ , von Hefezellen massenhaft solche von einem Durchmesser von  $6 \mu$ , von Stärkekörnern solche bis zu einer Größe von  $11 \mu$ .

Ich glaube, daß damit eine Nahrungsauswahl in dem strengen, oben erläuterten Sinne bewiesen ist. Man muß annehmen, daß die Cilien die einzelnen Partikel unterscheiden, daß sie die Körper je nach den Reizen, die sie auf sie ausüben, in den Schlund weiterbefördern oder in den Nahrungsstrom zurückwerfen.

Welcher Art sind nun die dafür verantwortlichen Reize?

In Frage kommen nur chemische oder taktile Reize. Daß erstere nicht im Spiele sind, glaube ich bereits mit Sicherheit nachgewiesen zu haben. Auch der mechanische Stoß, den die Partikel auf die Cilien ausüben, scheint keine Rolle zu spielen, sonst müßten die größeren und infolgedessen schwereren Teilchen sämtlich zurückgeworfen werden. In Wirklichkeit besitzen die aufgenommenen Hefezellen und Stärkekörner eine mehrfach größere Masse als die nicht aufgenommenen Karminkörner. Der Unterschied, den die Tiere einerseits zwischen Hefezellen, Algen, Stärkekörnern, andererseits Karmin-, Schwefel-, Kalkpartikel machen, scheint mir dagegen von der verschiedenen Oberflächengestalt der Teilchen herzuröhren. Die ersten sind glatt und mehr oder weniger rund, letztere sind kantig und von regelloser Form. Daß die kleinen Partikel ohne

Unterschied gefressen werden, erklärt sich leicht daraus, daß deren besondere Oberflächengestalt infolge ihrer Kleinheit keine Bedeutung mehr gewinnt.

Gewiß ist nun diese Art des Unterscheidungsvermögens und der Nahrungsauswahl eine äußerst einfache und denkbar primitive. Trotzdem ist sie unter normalen Bedingungen ein so wirksames Mittel, unnütze Partikel fernzuhalten, daß es uns überflüssig erscheinen müßte, hätte das Tier ein so hoch entwickeltes Unterscheidungsvermögen, wie es METALNIKOW annimmt. Bringen wir z. B. *Paramaecium* in eine Karminaufschwemmung, in der sich wenige Bakterien befinden, so nehmen die Tiere, trotzdem die Karminpartikel an Zahl weit überwiegen, fast nur Bakterien auf. Bei Tieren aus gewöhnlichen Aufgüßen finden wir in den Vakuolen so gut wie keine unverdaulichen Stoffe, trotzdem im Kulturwasser viele Detritusteilchen vorhanden sind.

Es ist sehr bemerkenswert, daß die Untersuchung der Nahrungsauswahl bei *Stentor coeruleus* durch A. A. SCHAEFFER fast dieselben Ergebnisse lieferte wie die meinigen, so daß sie wohl für die strudelnden Ciliaten allgemeinere Geltung haben dürften. *Stentor* stellt für diese Versuche infolge seiner Größe und festsitzenden Lebensweise ein weitaus günstigeres Untersuchungsobjekt dar als *Paramaecium*. SCHAEFFER konnte seine Tiere mit einzelnen Partikeln füttern und daher genauere Feststellungen über das Verhalten gegen verschiedene Körper machen. Glas- oder Schwefelstückchen, einzeln mit der Pipette dargeboten, wurden nicht aufgenommen, sondern von den Cilien über den Rand des Stirnfeldes hinausgeworfen. Andererseits wurden aber Flagellaten, selbst *Paramaecium* aufgenommen. Das Verhalten gegen kleinere Partikel erwähnt SCHAEFFER nicht, doch ist es bekannt, daß *Stentor* in einer Karminaufschwemmung lebhaft Vakuolen bildet, also die kleineren Partikel aufnehmen muß. Besonders genau prüfte er, ob die Unterscheidung auf chemischer Grundlage vorsichgehe. Wurde zu der Kulturflüssigkeit Fleischsaft, Zucker u. a. hinzugefügt, so hatte dies keinen Einfluß auf die Aufnahme eines Partikels. Weiterhin verfütterte er Flagellaten, die mit Alkohol, Jod, Osmiumsäure, Chinin u. a. behandelt waren. Wurden die Flagellaten nur wenig abgewaschen, so erfolgt keine Aufnahme, die Tiere zeigen aber eine Schädigung durch gelöste, nicht genügend ausgewaschene Giftstoffe an, dadurch, daß sie sich kontrahieren. Stark abgewaschene, getötete Flagellaten nahm *Stentor* ebenso an wie die lebenden. Man könnte noch den Einwand erheben, daß im letzteren Falle so stark abgewaschen sei, daß keine

Geschmacksstoffe mehr in Lösung gehen, also eine Unterscheidung unmöglich werde. Deshalb wurden die Flagellaten in verschiedenen stark abgewaschenem Zustande gefüttert; es ergab sich nie eine Zwischenstufe, wo nichts mehr eingestrudelt wurde und wo sich das Tier gleichzeitig nicht kontrahierte.

Während eine lebende und eine mit Osmiumsäure fixierte *Euglena* in gleicher Weise einverleibt wird, verhalten sich die Tiere verschieden gegen *Euglena* und andere Flagellaten. Am schärfsten wird dieser Unterschied gemacht, wenn die Tiere vorher schon ziemlich viel gefressen haben, halbgesättigt sind. In diesem Zustande fressen die Tiere, wenn man ihnen nacheinander die Nahrungsobjekte gibt, *Euglena* gerne, *Phacus* dagegen nur selten. Sogar zwischen Angehörigen derselben Gattung wird unterschieden, z. B. zwischen *Phacus triqueter* und *Phacus longicaudes*, von denen jener besser aufgenommen wird, als dieser. Chemische Reize können dieses verschiedene Verhalten nicht vorursachen, sondern nur die sehr verschiedene Gestalt beider Arten. Dasselbe zeigen die Fütterungsversuche mit Bruchstücken von *Paramaecium*. Wurde die Hälfte oder ein Drittel eines *Paramaecium* dargereicht, so war kein Unterschied zu bemerken gegenüber ganzen Paramäcien. Zerstückelte SCHAEFFER das Tier aber so weit, daß von seiner Oberfläche fast nichts mehr erhalten blieb, so wies der Stentor die Teilstücke zurück. Auch das mehrmalige Hin- und Hertanzen mancher Partikel an der Mundöffnung hat SCHAEFFER beschrieben.

Soweit ich die Literatur überblicken kann, sind *Paramaecium* und *Stentor* die einzigen Protozoen, für die eine Nahrungsauswahl, wenn auch sehr primitiver Art, sicher nachgewiesen ist.<sup>1)</sup>

#### *Das „Lernvermögen“.*

Auffallenderweise ist das Unterscheidungsvermögen bei den Tieren mancher Kulturen in verschieden hohem Grade entwickelt, ja in manchen Kulturen, besonders Heuaufgüssen, ist es überhaupt nicht zu bemerken. Während ein Teil der Tiere in einer Karminaufschwemmung nur feinste Partikel fressen, nehmen andere auch

<sup>1)</sup> SCHAEFFER (1917) stellte bei *Amoeba* eine sog. „histonic selection“ fest. Wird ein verdauliches und ein unverdauliches Objekt in eine gemeinsame Vakuole eingeschlossen, so werden beide getrennt und letzteres ausgestoßen. Unverdauliches wird stets nach kurzer Zeit aus dem Körper entfernt. Ähnliches berichtete METALNIKOW von *Paramaecium*, LUND von *Bursaria*: Vakuolen, die wertlose Stoffe enthalten, werden nach viel kürzerer Zeit entleert als solche, die mit Nahrungskörpern gefüllt sind. Diese „histonic selection“ hat jedoch mit der eigentlichen Nahrungswahl nichts zu tun.

relativ große auf. Es erhebt sich die letzte zu beantwortende Frage, die uns noch wesentlich über die Frage der Nahrungsauswahl hinausführt. Worauf sind diese Unterschiede im Verhalten zurückzuführen?

Zunächst dachte ich daran, daß in den Kulturen verschiedene Stämme vorhanden sein könnten, die sich durch ihre erbliche Anlage für die Nahrungsauswahl unterscheiden und wurde in dieser Ansicht dadurch bestärkt, daß im allgemeinen kleine Tiere die Nahrungsauswahl am schwächsten zeigen. Insbesondere ließen die Tiere einer auffallend kleinen Rasse, die durch ihren ganzen Habitus aus den anderen heraus zu erkennen war, stets eine deutlich erkennbare Nahrungsauswahl vermissen. Ich isolierte daher Tiere, die sich in dieser Hinsicht auf Nahrungsauswahl ganz extrem verhielten, einerseits solche mit sehr vollkommener, andererseits solche ohne nachweisbare Nahrungsauswahl und züchtete diese Tiere isoliert in KNOPFSCHER Lösung bei Fütterung mit Bakterien, die auf Agar gezüchtet wurden, weiter. Nachdem die Stämme sich an die Zuchtbedingungen gewöhnt hatten, untersuchte ich die verschiedenen Stämme wiederum auf ihre Nahrungsauswahl durch Fütterung mit Karmin. Ich war sehr überrascht zu finden, daß sämtliche Tiere aus allen Kulturen, auch diejenigen, die aus Tieren mit vollkommener Nahrungsauswahl hervorgegangen waren, diese Fähigkeit völlig vermissen ließen. Der Verlust der Nahrungsauswahl konnte nur durch die Zuchtbedingungen hervorgebracht sein, und es lagen zwei Möglichkeiten vor. Entweder war das veränderte Kulturmedium die Ursache, oder aber die Nahrung. Diese war ja eine reine Bakteriennahrung, während in gewöhnlichen Kulturen auch allerlei gröbere Partikel aufgenommen werden können. Es könnte also durch die Gleichartigkeit der Nahrung die Fähigkeit des Unterscheidungsvermögens verloren gegangen oder wenigstens so gering geworden sein, daß sie nicht mehr nachweisbar ist. Man konnte dies dadurch prüfen, daß man zu den Reinkulturen grobe Partikel z. B. Karmin hinzufügte, die die Detritusteilchen ersetzen konnten. Die Untersuchung dieser Möglichkeit bot mir auch deshalb am meisten Interesse, weil dies gleichzeitig eine Nachprüfung der Angaben METALNIKOW's über das Lernvermögen bei *Paramaecium* darstellen mußte.

