

Zoologische Abteilung des LESSHAFT'schen Wissenschaftlichen Instituts (Leningrad).

Zur Ernährungsphysiologie der Infusorien: Untersuchungen über die Nahrungsauswahl und Vermehrung bei *Paramecium caudatum*.

Von

L. K. Losina-Losinsky.

(Hierzu 21 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	20
II. Untersuchungsmethoden	22
1. Die Zahl der Infusorien in den Versuchskulturen	22
2. Zählung der Nahrungsvakuolen	23
3. Bestimmung der Menge der von den Infusorien aufgenommenen Substanzen nach der Anzahl der Vakuolen und ihrer Kompaktheit	26
4. Die in den Experimenten verwendeten Substanzen	27

1. Teil.

Die Gründe für die Annahme einer Nahrungsauswahl bei *Paramecium*.

III. Nahrungsauswahl und die Beziehung der Infusorien zu den physikalischen Eigenschaften der Substanzen	28
1. Größe der Partikeln	28
2. Die Dichte der Aufschwemmung	30
3. Koagulation des Karmins	31
4. Das Gewicht der Partikeln	34
5. Die Form der Partikeln	35
IV. Nahrungsauswahl auf Grund der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Substanzen	35
1. Versuche mit Brillantkresylblau und Karmin	37
2. Versuche mit Brillantkresylblau und Indigo	39
3. Versuche mit Nachtblau und Karmin	41
4. Versuche mit Chinin und Karmin	41

	Seite
V. Chemotaxis und Nahrungsauswahl	44
1. Versuche mit Karbonaten	44
2. Versuche mit Karmin und Brillantkresylblau	45
3. Versuche mit Karmin und Chinin	47
4. Versuche mit Tusche	48
5. Versuche mit Indigo	48
6. Versuche mit Tusche, Karmin, <i>Bacterium subtilis</i>	48
7. Versuche mit Bakterien	48
VI. Beziehungen zu nahrhaften Substanzen	49
1. Beziehung zu Karmin und Tusche in Gegenwart nahrhafter Substanzen	49
VII. Wirkung der Wasserstoffionen auf die Ernährung	52
1. Versuche mit Tusche	53
2. Versuche mit Karmin	54
VIII. Einfluß der Temperatur auf das Verhalten der Infusorien gegenüber Karmin	57

2. Teil.

**Beobachtungen über das Verhalten von lange weitergeführten Kulturen
von *Paramecium caudatum*.**

IX. Die Beziehung von <i>Paramecium</i> zur Nahrung und die Teilungsrate in verschiedenen Medien	62
1. Zusammensetzung und Herstellungsweise der Medien	62
2. Lebensgeschichte und Verhalten der Kultur A	65
3. Das Verhalten der übrigen Kulturen	69
4. Der Einfluß des Nährwertes des Mediums auf die Beziehung der In- fusorien zur Nahrung	70
5. Der Einfluß anderer Eigenschaften des Mediums	72
6. Wechsel des Mediums	74
7. Karmin als Faktor des Mediums.	78
X. Die „Lernfähigkeit“ der Infusorien in bezug auf die Auswahl ihrer Nahrung	79
1. Das Sinken der Karminkurve	79
2. Versuche Nr. 48—52 (359—363) mit isolierten Paramäcien	81
3. Eine Stunde währende Karminversuche. Versuche mit Kultur K	83
4. Kontrollversuche	85
5. Das Verhalten der im Karminmedium gezogenen Infusorien gegen- über Tusche	88
XI. Ist die Fähigkeit zum „Erlernen“ der Nahrungsauswahl erblich?	90
XII. Der Zusammenhang der Teilungsrate und des physiologischen Zustandes der Infusorien mit der Ernährung und der Fähigkeit zur Nahrungsauswahl	99
1. Teilungsrate	99
2. Teilungsrhythmus	101
3. Formveränderung des Kernapparates	104
4. Depression	109
XIII. Schluß	110
XIV. Zusammenfassung	115
XV. Literaturverzeichnis	117

I. Einleitung.

Das Studium der Verdauungsprozesse bei *Paramaecium caudatum* zeigt uns, daß diese physiologischen Funktionen bei den Protozoen außerordentlich kompliziert und mannigfaltig sind. Das Interesse an diesen Studien wurde noch dadurch erhöht, daß die Verdauung der einzelligen Organismen sich als analog erwies der der Phagocyten vielzelliger Organismen.

Nach METSCHNIKOW und anderen Autoren schützen die Phagocyten den Organismus vor allen nachteiligen Wirkungen dadurch, daß sie sowohl schädliche Bakterien als auch andere Fremdkörper, welche in das Blutplasma eindringen, verdauen. In Zusammenhang damit spielen die Phagocyten eine große Rolle bei der Immunität. Ähnliche Erscheinungen wurden von einzelnen Autoren auch bei Protozoen beobachtet. „Es besteht eine bestimmte Abhängigkeit oder Parallele zwischen den Vorgängen bei der intracellulären Verdauung und den Schutzreaktionen oder der Immunität. Je energischer die Verdauung der Mikroben innerhalb der Nahrungsvakuolen vor sich geht, um so schneller und besser wird der Organismus die gefährlichen Parasiten los“ (METALNIKOW, 1927). Nach METSCHNIKOW (1903) ist dies ein Beispiel einer natürlichen Immunität, beruhend auf intracellulärer Verdauung. Nach METALNIKOW (1910) und STRELNIKOW (1924) besitzen die Protozoen noch eine andere spezifische Eigenschaft, nämlich die Fähigkeit, die Auswahl ihrer Nahrung zu erlernen und sich auf diese Weise vor schädlichen Substanzen und Mikroben zu schützen. Es ist bemerkenswert, daß im allgemeinen eine energische negative Reaktion auf schädliche Substanzen stattzufinden scheint, während die Reaktion auf unverdauliche, aber unschädliche Substanzen manchmal nur schwer zu beobachten ist. METALNIKOW (1902, 1903, 1910, 1911, 1913) zeigte, daß die Infusorien (*Paramaecium caudatum*) zuerst bereitwillig verschiedene unverdauliche Substanzen, wie Karmin, Tusche, Aluminium usw. aufnehmen, aber allmählich aufhören es zu tun, und so „lernen“, derartige Substanzen von anderen zu unterscheiden. Diese Feststellung METALNIKOW'S wurde von einer Anzahl von Autoren einer Kritik unterzogen.

Die Tatsache, daß die Infusorien unverdauliche Substanzen nicht länger aufnehmen, wurde von WLADIMIRSKY (1916) als Beginn einer Depression gedeutet, derzufolge sie auch die Aufnahme anderer Substanzen sistieren. DEMBOWSKY (1922 a) kommt zu einem ähnlichen Schluß und stellt fest, daß die negative Reaktion die Folge einer

Beschädigung des Fangapparates darstellt. Auch er hebt ihre Fähigkeit einer scharfen Unterscheidung der Substanzen nach ihrer physikalisch-chemischen Beschaffenheit hervor. BOZLER (1924) meint, daß die Fähigkeit, die Substanzen allmählich zu unterscheiden, nur bewiesen werden könnte, wenn alle Versuche unter ganz gleichen Bedingungen durchgeführt werden. Seiner Ansicht nach ist die Wahl nahrhafter Partikeln bedingt durch den Grad der Suspensionsdichte (durch die Zahl der Partikeln in der Kulturflüssigkeit) und durch die Größe, Form und Oberflächenbeschaffenheit der Partikeln.

