

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

**Der Betriebsstoffwechsel von
Paramecium caudatum EHRBG.**

**Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Funktion der
kontraktilen Vakuolen.**

Von

Wilhelm Ludwig.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Einleitung.

- I. Maße des Normal-*Paramecium*.
 - II. Bestimmung der zur Lokomotion nötigen Kraft: Methode 1.
 - III. " " " " " " " " 2.
 - IV. " " " " " " " " 3.
 - V. Die für Lokomotion maximal verausgabte Energie (A_{max}).
 - VI. Gaswechsel.
 - VII. Energiebilanz.
 - VIII. Der Gaswechsel in Beziehung zu den kontraktilen Vakuolen.
 - IX. Über die Bedeutung der kontraktilen Vakuolen.
 - X. Schätzung der erforderlichen Nahrung.
 - XI. Charakteristik des Stoffwechsels des *Paramecium*.
 - XII. Zusammenfassung.
- Literaturverzeichnis.
-

Wenn im folgenden versucht werden soll, den Betriebsstoffwechsel von *Paramecium caudatum* durch quantitative Daten zu charakterisieren, so ist es zweckmäßig, vor Beginn dieser Betrachtungen zu überlegen, welche Vorstellungen man bei den Infusorien

mit den üblichen Definitionen der Stoffwechsel-Nomenklatur verbinden muß und welche speziellen Eigentümlichkeiten des Stoffwechsels sich hier von vornherein vermuten lassen.

Die von einem Organismus aufgenommene Nahrung findet zweierlei Verwendung: sie liefert erstens im Wege des Baustoffwechsels Ersatz für die sich dauernd abnutzenden Teile des Organismus (Erhaltungsstoffwechsel), Material für eventuelles Wachstum (Anwuchsstoffwechsel) oder Reservestoffe für die Depots (Ablagerungsstoffwechsel) und zweitens im Wege des Betriebsstoffwechsels die zur Erhaltung der Lebensvorgänge (Grundumsatz) und für die Bestreitung der vom Organismus hervorgebrachten Leistungen (Leistungszuwachs) erforderliche Energie (Gesamtumsatz).

Der Grundumsatz G ist das absolute Minimum des Umsatzes, das von einem Tier im Hungerzustand bei völliger Ruhe aufgewendet wird und ist für jede Spezies unter gleichen Bedingungen konstant. Der Leistungszuwachs L zerfällt in einen Anteil V , der bei normaler Nahrungsaufnahme für die Verarbeitung der Nahrung (samt allen Begleitprozessen) erforderlich ist und einen zweiten Anteil A , der für die Bestreitung äußerer Leistungen (mechanische Arbeit, Schall-, Lichtproduktion usw.) aufgewendet werden muß. Wir wollen als Ruheumsatz R die Summe von G und V , d. h. den Umsatz bei normaler Nahrungsaufnahme unter Ausschaltung aller äußeren Leistungen und mit A_{\max} den Energiebetrag bezeichnen, der bei maximaler, aber noch dauernd erträglicher äußerer Leistung im Mittel aufzuwenden ist. Wir erhalten so den maximalen Gesamtumsatz gleich $R + A_{\max}$ und können den Betriebsstoffwechsel durch das Verhältnis $G:R:A_{\max}$ charakterisieren, das z. B. beim Menschen im Mittel $0,8:1:2$ beträgt [12 u. 14]. Innerhalb kurzer Zeiträume kann der Leistungszuwachs indessen ein viel höherer sein und z. B. beim Menschen den Grundumsatz um das 9fache übertreffen [14].

Was bei *Paramaecium* unter dem Baustoffwechsel und seinen drei Komponenten zu verstehen ist, bedarf keiner Erörterung und es ist von vornherein als Besonderheit nur zu erwarten, daß in guten Bedingungen wegen der hohen Teilungsrate der Anwuchs über den Ersatz- und Anlagerungsstoffwechsel überwiegt. Beim Betriebsstoffwechsel hingegen wollen wir mit Rücksicht auf das, was sich experimentell bestimmen läßt, unter G , R und A_{\max} das folgende verstehen:

G = die vom *Paramaecium* bei Cilienruhe im wirklichen Hungerzustand umgesetzte Energie.

A_{\max} = die für die Fortbewegung mit maximaler, aber noch normaler, d. h. lange einhaltbarer Geschwindigkeit benötigte Energie.

R = die Differenz zwischen Gesamtumsatz und der für die Fortbewegung erforderlichen Energie; die Nahrungsstrudelung wird also mit in die „Verdauungsarbeit V“ einbezogen¹⁾).

Bei all diesen Umsatzgrößen ist die gleiche Außentemperatur, im vorliegenden Falle 20° C, zugrunde gelegt. Mit sinkender Temperatur sinken Geschwindigkeit, Teilungsrate und die äußerlich sichtbaren Stoffwechsellerscheinungen und damit G, V und A. — Es ist selbstverständlich, daß die folgenden Berechnungen mit gewissen Fehlern behaftet sein werden. Indessen beeinträchtigen diese das Resultat deshalb nur wenig, weil erstens jede Größe nach mindestens zwei voneinander völlig unabhängigen Methoden zu bestimmen versucht wird; weil zweitens Wert darauf gelegt wird, die Unsicherheiten jeder Bestimmung einigermaßen quantitativ festzulegen und es sich drittens zeigen wird, daß wenigstens vorläufig bereits die ungefähre Größenordnung der gewonnenen Werte instande ist, den Stoffumsatz im Wesen zu charakterisieren.

I.

Zunächst sollen die Größenverhältnisse des *Paramaecium*-Körpers ermittelt werden, d. h. es soll einmal die mittlere Länge und Breite der zu eigenen Versuchen verwendeten Paramäcien und weiterhin für *P. caudatum* allgemein eine durchschnittliche Länge und Breite festgelegt werden.

Das eigene *P. caudatum*-Material zeigte in dieser Hinsicht nur geringe Schwankungen. In der Tabelle 1 sind die Mittelwerte für die Länge l, die Breite b und für das Verhältnis $\vartheta = l:b$ angegeben und zwar in Zeile A nach Messungen an 10 lebenden, in Zeile B nach Messungen an 10 gleichzeitig mit einer gesättigten Lösung von Sublimat in Formol [7] fixierten und in C und D an je weiteren 10, zu anderen Zeiten in gleicher Weise fixierten Tieren.

Tabelle 1 (Werte für l und b in μ).

	l	b	ϑ
A	202,5 ± 5,6	63,0 ± 2,6	2,86 ± 0,05
B	191,3 ± 5,5	64,5 ± 1,9	2,98 ± 0,04
C	191,8 ± 5,5	62,5 ± 2,0	3,08 ± 0,02
D	203,5 ± 7,1	68,3 ± 4,2	3,02 ± 0,09

¹⁾ Hierzu vgl. Abschnitt VII.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Verkürzung durch Fixierung nur unwesentlich [7] und man kann für das vorliegende Material, lebend oder fixiert, zugunsten einfacher Rechnung $l = 200$, $b = 65$ und $\vartheta = 3$ annehmen¹⁾.

Allgemein variiert die Länge von *P. caudatum* zwischen 120 und 325 μ [26]; METZNER [32 a] gibt 216 μ als Mittelwert für die Länge von *P. caudatum* an, ZWEIBAUM [41] findet Ausdehnungen von $204,0 \times 63,4$ bzw. $230,2 \times 69,6 \mu$, FORTNER [8] einen Variabilitätsbereich für die Länge von 112—322 μ . Da, wie man im einzelnen erschließen kann, bei den weiter unten berücksichtigten Untersuchungen Tiere verwendet wurden, deren Ausdehnungen denen des eigenen Materials ähnliche waren, wollen wir ein *Paramecium* von $200 \times 65 \mu$ als Normal-*Paramecium* den folgenden Berechnungen zugrunde legen.

Zur Volumberechnung faßt man nach FORTNER [8] die Paramecienzelle als Summe zweier halber Rotationsellipsoide mit gleicher Nebenachse und verschiedenen Hauptachsen ($a_1 + a_2 = l$) auf; das Volum ist dann unabhängig vom Verhältnis beider großen Halbachsen a_1 und a_2 zueinander und berechnet sich zu $\frac{1}{6} l b^2$. Dieser Wert ist gegenüber dem wirklichen Volum um höchstens 5 Proz. zu groß [8], doch wird diese Differenz durch Berücksichtigung des Cilienvolums zum Teil wieder ausgeglichen. — Da man als spezifisches Gewicht des *Paramecium* den Wert 1,05 zugrunde legen kann [27], ist das Volumen des Normal-*Paramecium* gleich $0,44 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^3$, sein Gewicht gleich $0,46 \cdot 10^{-6} \text{ g}$.

II.

Jetzt wollen wir den Widerstand bestimmen, den ein Normal-*Paramecium* bei Fortbewegung mit „maximaler, aber noch normaler“ Geschwindigkeit in einem physiologischen Medium überwinden muß. Die gesamte vom *Paramecium* bei dieser Bewegung aufgewendete Kraft (K) ist dann gleich diesem Widerstand (W) plus der zur Überwindung des Eigengewichts erforderlichen Kraft (Q). Als erste Bestimmungsmethode wählen wir die direkte Berechnung von K nach den Gesetzen der Hydrodynamik und bezeichnen den so erhaltenen Wert mit K_1 .

Für die Bewegung eines Körpers in einer reibenden Flüssigkeit gilt das STOKES'sche Gesetz (lineare Proportionalität zwischen

¹⁾ Nur die zu den letzten, etwa 5 Wochen später angestellten Fallversuchen verwendeten Paramäcien hatten eine mittlere Länge von 175 μ .

Geschwindigkeit und Widerstand), falls die REYNOLDS'sche Zahl $\Re = R_m v \nu^{-1}$ klein gegenüber 1 bleibt, wo R_m die mittlere Ausdehnung des sich bewegenden Körpers, v seine Geschwindigkeit und ν den kinematischen Reibungskoeffizienten des Mediums bedeutet. Da beim Normal-*Paramaecium* $R_m < 0,01$ cm ist, v höchstens den Wert 3 mm/sec erreicht (s. w. u.) und $\nu \geq 0,01$ ist (— unter allen in Betracht kommenden Medien hat destilliertes Wasser von 20° C den kleinsten Wert von ν , nämlich 0,01004 —), so bleibt \Re stets unterhalb von 0,3, bei normaler Bewegung sogar unterhalb von 0,1, so daß das STOKES'sche Gesetz Anwendung finden kann¹⁾. Dann ergibt sich nach der für Ellipsoide modifizierten [10, 34] Formel von STOKES unter Berücksichtigung von Nebenumständen die Kraft zu:

$$K_1 = 6\pi l \delta_a^{-1} \zeta v \nu C_w (1 + M)(1 + \rho) + Q.$$

Hierin bedeutet l die Länge des *Paramaecium*, δ_a ist ein Ausdruck, der nur l und b des *Paramaecium* enthält und gleich ist [10]

$$\delta_a = \frac{3}{8} \left[\frac{1 + m^2}{m^3} \log \text{nat} \frac{1 + m}{1 - m} - \frac{2}{m^2} \right], \text{ wo } m^2 = 1 - \frac{b^2}{l^2};$$

ζ ist ein korrigierender Formfaktor, der der speziellen Form des *Paramaecium* angepaßt ist, v bedeutet die Geschwindigkeit, ν den kinematischen Reibungskoeffizienten des Mediums; C_w ist die Gefäßkonstante nach LADENBURG [24] und fußt auf der Überlegung, daß die zu gleichschneller Bewegung erforderliche Kraft größer ist bei Bewegung in einer beschränkten als in einer unendlich ausgedehnten Flüssigkeit; schließlich bedeutet M den durch den Widerstand des Motors, d. i. der Cilien bedingten Zuschlag²⁾ zum Widerstand des Paramäcienkörpers (analog dem durch den Widerstand der Schiffschraube bedingten Zuschlag zum Widerstand des Schiffskörpers) und endlich kommt zu dem so berechneten Gesamtwiderstand noch ein prozentueller Zuschlag²⁾ ρ hinzu, der dem Umstand Rechnung trägt, daß das *Paramaecium* bei seiner Vorwärtsbewegung gleichzeitig um seine Längsachse rotiert.