METALNIKOW behauptet, daß Tiere, die er mehrere Tage mit Karmin oder anderen für das Tier wertlosen Substanzen gefüttert hatte, schließlich aufhörten, diese Stoffe noch aufzunehmen, während sie verdauliche Stoffe wie Bakterien noch fraßen. Er schließt daraus, daß die Tiere gelernt haben, die Nahrungspartikel zu unter-

scheiden, ja er schreibt sogar auf Grund weiterer Versuche den Tieren bedingte Reflexe zu, also ein Assoziationsvermögen. Diese Versuche wurden von WLADIMIRSKY nachgeprüft. Bei der Versuchsanordnung METALNIKOW's fand auch er, daß die Tiere nach einigen Tagen aufhörten Karmin zu fressen, aber er erklärt dies durch das Eintreten einer Depression. Wechselte er täglich das Kulturwasser, was METALNIKOW unterließ, so nahmen die Tiere während mehrerer Monate immer wieder Karmin auf. Das kann auch ich vollkommen bestätigen. Tiere, die aufhörten Karmin zu fressen, nahmen bei meinen Versuchen auch andere Stoffe nicht mehr auf, waren also irgendwie geschädigt.

Meine Versuche mit Reinkulturen wurden folgendermaßen angestellt. Wie gewöhnlich wurde täglich morgens das Kulturmedium erneuert und ein Tropfen Bakterienaufschwemmung hinzugefügt. Dazu gab ich bei einem Teil der Kulturen einen Tropfen einer ziemlich groben Karminaufschwemmung und fügte abends einen weiteren Tropfen hinzu, da das Karmin sich allmählich zu Boden senkt. Am nächsten Tag brachte ich die Tiere in frische KNOP-Lösung, damit sie ihre Nahrungsvakuolen entleeren können, was nach  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden geschehen ist. Hierauf beobachtete ich die Tiere, nachdem ich noch ganz wenig Karmin hinzugegeben hatte, bei starker Vergrößerung. Der Versuch hatte das gewünschte Ergebnis. Die Tiere nahmen alle feinsten Karminpartikelchen von etwa Bakteriengröße auf, während sie mit wunderbarer Präzision alle größeren Partikel zurückwarfen. Es ist empfehlenswert, zu der Karminaufschwemmung noch Bakterien hinzuzufügen. Dann sieht man auch im Endeffekt die Wirkung der Nahrungsauswahl. Während Tiere aus gewöhnlichen Kulturen ihre Vakuolen mit größeren Karminkörnern vollstopfen, enthalten die Vakuolen der Tiere, die vorher einen Tag in der Karminaufschwemmung waren, fast nur Bakterien und nur in ganz verschwindender Menge kleine Karminteilchen. Die Tiere hören aber auch, nachdem sie Wochen hindurch in Karminaufschwemmungen gelebt hatten, nicht auf feine Karminteilchen zu fressen.

Alle geprüften Stämme haben sich in dieser Weise verhalten. Woher es kommt, daß bei Heuaufgüssen die Tiere in derselben Kultur sich verschieden verhalten können, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Vielleicht liegt es an besonderen Eigentümlichkeiten einzelner Stämme, daß sich manche mit Vorliebe am Adhäsionsrand der Zuchtgläser aufhalten, wo natürlich relativ weniger Detritusteilchen vorhanden sind.

Bei diesen Versuchen ist eine eigenartige Schwierigkeit zu über-

winden. Bringt man nämlich Tiere, die einige Zeit Karmin gefressen hatten, im übrigen aber nach der Methode von JOLLOS gezüchtet wurden, plötzlich in frische, bakterienfreie KNOP'sche Lösung, so gehen die Tiere stets sämtlich nach 1—2 Stunden zugrunde. Dabei ist zu beobachten, daß sie ihre Vakuolen nur zum kleinen Teil entleert haben, und dies ist wohl die Ursache ihres Todes. Fügt man zu der Kulturflüssigkeit Bakterien oder auch wieder Karmin hinzu, so bleiben die Tiere am Leben. Ich erkläre mir dies auf folgende Weise. Aus den fast nur mit Karmin gefüllten Vakuolen können die Tiere nur wenige Nährstoffe resorbieren und daraus neue Körpersubstanz aufbauen wie bei gewöhnlichen Vakuolen. Entleert nun ein Tier mehrere Karminvakuolen, ohne genügend viele neue Vakuolen bilden zu können, so tritt eine bedeutende Volumverminderung des Tieres ein. Diese kann aber nur bis zu einem gewissen Grade weitergehen, da die Pellicula einer weiteren Verkleinerung des Volumens einen Widerstand entgegengesetzt. Nun ist das Tier nicht mehr fähig, seine Vakuolen zu entleeren, und die darin enthaltenen giftigen Abfallstoffe können eine Schädigung verursachen. Wenn man Bakterien hinzufügt, so sterben die Tiere zwar nie, leiden jedoch bei dem Übergang vielfach so sehr, daß sie nicht zu diesen Versuchen zu gebrauchen sind; vielleicht kommt dies daher, daß sie, wenn nur Bakterien vorhanden sind, nicht so rasch Vakuolen bilden können wie in der konzentrierten Karminaufschwemmung. Es sind daher für diese Versuche sehr widerstandsfähige Stämme erforderlich. Die erwähnten Versuche habe ich an solchen Stämmen ausgeführt. Leider habe ich die Versuche unterbrochen, und es ist mir seitdem nicht mehr gelungen, einen solchen Stamm wieder zu züchten. Dies ist der Grund, weshalb ich die Versuche nicht weiter ausführen konnte. Genaueren Feststellungen dieser Verhältnisse steht außerdem noch im Wege, daß vorläufig noch nicht die Möglichkeit einer objektiven Beurteilung des Grades der Nahrungsauswahl besteht, wie sie etwa in der Messung der Größe der aufgenommenen Nahrungsteilchen gegeben wäre, die bei so kleinen Teilchen nicht genau genug durchzuführen wäre.

Aus den Versuchen geht immerhin hervor, daß das Unterscheidungsvermögen der Ciliën allmählich geringer wird, wenn die Ciliën nur ganz gleichartige Partikel einstrudeln, daß es dagegen feiner wird, wenn verschiedenartige Nahrungskörper verfüttert werden. Dadurch, daß die Ciliën nacheinander von verschiedenartigen Partikeln getroffen werden, reagieren sie auf die verschiedenen Reize immer

prompter. Die Steigerung des Unterscheidungsvermögens wird also durch die Übung bewirkt.

METALNIKOW bezeichnete die von ihm angeblich gefundene Änderung des Verhaltens als ein Lernvermögen und wies damit die ganze Frage in das Gebiet der Tierpsychologie. Dagegen ist in unserem Falle einzuwenden, daß es sich wahrscheinlich nur um die Veränderung des Verhaltens einzelner Organelle, der Cilien, handelt, daß nicht das Tier als Ganzes daran beteiligt ist. Es besteht also keine Analogie mit dem Lernvermögen höherer Tiere.

Bei *Paramaecium* ist noch ein zweiter Fall der Steigerung einer Fähigkeit durch Übung bekannt; er wurde von SMITH untersucht. SMITH brachte ein *Paramaecium* in eine Kapillare, die wenig weiter war als das Tier breit. Kommt das Tier an den Meniscus des Kulturwassers, so dreht es sich unter stark metabolischen Bewegungen um. Während das Tier dazu anfangs 5 Minuten braucht, kann diese Zeit nach häufiger Wiederholung der Bewegung bis zu einer Sekunde herabsinken.

### 3. Die Bildung der Nahrungsvakuolen.

Die herbeigestrudelten Nahrungspartikel gelangen zusammen mit einem Tropfen Flüssigkeit in das Innere des Tieres, um dort verdaut zu werden. Die Bildung dieser die Nahrungspartikel enthaltenden Flüssigkeitstropfen, der sog. Nahrungsvakuolen, ist ein ziemlich komplizierter Vorgang. Es wirken bei ihm, wie im folgenden gezeigt werden soll, drei scharf zu sondernde Einzelvorgänge zusammen, 1. die Einbuchtung des Entoplasmas am hinteren Ende des Schlundes, 2. die Abschnürung der Vakuole vom Schlunde, 3. der Transport der Vakuole nach hinten.