Nach SCHAEFFER (1910) bestimmt eine dieser Eigenschaften die Nahrungsauswahl bei *Stentor*.

Die Reaktionen der Infusorien sind überaus verschieden und hängen von vielen Bedingungen ab, hauptsächlich von dem vorangehenden Zustand des Tieres. Im Zusammenhang damit ergibt sich die Notwendigkeit, die früheren Methoden abzuändern und zu verbessern.

Die Teilungsrate ist eines der wichtigsten Kennzeichen des physiologischen Zustandes der Infusorien. Man muß daher, will man die Verdauung und Nahrungsauswahl studieren, unbedingt die Teilungsrate mit berücksichtigen.

Der Zusammenhang zwischen der Teilungsrate und den Vorgängen bei der Bildung der Nahrungsvakuolen wurde kaum jemals von früheren Autoren berücksichtigt. Meine Absicht ist daher nicht nur, die wichtigste Feststellung METALNIKOW'S — daß nämlich die Infusorien imstande sind ihre Nahrung auszuwählen, zu bestätigen, sondern auch eine Anzahl von Fragen zu untersuchen, die mit den oben erwähnten Erscheinungen verknüpft sind. Wenn sich bei den Infusorien trotz ihrer unaufhörlichen Vermehrung allmählich eine negative Reaktion auf unverdauliche Substanzen herausbildet — wie vermögen sie diese Fähigkeit zur Unterscheidung von Substanzen nach ihrer Teilung beizubehalten? Vererben sie vielleicht diese Fähigkeit? Welcher Art ist dann diese Vererbung? JOLLOS' Arbeiten (1913, 1921) sind in dieser Hinsicht von großem Interesse. Sie zeigen, daß Paramäcien, welche lange Zeit unter der Einwirkung von Arsenverbindungen standen, sich an Konzentrationen anpassen, die für sie vorher tödlich gewesen wären. Die physiologische Anpassung wird auf etliche Generationen vererbt, die unter normalen Bedingungen leben, wenn auch mehrere Conjugationen stattgefunden haben. Allmählich verlieren sie diese Widerstandsfähigkeit. Daher stellt JOLLOS fest, daß dies keine typische Vererbung ist, diese Erscheinungen vielmehr zu der Kategorie der „Dauermodifikationen“

gehören, welche in keinem Zusammenhang zur genotypischen Struktur des Organismus stehen.

Es ist durchaus möglich, daß die erworbene Fähigkeit auf mehrere nachfolgende Generationen vererbt wird, wiewohl wir kaum annehmen können, daß die unverdaulichen Substanzen unsere Versuche den Organismus ebenso stark beeinflussen werden wie die giftigen. Was die normale Reaktionsweise, nämlich die bei der Verdauung anbelangt, so ist ihre Vererbung von großem Interesse, weil sie einerseits die langsam modifizierenden Wege zu deren Gestaltung, andererseits die zur Immunisierung der Tiere aufzeigen.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Vorschlag des Herrn Dr. I. D. STRELNIKOW ausgeführt, dem ich für seine ständige Hilfe und seine wertvollen Ratschläge wärmstens danke.

II. Untersuchungsmethoden.

Für meine Versuche habe ich das Infusor *Paramecium caudatum* als das geeignetste Objekt für das Studium der Ernährung bei Protozoen gewählt. Die Rohkulturen von *Paramecium caudatum* wurden dem Scheremetjew-Teich (13 km von Leningrad) entnommen. Mein erstes Ziel war, die Untersuchungsmethoden zu verbessern, da analoge Versuche früherer Autoren in dieser Hinsicht einer ersten Kritik unterzogen wurden.

1. Die Zahl der Infusorien in den Versuchskulturen.

Die Zahl der Infusorien in den Versuchskulturen hat einigen Einfluß auf die Ergebnisse der Experimente. Man muß folglich bei den verschiedenen Versuchen an einer mehr oder weniger konstanten Zahl von Individuen in einer bestimmten Flüssigkeitsmenge festhalten.

Bei meinen Versuchen fing ich gewöhnlich mit 10 oder 20 Infusorien an, die in ein Uhrschildchen mit 1 ccm Kulturflüssigkeit getan wurden¹⁾.

Es versteht sich von selbst, daß die Teilungsrate einzelner

¹⁾ Wenn die Zahl der Infusorien am Beginn nicht den geraden Zahlen 10, 20 usw. entspricht, muß die Formel $\frac{\log b - \log a}{\log 2}$ angewendet werden. Darin ist a die ursprüngliche Individuenanzahl, b die größte Zahl, die bei der Teilung erhalten wurde. Auf diese Weise kann man die durchschnittliche Anzahl der Teilungen berechnen.

Infusorien in der Kultur eine ziemlich verschiedenartige ist; dies ist aber nicht von Belang, da man, wenn man eine Anzahl von Tieren mittels einer Pipette herausfischt, sowohl die Individuen mit höherer als auch die mit niederer Teilungsrate isolieren kann.

Stellt man die Versuche an einem Klon an, so spielt die Auswahl überhaupt keine Rolle.

Was die Zählung der Vakuolen anbelangt, meinte BOZLER, daß die Zahl der Infusorien bei den Zählungen METALNIKOW'S nicht genügend groß war. Dieser Einwand ist wohl berechtigt, aber nur in dem Fall, wenn die Unterschiede zwischen den durchschnittlichen Resultaten so geringfügig sind, daß sie einer statistischen Untersuchung bedürfen. METALNIKOW'S und meine Versuche beruhen jedoch auf Daten, bei denen die Differenz zwischen zwei durchschnittlichen Ergebnissen recht ansehnlich war. Außerdem differieren die aus dem Überschlag an 10 und 20 Infusorien gewonnenen Durchschnittszahlen der Vakuolen sehr wenig, nicht mehr als im Ausmaße von 1—1,5 Vakuolen. Wenn die Anzahl der Vakuolen klein ist, beträgt die Differenz der Durchschnittszahlen den zehnten Teil einer Vakuole. Eine solche Differenz kann vernachlässigt werden und der individuelle Zählfehler wird berücksichtigt. Der größte erlaubte Irrtum beträgt ± 2 Vakuolen bei zehn Infusorien. Weisen zwei Gesamtsummen diese Differenz auf, nehme ich sie als wirklich gegeben an.

BOZLER'S Einwand wird hinfällig, wenn wir eine kleine Anzahl von Infusorien haben und imstande sind, jedes einzelne von ihnen zu beobachten. Wir müssen die Lebensgewohnheiten der Infusorien kennen, welche die Kultur bilden, ebenso den Zustand und das Verhalten eines einzelnen Tieres. Die Beobachtungen wurden dementsprechend an isolierten Paramäcien und an Kulturen von zehn Infusorien durchgeführt. Eine Exaktheit der Ergebnisse wurde dadurch erzielt, daß eine große Anzahl von Versuchen, manchmal unter verschiedenen Bedingungen, unter strenger Kontrolle angestellt wurde.