Für die numerische Berechnung von K_1 ergeben sich die Werte (cm-g-sec-System): $l = 0,02$; $\delta_a^{-1} = 2,14^{-1}$ und daraus folgt, wie eine einfache Rechnung zeigt, daß unter sonst gleichen Verhältnissen der Widerstand eines als Rotationsellipsoid [$\vartheta = 3$] aufgefaßten *Paramaecium* lediglich um 2,7 Proz. kleiner ist als der Widerstand einer diesem Ellipsoid inhaltsgleichen Kugel. Es wird

¹⁾ Man vergleiche z. B., daß für ein Torpedo \Re etwa = 20 000 000 ist ($v = 2000$ cm/sec, $R_m = 200$ cm, $\nu = 0,02$).

²⁾ Für Auskunft in diesen Fragen bin ich Herrn Prof. MARTIENSEN (Kiel) und Herrn Prof. SCHILLER (Leipzig) zu Dank verpflichtet.

so verständlich, daß nach ungefähren Schätzungen der Faktor ζ , der die kleinen Abweichungen des *Paramecium* von der Ellipsoidgestalt repräsentiert, erst in der dritten Dezimale eine von 0 verschiedene Ziffer aufweist und daher vernachlässigt werden kann. — Die Geschwindigkeit eines *Paramecium* mag im normalen Zustande etwa 1 mm pro sec betragen: Beobachtungen von Paramäcien, die sich an der Oberfläche einer wilden Infusion und hier in guten Bedingungen befanden, ergaben ungefähr diesen Wert ¹⁾; (METZNER (32 b) legt 1,3 mm einer seiner Tabellen zugrunde). Überführt man jedoch Paramäcien nach einmaligem Bade in bakterienfreie Nährlösungen [Heudekokt 50 Proz. ²⁾; JUNKER'sche N. L. ³⁾; JJ ⁴⁾; Gemisch aus Heudekokt und JUNKER'schen N. L. 1:1], in denen sie sich dauernd halten, so nehmen sie etwa 3' nach Überführung eine konstante Geschwindigkeit von 2—3 mm sec an, die sie stundenlang beibehalten können und in der Regel etwa 2^h auch innehalten. So machte z. B. ein *Paramecium* in einem Tropfen während einer Beobachtungszeit von 32' ununterbrochen regelmäßige Umläufe [vgl. 5] von $6,94 \pm 0,019$ sec Dauer mit einer Geschwindigkeit von 2,55 mm/sec, während der nächsten 15' nahm die Geschwindigkeit auf etwa 7,2" pro Umlauf ab. In anderen Fällen ergaben sich mit ähnlicher Konstanz Geschwindigkeiten von 1,94, 2,5, 2,2 mm/sec. In allen diesen Fällen befanden sich die auf ihre Geschwindigkeit untersuchten Paramäcien auf einem Objektträger mit einem zylindrischen Einschliff (1,5 mm Tiefe, 14 mm Durchmesser), dessen Peripherie in 16 Teile untergeteilt war. Die Geschwindigkeit desselben Tieres war innerhalb einer Fehlerbreite von ca. 10 Proz. konstant, gleichviel ob es sich in einem Vieleck der Peripherie des Einschliffs entlang bewegte [5] oder von einem Punkt der Peripherie geradlinig zu einem gegenüberliegenden schwamm. — Da die Gefäßkonstante C_w für diesen Einschliff kaum genau berechenbar ist, wurden in der Folge Geschwindigkeitsbestimmungen in Uhrgläsern von 1 cm Tiefe und 5 cm Durchmesser angestellt. Die erhaltenen Werte waren wegen der Schwierigkeit der Messungen mit großen Schwankungen behaftet und variierten zwischen 2,2 und 2,8 mm pro sec, wobei

¹⁾ Die größte Zeit liegen die Tiere überhaupt \pm still und fressen; bei Bewegung ist die normale Weglänge sehr klein.

²⁾ Vgl. [28 a].

³⁾ Nach JUNKER (Biol. C. 45) = 1 g Rohrzucker, 0,2 Glykokoll, 800 ccm Leitungswasser.

⁴⁾ 0,0025 Proz. KCl + 0,0025 Proz. CaCl₂ + Spur Na₂HPO₄ + 0,0625 Proz. Rohrzucker + 0,0125 Proz. Glykokoll in destilliertem Wasser (vgl. 28 a).

Wert darauf gelegt wurde, die Geschwindigkeiten keinesfalls zu überschätzen. Weil in diesem Falle das *Paramaecium* während des größten Teils seines Weges mindestens das 50fache seiner mittleren Ausdehnung von den Gefäßwänden entfernt war, kann man die Gefäßkonstante zu ca. 1,11 annehmen [24]. Als Maximalgeschwindigkeit v aber wollen wir den Wert 3 mm/sec festsetzen, da es sich für die späteren Betrachtungen zweckmäßig erweisen wird, für K einen tatsächlich unüberbietbaren Wert zu besitzen. — Der Reibungskoeffizient beträgt für Wasser bei 0° 0,01004; für die zu Geschwindigkeitsmessungen benutzten Nährlösungen [JUNKER'sche N. L., Heudekokt 50 Proz.] wurde mittels des OSTWALD'schen Viskosimeters die innere Reibung im Thermostaten bei 25° bestimmt: aus den Auslaufzeiten von

1032,5 ± 0,5 Zehntelsekunden für Wasser

1022 ± 4 " " Heudekokt 100 Proz.

1033 ± 3 " " JUNKER'sche L.

geht hervor, daß innerhalb der sehr kleinen Fehlergrenzen die innere Reibung für alle Flüssigkeiten dieselbe ist und daher für ν der Wert 0,01 zugrunde gelegt werden kann. — Der Zuschlag für den Widerstand des Motors ist in allen Fällen sehr klein und wird zumeist vernachlässigt. Sicherlich ist bei *Paramaecium* der tatsächliche Widerstand größer als der des cilienlosen Körpers, aber höchstens so groß als der eines cilienfrei gedachten *Paramaecium*, dessen Pellicula mit dem Außensaum des Cilienmantels zusammenfällt und mit Rücksicht auf dessen Ausdehnung kann der Zuschlag M zu 10 Proz. eingeschätzt werden. — Die geradlinige Weglänge, während der ein *Paramaecium* einmal um seine Längsachse rotiert, ist bei verschiedenen Geschwindigkeiten verschieden; bei langsamer Bewegung (≤ 1 mm/sec) kam beim vorliegenden Material auf einen Weg von 2—4facher Körperlänge eine Umdrehung, bei größeren (nicht-pathologischen) Geschwindigkeiten tritt die Rotation gegenüber der Translation mehr und mehr zurück, doch kann bei 2,5 mm/sec eine einmalige Rotation während eines Weges von 4facher Körperlänge vorkommen. Da nun der STOKES'sche Widerstand ein reiner Reibungswiderstand ist, bedeutet die Rotation einen absoluten Mehraufwand an Energie, ohne daß auf irgendeine andere Weise durch die schraubende Bewegung Energie erspart würde (vgl. hierzu 17). Bedenkt man nun, daß infolge der bei großen Geschwindigkeiten nur sehr leicht doppelspiraligen Bewegung etwa jedes Oberflächenelement des *Paramaecium* bei einer Rotation um die Längsachse im Mittel einen Weg beschreibt, der dem

größten Umfang des *Paramecium* gleich ist, so folgt, daß während einer Wegstrecke von $800 \mu =$ der 4fachen Körperlänge jedes Oberflächenteilchen außerdem den größten Umfang $= 65 \pi = 200 \mu$ zurücklegt, woraus ϱ sich zu 0,25 berechnet. — Das relative Gewicht Q des *Paramecium* in Flüssigkeiten vom spezifischen Gewicht s' beträgt $V(s-s')$, wo s das spezifische Gewicht und V das Volum des *Paramecium* bedeutet. Da s' für alle verwendeten Flüssigkeiten $< 1,01$ ist, folgt nach I Q zu $22,10^{-9} g$ und es ergibt sich $K_1 = 6\pi \cdot 0,02 \cdot 2,14^{-1} \cdot 1 \cdot 0,3 \cdot 0,01 \cdot 1,11 \cdot 1,1 \cdot 1,25 + 0,000\,000\,44 \cdot 0,05 \cdot 981 = 0,0008 + 0,000\,02 = \mathbf{0,0008 \text{ Dyn.}}$

III.