1. Die Einbuchtung des Entoplasmas. Als erste Anlage einer Vakuole buchtet sich die ebene Fläche, mit der das Entoplasma am hinteren Ende des Schlundes zutage tritt, nach hinten ein. Die so entstandene Aushöhlung wird immer tiefer und umgibt schließlich einen Wassertropfen bis auf die noch offenstehende Öffnung des Schlundes. In diesen Tropfen nun werden die Nahrungskörper hereingestrudelt. Durch die kräftigen Cilien des Ösophagus werden sie lebhaft darin herumgewirbelt. Wenn die Vakuole schon fast gefüllt ist, so versetzen diese Wimpern den ganzen Inhalt in eine ungleichmäßige Rotation, wobei sie die Nahrungskörper zusammenzupressen scheinen. Dies hat offenbar den Zweck, möglichst viele Partikel in die Nahrungsvakuole aufnehmen zu können. Wie

auch NIRENSTEIN hervorhebt, hält die Füllung der Vakuole mit dem Fortschreiten der Einbuchtung nicht Schritt, vielmehr erreicht diese Aushöhlung relativ rasch ihre definitive Größe. Sie wird erst langsam angefüllt, ohne daß sich die Vakuole noch weiter vergrößert. Die Vakuole ist von einer hyalinen Membran umgeben, die NIRENSTEIN Vakuolenhaut nennt. Sie ist als eine Differenzierung des Entoplasmas aufzufassen, die durch die Berührung mit dem Wasser verursacht ist.

Bei Vitalfärbung mit Neutralrot ist die Grenze von Pellicula und Vakuolenhaut deutlich als ovale Linie zu sehen. An die Oberfläche des Entoplasmas legen sich nämlich feine, mit Neutralrot sich lebhaft rot färbende Granula an, die PROWAZEK entdeckt hat. Diese Granula eilen von allen Seiten aus den tieferen Plasmeschichten an das Schlundende. Ein Teil davon dringt in die Vakuolenhaut ein und diese liegen dort dicht nebeneinander, ohne Bewegungen auszuführen, während die mehr innen liegenden Granula in steter regelloser Bewegung sind (NIRENSTEIN).

Normalerweise geht die Vakuolenbildung ununterbrochen weiter; noch ehe die abgeschnürte Vakuole nach hinten befördert ist, hat sich schon eine neue angelegt. Man kann die Vakuolenbildung verhindern, ohne daß der Cilienschlag aufhört, so z. B. durch irgendwelche Gifte, die man den Tieren in geringer Konzentration gibt, durch Pressen oder andere schädigende Einwirkungen. Unter diesen Bedingungen strudeln die Tiere keine Partikel mehr ein, und es liegt die Vermutung nahe, daß dies die primäre Ursache für das Unterbleiben der Vakuolenbildung ist. Schon wiederholt ist indessen die Behauptung aufgestellt worden, daß die Bildung der Nahrungsvakuolen unbekümmert um etwa eingestrudelte Nahrungspartikel vor sich gehe. SCHEWIAKOFF beschreibt bei *Paramaecium* Nahrungsvakuolen ohne feste Einschlüsse, die in Eiweißlösung gebildet wurden. WALLENGREEN gibt an, daß *Colpidium* in einem von festen Partikeln freien Wasser Vakuolen bildet, die nur Wasser enthalten.

Um diese Frage genauer zu prüfen, brachte ich Paramäcien in 0,05 proz. sterile KNOP'sche Lösung, die schon tagelang gestanden hatte, so daß alle etwaigen darin enthaltenen Partikel, Staub u. dgl. zu Boden gesunken waren. Sie wurden darin 5—6 mal gewaschen, indem sie immer wieder in frische KNOP'sche Lösung gebracht wurden. Nachdem die Tiere 3 Stunden in diesem Medium sich aufgehalten hatten, enthielten sie gar keine Nahrungsvakuolen mehr. Sobald dagegen Karmin oder dgl. hinzugefügt wurde, trat sofort die Vakuolenbildung ein. Dieser Versuch muß sehr sorgfältig an-

gestellt werden, denn schon die geringsten Spuren von festen Partikeln, Staubteilchen, tote Bakterienleiber u. a. genügen, um Vakuolenbildung auszulösen. Darauf mögen wohl auch anders lautende Versuchsergebnisse zurückzuführen sein.<sup>1)</sup>

Wie die Partikel die Vakuolenbildung veranlassen, geht aus einigen Beobachtungen klar hervor. Dadurch, daß man die Tiere in eine sehr dünne Karminaufschwemmung bringt, erreicht man, daß nach der Abschnürung einer Vakuole eine kleine Pause entsteht, ehe sich eine neue bildet. Bei Beobachtung mit starker Vergrößerung kann man dann feststellen, daß das Entoplasma sich jedesmal dann einzubuchen beginnt, wenn das erste Karminkorn das Entoplasma am Grunde des Schlundes berührt. Noch auffälliger ist dies gelegentlich bei der Untersuchung stark gepreßter Tiere zu sehen. Diese Tiere strudeln keine Nahrung ein, bilden daher keine Vakuolen. Gelangt aber trotzdem einmal durch Zufall ein kleiner Bakterienballen oder dgl. in den Schlund, so bildet sich augenblicklich eine Vakuole. Ganz dasselbe habe ich einmal bei einem ganz plattgedrückten *Stentor coeruleus* beobachtet. Ein kleiner Bakterienballen, der zufällig bis zum Schlundende kam, veranlaßte die Bildung einer großen Nahrungsvakuole, die zur Kleinheit des Nahrungskörpers in gar keinem Verhältnisse stand. Es ist damit bewiesen, daß erst ein von den Nahrungskörpern ausgeübter Reiz die Aushöhlung des Entoplasmas auslöst. Ob der Reiz auf die Cilien oder das Entoplasma einwirkt, läßt sich daraus nicht mit Sicherheit entnehmen, wenn auch die Beobachtung zeigt, daß immer erst unmittelbar nach dem Auftreffen des Partikels auf das Entoplasma die Vakuolenbildung beginnt.

Dies läßt sich aber auf Grund einer merkwürdigen Erscheinung entscheiden. Bringt man Paramäcien in dicken Traganth, so können sie darin nichts einstrudeln, da sie nicht fähig sind, in diesem zähen

<sup>1)</sup> Die Schwierigkeit, die Vakuolenbildung zu verhindern, ist auch bei anderen physiologischen Versuchen nicht berücksichtigt worden. PETERS ist es neuerdings gelungen, *Paramaecium* in einer synthetischen, organischen Nährlösung von Aminosäuren, Kohlehydraten u. a. ohne Fütterung mit festen Nährstoffen zu züchten. Die Bakterienfreiheit wurde durch den negativen Ausfall bakteriologischer Proben bewiesen. PÜTTER hat dies als eine experimentelle Bestätigung seiner Theorie der parenteralen Ernährung der Wassertiere angesehen, da er erwiesen glaubt, daß die Tiere in diesem Falle die gelösten Stoffe durch die Körperwand resorbieren. Dazu ist aber zu bemerken, daß es bei diesen Versuchen sicher nicht möglich ist, die Vakuolenbildung zu verhindern. Daß die Tiere aus den Vakuolen Aminosäuren und andere gelöste Stoffe resorbieren, bietet nichts Neues, da dies bei der normalen Ernährung ebenfalls anzunehmen ist.

Medium einen Nahrungsstrom zu erzeugen, der ihnen die Nahrungs-partikel zuführt. Trotzdem bilden die Tiere Vakuolen; diese enthalten keinerlei feste Partikel. Das ist nur so zu erklären, daß die von den Cilien des Ösophagus herumgeführte, zähe Masse auf das Entoplasma einen ähnlichen mechanischen Reiz ausübt, wie es normalerweise feste Partikel tun. Die Vakuolenbildung findet ausnahmslos bei allen Tieren statt, auch bei stark gepreßten. Selbst Conjugationspärchen bilden in Traganth reichlich Vakuolen wie gewöhnliche Tiere. In anderen dicken Medien verhält sich *Paramaecium* ebenso. Bei der Fixierung mit Opalblau nach BRESSLAU habe ich häufig beobachtet, daß die Tiere, kurz ehe sie eintrocknen, noch mehrere Vakuolen bilden und oft im Zustande der Vakuolenbildung eintrocknen.

Die Vakuolenbildung erfolgt auf die Reizung des Entoplasmas wie durch einen Reflex, ganz unabhängig von äußeren Einflüssen, die das Einstrudeln verhindern. Da wir es hier mit einem Organismus ohne Zentralnervensystem zu tun haben, so müssen wir den ganzen Vorgang nach DOFLEIN als ein Reflexoid bezeichnen. Dabei stellt das Entoplasma gleichsam den Rezeptor dar. Welches Organell dem Erfolgsorgan des Reflexes gleichzusetzen ist, soll erst unten erörtert werden.

Es erhebt sich nun eine zweite Frage: Welche Kräfte bewirken die Einbuchtung des Entoplasmas? Hier stehen sich die Anschauungen der älteren Zoologen, wie sie z. B. BüTSCHLI vertritt, und die NIRENSTEIN's gegenüber. Nach BüTSCHLI wird das Entoplasma infolge eines von den Cilien erzeugten Druckes des Außenmediums passiv eingepreßt, es spielt sich nach ihm derselbe Vorgang ab, wie wenn man aus einem Rohr Wasser in eine dickflüssige Masse eingepräßt. NIRENSTEIN hatte nun gefunden, daß sich die Vakuole bei der Ablösung vom Schlund hinten zuspitzt, und glaubt, daß dies nur mit der Annahme zu erklären ist, daß das Entoplasma einen Zug auf die Vakuole ausübt. Indem er diese, wie er glaubte, zwingende Annahme verallgemeinerte, führte er auch den Vorgang der Einbuchtung des Entoplasmas auf eine Art Saugwirkung des Entoplasmas zurück. Er sieht in dieser Art der Vakuolenbildung eine prinzipielle Übereinstimmung mit dem Verschlingen einer Beute bei den Gymnostomiden. Der Auffassung NIRENSTEIN's stellen sich schon bei einfacher Überlegung ganz unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Wenn wir bedenken, daß das Entoplasma eine ziemlich leichtflüssige Beschaffenheit besitzt, so ist es schwer, sich vorzustellen, wie ein Zug auf die Vakuolenhaut ausgeübt werden soll.