2. Zählung der Nahrungsvakuolen.

Infolge der geringen Anzahl von Versuchstieren in den Kulturen wurden alle Individuen unter Kontrolle gestellt. Jedes beliebige Infusor konnte für spezielle Beobachtungen zur Zählung der Vakuolen isoliert werden. Die Untersuchung der Reaktionen der Infusorien auf diese oder jene Substanz und die Zählung der neuge-

bildeten Vakuolen wurde von METALNIKOW und anderen Autoren folgendermaßen durchgeführt: Die Infusorien wurden mittels einer Pipette aus der Kultur heraus isoliert, gewaschen und für eine gewisse Zeit (40—90 Min.) in ein frisches und reines Medium gebracht, welches von jedweden nahrhaften Substanzen frei war. Im Verlauf dieser Zeit stoßen die Paramäcien jene Vakuolen aus, die mit früher aufgenommenen Substanzen, z. B. Karmin, gebildet wurden. Sobald die Vakuolen entfernt waren, wurde eine frisch hergestellte Suspension von bestimmten Substanzen der Kultur zugesetzt. Die Vakuolen müssen nach METALNIKOW und WLADIMIRSKY in einer halben, nach DEMBOWSKY in einer Stunde wieder gezählt werden. Auf Grund einer ganzen Reihe solcher Vakuolenzählungen nach halbstündigen Versuchen, während vieler Tage und Monate durchgeführt, wurden Schlüsse bezüglich der Beziehung der Infusorien zur betreffenden Substanz bezogen.

In meiner Arbeit (1923) habe ich einige Fehler, welche dieser Methode anhaften, aufgezeigt. Es ist Tatsache, daß einige Außenbedingungen, unter denen die Infusorien bis zum Beginn der Versuche lebten, das Medium und der physiologische Zustand der Paramäcien sich beträchtlich ändern, wenn der Versuch in dieser Weise durchgeführt wird. Es kommt auch vor, daß die Paramäcien, bevor sie in ein reines Medium überführt werden, manchmal voll von Karminvakuolen sind (als Beispiel erwähne ich nur die Karminversuche), oft aber die Aufnahme von Partikeln einer neuerlich dargebotenen Karminaufschwemmung verweigern, nachdem sie unter neue Bedingungen gebracht wurden und frei von Karminvakuolen waren. Aber das beweist noch nicht, daß die Paramäcien „gelernt“ haben, Karmin zu unterscheiden. Sehr oft verweigern auch Kontrolltiere, das sind solche, die nicht im Karminmedium gewesen sind, im Verlauf eines ein- oder halbstündigen Versuches die Aufnahme des Karmins. Erst nach Ablauf von Stunden beginnen sie, es energisch aufzunehmen.

So ein Ergebnis wird oft erreicht durch den Wechsel des Mediums, durch den Grad der Suspensionsdichte und hauptsächlich durch die Qualität der Nahrungspartikeln in den Medien. Wenn die frische Lösung eine große Menge von Bakterien enthält, bilden die Infusorien, denen für eine oder eine halbe Stunde das Karmin entzogen wurde, eine so große Anzahl von Bakterienvakuolen, daß sie die Aufnahme des Karmins verweigern. Das zeigt, daß der Zustand von Satttheit eine negative Reaktion auf Karmin hervorruft. Es kann auch vorkommen, daß die Infusorien infolge reichlich in

der Lösung vorhandener Bakteriennahrung mehrere Tage hindurch kein Karmin aufnehmen, hingegen in einer reinen Lösung ohne Bakterien Karminvakuolen bilden. In ersterem Fall kann von einer negativen Reaktion auf Karmin nicht die Rede sein; nahmen sie doch, da sie einen Überfluß an Nahrung erhalten, von allem Anfang an kein Karmin auf.

Aus all den Gründen kann man ersehen, daß ein Versuch von einer oder einer halben Stunde ungenügend ist. Meine Experimente hielten sich dementsprechend nicht allein in den Grenzen dieser Untersuchungsmethode. Gewöhnlich wurden die Infusorien in das Karminmedium versetzt, nächsten oder übernächsten Tag (oder zwei Tage darauf, wenn ausgedehnte Experimente während mehrere Monate durchgeführt wurden) wurden die Tiere mittels eines Kapillarröhrchens isoliert und die Karmin- und Bakterienvakuolen ¹⁾ am lebenden Infusor wiederum gezählt. Die Tiere wurden darauf wieder in das Kulturmedium zurückgebracht und dienten zur Weiterführung der Kultur und für weitere ähnliche Versuche.

Diese Methode zerstört bis zu einem gewissen Grade die oben erwähnten Einwände. Die Resultate wären sicherlich exakter gewesen, wenn die Vakuolen mehrmals im Tag gezählt worden wären. Da aber eine große Anzahl von Parallelkulturen gehalten wurde, und die Experimente längere Zeit in Anspruch nehmen, sind mehrmalige Prüfungen mit großen technischen Schwierigkeiten verbunden. Jedenfalls genügen 24, ja selbst ein paar Stunden, um ein gewisses Gleichgewicht der physikalisch-chemischen Reaktionen, als Resultat der wechselseitigen Einwirkung der Karminaufschwemmung und des Mediums aufeinander herzustellen. Andererseits verringerte der Niederschlag der großen Karminpartikeln die Menge des schwebenden Karmins, was aber keinen Einfluß auf die Anzahl der Karminvakuolen hat; während die Dichte der Aufschwemmung, wie bereits oben erwähnt wurde, eine negative Reaktion bei den Infusorien hervorrufen kann.

Diese Methode vermeidet auch grobe Veränderungen in den Außenbedingungen: die Infusorien passen sich an das Medium an und entfalten ungehindert ihren physiologischen Zustand und ihr Verhalten gegenüber den Versuchssubstanzen.

¹⁾ Es ist nicht immer möglich, die verschiedenen Bestandteile des Inhaltes der Nahrungsvakuolen zu bestimmen. Die sog. Bakterienvakuolen können Nahrungspartikeln verschiedenen Ursprungs enthalten. Da aber die Bakterien doch den Hauptbestandteil bilden, wollen wir sie zur Unterscheidung von denen mit unverdaulichem Inhalt, z. B. Karmin, allgemein als „Bakterienvakuolen“ bezeichnen.

3. Bestimmung der Menge der von den Infusorien aufgenommenen Substanzen nach der Anzahl der Vakuolen und ihrer Kompaktheit.

Die Nahrungsvakuolen sind gewöhnlich von verschiedener Größe und Kompaktheit. In meiner früheren Arbeit (1923) habe ich bereits festgestellt, daß es wichtig ist, die Beschaffenheit der Vakuolen in dieser Hinsicht zu berücksichtigen. Auch DEMBOWSKY (1922 a, c) betrachtete es als notwendig, bei Beurteilung der Menge der aufgenommenen Substanzen die Art der Vakuolen zu berücksichtigen. Es ist Tatsache, daß wir ganz verschiedene Ergebnisse bei der Zählung erhalten können und keine richtige Vorstellung über die Beziehung der Paramäcien zu der gegebenen Substanz zu gewinnen vermögen, wenn wir nicht die verschiedene Art der Vakuolen mit berücksichtigen. So bekunden 30—40 winzige Nahrungsvakuolen mit etlichen Karminpartikeln noch lange nicht, daß die Tiere voll von Karminvakuolen sind. Wenn jedoch die Protokolle eine bestimmte Zahl von Karminvakuolen ohne jegliche Erläuterung angeben, könnten wir wirklich annehmen, daß die Tiere mit Karmin vollgepfropft sind. Aus diesem Grunde habe ich die Vakuolen nach bestimmten Merkmalen in mehrere Gruppen eingeteilt: in die großen, mit mehr als 15μ Durchmesser¹⁾, die normalen mit $8—14 \mu$ und die winzigen mit weniger als 8μ Durchmesser. Die Vakuole wird als kompakt bezeichnet, wenn kein Zwischenraum zwischen den Partikeln vorhanden ist, als inkompakt, wenn nur die Hälfte von ihr mit Karminpartikeln²⁾ erfüllt ist. Vakuolen, welche vereinzelte Karminkörnchen enthalten, werden bereits zu den nahrhaften (oder Bakterienvakuolen) gerechnet.