Eine zweite, von der ersten (mit Ausnahme des Rotationsfaktors) völlig unabhängige Methode beruht auf der Vergleichung der durch verschiedene Kräfte erzeugten Endgeschwindigkeiten, die nach dem STOKES'schen Gesetz sich wie die sie verursachenden Kräfte verhalten müssen. — Ein *Paramecium* fällt bei völliger Cilienruhe im Wasser vermöge seiner eigenen Schwere und erreicht bald eine konstante Endgeschwindigkeit v' . Beschränkt man sich auf Paramäcien, die in der Richtung ihrer Längsachse fallen¹⁾, so muß unter gleichen Bedingungen sich verhalten

Max. Schwimgeschwindigkeit (v) : Fallgeschwindigkeit (v') =

Max. Eigenkraft : Schwerkraft (= relatives Gewicht = Q)
oder, da bei Fallversuchen und Geschwindigkeitsmessungen Medien und Gefäße verschieden sein können, es muß sein (unter Berücksichtigung der Rotation):

$$K_2 = Q \cdot \frac{v}{v'} \cdot \left(\frac{v C_w}{v' C_w'} \right) (1 + \varrho) + Q.$$

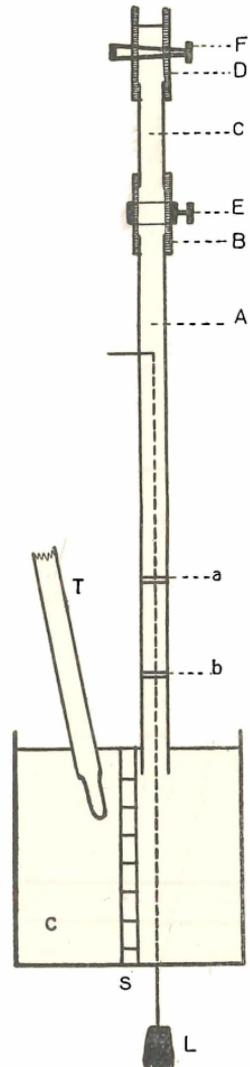
Man erkennt, daß — da Flüssigkeit und Gefäß bei Fall- und Schwimmversuchen ohne weiteres dieselben sein können und dann der Faktor $\frac{v C_w}{v' C_w'}$ wegfällt — in diese Formel außer dem Gewicht und beiden Geschwindigkeiten nur das Rotationsglied miteingeht, so daß — von diesem letzten Punkt abgesehen — die zweite von der ersten Methode völlig unabhängig ist und auch so gedeutet werden kann, daß zur Kontrolle der ersten Methode die nach dieser theoretisch berechnete Fallgeschwindigkeit mit der beobachteten verglichen wird. — Bei der numerischen Berechnung von K_2 bereitet das spezifische Gewicht des *Paramecium* einige Schwierig-

¹⁾ Nicht alle Paramäcien fallen in der Längsachse, da symmetrischen Rotationskörpern die Tendenz, sich im Wasser irgendwie einzustellen, fehlt.

keiten: Das relative Gewicht des *Paramaecium* in Wasser ist $Q = V(s - s') \cdot 981$, die Differenz $s - s'$ aber sehr klein und wurde als $1,05 - 1 = 0,05$ angenommen, wobei ein möglicher kleiner Fehler ohne Bedeutung ist, da das spezifische Gewicht bisher nur in dem Zusatzglied Q der Formel von II vorkam, dieses ganze Glied aber von vernachlässigbarer Größenordnung ist (vgl. das numerische Endresultat von II). In der Formel für K_2 aber ist Q und somit $s - s'$ von wesentlicher Bedeutung. Außerdem müssen bei Fallversuchen abgetötete oder narkotisierte Tiere verwendet werden und es ist wahrscheinlich, daß deren spezifisches Gewicht von dem der lebenden Tiere abweicht. Liegt aber in der Bestimmung eines spezifischen Gewichts von z. B. 1,05 bloß ein Fehler von ± 3 Proz. vor, so bedeutet dies für das relative spezifische Gewicht einen Fehler von ± 65 Proz. und mit dem gleichen Fehler wäre das Endresultat behaftet. Hierzu kommt noch, daß wegen des geringen spezifischen Gewichts auch die Fallgeschwindigkeit gering ist und hierdurch die Fehlerbreite sich noch weiter vergrößert. Es wäre daher wünschenswert, Paramäcien von höherem spezifischen Gewicht, z. B. von $s = 1,4$ verwenden zu können, da hierbei ein absoluter Fehler von 3 Proz. für das relative spezifische Gewicht von 0,4 nur einen Fehler von ± 10 Proz. bedeutet. Solche Paramäcien konnten durch Fixierung mit der in (I) genannten konzentrierten Lösung von $HgCl_2$ in Formol erhalten werden und zwar ergab sich als zweckmäßigste Methode die folgende: Die in bakterien- und detritusfreier Nährlösung gebadeten Paramäcien werden mit überschüssiger Fixierungsflüssigkeit (kalt) fixiert, etwa 20' darin belassen, hierauf in etwa 10 cm destilliertem Wasser kurz ausgewaschen und abzentrifugiert und dann das Wasser durch physiologische Kochsalzlösung ersetzt, die wegen des Cl-Ionengehalts weiteres Inlösengehen des in den Paramäcien niedergeschlagenen Sublimats verhindert, so daß die Paramäcien insgesamt nur etwa 5' mit Wasser in Berührung sind. Dann werden die Paramäcien noch zweimal mit der Kochsalzlösung „ausgewaschen“ und sie schließlich in etwa 1 cm der Lösung aufbewahrt. Wurden nun auch die Fallversuche in dieser NaCl-Lösung vorgenommen, so war bei allen behandelten Proben gleicher Körpergröße die Fallgeschwindigkeit die gleiche. — Das spezifische Gewicht dieser sublimatimprägnierten Tiere wurde pyknometrisch mit der Mikrowage bestimmt: Eine Kapillare von 0,046 751 cmm Inhalt hatte, zweimal mit der NaCl-Lösung ¹⁾ gefüllt,

¹⁾ Derjenigen Kochsalzlösung, in der die unmittelbar darauf zu wiegenden Tiere sich befanden.

ein Gewicht von $0,260836 \pm 0,000003$ g, mit paramäcienhaltiger NaCl-Lösung gefüllt ein solches von $0,216044$ g. Die Zahl der in der Kapillare befindlichen Paramäcien wurde durch Zählung zu $1450 + 100 = 1550$ ¹⁾ bestimmt; da außerdem die mittlere Längsausdehnung der fixierten Tiere bei $\vartheta = 3175 \mu$ betrug, ergibt sich das spezifische Gewicht zu $1,4$ bei $20,8^\circ$ ²⁾. Es ist dies in Übereinstimmung damit, daß die Tiere mit deutlicher Geschwindigkeit in Glycerin ($s = 1,260$) und in einer CaCl_2 -Lösung von $s = 1,287$ untersanken, nicht mehr aber in Chloroform ($s = 1,489$), und andererseits ist das spezifische Gewicht von $1,4$ aus dem des Sublimats von $5,41$ leicht erklärlich. — Zur Bestimmung der Fallgeschwindigkeit ergab sich nach längerem Probieren folgende Methode als zweckmäßigste (Fig. 1): In eine quadratische Küvette C (aus geschliffenem Glase) von $7 \times 4 \times 7$ cm Ausdehnung ragt ein genau lotrechtes Glasrohr A von 28 cm Länge und etwa 6 mm Innendurchmesser, das durch ein Gummizwischenstück B mit einem darüberliegenden, coaxialen Glasrohr C von 5 cm Länge verbunden ist. An diese schließt sich oben ein weiteres Stück Gummischlauch D an. D ist durch einen gewöhnlichen Quetschhahn F, B durch einen drehbaren E verschließbar. Vor Beginn des Versuches wird C mit Kochsalzlösung gefüllt, diese bis oberhalb von F emporgesaugt und F dann geschlossen. Dann wird E geschlossen, F geöffnet, mit der Kapillarpipette werden etwa 100 Paramäcien in C eingeführt, hierauf wird F geschlossen und E geöffnet. Der größte Teil der Paramäcien fällt bald, ziemlich gleichzeitig, nach unten und wird nicht berücksichtigt. Nach einiger Zeit aber stellen sich in Abständen von 1—10' einzelne Nachzügler ein, die vielleicht irgendwie hängen geblieben waren Zwischen den Marken a



T = Thermometer.
Fig. 1.

²⁾ Die addierten 100 (± 20) Tiere hatten sich in einer Kapillarpipette verfangen.

³⁾ Gewicht der Kapillare = $0,213760$ g.

und b wird mittels Lupe das Passieren eines solchen Nachzüglers erkannt und zugleich festgestellt, ob nicht mehrere *Paramaecien* verklebt sind, ob das *Paramaecium* in seiner Längsachse fällt usw. Dann wird das Eintreffen eines so geprüften *Paramaecium* in der Kuvette erwartet und dort mittels einer Skala S, Visiervorrichtung und Stoppuhr die Zeit bestimmt, die zum Durchfallen der Strecke von 1 oder 2 cm nötig ist. Die Fallstrecke begann stets mindestens $1\frac{1}{2}$ cm unter dem Ende von A und endete stets mindestens $1\frac{1}{2}$ cm über dem Boden von C. Ein Lot L gab auf schiefer Lage der *Paramaecien* beruhende Abweichung der Fallrichtung an. — Für nach obiger Vorschrift behandelte Tiere ergab sich bei verschiedenen Proben $14,1 \pm 0,2$ oder $14,8 \pm 0,2$ Fallzeit pro 2 cm und für diejenige Probe, deren spezifisches Gewicht bestimmt wurde, 8" im Mittel pro 1 cm. Da der kinematische Reibungskoeffizient der verwendeten NaCl-Lösung 1,05 mal größer als der des Wassers war, berechnet sich für das Normal-*Paramaecium*

$$K_2 = 0,000\,000\,31 \cdot 0,4 \cdot 981 \cdot \frac{0,3}{0,125} \frac{0,01 \cdot 1,11}{0,0105 \cdot 1} \cdot 1,25 \cdot \frac{200}{175} + 0,000\,02 = \\ = \mathbf{0,000\,46 \text{ Dyn.}}$$

IV.

Eine dritte Methode, die es erlaubt, einen Schätzwert für die Maximalkraft eines *Paramaecium* zu gewinnen, wurde bereits 1893 von JENSEN eingeschlagen [18]. Sie beruht auf der Tatsache, daß *Paramaecien* guter Kulturen sich negativ geotaktisch und daher auch antizentrifugal verhalten. Zentrifugiert man *Paramaecien* mit wachsender Rotationsgeschwindigkeit, so wird ein Zeitpunkt eintreten, an dem die bis dahin am inneren, der Achse zugekehrten Ende des Zentrifugenröhrchens angesammelten *Paramaecien* passiv ans distale Ende abgetrieben werden; ist ω die Winkelgeschwindigkeit in diesem Zeitpunkt, so berechnet sich die hierbei auf ein *Paramaecium* ausgeübte Zentrifugalkraft zu $mr\omega^2$, wo m die relative Masse des R und r seinen Abstand von der Achse bedeutet. Die von einem R ausgeübte Maximalkraft wäre also gleich

$$K_3 = Q + V(s-s')r\omega^2.$$

Doch ist dieser Wert gegenüber den früheren nur als ungefährender Schätzwert zu betrachten, da einmal die oben genannte Grenzgeschwindigkeit ω sich experimentell nur unscharf bestimmen läßt [JENSEN] und ferner die zentrifugierten *Paramaecien* sicher nur einen Teil ihrer Kraft zur Überwindung der Zentrifugalkraft und das übrige zu anderer Bewegung verwenden. Eine Wiederholung der

JENSEN'schen Versuche schien sich daher zu erübrigen. JENSEN gibt als Grenzgeschwindigkeit 5 Umläufe pro sec bei $r = 8$ cm an, woraus sich $K_3 = 0,0002$ Dyn berechnet (der JENSEN'sche numerische Wert ist infolge Überschätzung des Volums um mindestens 30 Proz. [8] und infolge Überschätzung des relativen spezifischen Gewichts um 400 Proz. [27] außerdem um etwa das 7fache zu hoch).

V.