Daß irgendwelche, heute noch nicht nachweisbare kontraktile Strukturen dabei beteiligt sind, wird durch die folgende Überlegung ausgeschlossen. In Textfig. H stellte das Rohr S den Schlund dar. Soll sich nun durch Zugkräfte nach der Theorie NIRENSTEIN's eine Vakuole bilden, so muß die Kraft in jedem Punkt der Oberfläche senkrecht zur Tangente in diesem Punkt an die Vakuole ansetzen,

damit die Einbuchtung gleichmäßig rund wird. In Punkt a muß daher ein Zug in Richtung x wirken. Nach einiger Zeit sei der Punkt a nach b gerückt, dort muß ein Zug in Richtung y vorhanden sein. Ist er endlich bei weiterer Vergrößerung der Vakuole nach c gerückt, so muß der Zug in Richtung z wirken. Die Richtung des Zuges, der in jedem Punkte angreift, muß also kontinuierlich wechseln, was mit der Annahme dabei mitwirkender kontraktiler Strukturen nicht zu vereinbaren ist.

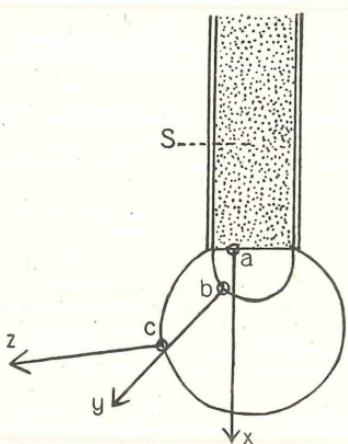


Fig. H.

NIRENSTEIN und METALNIKOW führen

als Beweis gegen die Richtigkeit der BÜTSCHLI'schen Auffassung der Vakuolenbildung die Tatsache an, daß die Bildung der Nahrungs vakuolen auch bei fortdauerndem Cilienschlag unterbleiben kann. Das Entoplasma hat insofern sicher einen Einfluß auf die Vakuolenbildung, als erst ein Reiz auf das Entoplasma sie auslöst. Man kann dies aber mit der BÜTSCHLI'schen Auffassung in Einklang bringen, wenn man annimmt, daß durch den Reiz der Cilienschlag modifiziert wird, etwa in der Weise, daß der wirksame Schlag zunächst nach außen, erst nach der Reizung nach innen gerichtet ist. Die Reizung hätte also eine Änderung des Cilienschlages zur Folge, derart, daß dadurch nun ein Druck gegen das Entoplasma ausgeübt wird. Während also bei dem erwähnten Reflexoid letzteres nur den Rezeptor darstellt, müßten wir die Cilien als Erfolgsorgan betrachten. Da nun die NIRENSTEIN'sche Auffassung dadurch ihre wichtigste Stütze verloren hat, daß es mir gelungen ist, die Zuspitzung der Vakuole bei der Ablösung vom Schlund ganz einfach zu erklären, ohne Zugkräfte zu Hilfe zu nehmen, hat die Auffassung der älteren Zoologen auch heute noch die größere Wahrscheinlichkeit für sich, wenn wir bedenken, zu was für Schwierigkeiten die Durchführung der NIRENSTEIN'schen Auffassung führt.

Es mag gleich in diesem Zusammenhange erwähnt sein, daß

auch bei der Abschnürung der Nahrungsvakuolen Reizerscheinungen anzunehmen sind, die diese Vorgänge noch komplizierter erscheinen lassen. Die Zeit, die vom Beginn der Entoplasmaeinbuchtung bis zur Abtrennung der Vakuole vom Schlund vergeht, ist wechselnd, je nachdem sich diese langsamer oder rascher mit Partikeln füllt. Sind in der Kulturflüssigkeit wenig Partikeln, so erfolgt die Abschnürung erst nach 4—5 Minuten, sind viele vorhanden, so dauert es nur 1—2 Minuten. Durch diese die Vakuolenbildung regulierenden Reizvorgänge steht das Tier in einer viel günstigeren Beziehung zu seinen Nahrungsquellen, als wenn die Vorgänge sich rein mechanisch abspielen würden.

2. Die Abschnürung der Nahrungsvakuole. Der Vorgang besteht darin, daß das Entoplasma des Schlundendes sich kontrahiert. Dadurch wird der die Nahrungspartikel enthaltende Flüssigkeitstropfen vorn zusammengepreßt und infolgedessen an diesem Ende zugespitzt. Er wird schließlich ganz vom Plasma umhüllt und auf diese Weise vom Schlund abgetrennt. Der Vorgang ist analog dem Umfließen eines Nahrungskörpers durch eine Amöbe. Nach der Ablösung ist die Vakuole ganz gleichmäßig von den Granula umgeben, die sich dicht der Wand anlegen.

Man könnte zunächst daran denken, daß die Abschnürung keinen gesonderten Vorgang darstelle, sondern daß dieselbe Kraft, die die Vakuole nach hinten befördert, die Vakuole zuerst vom Schlundende losreißt. Es ist aber von vornherein wenig wahrscheinlich, daß die Protoplasmaströmung, die wie wir sehen werden, die Vakuole nach hinten transportiert, die Kraft hat, die Vakuole loszureißen. Mehrmals konnte ich nun beobachten, daß Vakuolen, die eben in Bildung begriffen waren, sich plötzlich hinten zuspitzten, während gleichzeitig eine nach hinten gerichtete Plasmastromung einsetzte, genau so wie es normalerweise der Fall ist, wenn eine Vakuole abgeschnürt wird (vgl. S. 202). Die Zuspitzung wurde aber ganz extrem, so daß die Vakuole wenigstens sechsmal so lang als breit wurde. Trotzdem erfolgte keine Abschnürung, sondern die Vakuole nahm ihre runde Gestalt wieder an, nachdem die Strömung aufgehört hatte. Offenbar war hier die Kontraktion des Schlundendes ausgeblieben. Beide Vorgänge sind also unabhängig voneinander, wenn auch normalerweise streng koordiniert.

3. Der Transport der Vakuole nach hinten. Noch ehe die Kontraktion des Entoplasmas am Schlundende und damit die Abtrennung der Nahrungsvakuole beginnt, tritt die merkwürdige, von NIRENSTEIN entdeckte Erscheinung ein, daß sich die

Vakuole am hinteren Ende zuspitzt. Genauer ist dies nur bei Vitalfärbung mit Neutralrot zu verfolgen und auch dann nur an Tieren mit sehr durchsichtigem Plasma, bei denen die Schlundfäden schon zu erkennen sind, ohne daß man die Tiere preßt. Am günstigsten ist die Beobachtung von der Dorsalseite aus. Die eben angelegte Vakuole sieht man dann kugelförmig nach hinten und links in das Entoplasma vorspringen, während rechts die bei dieser Ansicht übereinanderliegenden Schlundfäden in der Verlängerung der rechten Wand des Schlundes nach hinten verlaufen (Textfig. J b). Nun legt sich die Vakuole plötzlich etwas nach rechts herüber und scheint an die Schlundfäden angepreßt zu werden. Dabei wird sie gleichzeitig den Schlundfäden entlang in eine feine Spitze ausgezogen (Textfig. J c). Erst jetzt tritt die Abschnürung der Vakuole ein, wodurch diese auch vorne zugespitzt wird. Hierauf setzt sich die Vakuole in ziemlich rasche Bewegung nach hinten, den Schlundfäden entlang gleitend und ihnen dicht anliegend (Textfig. J d). Die Vakuole behält dabei die an beiden Enden zugespitzte, spindelförmige Gestalt bei. Ist sie am Ende der Fäden angelangt, so bewegt sie sich im Bogen nach der linken Seite herüber, wobei sie sich allmählich abrundet. Dabei rotiert sie gleichzeitig um  $180^{\circ}$ — $360^{\circ}$  im Uhrzeigersinne (Textfig. J e, f), wie wenn sie einen exzentrischen Stoß von der rechten Seite bekommen hätte. Auf der linken Seite des Tieres gerät die Vakuole in den nach vorn führenden Strom der Cyclose, die sie langsam weiter befördert.

Die Bewegung der Vakuole ist von einer Protoplasmaströmung begleitet, was bisher merkwürdigerweise noch nicht aufgefallen zu sein scheint. Es ist ein schmaler Strom, der sich den Schlundfäden entlang bewegt und offenbar die Vakuole mitspült. Die Stömung dauert gewöhnlich noch kurze Zeit an, nachdem die Vakuole sich abgelöst hat. Das Plasma, das dabei in Bewegung gerät, unterscheidet sich von dem gewöhnlichen Plasma; es ist hyalin, fast körnchenfrei, abgesehen von den die Vakuole dicht umgebenden Granula. Daher sind die Schlundfäden nach der Abschnürung einer Vakuole, solange sie von dem hyalinen Plasma umgeben sind, immer besonders deutlich zu sehen.