Natürlich ist es möglich, die Zahl der Unterteilungen zu vergrößern und die Menge des aufgenommenen Karmins genauer zu bestimmen, aber für unseren Zweck genügt es vollkommen. Die Bestimmung des Volumens wäre wünschenswert, würde aber die Gesamtberechnung verwirren. Es ist auch fraglich, ob sie uns eine größere Exaktheit brächte, da ja immer geringfügige Irrtümer in der Berechnung vorkommen können. Ich nahm daher eine kompakte Vakuole von $8—14 \mu$ Durchmesser (also eine normale) als Einheit an; eine große, kompakte als zwei normale kompakte; eine winzige

¹⁾ Manchmal erreichen die Vakuolen eine Größe von 30μ .

²⁾ Solche Unterleitungen beziehen sich natürlich auch auf Vakuolen, die mit anderen Substanzen gefüllt sind.

als die Hälfte einer normalen. Von den inkompakten wurde je nach ihrer Größe die Hälfte gezählt.

Ich will hier ein Beispiel einer solchen Berechnung anführen. Die Gesamtzahl der von zehn Infusorien gebildeten Vakuolen war folgendermaßen zusammengestellt: 145 normale, kompakte Vakuolen; 12 große kompakte; 60 normale inkompakte; 24 winzige inkompakte. Die Anzahl der Karminvakuolen, auf die Einheit, d. i. auf eine normale kompakte Vakuole bezogen, beträgt $145 + (12 \times 2) + (60 : 2) + (24 : 2 : 2)$ ist 205; die durchschnittliche Anzahl eines Individuums beträgt demnach $205 : 10 = 20,5$. Die Summe der Vakuolen beträgt $241 : 10 = 24,1$. Wenn die Anzahl der normalen Vakuolen gering oder gleich Null ist, kann die Differenz zwischen der Gesamtzahl der Vakuolen und dem Ergebnis meiner Umrechnung auf die Einheit sehr groß sein.

Die Untersuchung der Vakuolen wurde mit Hilfe eines ZEISS-Mikroskopes, Obj. A, Oc. 5 durchgeführt.

4. Die in den Experimenten verwendeten Substanzen.

Für meine Ernährungsversuche verwendete ich aus verschiedenen Gründen vorwiegend Karmin. Der große Teil der Experimente METALNIKOW'S, WLADIMIRSKY'S und DEMBOWSKY'S wurden mit diesem Farbstoff durchgeführt und wir verfügen mithin über ein ansehnliches Vergleichsmaterial. Ferner ist Karmin wegen seiner hellen Farbe, seiner geringen Löslichkeit und der geringen Größe seiner Teilchen nach dem Zermahlen für derartige Versuche sehr geeignet. Dann ist Karmin eine Substanz, der gegenüber sich Paramäcien indifferent oder leicht negativ verhalten. Die negative Reaktion auf Karmin kommt relativ schneller zustande als auf Indigo oder Tusche. Hingegen verursachen Substanzen, welche mehr Gift und einige anorganische chemische Verbindungen enthalten, zu schnell eine Reaktion, bereits während des Individuallebens der Paramäcien, so daß es schwierig ist, sich ein Urteil über ihre Fähigkeit des „Lernens“ zu bilden.

Karminpulver ¹⁾ (oder in manchen Versuchen Indigo) wurde in einem Mörser sorgfältig zermahlen, dann in der Menge von 50 mg für jedes Experiment verwendet. Dieses Quantum wurde mit 3 ccm destillierten Wassers in einem Proberöhrchen geschüttelt, bis eine homogene Suspension erhalten wurde. Letztere wurde eine Minute lang zentrifugiert, so daß die größten Karminbrocken ausfielen. Ein Tropfen der Aufschwemmung wurde der in einer Uhrschale befindlichen Infusorienkultur zugefügt. Die schwebenden Karminpartikeln hatten eine Größe von 1,8—2,5 μ .

¹⁾ Karmin rubrum optim. KAHLBAUM.

1. Teil.

Die Gründe für die Annahme einer Nahrungsauswahl bei *Paramecium*.**III. Nahrungsauswahl und die Beziehung der Infusorien zu den physikalischen Eigenschaften der Substanzen.**

Durch die ganze Reihe von Arbeiten von METALNIKOW, SCHAEFFER, JENNINGS, DEMBOWSKY und GALADJEW ist die Fähigkeit der Infusorien, ihre Nahrung zu wählen, offensichtlich. Aber eine Frage stellt sich bald ein, nämlich die nach der Ursache der Auswahl. Wählen die Infusorien unter den gegebenen Substanzen nach deren physikalischen Eigenschaften, und zwar zufolge mechanischer Reize, oder reagiert der Organismus auf die chemischen und physiko-chemischen Eigenschaften der Substanzen? Wir wollen einmal diese Eigenschaften untersuchen.

1. Größe der Partikeln.

BOZLER beobachtete, daß *Paramecium caudatum* Partikeln von einer Größe von ungefähr 11μ aufzunehmen vermag, welche den Schlund gänzlich ausfüllen. Der größte Teil der aufgenommenen Karminpartikeln hatte eine Größe von $1-2 \mu$; die bereitwillig in den Schlund eingeführten Hefepartikeln hatten eine Größe von 6μ , die von Stärke eine Größe von 11μ . Nichtsdestoweniger meint BOZLER (1924, p. 190), daß nicht alle Paramäcien imstande sind, große Partikeln von kleinen zu unterscheiden; viele von ihnen nehmen große Karminkörner auf. Weiter konstatiert er, daß die Infusorien beständig Karmin in den gleichen Mengen aufnehmen wie Tusche, wenn das Karmin ganz fein zermahlen wird. Obgleich BOZLER keine genauen Zahlen angibt, ermöglichen uns seine Resultate dennoch festzustellen, daß die Größe der Partikeln keine besondere Bedeutung hat (sie müssen bloß leicht den Schlund passieren können). Dies wurde auch seinerzeit von METALNIKOW und DEMBOWSKY erwiesen und von mir bestätigt.

Ein gewisser Unterschied in der Anzahl der Vakuolen wird beobachtet, je nachdem die Karminaufschwemmung, welche den Infusorien geboten wird, zentrifugiert wurde oder nicht. Eine Anzahl von Versuchen sei hier angeführt:

Versuch Nr. 1 (226) am 6. November 1925.

Am 6. November wurden zehn Infusorien der Kultur D (0,5 proz. Heuaufguß) mit einer zentrifugierten Karminaufschwemmung ge-

füttert (ein Tropfen): weitere zehn Tiere mit gleichfalls einem Tropfen einer nichtzentrifugierten Suspension.