Die auf zwei unabhängige Methoden bestimmten Werte von K_1 und K_2 stimmen für unsere Zwecke recht gut überein und auch der Wert K_3 , der kleiner als K_1 und K_2 zu erwarten war und außerdem nur einen Schätzwert darstellt, fällt in diese Größenordnung. Größere Fehler sind daher unwahrscheinlich und kleinere können mit einem Schlage dadurch beseitigt werden, daß wir den Wert von K als „*allerhöchstens gleich* 0,001 Dyn“, wahrscheinlich aber (um vielleicht 50 Proz.) niedriger annehmen, was sicher zutrifft, da bereits bei K_1 und K_2 der Tendenz, den Wert eher zu überals zu unterschätzen, gehuldigt wurde. Die für die mechanische Fortbewegung eines *Paramecium* mit 0,3½ cm/sec während einer Stunde benötigte Energie ist demnach *allerhöchstens gleich* $E = 3600 \cdot 0,3 \cdot 0,001 = 1,08$ Erg = $2,58 \cdot 10^{-11}$ Cal und als A_{\max} erhält man unter Zugrundelegung eines Wirkungsgrads des Paramäcienplasmas von 20 Proz. $A_{\max} = 5,4$ Erg = $1,29 \cdot 10^{-10}$ Cal. — Die Annahme eines Wirkungsgrads von 20 Proz. ist rein hypothetisch und von Wirbeltieren übernommen. Eine experimentelle Bestimmung ist bei *Paramecium* unmöglich, doch behalten die folgenden Überlegungen auch Geltung, wenn nur der Wert von E zugrunde gelegt wird und überdies scheint ein extrem geringer Wirkungsgrad (< 5 Proz.) einer Maschine unwahrscheinlich.

VI.

Über den Gaswechsel der Ciliaten liegen in der Literatur fünf¹⁾ Angaben vor, von denen sich drei auf *Paramecium caudatum* und je eine auf *P. aurelia* und *Colpidium colpoda* beziehen. In Tab. 2 sind für *Paramecium* die Resultate zusammengestellt.

NECHELES [33] bestimmte den O_2 -Verbrauch einer bakterienfreien „Paramäcienaufschwemmung“ mittels WARBURG's Mikrorespirometer, KALMUS [20] den O_2 -Verbrauch eines einzigen *Paramecium* mit

¹⁾ Die in der Arbeit [43] anhangsweise angeführten, mit dem Vermerk „chiffres à titre provisoire“ versehenen, abweichenden Atmungswerte können vorläufig nicht berücksichtigt werden.

Tabelle 2.

Autor	Spezies	Zahl der Tiere	T	cm ³ pro Stunde und Tier
NECHELES	<i>P. caudatum</i>	1200	18,5°—19°	0,000 00385 cm ³ O ₂
KALMUS	"	1	21°	0,000 0052 " "
ZWEIBAUM	"	10 ³ —10 ⁴	23°	0,000 00214 " "
BARRAT	<i>P. aurelia</i>	10 ⁵	20°	0,000 0004 " CO ₂

(Die 3. Spalte enthält die Anzahl der zu einem Versuch gleichzeitig benutzten Tiere.)

seinem Kapillarrespirometer, ZWEIBAUM [41] verwendete Respirometer von THUNBERG-WINTERSTEIN und bestimmte den O₂-Verbrauch der Paramäcien durch die Differenz des Verbrauchs gleicher Quanten paramäcienfreien und paramäcienhaltigen natürlichen Mediums. BARRAT [3] schließlich stellte durch Absorption und Wägung die CO₂-Abgabe von *P. aurelia* fest; der in Tab. 2 angeführte Wert gibt das von BARRAT an Tieren einer Sommerkultur bei 20° C erhaltene Resultat wieder. — Die auf drei ganz verschiedene Methoden gewonnenen O₂-Werte zeigen gute Übereinstimmung und ergeben einen Mittelwert von $0,0000037 \pm 0,0000007$ cm³ pro Stunde und Tier bei 20°, der überdies dem NECHELES'schen Wert, der wegen der großen Genauigkeit der WARBURG'schen Methode vielleicht der zuverlässigste ist, am nächsten kommt. Im übrigen ist der O₂-Verbrauch eines *Paramaecium*, falls nicht Conjugationstendenz vorliegt, durch viele Monate konstant [41], ist auch vom O₂-Gehalt des umgebenden Mediums im weitesten Grade unabhängig [29] und wird nur durch verschiedene Stoffwechselintensität (langes Hungern, Temperatur) wesentlich beeinflußt. — Der BARRAT'sche CO₂-Wert hingegen scheint von den O₂-Werten wesentlich abzuweichen, weshalb vermutlich KESTNER und PLAUT [22] ihn als nicht einwandfrei bezeichnen. Man muß aber berücksichtigen, daß die von BARRAT verwendeten Paramäcien um etwa die Hälfte kleiner waren¹⁾ als unser Normal-*Paramaecium*, während die Sauerstofftiere etwa in der gleichen Größenordnung lagen, wie man aus Angaben der Autoren im einzelnen schließen kann, daß ferner BARRAT's Tiere 24^h vor Beginn des Ver-

¹⁾ *P. aurelia* ist an sich im Mittel kleiner als *P. caudatum*. BARRAT bestimmte zu Vergleichszwecken mittels Hämokriten das mittlere Volum der zu einem Versuch verwendeten Paramäcien und erhielt in zwei Versuchen 0,001 bis 0,0009 mm³ als Volum, ein Wert, der den Höchstwert des *P. aurelia*-Volums um fast das Doppelte übertrifft, so daß alle Werte auf etwa 50 Proz. erniedrigt werden müssen. Da für den oben zitierten Versuch ein Volumwert von 0,0004 mm³ angegeben wird, ist das tatsächliche Volum etwa 0,0002 mm³ und daher kleiner als das halbe Normal-*Paramaecien*-Volum.

suchs und 23^h während desselben hungerten und außerdem BARRAT'S Methoden nach seinen Kontrollen einen Minusfehler von 5—8 Proz. ergaben. Da nun die CO₂-Produktion dem Paramäciengewicht weitgehend proportional ist [3] und durch das Hungern im angegebenen Ausmaße der Gaswechsel auf etwa 75 Proz. erniedrigt wird [25], läßt sich aus BARRAT'S Wert ein normaler O₂-Verbrauch von 0,000 0011 cm³ berechnen, was einem respiratorischen Quotienten von 0,35 entspricht. Nach WACHENDORFF [39] ist aber der respiratorische Quotient von *Colpidium colpoda* (bei 17°) $0,35 \pm 0,011$ (sechs Versuche), so daß auch der BARRAT'Sche Wert ungekünstelt den O₂-Werten sich einfügt ¹⁾.

VII.

Da bei den Oxydationsprozessen 1 g O₂ im Mittel $3,33 \pm 0,04$ Cal liefert, hat ein Normal-*Paramaecium* pro Stunde $0,000\ 0037 \cdot 0,001\ 434 \cdot 3,33 = 177 \cdot 10^{-10}$ Calorien zur Verfügung ⁴⁾. Falls aber der respiratorische Quotient von 0,35 wirklich auf unvollkommener Oxydation beruht ²⁾, so erniedrigt sich dieser Wert auf höchstens 65 Proz., d. h. auf einen Mindest-Gesamtstoffwechsel von $1,15 \cdot 10^{-8}$ Calorien pro h. Die für äußere Leistungen, d. h. für die Fortbewegung benötigte Energie ³⁾ beträgt aber höchstens $2,58 \cdot 10^{-11}$ Calorien, d. h. weniger als den 440. Teil der überhaupt umgesetzten Energie, während beim Menschen z. B. die maximale aber noch dauernd erträgliche äußere Arbeit ³⁾ etwa 17 Proz. des Gesamtumsatzes ausmacht. Nun wird von *Paramaecium* außer zur Fortbewegung auch noch zur Nahrungsstrudelung Energie verausgabt: zur Erzeugung des Mundkegels und zum „Hinunterspülen“ der eingefangenen Nahrungspartikelchen. Nach MAST u. LASHLEY [30] findet aber Nahrungsstrudelung nur statt, wenn das Tier still liegt; bei Be-

¹⁾ Es veratmen vergleichsweise während 24^h an O₂ in Prozenteu des Lebendgewichts: *Collozeum* (Radiolar) 0,26 Proz. [38]; *Colpidium* 6 Proz. [39]; *Paramaecium* 27 Proz. (s. o.); Froshhaut 50 Proz.* [6]; Hirnsubstanz 60 Proz. [16] (*?); Nierengewebe 300 Proz.* [private Mitteilung des hiesigen pharmakologischen Instituts]; Bakterien 7200 Proz. [36]. — Bei den mit * bezeichneten Werten ist Lebendgewicht = 5faches Trockengewicht gerechnet.

²⁾ Es könnte z. B. das „fehlende“ CO₂ auch als Na₂CO₃, im Harnstoff usw. abgegeben werden.

³⁾ Gemeint ist die mechanische Energie bzw. Arbeit, die die Fortbewegung repräsentiert, nicht aber der Energiebetrag, den der Organismus als Maschine zur Erzeugung dieser mechanischen Arbeit aufwenden muß (also vom Wirkungsgrad unabhängige Werte).

⁴⁾ KALMUS [20] scheint die Möglichkeit anaerober Atmung bei *Paramaecium* endgültig widerlegt zu haben; vgl. hierzu auch [29].

wegung nur dann, wenn die Geschwindigkeit im Zunehmen begriffen ist oder wenn sie abnimmt und die Peristomwimpern mit früherer Intensität weiterschlagen, so daß bei unserer Maximalgeschwindigkeit eine Strudelung nicht in Frage kommt und vielleicht überhaupt unmöglich ist. An der Erzeugung des Nahrungsstrudels selbst sind nur die Wimpern usw. der Mundgegend beteiligt, und wenn deren Schlag auch kräftiger als der der Körperwimpern ist, so ist ihre Zahl doch sehr beschränkt und demzufolge das kinetische Äquivalent des Nahrungsstrudels ziemlich kleiner als die zur Fortbewegung nötige Energie. Dasselbe Resultat erhält man, wenn man bei einem ruhenden Tier die Intensität des Nahrungsstrudels, d. h. des am Peristom entlang gleitenden Wasserstroms und die Bewegung der umliegenden Wassermassen mit der Fortbewegung des *Paramecium* selbst vergleicht. Da nun der oben errechnete Energiewert für die Fortbewegung mit Maximalgeschwindigkeit sicher nicht zu klein, eher um 100 Proz. zu groß ist, so ist die von einem *Paramecium* im normalen Leben für Fortbewegung und Nahrungsstrudelung verausgabte Energie sicher nicht größer als die, die für permanente Bewegung mit 3 mm/sec nötig ist.