Dieselbe Strömung, aber auffälliger und noch viel klarer zu erkennen, tritt auch dann auf, wenn keine Vakuolen gebildet werden. Durch verschiedene Mittel ist es möglich, die Vakuolenbildung zu verhindern, ohne das Tier in seinen Lebensfunktionen zu stören. Zunächst einmal dadurch, daß man die Tiere in ein Medium bringt, das keine festen Partikel enthält. Bequemer ist es, wenn man die

Tiere in mäßig dickem Traganth untersucht, so daß die Tiere nichts mehr einstrudeln können, daß aber die Zähigkeit der Masse auch keine Vakuolenbildung veranlaßt. Am leichtesten bekommt man die Strömungen zu Gesicht, wenn man die Tiere einfach preßt. Sie treten dabei aber zuerst in sehr langen Intervallen auf, die erst allmählich kürzer werden. Da nun die Tiere beim Pressen meist bald zugrunde gehen, muß man sich dadurch helfen, daß man die Tiere eine halbe Stunde in ganz reines Wasser oder KNOP'sche Lösung bringt. Werden dann die Tiere gepreßt, so lassen sich sofort die Strömungen beobachten, da sie inzwischen in Gang gekommen sind.

Bei allen diesen Tieren, ob man sie in thygmotaktischem Zustande oder gepreßt untersucht, treten periodisch alle 30—60 Sekunden

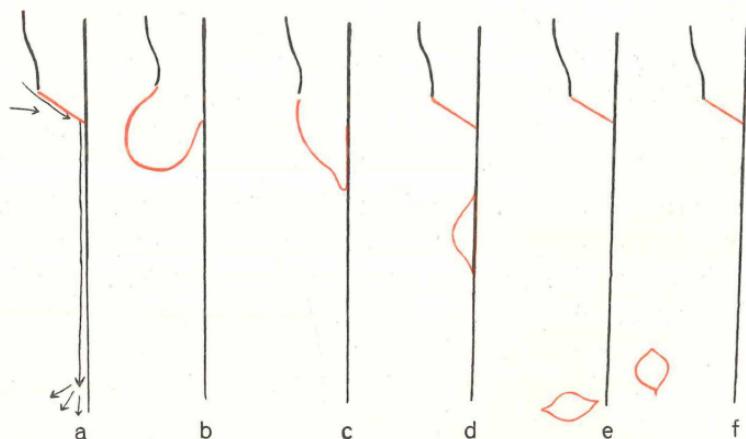


Fig. J. Schematische Darstellung des Verlaufs der Schlundfadenströmungen (a) und der Bildung der Nahrungsvakuolen (b—f).

rasche Strömungen des Entoplasmas auf. Sie nehmen ihren Anfang am hinteren Ende des Schlundes, in dem Winkel, den die Schlundfäden mit der Oberfläche des Entoplasma bilden. Von dort ergießt sich der Strom den Schlundfäden entlang nach hinten. Am hinteren Ende schießt er noch weiter in das Entoplasma hinein, zerteilt sich und verliert sich allmählich (Textfig. Ja). Am stärksten ist der Strom entlang den drei ventralen Fäden, die auch die längsten und stärksten sind. Die Strömung dauert kurze Zeit an, sie ist ganz zu Anfang am stärksten und hört langsam auf, um meist nach 50 Sekunden plötzlich wieder einzusetzen. Häufig tritt zwischen zwei Strömungen keine völlige Ruhe ein, es finden kleinere und langsamere Strömungen statt, oft tritt zwischen zwei Hauptströmungen

überhaupt keine völlige Ruhe ein. Ich werde diese Strömungen als Schlundfadenströmungen bezeichnen.

Das Plasma, das an der Strömung beteiligt ist, ist ebenfalls hyalin wie bei der die Vakuolenablösung begleitenden Strömung. Die Schlundfäden treten nach einer Strömung am klarsten hervor. Sie führt genau ebenso, wie wenn eine Vakuole gebildet wird, die entoplasmatischen Granula, die sich am Schlundende angesammelt haben, mit sich fort. Diese bilden einen dichten Ballen, der dieselbe zweispitzige Form annimmt, wie eine abgeschnürte Vakuole, die den Schlundfäden entlang nach hinten wandert. Bei Vitalfärbung mit Neutralrot erhält man daher ein ganz ähnliches Bild wie bei der Bildung einer Vakuole. Der Ballen von Granula löst sich aber rasch auf, indem sich diese zerstreuen.

Das Mitführen der Granula zeigt am deutlichsten, daß es die direkt an das Wasser grenzende Protoplasmaschicht ist, die hauptsächlich an der Strömung teilnimmt. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß das Plasma des Schlundendes, solange es in Ruhe ist, sich nicht vom übrigen Plasma unterscheiden läßt. Erst wenn es sich den Schlundfäden entlang in Bewegung setzt, erscheint es hyalin, arm an Körnchen. Es ist nicht möglich zu verfolgen, wie das Entoplasma des Schlundendes unter scheinbarem Verschwinden der Granulationen sich in hyalines Plasma umwandelt. Ich glaube, daß dies so zu erklären ist, daß es zuerst deshalb ein trübes Aussehen hat, weil es die mit Neutralrot färbaren entoplasmatischen Granula enthält, nicht dagegen die gewöhnlichen Granula, wie sie das übrige Entoplasma vorwiegend besitzt, die sich bei Vitalfärbung mit Neutralrot nicht färben. Bei Beginn der Strömung nun ballen sich die färbbaren Granula, wie schon oben berichtet, zusammen; dies hat zur Folge, daß das Plasma fast körnchenfrei wird.

Es ist nun leicht einzusehen, daß diese Strömung an einer sich eben bildenden Vakuole alle die Erscheinungen hervorrufen muß, die bei deren Abschnürung eintreten. Die Vakuole wird von dem seitlich nachströmenden Plasma an die Schlundfäden angepreßt. Dadurch, daß die Strömung die Vakuole gleichzeitig den Schlundfäden entlang nach hinten zieht, muß die Zuspitzung entstehen. An der Strömung nimmt nur ein schmaler Protoplasmastreifen teil, infolgedessen muß die Vakuole, während sie nach hinten weggeführt wird, die seitlich zusammengepreßte, zweispitzige Form beibehalten. Da die Strömung direkt an den Schlundfäden am stärksten ist, erhält die Vakuole ein Drehmoment, von der Dorsalseite gesehen im Uhrzeigersinn, das die Rotation der Vakuole verursacht.

Zwischen der Schlundfadenströmung und der seit langer Zeit bekannten Cyclose besteht keinerlei Beziehung. Diese zieht als ein ziemlich breiter Strom auf der rechten Seite des Schlundes dicht am Schlundende vorbei nach hinten. Sie ist viel langsamer als die Schlundfadenströmung. Die Gegend hinter dem Schlunde, in der sich die Vakuole bei der Ablösung bewegt, wird nicht von der Cyclose berührt, dort sind abgesehen von den Schlundfadenströmungen kaum Bewegungen im Plasma wahrzunehmen.

Sehr interessant ist der strenge Rythmus, in dem die Schlundfadenströmungen auftreten. Beim einzelnen Tiere folgen sie sich meist alle 40—50 Sekunden, bei nur wenigen Tieren in längeren oder kürzeren Pausen. Sie sind völlig unabhängig von äußeren Einwirkungen, die das Einstrudeln verhindern, wie z. B. starkes Pressen; auch während der Conjugation gehen die Strömungen ungestört weiter, wenigstens in früheren Stadien, die ich allein untersuchte. Die Schlundfadenströmungen sind in dieser Hinsicht nur etwa der Tätigkeit der kontraktilen Vakuolen zu vergleichen. Dies alles deutet darauf hin, daß der ganze Vorgang auf verhältnismäßig einfachen Erscheinungen beruht und von übergeordneten, komplizierteren Faktoren nicht wesentlich beeinflußt wird.

In einer späteren Veröffentlichung werde ich eine physikalische Erklärung der Schlundfadenströmungen zu geben versuchen.<sup>1)</sup>

Während BüTSCHLI bei den strudelnden Ciliaten entsprechend dem Vorhandensein oder Fehlen eines Schlundrohres zwei Arten der Vakuolenbildung unterschieden hatte, läßt sich daraus, daß allen diesen Formen der Schlundfadenapparat zukommt, von vornherein schließen, daß die Vakuolenbildung sich bei allen in der gleichen Weise vollzieht.

**Vergleich mit den übrigen Ciliaten.** Bei *Stentor* und *Vorticella*, die ich genauer beobachtete, gleichen die Vorgänge so sehr denen bei *Paramaecium*, daß es überflüssig ist, sie hier besonders zu beschreiben. Die Schlundfadenströmungen waren bei diesen Formen nicht zu beobachten, die starke Kontraktilität macht sie zu deren Untersuchung ungünstig. Nur bei stark gepreßten Stentoren sieht man häufig den Schlundfäden entlang ein relativ langsames, gleichmäßiges, nach hinten gerichtetes Strömen des Plasmas; das strömende Plasma ist wie bei *Paramaecium* hyalin, körnchenarm. Von den Peritrichen wird allgemein angegeben, daß die Nahrungs-

---

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Erscheint in der Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2 (s. Lit.-Verz.).

körper durch eine Art peristaltischer Bewegung des Schlundes in das Entoplasma gepreßt wird. Bei *Vorticella* konnte ich etwas derartiges nicht finden, doch ist hier der Vorgang der Abschnürung der Vakuole nicht genügend genau zu verfolgen, es wäre nötig, eine große Form wie *Epistylis umbellaria* zu untersuchen. Ich halte es für wenig wahrscheinlich, daß die Vakuolenbildung bei den Peritrichen in dieser Beziehung anders ist als bei *Paramecium*, wo die Verhältnisse genauer untersucht sind.