Am 7. November wurde die Anzahl der Vakuolen bestimmt:

Zentrifugiertes Karmin. 10 Infusorien zeigten im Durchschnitt:			
aus 10 Infusorien entstanden	komp. Karminvak.	inkomp. Karminvak.	Bakterienvak.
21	4,1	6,8	21,3

Nichtzentrifugiertes Karmin:

aus 10 Infusorien entstanden	komp. Karminvak.	inkomp. Karminvak.	Bakterienvak.
18	10,0	5,0	9,6

Versuch Nr. 2 (232) am 11. November 1925.

Kultur B; 0,5 proz. Heuaufguß.

Am 11. November wurden 10 Infusorien mit einer Karminaufschwemmung gefüttert:

	5 Min.	2. Geschwindigkeit.	Partikelgröße	1,0—1,2 μ
a) mit zentrifugierter	3 "	1. "	"	1,0—2,2 "
b) „ nichtzentrifugierter			"	1,0—10,5 "

Am 12. November wurden die Vakuolen bei 10 Infusorien gezählt:

	aus 10 Infusorien entstanden	komp. Karminvak.	inkomp. Karminvak.	Bakterienvak.
a)	20	1,1	22	12,7
a ₁)	34	0,9	23	17,6
b)	22	1,5	16,0	17,6

Versuch Nr. 3 (233) am 12. November 1925.

Vier Proberöhrchen mit verschiedenen lang zentrifugierten Karminaufschwemmungen und ein Proberöhrchen mit einer nichtzentrifugierten Aufschwemmung wurden für den Versuch vorbereitet. Die Menge des Karmins (50 mg) und des destillierten Wassers (3 ccm) war in allen Röhrchen die gleiche. Je ein Tropfen aus dem Röhrchen wurde den Paramäcienkulturen, welche sich in Uhrsälchen mit 1 ccm filtrierten, zuvor erhitzten Teichwassers befanden, zugesetzt. In einer Stunde wurde die gesamte Anzahl der Vakuolen bestimmt.

Die Dauer der Zentrifugierung war:		20 Inf. zeigten im Durchschnitt	
		komp. Karminvak.	inkomp. Karminvak.
12 Min.	2. Schnelligkeit	7,1	10,1
6 "	"	4,8	10,4
3 "	"	6,8	7,2
3 "	1. Schnelligkeit	4,1	8,3
nichtzentrifugierter Karmin		0,5	5,2

Nach diesen Versuchen wird die Anzahl der gebildeten Vakuolen durch die Zentrifugierung nicht beeinflusst, wie man aus der

Vakuolenzählung ersehen kann, die 24 Stunden nach Zusatz der Karminaufschwemmung durchgeführt wurde. Wenn jedoch die Karminversuche nur während einer Stunde angestellt werden, so ergibt sich, daß die Zahl der aufgenommenen Partikeln um so größer ist, je stärker die Aufschwemmung zentrifugiert wurde. Die Zentrifugierung verursacht den Niederschlag der größeren Partikeln und eine Homogenität der Aufschwemmung, verringert aber deren Dichte. In einer nichtzentrifugierten Aufschwemmung variiert die Größe der Partikeln von 1 bis zu 11—12 μ . In einer Suspension, die 3 Minuten lang zentrifugiert wurde, können wir Partikeln in der Größe von 1—2,5 μ finden. Zentrifugierte man 6—12 Minuten, so sind die Partikeln ungefähr 1,3 μ groß. In allen Aufschwemmungen ist eine beträchtliche Menge von ganz kleinen Partikeln vorhanden; in einer groben verschmähen aber die Paramácien infolge der Dichte und der Anwesenheit großer Körner sowohl die großen als auch die kleinen. Diese Reaktion wird entweder durch einen starken Reiz oder, was auch sein mag, durch die Ermüdung des Fangapparates der Infusorien hervorgerufen.

Größere Körner fallen während 24 Stunden zu Boden und die nichtzentrifugierte Aufschwemmung gewinnt den gleichen Charakter wie die zentrifugierte. So ist die Vakuolenanzahl nur wenig abhängig von der Größe der Partikeln, wenn das Experiment unter den oben erwähnten Bedingungen durchgeführt wird. Die Körnchen von einer geringeren Größe als 1,3 μ sind für die Aufnahme am günstigsten; die Größe der Partikeln bestimmt jedoch nicht die Auswahl.

2. Die Dichte der Aufschwemmung.

Die angeführten Versuche zeigten uns, daß der Grad der Konzentration eine gewisse Bedeutung besitzt. Die Frage nach ihrem Einfluß auf die Zahl der gebildeten Vakuolen wurde in zahlreichen Versuchen hauptsächlich von DEMBOWSKY (1922 c) untersucht. Nach METALNIKOW (1911) hängt die Zahl der Vakuolen, welche in einer bestimmten Zeitspanne gebildet werden, nicht von der Menge der in der Lösung vorhandenen Partikeln ab. Weitere Versuche, nämlich die von DEMBOWSKY und BOZLER, vervollständigen eher die von METALNIKOW erhaltenen Daten, als daß sie sie widerlegten. Nach METALNIKOW steigt die Zahl der von 20 Infusorien gebildeten Vakuolen von 16,7 auf 17,4 im Durchschnitt, wenn die Dichte der Aufschwemmung 6 mal so groß wird. Nach BOZLER erhöht sich diese Vakuolenanzahl von 8,9 auf 10,95, wenn eine 5fache Kon-

zentration angewendet wird; ist sie 10fach, so steigt die Vakuolenzahl nur auf das Doppelte. DEMBOWSKY stellte gründliche Untersuchungen über das Verhalten der Paramäcien gegenüber Indigo und Karmin an. 16- und 32fach verdünnte Suspensionen ergaben die größte Anzahl von Karminvakuolen, nämlich 28; auf die Hälfte verdünnte ergaben 20- und 512fach verdünnte 18,3 Vakuolen. DEMBOWSKY's Versuch Nr. 2 und Nr. 3 mit Indigo sind ebenso aufschlußreich wie jene mit Karmin und veranlassen ihn zu dem Schluß, daß eine Änderung in der Konzentration keinen Einfluß auf die Anzahl der Karminvakuolen hat, wohl aber auf die Menge der von den Infusorien aufgenommenen Karminpartikeln. Wenn die Dichte erhöht wird, werden die Vakuolen ausschließlich von Karminpartikeln gebildet, und sobald die Aufschwemmung verdünnt wird, sind die Karminvakuolen inkompakt. Nach DEMBOWSKY's und meinen eigenen Versuchen verursacht eine sehr dichte Aufschwemmung eine negative Reaktion. Infolgedessen gibt es ein bestimmtes Optimum der Suspensionsdichte, bei welchem die größte Vakuolenanzahl gebildet wird.

Wir können es demnach als erwiesen annehmen, daß eine geringfügige Änderung in der Konzentration der Aufschwemmung (im Ausmaße einer 6—8fachen Erhöhung bzw. Erniedrigung) weder auf die Anzahl der gebildeten Vakuolen noch auf die Menge der aufgenommenen Partikeln einen Einfluß hat (vgl. auch LUND, 1914). Demnach kann auch der Niederschlag des Karmins und die Abnahme der schwebenden Partikeln keine starke Abnahme der Vakuolenanzahl hervorrufen. Es ist Tatsache, daß die Zahl der Karminvakuolen in der Regel nicht abnimmt, wenn man die Infusorien mehrere Tage hindurch in Uhrschalen mit einer ungewechselten Karminaufschwemmung beläßt. Nachdem sie 3—4 Tage in dem ungewechselten Karminmedium zugebracht hatten, wo der Großteil des Karmins zu Boden gesunken sein muß, besitzen die Infusorien trotzdem eine beträchtliche Menge von Karminvakuolen. Die Anzahl der Vakuolen kann sogar manchmal steigen.