Unter Zugrundelegung eines Wirkungsgrades von 20 Proz. ergibt sich das Verhältnis $P : R : A_{\max}$ zu ungefähr $100\alpha : 100 : 1$ (wo $\alpha < 1$), das man — auch unabhängig vom numerischen Wert des Wirkungsgrades ¹⁾ — so interpretieren kann: Die von einem *Paramecium* für äußere Leistungen (Fortbewegung und Nahrungsstrudelung) verausgabte Energie spielt im Verhältnis zum normalen Gesamtumsatz an Energie fast keine Rolle, da sie nur höchstens 1 Proz. der Gesamtenergie ausmacht. Die Ursache für dieses Mißverhältnis muß in dem hohen Energiebedarf des dauernden Wachstums gesucht werden. Erklärlich aber wird hierdurch die Möglichkeit eines lange fortgesetzten Cilienschlags im Hungerzustand und das unermüdliche Wimperspiel überhaupt: daß man z. B. ein *Paramecium* in fast bakterienfreier Lösung tage- und stundenlang sich bewegen sieht oder daß das Cilienspiel von Vorticellen [15] tagelang nicht zur Ruhe zu kommen braucht und vielleicht normalerweise überhaupt nicht zur Ruhe kommt ²⁾.

¹⁾ Extrem kleine Werte wie etwa 1 Proz. ausgenommen.

²⁾ Gleichzeitig folgt, daß bei Versuchen im Mikrorespirometer die vielleicht lebhaftere Bewegung der Paramácien das Resultat nicht beeinträchtigt.

VIII.

Die Pulsation der kontraktile Vakuolen ist mit der Existenz eines dauernden, zellinnenwärts gerichteten Wasserstroms untrennbar verbunden. Diesem dauernden Wasserwechsel kann eine 4fache Bedeutung zukommen: Es kann einmal die einströmende Phase die Bedeutung haben, das Zellinnere dauernd mit O_2 zu versorgen, und dann können die kontraktile Vakuolen als ausströmende Phase eine emunktorielle Funktion (Excretion), eine respiratorische (Ausscheidung des CO_2) und eine osmotische Funktion (Schutz vor Aussüßung [13]) haben.

Wir wollen zunächst die erste Möglichkeit mit unseren Resultaten in Beziehung bringen. Bei $20^\circ C$ enthält O_2 -gesättigtes Wasser 9,10 mg O_2 im Liter, wesentlich übersättigtes Wasser kommt infolge Abwesenheit grüner Pflanzen für *Paramecium* nicht in Betracht. Zur Bestreitung des stündlichen Konsums entzieht ein Normal-*Paramecium* einem O_2 -gesättigten Wasservolum von $0,00058 \text{ cm}^3$ allen Sauerstoff („minimaler stündlicher Lebensraum“ [37]). Da der O_2 -Konsum sich kaum ändert, wenn der O_2 -Gehalt des Wassers auf 0,42 mg im Liter erniedrigt oder auf 22,9 mg/l erhöht wird [29], so sinkt bzw. steigt diese Wassermenge auf 0,013 bzw. $0,00024 \text{ cm}^3$ pro h. Käme nun der einströmenden Phase des Wasserwechsels eine Funktion zu, so müßte pro h eine Wassermenge den Paramäcienkörper passieren, die normalerweise bei O_2 -Sättigung des Mediums das 1300fache des Paramäcienvolums beträgt und bei Untersättigung auf das 30000fache steigen kann; während in Wirklichkeit die pro h durch den Paramäcienkörper strömende Wassermenge höchstens das 5fache Volum des Tiers ausmacht [13]. — Die O_2 -Aufnahme findet also an der Zelloberfläche statt, dem Wasser einstrom kommt keine respiratorische Bedeutung zu und von einer „Durchflutung“ des Zellinnern mit Sauerstoff (wie man häufig liest) kann keine Rede sein.

Jetzt wollen wir die gleiche Überlegung auf die dritte Möglichkeit, die Ausscheidung des CO_2 , anwenden. Bei $20^\circ C$ löst ein Volum Wasser 0,9 Volumina CO_2 ; das zur Ausscheidung der Kohlensäure benötigte Mindestwasservolum beträgt also bei *Paramecium* $0,0000011 \text{ cm}^3$ pro h (unter Annahme eines resp. Q. von 0,35), das sind ungefähr $2\frac{1}{2}$ Körpervolumina pro Stunde; da der Aziditätsbereich für *Paramecium* bei $p_H = 7,0-8,5$, das Optimum bei $7,8-8,0$ liegt [35], würden sich diese Werte noch um ein geringes verkleinern, falls das „Wasser“ der Vakuolen den gleichen p_H hätte. Nun beträgt die

Pulsationsgeschwindigkeit in normalen Medien: eine Pulsation in 6,2" bei 22—23°, also vielleicht in 9" bei 20° [13] (Versuche ohne Deckglas), die eigenen Paramäcien zeigten Pulsationsintervalle von 8—11" bei 20°. Es würde dann das bei 20° pro Stunde entleerte Wasservolumen das 3fache Paramäcienvolumen betragen. Die Intensität des Wasserwechsels entspricht also genauer, die für die Excretion des CO₂ erforderlich wäre.

IX.

Bei der Frage nach der Bedeutung der kontraktilen Vakuolen muß man drei Momente scharf auseinanderhalten: die phyletische Entstehungsursache der Vakuolen, die Kräfte, die das Vakuolenspiel unterhalten und der Zweck der Pulsation. Die verbreitetste Ansicht [STEMPEL, HAROG, DEGEN, HERFS, ZUELZER, BURIAN, KOCH] ist zurzeit die, daß beim Übergang der Meeresprotozoen zum Leben im Süßwasser, d. h. in ein gegenüber dem früheren stark hypotonisches Medium, eine Kompensation des verstärkten Wasser-einstroms in die Zelle nötig wurde, daß Excretreservoirs, die bei marinen Ciliaten hier und da beobachtbar sind, diese kompensatorische Funktion übernahmen und daß der Zweck der Pulsation in der Hauptsache in der Hinausschaffung des überschüssig eindringenden Wassers besteht, wobei als Nebenzweck noch in Frage kommt: Regulierung des Wasserstroms bei Schwankungen des Salzgehalts im Außenmedium sowie Hinausschaffen von Stoffwechselendprodukten und des CO₂. KOCH [23] z. B. schreibt zusammenfassend, „daß die ‚Osmosetheorie‘ die frühere Ansicht, in der pulsierenden Vakuole ein excretorisch-respiratorisches Organ zu sehen, nicht a priori verdrängen will, sondern daß sie im Gegenteil eine solche Funktion als Grundlage (Anwesenheit der Excretstofflösung), für ihre Theorie benutzt. Die ‚Osmosetheorie‘ ist nur insofern Gegnerin der alten Hypothese, als sie die Hauptaufgabe der pulsierenden Vakuole zweifellos in der Hinausbeförderung des osmotisch eingedrungenen Wassers sieht“. Dieser Ansicht möchte ich im folgenden eine etwas modifizierte als „möglich“ gegenüberstellen, die von zwei Grundtatsachen ausgeht: 1. Bestünde der Hauptzweck der Vakuolen in der Hinausschaffung des überschüssig eindringenden Wassers, so wären die Vakuolen Organelle rein negativer Funktion. Solche rein negative Organe oder Organelle, gewissermaßen dauernd tätige Abwehrorgane, sind aber meines Erachtens in der übrigen Natur nicht vorhanden und es hätten auch hier zur Abwehr eines dauernden Wassereinstroms der Natur die verschiedensten Möglichkeiten

zur Verfügung gestanden. Um nur ein Beispiel anzuführen, besitzt der Zellsaft von *Noctiluca miliaris* einen gegenüber dem umgebenden Meerwasser stark hypotonischen Salzgehalt [11], ohne daß die Zelle schrumpft und ohne daß den kontraktilen Vakuolen entsprechende Vorrichtungen vorhanden wären. Auch die starke Unempfindlichkeit der Ciliaten gegen Schwankungen des osmotischen Drucks gehört hierher [28, p. 655]. — 2. Wird überhaupt ein Teil des CO_2 durch die Vakuolen ausgeschieden, wofür z. B. deren gelegentlich beobachtete saure Reaktion sprechen könnte, so ist sogar wahrscheinlich, daß ein großer Teil oder vielleicht das gesamte CO_2 durch sie hinausgeschafft wird, da eine Diffusion dem Wassereinstrom entgegen unwahrscheinlich ist und der Wasserwechsel bei *Paramecium* für die CO_2 -Ausscheidung ausreicht (VIII). Ein gleiches gilt für *Colpidium*: hier beträgt die pro Tag produzierte CO_2 -Menge 2,8 Proz. des Körpergewichts [39], wofür 14 Körpervolumina Wasser nötig sind, während der Wasserwechsel pro Tag 27 Körpervolumina ausmacht [nach METZNER 32 c]. Ohne hier das Problem der kontraktilen Vakuolen in seiner Gänze aufrollen zu wollen, möchte ich die oben angedeutete Modifikation der Osmosetheorie dahin aussprechen, daß die Vakuolen nicht in der Hauptsache den Zweck haben, das eingedrungene Wasser als solches wieder fortzuschaffen. Das Wasser würde nicht eindringen, wenn es nicht einen Zweck hätte, wenn es nicht als Medium für die Excretion gelöster Stoffe gebraucht würde. Beim Übergang vom Meer- zum Süßwasser bot sich in der osmotischen Druckdifferenz zwischen Außenmedium und Protoplast die Möglichkeit zur Schaffung eines leistungsfähigen Excretionsorgans auf osmotischer Grundlage. — Es wird durch diese Ansicht von den anfänglich scharf getrennten drei Gesichtspunkten: phyletische Entstehung, treibende Kraft und Zweck der Pulsation nur der letzte berührt. Die phyletische Entstehungsursache kann sehr wohl die gleiche sein und auch der Mechanismus des Vakuolenspiels beruht wohl letzten Endes auf der osmotischen Druckdifferenz, wenn es sich auch beim Wassereinstrom nicht um einen direkten Osmosevorgang handeln wird, die osmotische Differenz vielmehr nur die Grundlage anderer Prozesse (Quellung — Entquellung) ist, die für den Wassereinstrom verantwortlich zu machen sind [28] ¹⁾.

¹⁾ Als lokale Entstehungsursache der Vakuolen könnte vielleicht auch die ungenügende Hydratation CO_2 -reichen Plasmas in Frage kommen.