Ziemlich abweichend dagegen ist die Vakuolenbildung bei den Hypotrichen. Ich untersuchte eine große Form, wahrscheinlich von der Gattung *Styloynchia*. Deren Schlund ist eine sehr enge, nach hinten spitz zulaufende Röhre, in die ein Büschel sehr langer Cilien hineinragt (STERKI) (Textfig. F). Die Vakuolenbildung geht etwas verschieden vor sich, je nachdem größere oder kleinere Partikel aufgenommen werden. Größere Partikel, wie Algen, wandern rasch durch den stark erweiterungsfähigen Schlund und scheinen in das Entoplasma eingepreßt zu werden. Kleinere Partikel, Bakterien u. dgl., werden in der hinteren Ecke des Peristomfeldes angesammelt. Nachdem sich eine größere Menge aufgestaut hat, werden sie plötzlich mit großer Gewalt und Schnelligkeit in den Schlund eingepreßt und bilden an dessen Ende eine sehr große Vakuole, die nur durch eine feine Mündung hinten mit ihm zusammenhängt. Die Abschnürung ließ sich nicht genau beobachten, jedoch tritt sicher keine Zuspitzung ein. Nach der Abschnürung bleibt die Vakuole am Orte der Bildung liegen, um erst langsam vom Plasma weggeführt zu werden. Die Schnelligkeit, mit der sich der Vorgang abspielt, ist ganz überraschend, er dauert sicherlich keine ganze Sekunde. Dies ist nur verständlich durch die große Kraft des Flimmerschlages bei diesen Tieren. Eine Erklärung im Sinne NIRENSTEIN's durch Zugkräfte innerhalb des Entoplasmas ist noch weniger als bei *Paramecium* denkbar.

Der Vergleich der übrigen strudelnden Ciliaten mit den Hypotrichen zeigt ganz klar die Bedeutung des Schlundfadenapparates für diese Tiere. *Paramecium*, ebenso *Stentor* und die Peritrichen bilden unter normalen Bedingungen eine Vakuole nach der anderen, es ist daher notwendig, daß die Vakuole jedesmal sofort vom Schlunde wegbefördert wird, wozu ja eben der Schlundfadenapparat dient. Im Gegensatz dazu bilden die Hypotrichen ihre meist großen Vakuolen in längeren Zwischenräumen, es genügt, wenn diese durch langsame Protoplasmabewegungen weggeführt werden.

Während der Nachweis des Schlundfadenapparates bei den strudelnden Ciliaten diese den räuberischen Formen um vieles näher

gebracht hat, hat sich die Übereinstimmung in der Art der Nahrungs aufnahme, wie sie NIRENSTEIN glaubte gefunden zu haben, nicht bestätigen lassen. Ein genauerer Vergleich läßt sich deshalb nicht ziehen, weil über den Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den räuberischen Ciliaten noch sehr wenig Sichereres bekannt ist. Die weite Öffnung des Mundes bei letzteren und die damit verbundene Saugwirkung dürfte vor allem durch kontraktile Elemente zu erklären sein.

#### 4. Bemerkungen zur Physiologie der Verdauung.

Über die weiteren Schicksale der Nahrungsvakuolen habe ich keine systematischen Untersuchungen angestellt; mehr nebenbei hat sich indessen doch manches ergeben, was zur Klärung gewisser Fragen beitragen dürfte. Trotzdem *Paramaecium* hinsichtlich seiner Stoffwechselphysiologie das meist untersuchte Protozoon ist, finden sich in der Literatur gerade über die wichtigsten Punkte die widersprechendsten Angaben, so besonders über die Frage der Reaktion der Nahrungsvakuolen in den verschiedenen Stadien der Verdauung. NIRENSTEIN gibt an, daß die Vakuole zuerst kurze Zeit sauer, dann bis zur Defäkation alkalisch reagiere, und daß die Verdauung bei alkalischer Reaktion vor sich gehe. Nach KHAINSKI dagegen behalten die Vakuolen die saure Reaktion bis zu ihrer Ausstoßung bei, die Verdauung soll bei saurer Reaktion vor sich gehen. Endlich will METALNIKOW aus vielen Versuchen herausgebracht haben, daß die Reaktion bis zu einem gewissen Grade von der Art der aufgenommenen Partikel abhänge. Alle diese Angaben haben in der Literatur eine große Unsicherheit über diese Frage hervorgerufen.

Zunächst sei mit einigen Worten auf die Untersuchungsmethoden eingegangen. Als Indikatoren verwendete ich Kongorot und Neutralrot. Im Gegensatz zu anderen Untersuchern bot ich den Tieren das Kongorot nicht in Form einer Suspension des Farbstoffes, sondern ich verfütterte gefärbte Partikel. Dies verhindert eine Schädigung der Tiere durch gelösten Farbstoff; vor allem aber ist der Farbumschlag dieser Teilchen, die im Innern des Tieres wie Reagenzpapier wirken, viel deutlicher als der der Farbstoffkörner, bei denen er oft schwer festzustellen ist. Am besten eignen sich zu den Versuchen Hefezellen, die man dadurch färbt, daß man sie 1—3 Minuten in einer Lösung von Kongorot kocht. Sie zeigen den Farbumschlag in ganz unübertrefflicher Weise; von leuchtend rot geht die Farbe

bei saurer Reaktion in dunkelblau über.<sup>1)</sup> Auch mit manchen anderen Indikatoren könnte man wohl in derselben Weise verfahren.

Die Reaktion einer Lösung ist bekanntlich nur eine Folge der Konzentration der Wasserstoffionen in der Lösung; diese gibt daher allein eine exakte Aussage über die Reaktion. Wir haben neutrale Reaktion, wenn  $(H) = (OH) = 10^{-7}$  n, saure Reaktion, wenn  $(H) > 10^{-7}$  n, alkalische Reaktion, wenn  $(H) < 10^{-7}$  n. ( $(H)$  und  $(OH)$  bedeuten die Konzentrationen der Wasserstoff- bzw. Hydroxylionen). Für jeden Indikator geht nun der Farbumschlag bei einer ganz konstanten Wasserstoffionenkonzentration vor sich, der Indikator gibt uns daher Anhaltspunkte über deren absolute Größe. Der Farbumschlag ist meist nicht identisch mit neutraler Reaktion. Die Wasserstoffionenkonzentration beim Farbumschlag ist allerdings bei den meisten Indikatoren so nahe dem Neutralpunkt, daß es für viele Zwecke genügend genau ist, den Farbumschlag mit dem Neutralpunkt gleichzusetzen. Aber gerade für physiologische Zwecke, bei denen es sich stets um Wasserstoffionenkonzentrationen nahe dem Neutralpunkten handelt, führt dies zu großen Irrtümern. Dies ist auch hauptsächlich die Ursache der einander widersprechenden Angaben über die Reaktion der Nahrungsvakuolen.

Kongorot ist bei neutraler Reaktion rot und ist es bis zu einer Wasserstoffionenkonzentration von  $(H) = 10^{-5}$  n. Der Umschlag tritt ein zwischen  $(H) = 10^{-5}$  und  $(H) = 10^{-3}$  n. Finden wir also in den Nahrungsvakuolen einen Farbumschlag bis zu Blau, so bedeutet dies, daß in der Vakuole eine Wasserstoffionenkonzentration von mindestens  $10^{-3}$  n vorhanden ist, was etwa dem Säuregrad einer 0,001 n-Salzsäure entspricht. Tritt kein Umschlag ein, so beweist dies nicht das Fehlen der sauren Reaktion, sondern nur, daß die Wasserstoffionenkonzentration unter  $10^{-5}$  n ist. Wollen wir in diesem Falle darüber entscheiden, ob tatsächlich saure Reaktion herrscht, so müssen wir zu einem anderen Indikator greifen, dessen Umschlagsgebiet näher dem Neutralpunkt liegt, am besten Neutralrot. Dieses ist bei genau neutraler Reaktion ziegelrot, bei nur ganz schwachsaurer Reaktion wird es fuchsinrot, bei alkalischer Reaktion hellgelb. Verfüttert man nun mit Kongorot gefärbte Hefezellen, so findet man, daß die Vakuolen in den meisten Fällen keinen Farbumschlag zeigen. Dieselbe Erfahrung haben auch METALNIKOW und NIREN-

<sup>1)</sup> Infolge seiner leichten Ausführbarkeit eignet sich dieser Versuch ausgezeichnet zur Vorführung in physiologischen Kursen, wie mehrfach erprobt. Dabei ist das auf S. 209 über die Reaktion des Außenmediums Gesagte zu berücksichtigen.

STEIN gemacht. NIRENSTEIN hat wegen dieser Unzuverlässigkeit des Kongorots ganz auf dessen Anwendung verzichtet, obwohl er sonst der günstigste Indikator ist, da er diesseits und jenseits des Farbumschlages leuchtende Farben besitzt. Daß aber die Vakuole auch in den Fällen, wo kein Farbumschlag des Kongorots erfolgt, zuerst stets sauer reagiert, kann dadurch bewiesen werden, daß man die Tiere mit roter Hefe füttert und gleichzeitig mit Neutralrot färbt. Dann zeigt die fuchsinrote Färbung der Vakuolenflüssigkeit saure Reaktion an, während die Hefezellen keinen Farbumschlag zu zeigen brauchen.