3. Koagulation des Karmins.

Karmin fällt bei Agglutination der Partikeln schneller und in größerer Menge zu Boden. Diese Erscheinung wurde von DEMBOWSKY (1922) hervorgehoben. Er sagt, daß die Abnahme der Vakuolenanzahl durch die oben erwähnten Tatsachen hervorgerufen werden mag, daß aber manche Substanzen z. B. BaCrO_4 trotz der

raschen Niederschlagsbildung in größerer Menge aufgenommen werden als solche, die leichter sind und langsamer zu Boden sinken.

Im Verlauf meiner langdauernden Versuche über die Ernährung der Paramäcien hatte ich oft Gelegenheit, Koagulation und Agglutination der Karminpartikeln zu beobachten.

Die Koagulation von Karmin findet in einem saueren Medium mit einem p_H von 6,0—6,4 (und auch bei einem niedrigeren p_H als 6,0) statt. Diese Erscheinung wurde insbesondere in Heuinfusionen beobachtet, wo viele Bakterien zur Entwicklung kamen. DEMBOWSKY (1922 a) und SCHAEFFER (1910) nehmen an, daß die Agglutination der Karminpartikeln die Aufnahme des Karmins verhindert. Darauf sei es zurückzuführen, daß die Zahl der mit dieser Substanz gebildeten Vakuolen abnimmt. Deswegen könne die geringe Zahl der in einem saueren Medium, nämlich in einem Heuaufguß, gebildeten Karminvakuolen, mit Hilfe der Agglutination erklärt werden. Das ist aber nicht der Fall.

Um diese Frage zu klären, habe ich einige spezielle Versuche durchgeführt. Die Koagulation kann in Uhrschaalen, aber deutlicher in Proberöhrchen beobachtet werden. Werden gleiche Mengen einer Karminaufschwemmung in Proberöhrchen mit Heuinfusion von verschiedener Konzentration verteilt, so findet in dem konzentrierteren Aufguß eine schnellere und vollkommene Koagulation statt. In wenigen (3—4) Stunden wird die obere Zone des Proberöhrchens mit einer 2proz. Heuinfusion ganz klar und durchsichtig. In 24 Stunden findet man das ganze Karmin als Niederschlag am Boden. Wird aber Karmin in destilliertem, Leitungs- oder Teichwasser oder in meiner synthetischen Lösung gehalten, so bleibt das Karmin während mehrerer Tage stehen und die obere Zone hellt sich infolge des Niederschlags nur der größeren Teilchen nur wenig auf.

Da die Karminpartikeln eine negative Ladung besitzen, kann die Koagulation durch den Zusatz der Ionen Ca^{++} , H^+ und vielleicht auch anderer Kationen hervorgerufen werden.

Eine Koagulation des Karmins findet in 50 mmol $CaCl_2$ - und in schwachen HCl-Lösungen statt. Dieser Vorgang ist nicht umkehrbar. Daher kann ein neutrales koaguliertes Karmin durch Wegwaschen der überflüssigen Ca^{++} und H^+ erhalten werden. Etliche Experimente sind mit solchem Karmin ausgeführt worden. Ein Tropfen des Koagulums wurde der Lösung mit den Paramäcien zugesetzt. Zur Kontrolle wurde ein Tropfen nichtkoagulierten Karmins der gleichen ursprünglichen Konzentration zu Infusorien der gleichen Kultur zugesetzt.

Versuch Nr. 4 (312), am 12. April.

Karmin in 0,1 mol HCl zur Koagulation gebracht und mittels destillierten Wassers gewaschen. Je 25 Infusorien derselben Kontrollkultur wurden in 2 Uhrschaalen mit 1 ccm der synthetischen Lösung¹⁾ übertragen. Am 12. April wurden die Paramäcien mit Karmin gefüttert, eine Stunde darauf die Vakuolen gezählt. Die durchschnittliche Anzahl der von 20 Paramäcien gebildeten Vakuolen betrug:

	komp.	inkomp.	Bakterienvak.
Koaguliertes Karmin	1,0	9,0	5,3
Nichtkoaguliertes Karmin	1,9	10,1	5,2

Versuch Nr. 5 (312a).

Die Infusorien wurden bis zum nächsten Tag in den Schalen gelassen und dann die Vakuolen wieder gezählt.

Am 13. April.

	komp.	inkomp.	Bakterienvak.
Koaguliertes Karmin (In 24 Std. wurden 1,45 Generationen gebildet)	21,2	25,0	1,0
Nichtkoaguliertes Karmin (In 24 Std. wurden 1,0 Generationen gebildet)	11,5	16,9	4,1

Versuch Nr. 6 (312b).

Am 14. April wurden die Vakuolen derselben Infusorien wieder gezählt.

	komp.	inkomp.	Bakterienvak.
Koaguliertes Karmin (Die Paramäcien haben sich überhaupt nicht geteilt)	17,7	6,5	3,0
Nichtkoaguliertes Karmin (In 24 Std. wurde 1 Generation gebildet).	6,5	19,0	7,6

Diese Versuche zeigen uns, daß die Paramäcien in stande sind, sowohl Partikeln des koagulierten als auch des nichtkoagulierten Karmins aufzunehmen. Gelangen die Paramäcien in dem Medium mit koaguliertem Karmin zu Boden, so machen sie bei den Karminflocken halt und beginnen dann die Karminpartikeln mit Hilfe des durch die Bewegung der Peristomcilien erzeugten Stromes loszureißen.

Das Experiment zeigt uns, daß am 13. April die Anzahl der mit koaguliertem Karmin gebildeten Vakuolen weitaus größer war als die der Vakuolen mit nichtkoaguliertem Karmin. Die Ursache

¹⁾ Die Zusammensetzung der Lösung ist auf S. 63 angegeben.

davon ist jedoch nicht klar. Es ist möglich, daß dies durch die große Zahl der Tochtertiere hervorgerufen wurde oder auch durch die Änderung der Qualität des Karmins, welche wiederum auf die Adsorption eines Teiles der H-Ionen durch das Karmin zurückzuführen ist.

Je länger die Lösung mit Karmin stehen bleibt, um so stärker ist der Niederschlag des Karmins. Es erscheint wahrscheinlich, daß in solchen Fällen die Anzahl der von Paramäcien gebildeten Vakuolen allmählich sinken müßte. Gleichviel geschieht es oft, daß die Tiere, nachdem sie mehrere Tage hindurch in dem Karminmedium verblieben sind, eine große Anzahl von Karminvakuolen bilden, während sie die Aufnahme von „frischem Karmin“ verweigern.

Daher bestehen keinerlei Gründe für die Annahme, daß die Niederschlagsbildung oder die Koagulation von Karmin, desgleichen von Tusche und Indigo, eine Abnahme der mit den erwähnten Substanzen gebildeten Vakuolen nach sich zieht. Die Infusorien sind imstande, sowohl die zu Boden gesunkenen als auch die schwebenden Teilchen aufzunehmen.