Wie bei jeder Modifikation einer Ansicht, gibt es auch hier Tatsachen, die dafür und solche, die dagegen zu sprechen scheinen. Daß bei Steigerung des Salzgehalts im Außenmedium der Vakuolenrhythmus sich verlangsamt [13] oder bisweilen die Vakuole selbst zum Verschwinden gebracht werden kann, spricht zunächst weder für noch gegen. Denn wenn osmotische Differenzen Ursache des Wasserinstroms sind, muß dieser von der Konzentration des Außenmediums abhängig sein, wenn nicht andere Faktoren regulierend dazwischen treten [28, p. 655]; höchstens könnte die CO_2 -Ausscheidung behindert sein. Abgesehen von der Möglichkeit, daß Süßwasserprotozoen, in ein Medium höheren Drucks überführt, wegen der abnormen Verhältnisse die Intensität ihres Stoffwechsels reduzierten, was ihnen in außerordentlichem Maße möglich ist, taucht hier die einzige wesentliche Gegenfrage auf, wie denn die marinen Ciliaten ihr CO_2 nach außen befördern. Nun besitzen nach neuen Statistiken [vgl. z. B. 26], wie es scheint, mehr als 90 Proz. aller bisher bekannten marinen Ciliaten kontraktile Vakuolen, wenn diese auch meist langsam pulsieren; auch vielen parasitischen Formen (z. B. den Ophryoscoleciden, nach DOGIEL, Arch. f. Prot. 59) kommen sie zu und zahlreiche Süßwasserprotozoen sind, unter Beibehaltung der Vakuolen, auch in salzreichen Wässern und im Meere anzutreffen¹⁾. Es soll hier völlig dahingestellt bleiben, ob vielleicht den marinen Ciliaten ein langsamerer Vakuolenrhythmus zur Ausscheidung des CO_2 genügt oder ob bei ihnen das CO_2 durch Diffusion oder sonstwie den Körper verläßt. Doch wäre der erste Fall z. B. durchaus im Bereich der Möglichkeiten: da die Vakuolenflüssigkeit bei marinen Formen wegen der beträchtlichen mit der Nahrung aufgenommenen Salz(wasser)mengen, falls dieses Salz durch die Vakuolen ausgeschieden würde, einen viel höheren Salzgehalt als bei Süßwasserformen hätte, könnte bei möglichem höheren basischen Exceß²⁾ dieser Flüssigkeit, der bis zu gewissem Grad sogar wahrscheinlich ist, das CO_2 -Bindungsvermögen ein viel größeres sein und nur langsame Pulsation wäre nötig³⁾. — Von ganz anderen Über-

¹⁾ Herrn Prof. J. LEPSI verdanke ich die Angaben, daß z. B. Paramäcien gefunden wurden: in „mares salées“ von 6,3 Proz. Salz von FLORENTIN [Paris, 1899, Sep. aus Ann. Sc. Nat.], in schwach salzigen Binnenwässern von ZACHARIAS [ZWZ 46], in der Ostsee von QUENNERSTEDT [Acta Univ. Lund. 1865, 1869], LEVANDER [Acta pro fauna et fl. fenn. 12]; in anderen Meeren von CALKINS [Bull. U. St. Fish. Comm. 1906], PARONA [Prof. della Sardegna] und SMITH [Rep. Gulf. Biol. St. 1904].

²⁾ = Alkaleszenz des CO_2 -frei gedachten Wassers.

³⁾ Es ist z. B. der Kohlensäuregehalt des Blutes mariner Wirbelloser (aus bisher unbekannter Ursache) bedeutend geringer als der im Süßwasser lebender (DUVAL u. PORTIER, Compt. Rend. Ac. Sc. Paris 184, 1927).

legungen ausgehend trat neuerdings ADOLPH [1] bei *Amoeba proteus* experimentell an die gleiche Frage heran; er fand, daß Hypertonie des Mediums zwar die Pulsationsgeschwindigkeit verringert, daß aber die durch einmalige Entleerung der Vakuolen ausgeschiedene Wassermenge entsprechend größer war, so daß in den normalen Schwankungsgrenzen der Wasserwechsel stets der gleiche blieb. „No change of external conditions was found which alters significantly the rate of elimination by vacuoles.“ Er schließt: „Water is not eliminated merely because it has unavoidably diffused into the body“, die Vakuolen sind nicht „primarily concerned with the regulation of body volume“, das aufgenommene und wiederausgeschiedene Wasser dient nur als „vehicle for dissolved substances“. — Daß N-haltige Stoffwechselprodukte nicht in nachweisbaren Mengen durch die kontraktile Vakuolen ausgeschieden werden, hat letzthin WEATHERBY [40] gezeigt.

X.

Der O_2 -Verbrauch von *Paramecium caudatum* gestattet, gewisse Rückschlüsse auf den Nahrungsverbrauch zu ziehen. Würde sich das *Paramecium* z. B. nur von *Bacillus subtilis* ernähren, so wären bei vollständiger Ausnutzung der Bakterien für den Betriebsstoffwechsel etwa 15000 Bacillen pro h als Nahrung nötig. Hierbei ist für *Bacillus subtilis* ein Volumen von $1,6 \cdot 10^{-12} \text{ cm}^3$ [2], ein spezifisches Gewicht von 1,12 [2], eine mittlere Trockensubstanz von 15 Proz. [21] und eine mittlere O_2 -Kapazität der organischen Substanz von 1,32 [36] zugrunde gelegt. Beruhte der niedrige respiratorische Quotient wirklich auf unvollkommenen Oxydationen, so wäre der Bakterienverbrauch noch um maximal 50 Proz. höher.

Während die Zahl von 15000 Bakterien für den Betriebsstoffwechsel auf hinreichend zuverlässigen Zahlenwerten basiert, kann der Bedarf für den Baustoffwechsel nur ungefähr geschätzt werden. Bei einer Teilungsrate von $\frac{2}{1}$ pro Tag (optimale Bedingungen bei 20°) würde pro h im Mittel $\frac{1}{12}$ *Paramecium*-Volumen neu aufgebaut. Da die Trockensubstanz bei *Paramecium* etwa 10 Proz. des Lebendgewichts beträgt [43], ist die Menge des pro h neugebildeten Plasmas etwa 15000 Bakterien äquivalent, so daß der gesamte Bakterienbedarf bei $\frac{2}{1}$ -Teilungsrate pro Tag sich auf 30000 Bakterien pro h schätzen läßt. — Aus der Literatur sind mir nur zwei

hierher gehörige Daten bekannt: die Beobachtungen MAUPAS' [31] über den starken Bakterienverbrauch der *Paramäcien* und die Feststellungen CUTLER u. CRUMP'S [4], daß *Colpidien* sich überhaupt nicht bzw. mit einer Rate von $\frac{1}{1}$ pro Tag bzw. mit der maximalen Rate von 5,3 pro Tag teilten, je nachdem ob in der Nährflüssigkeit auf ein *Colpidium* weniger als 500 bzw. etwa 20 000 bzw. 1 024 000 Bakterien kamen.

XI.

Zweck dieses letzten Abschnittes soll der sein, zu zeigen, daß der Energiehaushalt der *Paramaecium*-Zelle mit all seinen Grundmerkmalen im Wesen nur eine Funktion der absoluten Größe der *Paramaecium*-Zelle darstellt und aus der Lineardimension dieser Zelle heraus verstanden werden kann.

Die Energie, die einem aeroben Individuum pro Tag zur Verfügung steht, ist dem O_2 -Verbrauch und somit im allgemeinen der respiratorischen Oberfläche proportional (vgl. die Tabellen in 36). Von dieser Gesamtenergie E wird ein Teil zur Bestreitung äußerer Leistungen, also weitaus in der Hauptsache für Lokomotion und Nahrungsbeschaffung verbraucht; ein weiterer Teil dient zur energetischen Bestreitung des Erhaltungsstoffwechsels und erst der Rest der Energie kann für die Unterhaltung von Wachstumsprozessen verwendet werden.

Die Konstanten, mit denen wir beim Stoffwechsel des *Paramaecium* operierten, waren: Länge, Oberfläche, Volumen und Gewicht; dann O_2 -Aufnahme und Gesamtumsatz, Bewegungsgeschwindigkeit und Lokomotionsenergie ¹⁾ und schließlich die Teilungsrate (Fortpflanzungsgeschwindigkeit). Wir wollen jetzt versuchen, aus diesen Größen des Normal-*Paramaeciums* die entsprechenden Größen eines hypothetischen Micro-*Paramaecium* von $\frac{1}{100}$ und eines Macro-*Paramaecium* von 1000facher Körperlänge zu berechnen und versuchen festzustellen, ob von energetischen Gesichtspunkten solche micro- oder macroparamaeciumartige Tiere realisiert werden können und, im positiven Falle, ob sie in der Natur verwirklicht sind.

¹⁾ Die Energie für Nahrungsstrudelung steht weit hinter der Lokomotionsenergie zurück und kann stets als in diese mit einbezogen betrachtet werden, da deren Wert möglichst hoch eingeschätzt wurde (Abschnitt V).

Wir wollen uns Micro- wie Macroparamäcien als dem Normal-*Paramecium* geometrisch ähnliche, im Wasser lebende, einzellige Geschöpfe vorstellen, die aerob leben, den Sauerstoff durch ihre Körperoberfläche beziehen und sich, wie das Normal-*Paramecium*, mit einer mittleren Geschwindigkeit von 5 facher Körperlänge pro sec dauernd fortbewegen. Eine solche Dauerbewegung würde beim gewöhnlichen *Paramecium* ja bloß den 1000. Teil der verfügbaren Gesamtenergie für sich in Anspruch nehmen; bei einer Dauerbewegung von einfacher Körperlänge pro sec wäre es sogar bloß der 22 500. Teil.

In welcher Weise sich die Stoffwechselkonstanten bei Änderung der Längsdimension verändern, geht aus Tabelle 2, Spalte 1—3 hervor: die Änderungen für Länge (l), Oberfläche (o), Volumen (v) und Gewicht (G) bedürfen keiner Erörterung; die O₂-Aufnahme und daher auch die Gesamtenergie ist der respiratorischen, d. h. der Körperoberfläche proportional angenommen und nur für den Formwiderstand W und die Lokomotionsenergie A tritt die Besonderheit ein¹⁾, daß im Intervall Micro-*P.* → N-*P.* W mit der zweiten, A mit der dritten Potenz von l zunimmt, während im Intervall N-*P.* → Macro-*P.* W mit der dritten, A mit der vierten Potenz wächst; die weiteren Verhältniszahlen sind aus den Konstanten errechenbar und für die „Fortpflanzungsgeschwindigkeit u“ ist das Folgende zugrunde gelegt: Zieht man von der täglichen Gesamtenergie E die tägliche Lokomotionsarbeit A ab und ferner zur Bestreitung des täglichen Erhaltungsstoffwechsels für jede Volumeinheit des Körpers den Energiebetrag α , so verbleibt für das Wachstum eine tägliche Energiemenge $E - A - \alpha v$ und die Wachstums- = Fortpflanzungsgeschwindigkeit pro Tag, d. h. die pro Tag neugebildete Körper-