Allein das wechselnde Verhalten von *Paramaecium* gegen Kongorot ist nur ein scheinbares. Neutralisiert man nämlich die gewöhnlich beträchtlich alkalisch reagierende Flüssigkeit teilweise mit einer Mineralsäure, so tritt der Farbumschlag des Kongorots in den Nahrungsvakuolen stets ein. Offenbar wird in die Vakuole nur eine bestimmte Menge Säure abgeschieden. Wird ein größerer Teil davon dazu verbraucht, den Vakuoleninhalt zu neutralisieren, so erreicht die Wasserstoffionenkonzentration nicht mehr die Größe, die zum Farbumschlag nötig ist.

Ich verfütterte außerdem Bakterien, die mit Kongorot gefärbt waren; auch hier trat der Farbumschlag stets ein, wenn das Kulturmedium nicht allzu stark alkalisch reagierte. Damit ist die Angabe METALNIKOW's widerlegt, daß die saure Reaktion fehle, wenn verdauliche Stoffe in der Vakuole sind. Hefezellen sind im Gegensatz zu dem, was METALNIKOW, ohne weitere Versuche darüber anzustellen, annimmt, völlig unverdaulich für *Paramaecium*. Die mit Kongorot gefärbten Hefezellen, bei denen sich nur das Plasma, nicht die Membran färbt, zeigten keine Veränderung im Innern des Tieres. Reinkulturen, die mit Hefezellen gefüttert wurden, gingen ein; erst wenn dazu noch Bakterien hinzugefügt wurden, gediehen die Kulturen.

Die Angabe KHAINSKY's, daß die Vakuolen bei Vitalfärbung mit Neutralrot bis zu ihrer Ausstoßung rot oder wenigstens hellrot gefärbt bleiben — was nicht beweisen würde, daß die Vakuole dauernd sauer reagiert, wie KHAINSKY annimmt — habe ich nie bestätigen können, auch bei genau neutraler Reaktion des Kulturmédiums. Stets tritt kurze Zeit nach der Bildung der Vakuole, gleichzeitig mit dem Eindringen der entoplasmatischen Granula in die Vakuole, Entfärbung ein, wie es NIRENSTEIN beschreibt. Es besteht also kein Grund an den Feststellungen dieses Autors zu zweifeln, daß die eigentliche Verdauung wie bei allen übrigen Wirbellosen bei alkalischer Reaktion stattfindet, und daß ihr eine kurze Periode saurer Reaktion vorausgeht.

### 5. Bakterien als Kernparasiten.

Unter den untersuchten Paramäcien fanden sich zuerst ganz vereinzelt, dann aber im Verlauf dieser Untersuchungen immer häufiger merkwürdige, abnorme Tiere mit vielen Vakuolen, in denen große, stark lichtbrechende, wie Öltropfen aussehende Kugeln liegen. Die Tropfen färben sich bei Vitalfärbung mit Neutralrot lebhaft rot. Während anfangs in meinen Steigröhren unter Hunderten von Tieren sich höchstens ein solches anormales zeigte, wurden sie immer häufiger und schließlich waren alle Tiere, die ich in die Steigröhren brachte, nach 1—2 Tagen abnorm. Die Epidemie griff auch auf ganze Kulturen über, so daß die Erscheinung sehr lästig wurde. Diese sind dann unrettbar verloren und sterben etwa nach 8 Tagen völlig aus. Will man in denselben Gefäßen wieder Kulturen anlegen, so muß man sie zuerst gründlich mit Schwefelsäure desinfizieren.

Schon daraus geht hervor, daß die Ursache dieser Erscheinung Parasiten sein müssen. Äußerlich ist den Tieren kaum etwas davon

anzusehen. Zerdrückt man aber solche Tiere, so entweicht aus dem Macronucleus eine ganze Wolke von kleinen, stächenförmigen, sich lebhaft fortbewegenden Bakterien. Von der Substanz des Kernes scheint überhaupt nichts übrig zu bleiben. Im Plasma des Tieres und im Micronucleus sind keine Bakterien vorhanden.

Die Folgeerscheinungen der Infektion sind sehr auffällig und ganz konstant. Das Trichocystenkleid ist stark reduziert und in Unordnung geraten (Textfig. K). Die Schlundfäden sind ganz verschwunden, es werden keine Nahrungskörper eingestrudelt, die Schlundfadenströmungen

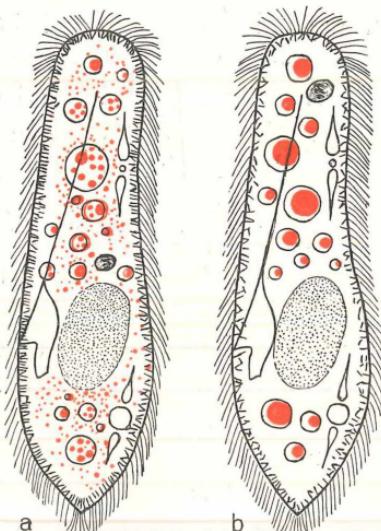


Fig. K.

unterbleiben. Der Micronucleus entfernt sich mit dem Fortschreiten der „Krankheit“ immer mehr vom Macronucleus und wandert an das Vorderende. Interessant ist auch, daß die Tiere in diesem Zustande sehr zur Conjugation neigen, es tritt eine regelrechte „Conjugationsepidemie“ ein.

Das Auffälligste an den infizierten Tieren sind die erwähnten, in Vakuolen liegenden, stark lichtbrechenden Tropfen. Sie entstehen

aus den sich ebenfalls mit Neutralrot färbenden entoplasmatischen Granula. Einen Tag, nachdem man die Tiere in ein infiziertes Gefäß gebracht hat, beobachtet man, daß ein Teil der Granula sich vergrößert hat, daß um die größeren von diesen sich kleine Vakuolen gebildet haben. Die Vergrößerung der Tropfen schreitet fort; dabei nimmt aber ihre Zahl durch Zusammenfließen mehrerer Tropfen bedeutend ab. In den größeren Vakuolen bemerkt man jetzt meist mehrere Tropfen (Textfig. K a) und kann auch sehen, daß, wenn sich zwei berühren, sie gewöhnlich bald wie zwei Öltropfen zusammenfließen. Wie diese Tropfen in die Vakuolen hineinkommen, konnte ich nicht beobachten. In diesem Stadium sind aber immer noch zahlreiche, feine, normal aussehende Granula vorhanden, und man beobachtet alle Übergänge bis zu den großen Tropfen. Zuletzt fließen alle Tropfen innerhalb einer Vakuole zusammen, im Plasma sind keine Granula mehr, sie sind wohl in die großen Vakuolen gelangt. Die Tropfen erlangen oft einen Durchmesser von  $20 \mu$ . Die Tiere bieten jetzt bei Färbung mit Neutralrot ein ganz merkwürdiges Bild (Textfig. K b). In diesem Stadium, das nach 5—7 Tagen erreicht ist, werden die Bewegungen der Tiere deutlich langsamer, sie sterben dann nach kurzer Zeit.

Für alle diese Veränderungen ist es naheliegend, sie als eine direkte Wirkung der Degeneration des Macronucleus aufzufassen. Man kann annehmen, daß dies große Stoffwechselstörungen verursacht und so die Bildung der großen Tropfen zur Folge hat, daß die Anziehung, die der Macronucleus auf den Micronucleus ausübt, mit dem Schwinden der Substanz des Macronucleus immer geringer wird, und daß der Kleinkern durch die teilweise Übernahme von Funktionen des Großkerns größer wird. Allein es ist nicht zu entscheiden, welche Veränderungen außerdem auf einen unmittelbaren Einfluß der Bakterientoxine zurückzuführen sind.

Um zu prüfen, ob die mit Neutralrot färbbaren, großen Tropfen etwa fettartiger Natur sind, tötete ich Tiere mit solchen Tropfen in FLEMMING'scher Lösung. Hatte man die Tiere vorher mit Neutralrot gefärbt, so wird die Färbung der Tropfen dabei fixiert und erhält sich auch nach Überführung in Kanadabalsam. Eine Schwärzung oder auch nur Bräunung tritt nicht auf. Die Tropfen gerinnen dagegen zu festen Körpern, die beim Zerdrücken in einzelne Bruchstücke zerfallen. Sie bestehen daher wohl aus einer eiweißartigen Substanz. Daß es sich nicht um Fettropfen handeln kann, geht auch aus ihrem Verhalten beim Zerfließen der Tiere hervor. Sobald die mit Neutralrot gefärbten Tropfen in das freie Kulturwasser ge-

langen, geben sie ihren Farbstoff ab und schrumpfen zu einem unscheinbaren, ungefärbten Körnchen zusammen. NIRENSTEIN gibt an, daß sich genau so die in die Nahrungsvakuolen eindringenden und dort aufquellenden Granula verhalten. Ich habe gefunden, daß diese sich meist nur äußerst langsam und ohne zu schrumpfen entfärbten. Aber auch die normalen Granula bei ein und demselben Tier verhalten sich in dieser Hinsicht verschieden, so daß ich es für möglich halte, daß hier verschiedenartige Gebilde zusammengefaßt sind, die nur ihre Färbbarkeit mit Neutralrot gemeinsam haben. Es mag in diesem Zusammenhang eine Beobachtung erwähnt sein, die sehr zugunsten dieser Vermutung spricht. Wie schon PÜTTER beschrieben hat, finden sich bei *Paramaecium* Granula nicht nur im Entoplasma, sondern auch, besonders am Vorder- und Hinterende, dicht unter der Pellicula in Reihen geordnet. PÜTTER hielt sie für Basalkörper. MAYER klärte den Irrtum auf. Ich konnte sie nicht bei allen Tieren finden. In seltenen Fällen sieht man nun diese Granula bei ganz normalen Tieren auch auf der Außenseite der Pellicula zwischen den Cilien. Sie klebten dort lange, ohne ihre Rotfärbung zu verlieren. Sie müssen durch die Pellicula hindurch getreten sein, stellen offenbar einen Excretstoff dar.