4. Das Gewicht der Partikeln.

Im Zusammenhang mit der Niederschlagsbildung steht die Frage, ob das Gewicht der Partikeln von großer Bedeutung ist. METALNIKOW schreibt (1913, S. 58): „Wenn die Infusorien ihre Nahrung nach dem Gewicht unterschieden, wäre es unmöglich zu verstehen, wie sie es anstellen, Körnchen von annähernd gleichem Gewicht zu unterscheiden, oder wie *Stentor*¹⁾ die zwei Spezies von kleinen Flagellaten (*Phacus* von *Euglena* und *Euglena* von *Chilomonas*) zu unterscheiden vermag.“

Wenn das Gewicht der Partikeln nicht zu groß ist, spielt es nur eine untergeordnete Rolle bei der Nahrungsauswahl. Die Karminkörnchen, welche von *Paramaecium* aufgenommen werden, sind in ihrem Gewicht verschieden und bestimmte Bakterienarten werden unter solchen ausgewählt (OEHLER, 1920), die ein ähnliches Gewicht besitzen.

DEMBOWSKY (1922) meint, daß die schwebenden Partikeln besser aufgenommen werden als die zu Boden gesunkenen. Aber es ist unmöglich, daraus eine bestimmte Regel abzuleiten, da manche schwere Substanzen (z. B. BaCrO_4), welche schnell zu Boden sinken,

¹⁾ Auch *Actinophris sol*, vgl. LOOPER, 1928.

manchmal bereitwilliger aufgenommen werden als solche, die langsam präzipitieren (z. B. BaSO_4).

5. Die Form der Partikeln.

BOZLER stellt fest, daß Karminkörnchen eine unregelmäßige, eckige, rauhe Form besitzen und deswegen schlechter aufgenommen werden als die ovalen, kugelrunden und glatten Teilchen der Tusche. Nach diesem Autor spielt die Form der Partikeln eine wichtige Rolle bei der Nahrungswahl. Ich fand jedoch, daß die ganz kleinen Karminpartikeln gleichfalls eine ziemlich regelmäßig kugelige oder ovale Form besitzen, aber trotzdem nicht so schnell aufgenommen werden wie die Körnchen der Tusche (s. die Versuche S. 88).

Es genügt, sich die Substanzen, welche von den Nahrungsvakuolen eingeschlossen werden, anzusehen, um überzeugt zu sein, daß die Form der Partikeln nur eine untergeordnete Rolle bei der Nahrungswahl spielt.

Die Paramäcien nehmen außerordentlich verschieden geformte Substanzen auf, beispielsweise runde Hefepartikeln, Coccen, stäbchenförmige Bakterien, formlose Eiweißpartikeln, Detrituskörnchen, scharfgespitzte Kristalle und verschiedene andere Partikeln mit einer glänzenden, glatten oder rauhen Oberfläche.

Die Frage nach der Beziehung von *Paramaecium* zu verschiedenen Substanzen wurde von METALNIKOW und DEMBOWSKY zur Genüge untersucht. Meine eigenen Versuche, die nicht nur mit Karmin, sondern auch mit anderen Substanzen, so Tusche, Aluminium, Eisenfeilspänen, Eiweiß und verschiedenen Bakterien durchgeführt wurden, führten mich zu analogen Schlüssen und bestätigten fast ausnahmslos die Ergebnisse der erwähnten Forscher. Eine Anführung dieser Experimente in der vorliegenden Arbeit erscheint mir unnötig.

IV. Nahrungsauswahl auf Grund der physikalisch-chemischen Eigenschaften der Substanzen.

Auf Grund der früheren Feststellungen kommen wir mit METALNIKOW und DEMBOWSKY zu dem Schluß, daß eine durch rein mechanische Reize bedingte Nahrungsauswahl bei *Paramaecium* nur spezieller Natur ist und nicht die Gesamterscheinung zu erklären vermag. METALNIKOW, DEMBOWSKY und ich konnten, obgleich wir eine große Anzahl von Substanzen verwendet hatten, keinerlei Regel hinsichtlich der durch Form, Größe und Gewicht der Partikeln bedingten Nahrungsauswahl auffinden.

BOZLER, der die Bedeutung dieser Faktoren besonders in Schutz nahm, konnte keine ernsten Beweise zugunsten seiner Ansichten beibringen.

Andere Erscheinungen, wie Niederschlagsbildung und der Grad der Suspensionsdichte, der Koagulation und Agglutination der Teilchen, sind hauptsächlich von DEMBOWSKY und mir untersucht worden, sind aber gleichfalls von keiner größeren Bedeutung.

Die Schwankungen der Umweltbedingungen beeinflussen nicht den allgemeinen Verlauf der Reaktion, obgleich sie eine beträchtliche Rolle bei der Ernährung und Nahrungsauswahl spielen.

Welches sind nun die Eigenschaften der untersuchten Substanzen, die entweder die eine oder die andere Reaktion bei den Infusorien hervorrufen?

Nach METALNIKOW (1911) und LUND (1914) sind es die chemischen Eigenschaften der Substanz, welche in erster Linie die Nahrungsauswahl bestimmen.

GALADJIEW'S Beobachtungen an *Dileptus* (1914), LUND'S (1914) an *Bursaria*, DEMBOWSKY'S und meine an *Paramaecium* und die anderer Autoren an *Amoeba* (KEPNER, 1921, LOOPER, 1928, SCHAEFFER, 1917 u. a.) sprechen alle zugunsten der Ansicht von METALNIKOW.

Wir können die Bedeutung der chemischen Eigenschaften der Substanzen auf zwei Arten untersuchen: 1. indem wir die Verdauungsreaktion des Organismus auf diese Stoffe studieren, 2. indem wir die Bewegungsreaktion oder Taxis untersuchen. Beide Methoden stehen miteinander in einem engen Zusammenhang.

Die Reaktion auf verschiedene Substanzen ist zufolge ihrer physikalischen als auch chemischen Eigenschaften überaus verschieden.

Bei meinem Versuch ging ich von der Annahme aus, daß der saure „unlösliche“ Farbstoff (z. B. Karmin und Indigo) die Ionen sowohl der löslichen kolloidalen basischen Farbstoffe als auch des Chinins, welches sich als außerordentlich giftig für Protozoen erweist, adsorbiert. Ich nahm für meine Versuche Brillantkresylblau, einem basischen Farbstoff, der die Paramäcien vital färbt, auch wenn es in ganz geringfügigen Mengen im Medium vorhanden ist (1925), STRELNIKOW, 1929). Tatsächlich tritt die Adsorption ein, was aus folgenden Angaben klar hervorgeht: In Gegenwart von Karmin und Indigo vermag die gleiche Menge Brillantkresylblau weder die Zelle vital zu färben noch ihr zu schaden, da es aus der Lösung von den Karmin- und Indigopartikeln adsorbiert wurde. Durch die Adsorption erlangen letztere eine Giftwirkung, ohne jedoch ihre

physikalischen Eigenschaften, die Form, Gewicht und Größe, zu ändern. Die in unseren Versuchen verwendete Konzentration von Brillantkresylblau verursachte keine Niederschlagsbildung der Karmin (oder Indigo-)partikeln. Die Anzahl der Karmin- (oder Indigo-)vakuolen mit adsorbiertem Brillantkresylblau und solcher mit reinem Karmin ermöglicht es, sich ein Urteil über die Beziehung der Infusorien zu schädlichen und harmlosen Substanzen zu bilden.