¹⁾ Die für die Lokomotion in flüssigen Medien pro sec erforderliche Energie ist allgemein gleich $A = C_{\omega} F \cdot v^2 \cdot b$, wo v die Geschwindigkeit, F den größten Körperquerschnitt normal zur Bewegungsrichtung und C_{ω} eine Funktion der REYNOLDS'schen Zahl bedeutet. Da bei ähnlichen Körpern F dem Quadrat von l proportional ist und v proportional zu l wachsen soll, ist A bei einer Geschwindigkeit von n Körperlängen pro sec proportional zu $C_{\omega} \cdot l^2 \cdot (nl)^2 \cdot nl = C_{\omega} \cdot n^3 \cdot l^5$; solange die REYNOLDS'sche Zahl (vgl. p. 16) \Re klein gegen 1 bleibt, ist C_{ω} proportional zu $\frac{1}{\Re} = \frac{v}{v \cdot l} = \frac{v}{nl^2}$ und A wird $= cn^2 l^3$; diese Formel entspricht dem STOKES'schen Gesetz und hat für das Intervall Micro-*Paramecium* ($\Re = 0,00001$ bei $n = 5$) bis Normal-*P.* ($\Re = 0,1$) Gültigkeit. Für das Intervall Normal-*P.* → Macro-*P.* ($\Re = 100000$) jedoch wird C_{ω} im Mittel prop. zu $\frac{1}{\sqrt{\Re}} = \sqrt{\frac{v}{nl^2}}$ und A daher proportional zu $l^4 \sqrt{n^5}$.

substanz in Bruchteilen des normalen Körpergewichts ist (in willkürlichen Einheiten gleich)

$$u = \frac{E - A - \alpha v}{v} = \frac{E - A}{v} - \alpha.$$

Durch Fig. 2 werden diese Berechnungen näher illustriert: in 2a gibt (der Übersichtlichkeit halber bei logarithmisch verzerrten Achsen) die Linie a die Zunahme der Längsausdehnung an,

a^2 das gleichzeitige Wachstum der Oberfläche, a^3 das des Volums und a^4 das einer mit der vierten Potenz von l wachsenden Größe. Die verfügbare Gesamtenergie E (Fig. 2b) wächst, weil proportional dem O_2 -Verbrauch, parallel zu a^2 ; durch A ist die für Lokomotion mit fünf Körperlängen pro sec verausgabte Energie wiedergegeben und man erkennt, daß beim Normal-P. A den 1000., beim Micro-P. den 100 000. Teil von E ausmacht, während bereits bei einer Längsausdehnung von 6 mm (= 30 l des N.-P.) die Gesamtenergie für Lokomotion verbraucht würde; bei einer Geschwindig-

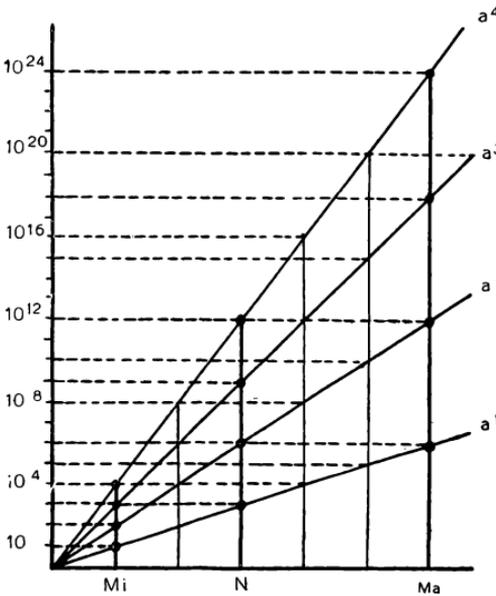


Fig. 2a.

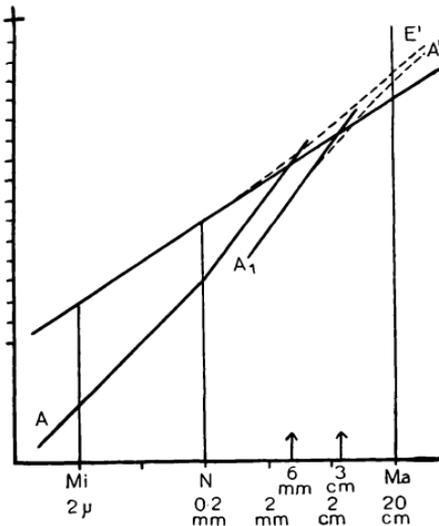


Fig. 2b.

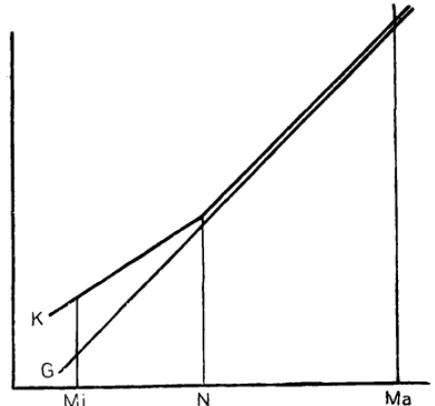


Fig. 2c.

keit von 1 Körperlänge pro sec läge diese Grenze bei 3 cm (= 150 l). Das Macro-*Paramecium* ist also bereits deshalb nicht lebensfähig, weil selbst bei Bewegung mit 1 Körperlänge pro sec die hierfür nötige Energie die Gesamtenergie um ein Vielfaches übertrifft. Tiere dieser Größenordnung können nur existieren, wenn sich der O_2 -Verbrauch vergrößert (Kurve E')¹⁾ und die Bewegungsgeschwindigkeit sich gleichzeitig verlangsamt (A'); eine Vergrößerung des O_2 -Verbrauchs allein genügt kaum, da dieser an eine respiratorische Oberfläche gebunden ist und dem allzu raschen Ansteigen der Lokomotionsarbeit nicht standhalten kann. — In 2c schließlich bedeutet G das Anwachsen des Gewichts und K das des Formwiderstands und es zeigt sich, daß vom N.-P. aufwärts die zur Lokomotion nötige Kraft das 1—2fache des Körpergewichts beträgt, während sie beim Micro-*Paramecium* auf das 100—200fache des Gewichts gestiegen ist.

Das Micro-*Paramecium* hatte sich als existenzfähig ergeben und ist in der Natur auch in den Bakterien realisiert: Spalte 5 in Tab. 2 gibt die entsprechenden Stoffwechselkonstanten eines dem Micro-*Paramecium* etwa größengleichen Bakteriums an²⁾. Die Übereinstimmung ist fast vollkommen, da die größten Korrekturzahlen (fettgedruckt) sich bei Gewicht und Volumen finden und durch die dickeylindrische Gestalt des *B. subtilis* bedingt sind.

Das Macro-*Paramecium* konnte nur lebensfähig sein, wenn der O_2 -Verbrauch sich steigerte und die Lokomotionsenergie (einschließlich aller übrigen Leistungen) abnahm. Nun beträgt bei einem Fisch, z. B. einem Karpfen, der O_2 -Verbrauch etwa 100 mg pro h und kg, also 0,24 Proz. des Körpergewichts pro Tag, das ist etwa der 10fache Betrag, der einem Macro-P. gleicher Größe zukäme. Stellt man nun einem Macro-P. ebenfalls das 10fache der ihm eigentlich zukommenden Energie zur Verfügung und nimmt man an, daß die mechanischen Leistungen durch Bewegung mit einfacher Körperlänge pro sec während $\frac{1}{4}$ des Tages repräsentiert werden und daß während der übrigen $\frac{3}{4}$ körperliche Ruhe herrscht, so resultieren die Stoffwechselgrößen der Spalte 4, die denen der Vertebraten ähnlich sind. Ein so modifiziertes Macro-P. wäre lebensfähig, wenn $u_{Ma} > 0$ ist. Aus der Proportion $u_N : u_{Ma}$ folgt

¹⁾ Durch Vergrößerung der Aktivität oder Größe der respiratorischen Oberfläche.

²⁾ Alle Werte außer O_2 -Verbrauch und u nach ANGERER [2]; O_2 -Verbrauch nach PÜTTER [36] unter Reduktion der Oberfläche des *B. fluorescens non liquefaciens* auf die des Micro-*Paramecium*; $u = 20'$ ist der Durchschnittswert für ungehinderte Bakterien (vgl. BAUMGÄRTEL, Grundriß der theoretischen Bakteriologie 1924).

$$u_{Ma} = \frac{1 - 200 \frac{\alpha v}{E}}{200 \left(1 - \frac{\alpha v}{E}\right)} \cdot u_N$$

und da der Nenner > 0 ist, muß es bei Lebensfähigkeit auch der Zähler sein, weshalb $\frac{\alpha v}{E}$ gegen 1 vernachlässigt werden kann, so daß sich

$$u_{Ma} < \frac{1}{200} u_N$$

ergibt. Das bedeutet: Wenn ein so modifiziertes Macro-*P.* überhaupt lebensfähig ist, so beträgt die Generationsdauer wesentlich mehr als das 200fache der des Normal-*P.*, also vielleicht 1 Jahr. Ob es lebensfähig ist, hängt von der Größenordnung von α ab und da diese aus Überlegungen am Paramäcienstoffwechsel sich als sehr niedrig ergibt, ist es wahrscheinlich, daß es lebensfähig ist.

Im Gegensatz zu den Überlegungen am Micro- und unmodifizierten Macro-*Paramecium* sollen diese letzten Betrachtungen nur als flüchtige spekulative Exkurse betrachtet werden. Immerhin erscheinen auf diese Weise die Stoffwechselkonstanten des normalen *Paramecium* nicht mehr als zufällige, sondern als höheren Gesetzmäßigkeiten eingeordnete Werte¹⁾.

Zusammenfassung.

1. *Paramecium caudatum* kann sich mit einer Geschwindigkeit von fast 3 mm/sec, das sind 15 Körperlängen pro sec längere Zeit (mindestens 1 Stunde) ohne Pausen bewegen.

2. Die für die Fortbewegung mit einer Geschwindigkeit von 3 mm/sec benötigte Energie wird, unter Berücksichtigung aller Nebenumstände, einmal aus dem Formwiderstand des *Paramecium*-Körpers berechnet und dann mittels einer Vergleichsmethode experimentell bestimmt. Beide Werte sowie ein nach einer dritten Methode (JENSEN) gewonnener Schätzwert stimmen gut überein und ergeben einen Energiebetrag von ungefähr 1 Erg pro h, bei einer

¹⁾ Es ist verständlich, daß innerhalb kleiner Größenintervalle die verschiedensten Variationen statthaben können, wodurch diese Gesetzmäßigkeiten verdeckt erscheinen. Andererseits: treten irgendwo in Stoffwechsellerscheinungen Regelmäßigkeiten auf, ist z. B. nach METZNER [32 d] bis zu gewissem Grade die „Aktivität“ (= $v : l$) bei Ciliaten der „Filtrationsgröße“ (= pro Oberflächeneinheit in die Zelle einströmendes Wasser) proportional, so glaube ich, daß solche Gesetzmäßigkeiten nur auf dem Umwege des gesamten Stoffwechsels verstanden werden können.

Tabelle 2.