In der Literatur finden sich nur zwei Angaben über ähnliche Erscheinungen. NIRENSTEIN gibt an, daß bei dicht gedrängt lebenden Paramäcien nach 6—20 Stunden die Granula stark aufgequollen sind und in Vakuolen liegen. Die ganze Beschreibung des Verhaltens und der Entstehung der großen, wie Öltropfen aussehenden Gebilde stimmt in allen Einzelheiten mit meinen Befunden an den infizierten Tieren überein. Dennoch ist die Ursache dieser Erscheinung sicher in beiden Fällen verschieden. Nach NIRENSTEIN erholen sich die Tiere, sobald sie in frisches Wasser verbracht werden, wieder sehr rasch, was bei Tieren, deren Macronucleus völlig zerstört ist, nicht möglich ist.

Ähnliche Tropfen beobachtete auch WALLENGREEN in Hungerkulturen. Er nimmt aber an, daß die Tropfen nicht aus den Granula entstehen, sondern Neubildungen sind, ohne dafür genügende Beweise anzuführen. Nach Fütterung erholten sich die Tiere langsam wieder.

Das Gemeinsame an diesen drei Fällen ist also nur die Bildung der in Vakuolen liegenden, mit Neutralrot färbaren Tropfen. Es ist merkwürdig, daß diese Erscheinung in ganz übereinstimmender Weise durch ganz verschiedene Ursachen hervorgerufen wird.

### Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Der Schlund von *Paramaecium* besitzt besondere Stützstrukturen, Querstreifen in der Pellicula und die Basallamelle, die entlang der Dorsalwand unter der Pellicula verläuft. Eine undulierende Membran ist nicht vorhanden, dagegen im vorderen und hinteren Teil des Schlundes je ein Streifen von Cilien, daneben noch kleine Cilien zerstreut im vorderen Teile des Schlundes.

2. An die rechte Wand des Schlundes legen sich feine Fäden die sog. Schlundfäden. Sie ziehen vom Cytostom zunächst der Pellicula des Schlundes anliegend, parallel zu einander bis fast ans Hinterende und sind als Homologa der Reusenstäbe der Gymnostomiden zu betrachten. Solche Fäden lassen sich auch bei *Stentor* und *Vorticella* nachweisen. Wahrscheinlich sind sie bei allen strudelnden Ciliaten, mit Ausnahme der Hypotrichen verbreitet. Das „Schlundrohr“ von *Epistylis* und anderen Heterotrichen und Peritrichen ist als Schlundfadenapparat zu betrachten.

3. Die durch den Nahrungsstrom herbeigeführten Partikel gelangen durch den direkten Stoß der Cilien in den Schlund.

4. Die Ergebnisse METALNIKOW's über die Nahrungsauswahl sind unrichtig und beruhen hauptsächlich auf falschen Methoden. Echte Nahrungsauswahl, wenn auch nur eine sehr primitive, ist vorhanden. Die Cilien unterscheiden die Partikel auf Grund mechanischer Reize. Chemische Reize spielen dabei keine Rolle. Durch Übung wird das Unterscheidungsvermögen verfeinert.

5. Bei der Vakuolenbildung lassen sich drei Einzeltätigkeiten auseinanderhalten. 1. Die Einbuchtung des Entoplasmas am Schlundende, 2. die Ablösung der Vakuole vom Schlunde, 3. der Transport der Vakuole nach hinten. Die Einbuchtung wird wahrscheinlich durch den vom Cilienschlag des Schlundes erzeugten Druck bewirkt, im Gegensatz zu den Auffassungen NIRENSTEIN's. Der Vorgang wird reflexartig durch die Reizung des Entoplasmas ausgelöst. Nach der Füllung der Vakuole wird sie durch eine rasche Protoplasmaströmung an die Schlundfäden angepreßt, den Schlundfäden entlang in eine Spitze ausgezogen und nach hinten mitgeführt, wobei sie den Schlundfäden dicht anliegt. Diese Strömung erfolgt auch, wenn keine Vakuolen gebildet werden und zwar periodisch meist alle 50 Sekunden.

5. Die Befunde NIRENSTEIN's, daß die Vakuole zuerst kurze Zeit sauer, nachher alkalisch reagiert, werden bestätigt entgegen anders lautenden Versuchsergebnissen von KHAINSKY und METALNIKOW.

### Literaturverzeichnis.

- BIEDERMANN, W.: Physiologie des Stoffwechsels im Handb. d. vergl. Physiol. 1911.
- BOZLER, E.: Versuch einer physikalischen Erklärung der Schlundfadenströmungen, ein Beitrag zur Theorie der Plasmaströmungen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 2 (im Druck).
- BÜTSCHLI, O.: Infusoria 1887—1889. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
- DEMBOWSKY: Weitere Studien über die Nahrungswahl bei Paramaecium caudatum. Trav. du laborat. de biol. gen. de l'inst. M. NENCKI Bd. I (Polnisch). Referat von CORI. in: Berichte über die ges. Phys. u. exper. Pharmak. B. 15 S. 474.
- GREENWOOD, M.: On the constitution and mode of formation of „food vacuoles“ in Infusoria etc. Transact. Roy. soc. of London Vol. 185 1894.
- HERTWIG, R.: Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. der k. bayr. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. XLII I. Abt.
- JENSEN, P.: Untersuchungen über Protoplasmamechanik. Pflügers Archiv 87, 1901 S. 361.
- JOLLOS, V.: Experimentelle Protistenstudien. I. Arch. f. Prot. Bd. 43 1921.
- JORDAN, H.: Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere Bd. L 1911.
- KHAINSKY, A.: Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien auf Grund neuer histologischer Methoden. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911.
- LUND, The relations of Bursaria to food. Journ. Exp. Zool. Vol. 16 1914.
- MAIER, N.: Über den Wimperapparat der Infusorien. Arch. f. Prot. Bd. 2 1903.
- MAST, S. O.: The reactions of Didinium nasutum STEIN. Biological Bulletins Bd. XVI 1909.
- MAUPAS, E.: Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. f. de Zool. expér. Bd. I 1883.
- METALNIKOW, S.: Contribution à l'étude de la digestion intracellaire chez Protozoaires. Arch. de zool. expér. et gén. 5e série, Tome IX.
- : Les Infusoires peuvent-ils apprendre à choisir leur nourriture. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 1914.
- MICHAELIS, L.: Die Wasserstoffionenkonzentration 2. Aufl. Berlin 1922.
- NIRENSTEIN, E.: Zur Ernährungsphysiologie der Protisten. VERWORN's Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 6 1905.
- : Über das Wesen der Vitalfärbung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, 1920.
- PROWAZEK, S.: Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 63 1898.
- PÜTTER, A.: Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere. Biolog. Zentralbl. Bd. 42 1922.
- SCHAEFFER, A. A.: Selection found in Stentor coeruleus. Journ. of exper. Zool. Vol 8 1910.
- : Choice of food in Ameba. Journ. of anim. Behavior 7 1917.
- SCHAUDINN, F.: Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldii. Anhang zu den Abhandl. der Berl. Akad. 1899.
- SCHEWIACKOFF, E.: Über die Natur der sog. Exkretkörper der Infusorien. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 57 1891.

- SCHUBERG, A.: Zur Kenntnis des Stentor coeruleus. Zool. Jahrb. Bd. 3 Abt. f. Anat. 1891.
- SMITH, S.: The limits of educability in Paramaecium. The Journ. of comp. neurology and psychol. Vol. XVIII 1908.
- STERKI, V.: Beiträge zur Morphologie der Oxytrichen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 31 1878.
- THON, K.: Über den feineren Bau von Didinium nasutum. Arch. f. Prot. Bd. 5 1905.
- VERWORN, M.: Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.
- WALLENGREEN, H.: Inanitionserscheinungen der Zelle. VERWORN's Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1 1901.
- WRZESNIOWSKY, A.: Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 29 1877.
- 

### Tafelerklärung.

#### Tafel 8.

#### Bezeichnungen.

c Cytostom	f Fortsatz des Vestibulum
lr linker Rand des Peristomfeldes	aq äußere Querstreifen
sf Schlundfäden	iq innere Querstreifen
bk Basalkörper	kw hinterer Wimperstreifen

#### *Paramaecium caudatum.*

Fig. 1. Gesamtansicht von der linken Seite nach Totalpräparat mit kleinen Änderungen.

Fig. 2. Desgleichen von der Ventralseite.

Fig. 3. Schlund bei Ansicht von der Dorsalseite nach Totalpräparat (vgl. Fig. 2).

Fig. 4. Desgleichen von der rechten Seite gesehen, Schlundfäden teilweise nach Lebendbeobachtung ergänzt (vgl. Fig. 1).

---