		1	2	3	4	5
		Micro- <i>Paramecium</i>	Normal- <i>Paramecium</i>	Macro- <i>Paramecium</i> (nicht lebensfähig)	Modifiziertes Macro- <i>Paramecium</i> (lebensfähig)	<i>Bacillus subtilis</i>
a	Länge l	10 ² mal kleiner	1	10 ³ mal größer	d. gleiche	0,02 · 10 ⁻² · 1,05 cm
b	Oberfläche o	10 ⁴ „ „	1	10 ⁴ „ „	d. gleiche (oder größer)	
c	Volumen v	10 ⁶ „ „	1	10 ⁹ „ „	d. gleiche	0,44 · 10 ⁻¹² · 3,5 cm ³
d	Gewicht G	10 ⁶ „ „	1	10 ⁹ „ „	„ „	0,66 · 10 ⁻¹² · 4 g
e	v:l	5	5	5	5 mal kleiner als bei Macrop.	4,8
f	O ₂ -Aufnahme = Gesamt- energie E	10 ⁴ „ „	1	10 ⁶ „ „	10 mal größer „ „ „	siehe Wert in Reihe l
g	Formwiderstand W = Kraft zur Bewegung K	10 ⁴ „ „	1	10 ⁹ „ „	10 mal kleiner „ „ „	3 · 10 ⁻⁸ · 1 Dyn
h	Lokomotionsarbeit A	10 ⁶ „ „	1	10 ¹² „ „	bedeutend (ca. 200 mal) kleiner als bei Macrop.	7 · 10 ⁻²² · 1 Cal/sec
i	E:A	10 ² „ größer	1000	10 ⁶ „ kleiner	> 1, etwa = 2	etwa 100 000
k	K:G	10 ² „ „	(1 bis) 2	bleibt gleich	10 mal kleiner, also = $\frac{1}{5} - \frac{1}{10}$	0,7 · 10 ² · $\frac{1}{3,5}$
l	O ₂ pro Tag:G	10 ² „ „	27 %	10 ³ mal kleiner	10 mal größer, also etwa 0,27 Proz.	berechn. : 2700 Proz. gef. : 2980 Proz.
m	Fortpflanz.-Geschwindig- keit	10 ² „ „	1	< 0	< $\frac{1}{200}$	berechn. : 14,4' gef. : 20'

Geschwindigkeit von 1 mm/sec (normale Geschw.) etwa den 10. Teil hiervon.

3. Die in der Literatur vorhandenen Angaben über den Gaswechsel von *Paramecium* stimmen, nach Reduktion auf gleiche Bedingungen, gut überein und ergeben einen mittleren O₂-Verbrauch von 0,000 0037 cm³ pro h und Tier bei 20°.

4. Der Leistungszuwachs (Lokomotionsenergie u. Strudelungsarbeit) beträgt bei 3 mm/sec-Geschwindigkeit etwa den 100., im normalen Leben (v im Mittel < 1 mm/sec) weniger als den 1000. Teil des Gesamtumsatzes. Das lange Fortbestehen mechanischer Leistungen (Cilienschlag) im Hunger wird so begreiflich. — Andererseits ist die zur Lokomotion mit 3 bzw. 1 mm/sec benötigte Kraft dem 1—2fachen Absolutgewicht der Paramäcienzelle äquivalent.

5. Der Einstrom des durch die kontraktiven Vakuolen wieder ausgeschiedenen Wassers in die Zelle ist respiratorisch ohne Bedeutung. Zur Deckung des O₂-Bedarfs muß einem Wasserquantum aller Sauerstoff entzogen, das das 260- bis 30 000fache des einströmenden Wassers ausmacht. Die O₂-Aufnahme findet also an der Zelloberfläche unabhängig vom Wassereinstrom statt.

6. Das durch die kontraktiven Vakuolen ausgeschiedene Wasserquantum entspricht innerhalb normaler Schwankungsbreite genau dem, das für die Excretion des CO₂ erforderlich wäre. Deshalb und aus anderen Gründen wird die Vermutung ausgesprochen, daß möglicherweise die kontraktiven Vakuolen ein auf osmotischer Grundlage basierendes Organell darstellen, dessen vornehmlichste Bedeutung die CO₂-Excretion darstellt.

7. Bei einer Teilungsrate von $\frac{2}{1}$ pro Tag ist für den Bau wie für den Betriebsstoffwechsel etwa das gleiche Nahrungsquantum nötig. Dieses beträgt, bei vollständigster Ausnutzung der Nahrung, etwa je 15 000 große Bakterien (*Bacillus subtilis*) pro Stunde.

8. Am Schluß wird dargelegt, daß der gesamte Stoffwechsel des *Paramecium* im Wesen nur eine Funktion der absoluten Zellgröße darstellt. Errechnet man die Stoffwechselkonstanten (Gaswechsel, Kraft : Körpergewicht, Leistungszuwachs : Gesamtumsatz, Fortpflanzungsgeschwindigkeit usw.) für ein hypothetisches Micro-*Paramecium* von $\frac{1}{100}$ und für ein Macro-*Paramecium* von 1000facher

Länge des normalen, so erhält man völlig andere Stoffwechselkonstanten. Die für das Micro-*Paramecium* errechneten Werte stimmen mit denen eines gleichgroßen Bakteriums sehr genau überein, für

Macro-*Paramecium* ergibt sich, daß dieses nur lebensfähig ist, solange seine Längsausdehnung 6 mm nicht überschreitet. Sollen Tiere größerer Dimension lebensfähig sein, so muß unter gleichzeitiger Reduktion der relativen mittleren Geschwindigkeit der Gaswechsel gesteigert werden. Außerdem muß mit wachsender Länge dann die Fortpflanzungsrate abnehmen, so daß sich ein Bild des Stoffwechsels der höheren Tiere ergibt.

Literaturverzeichnis.

- 1) ADOLPH, E. F.: Journ. exper. Zool. Vol. 44 1926 [Kontraktile Vakuolen].
- 2) ANGERER, K. v.: Arch. f. Hyg. Bd. 88 1918/19 [Energieproduktion der Bakterien].
- 3) BARRAT, J. O. W.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5 1905 [Paramecium-CO₂].
- 4) CUTLER, D. W. u. L. M. CRUMP: Biochem. Journ. Bd. 18 1924 p. 905 [Colpidium + Bakterien].
- 5) DEMBOWSKI, J.: Arch. f. Protistenk. Bd. 47 1923 [Paramecium-Bewegung].
- 6) ERDMANN, RH. u. E. SCHMERL: Arch. f. exper. Zellforsch. Bd. 2 1926 [Atmung der Froschhaut].
- 7) ESTABROOK, A. H.: Journ. exper. Zool. Vol. 8 1910.
- 8) FORTNER, H.: Biol. Zentralbl. Bd. 45 1925.
- 9) —: Arch. f. Protistenk. Bd. 56 1926 [Kontraktile Vakuolen].
- 10) GANS, R.: Sitz.-Ber. d. math.-phys. Kl. d. Akad. d. Wiss. München 1911 [Formwiderstand].
- 11) HARVEY, E. B.: Papers Carnegie Inst. Washington Vol. 11 1917 [Noctiluca].
- 12) HAMMARSTEN, O.: Lehrb. d. physiol. Chemie 9. Aufl. 1922 p. 722.
- 13) HERFS, A.: Arch. f. Protistenk. Bd. 44 1922 [Kontraktile Vakuolen].
- 14) HÖBER, R.: Lehrb. d. Physiologie des Menschen 2. Aufl. 1920.
- 15) HODGE, C. F. u. H. A. AIKINS: Amer. Journ. Psychol. Vol. 6 1895, zitiert nach F. HEMPELMANN, Tierpsychologie, Leipzig 1926, p. 7.
- 16) HOU, C. L. u. K. SIGIURA: Journ. of orient. med. Vol. 5 1926 [Hirnsubstanz O₂-Verbrauch].
- 17) JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen usw. Übersetzt von E. MANGOLD, 1910, p. 64.
- 18) JENSEN, P.: PFLÜGER's Archiv Bd. 54 1893 [Kraft des Paramecium].
- 19) JUNKER, H.: Biol. Zentralbl. Bd. 45 1925.
- 20) KÄLMUS, H.: Biol. Zentralbl. Bd. 47 1927 [Paramecium-Atmung].
- 21) KAPPES, H. C.: Dissertation Leipzig 1890 [Analyse von Bakterien].
- 22) KESTNER, O. u. R. PLAUT: Physiologie des Stoffwechsels. in: WINTERSTEIN'S Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 2 II. 1924.
- 23) KOCH, A.: Naturwissenschaften Bd. 4 1916 [Kontraktile Vakuolen].
- 24) LADENBURG, K.: Ann. d. Physik Bd. 23 1907 [Formwiderstand].
- 25) LEICHSENRING, J. M.: Amer. Journ. Physiol. Vol. 75 1925/26 [Par.-Atmung].
- 26) LEPSI, J.: Die Infusorien des Süßwassers und Meeres. Berlin 1927.
- 27) LEONTJEW, H.: Biochem. Zeitschr. Bd. 170 1926 [Spez. Gew. d. Protoplasmas] und Žurnal exp. biol. med. Vol. 5 1927.

- 40 WILHELM LUDWIG, Der Betriebsstoffwechsel von *Paramecium caudatum* EHRBG.
- 28) LUDWIG, W.: Zeitschr. f. wiss. Biol. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 6 1927.
- 29) LUND, E. J.: Amer. Journ. Physiol. Vol. 45 1918 [Par.-Atmung].
- 30) MAST, S. O. u. K. S. LASHLEY: Journ. exper. Zool. Vol. 21 1916 [Par.-Lokomotion].
- 31) MAUPAS, E.: Arch. de Zool. expér. (2) T. 1 1883 und (2) T. 6 1888.
- 32) METZNER: Tabulae biologicae Vol. 4: a) p. 480, b) p. 480, c) p. 491, d) p. 493.
- 33) NECHELES, H.: Unveröffentlichte Versuche, zitiert aus WINTERSTEIN's Handbuch Bd. 2 II. p. 931 [Par.-Atmung].
- 34) OBERBECK: CRELLE's Journal Bd. 81 1878 p. 62 [Formwiderstand].
- 35) PRUTHI, H. S.: Brit. Journ. exper. biol. Vol. 4 1927.
- 36) PÜTTER, A.: PFLÜGER's Archiv Bd. 204 1924 [Atmung der Bakterien].
- 37) STEUER, A.: Planktonkunde. Leipzig und Berlin 1910, p. 39.
- 38) VERNON, H. M.: Journ. of Physiol. Vol. 19 1895 p. 18 [Collozoum-Atmung].
- 39) WACHENDORFF, Th.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 13 1911/12 [Colpidium-Atmung].
- 40) WEATHERBY, J. H.: Biol. Bull. W. H. Vol. 52 1927 [Kontraktile Vakuolen].
- 41) ZWEIBAUM, J.: Arch. f. Protistenk. Bd. 44 1922 [Par.-Atmung].
- 42) ZUELZER, M.: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 29 1910 [Kontraktile Vakuolen].
- 43) GROBICKA, J. i J. WASILEWSKA: Prace Inst. Im. Nenckiego Vol. 3 No. 41 1925 [Paramecium-Trockensubstanz].
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [62_1928](#)

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

Artikel/Article: [Der Betriebsstoffwechsel von Paramecium caudatum Ehrbg. Zugleich ein Beitrag zur Frage nach der Funktion der kontraktiven Vakuolen 12-40](#)