1. Versuche mit Brillantkresylblau und Karmin.

Die Versuche wurden mit der Kultur S angestellt, die als Ergebnis der Teilung eines einer Kontrollkultur entnommenen Infusors gewonnen wurde. Ungefähr 10—20 Tiere wurden mit 1 Tropfen einer reinen Karminaufschwemmung (deren Herstellung s. S. 27) in Uhrschildchen mit 1 ccm Kulturflüssigkeit übertragen, in andere Uhrschildchen 10—20 Paramäcien mit einem Tropfen Karminaufschwemmung + Brillantkresylblau. In diesem Fall wurde die Aufschwemmung in der gleichen Weise wie früher hergestellt, mit der einen Abänderung, daß die Menge des destillierten Wassers verringert und das Volumen von 3 ccm durch Zusatz von 0,3 oder 0,6 ccm einer 0,2 proz. Lösung von Brillantkresylblau erreicht wurde. Die Tiere wurden täglich oder jeden zweiten Tag in neue Karminlösungen derselben Zusammensetzung übertragen und danach die Vakuolen gezählt.

Am 3. November wurden die Infusorien in einen $\frac{1}{2}$ proz. Heuaufluß mit Karmin getan (Tabelle 1 s. S. 38).

Ähnliche Resultate wurden mit Infusorien einer anderen Kultur gewonnen. Die Beobachtungen sind vom 4. bis zum 11. November durchgeführt worden. Aus diesen Versuchen ersehen wir, daß, wenn Brillantkresylblau in den Mengen von 0,3 ccm verwendet wird, die Tiere während der 24 Stunden das Karmin in den gleichen Mengen aufnehmen, ob nun Brillantkresylblau dabei ist oder nicht. Nach zwei oder mehr Tagen ist jedoch die Anzahl der Karminvakuolen mit Brillantkresylblau geringer als die der Vakuolen mit reinem Karmin. Karmin mit Brillantkresylblau in der Menge von 0,6 ccm ruft in einer sehr kurzen Zeit (1 Stunde) eine negative Reaktion hervor. Die Teilung der Infusorien hört aber nicht auf. 0,3 ccm Brillantkresylblau, dem Karmin beigefügt und in der Menge von einem Tropfen in 1 ccm der Lösung zugesetzt, entspricht 0,001 Proz. In diesem Falle findet keine Färbung statt. Frühere Versuche von mir (1925) zeigten, daß eine 0,00074 proz. Lösung von

Tabelle 1.

20 Infusorien zeigten im Durchschnitt						
	Karminvakuolen		Bakterienvakuolen		Gesamtsumme	Durchschnittl. Anzahl der Generationen pro Tag
	komp.	inkomp.	mit Karmin-körnchen	frei von Karmin		
Versuch Nr. 7 (430). 0,3 ccm Brillantkresylblau						
3. Nov. Nach 1 Stunde						
a) reines Karmin	5,7	4,1	—	14,0	23,8	—
b) mit Brillantkresylblau	4,9	4,2	—	8,4	17,5	—
4. Nov. Nach 24 Stunden						
a) reines Karmin	16,7	8,8	1,4	1,3	28,2	3,0
b) mit Brillantkresylblau	14,5	11,7	1,4	1,5	31,1	2,4
5. Nov. Nach 24 Stunden						
a) reines Karmin	8,8	6,3	2,3	8,9	26,3	3,1
b) mit Brillantkresylblau	2,7	3,0	6,5	4,6	16,8	2,5
7. Nov. Nach 2 Tagen						
a) reines Karmin	—	—	8,7	14,3	23,0	2,2
b) mit Brillantkresylblau	—	—	—	14,7 ¹⁾	14,7	0,8
9. Nov. Nach 2 Tagen						
a) reines Karmin	—	10,1	14,3	0,2	24,6	2,3
b) mit Brillantkresylblau	—	0,2	4,6	13,1	17,9	1,9
11. Nov. Nach 2 Tagen						
a) reines Karmin	—	14,0	11,4	0,5	25,9	2,1
b) mit Brillantkresylblau	—	—	8,2	10,3	18,5	1,75
Versuch Nr. 8 (431). 0,6 ccm Brillantkresylblau. Die Infusorien sind in einem Medium mit Karmin vom 3. Nov. gezüchtet worden						
17. Nov. Nach 1 Stunde						
a) reines Karmin	0,2	2,0	1,9	13,5	17,6	—
b) mit Brillantkresylblau	0,1	3,5	1,9	20,5	26,0	—
Kontrollinfusorien						
a) reines Karmin	9,8	20,2	3,8	—	33,8	—
b) mit Brillantkresylblau	1,2	12,0	12,3	3,6	29,1	—
18. Nov. Nach 24 Stunden						
a) reines Karmin	6,1	10,6	10,2	—	26,9	2,1
b) mit Brillantkresylblau	2,2	4,5	4,3	4,5 ¹⁾	15,5	0,5
Kontrollinfusorien						
a) reines Karmin	8,6	22,4	—	—	31,0	1,9
b) mit Brillantkresylblau	2,6	30,0 ¹⁾	2,5	1,3	36,4	1,05

Brillantkresylblau in 0,5 proz. Heuaufguß nicht nur die Infusorien sehr kräftig färbt, sondern auch *Paramecium* tötet; während in Gegenwart von Karmin das 0,002 proz. Brillantkresylblau die Vakuolen nur schwach färbt und die Teilung zum Stillstand bringt. Der gleiche Zustand ist bei den Infusorien zu beobachten in einem 0,5 proz. Heuaufguß, frei von Karmin, bei einer 0,00015 proz. Konzentration des Brillantkresylblau, was einer 13fachen Verdünnung

¹⁾ Ein Teil der Vakuolen färbte sich durch das Brillantkresylblau blau.

der vorherigen Lösung entspricht. Dies zeigt, daß der Großteil des Brillantkresylblau durch das Karmin, wahrscheinlich infolge einer Adsorption, im Sinne einer Entgiftung neutralisiert wurde.

2. Versuche mit Brillantkresylblau und Indigo.

Die Bedingungen und die Art der Durchführung dieser Versuche waren genau die gleichen wie bei Karmin.

Versuch Nr. 9 (438) am 15. November.

Die Infusorien der Kultur Sb wurden für die erste Zeit in ein Medium ($\frac{1}{2}$ proz. Heuaufguß) mit Indigo getan (Tabelle 2).

Tabelle 2.

Am 16. Nov. (nach 24 Std.) zeigten 10 Infusorien im Durchschnitt	Indigovakuolen		Bakterienvakuolen		Gesamt- anzahl	Zahl der Gene- rationen nach 24 Std.
	komp.	inkomp.	mit Indigo	ohne Indigo		
a) reines Indigo	3,7	32,4	4,1	—	40,2	1,65
b) mit 0,3 ccm Brillant- kresylblau	0,9	29,8	1,7	8,3	40,7	0,8

Alle Vakuolen sind ganz winzig, die Bakterienvakuolen bläulich gefärbt.

Versuch Nr. 10 (443) am 18. November.

Infusorien aus der Kultur Sd wurden für die erste Zeit in ein Indigomedium übertragen.

Tabelle 3.

Am 19. Nov. (nach 24 Std.) zeigten 20 Infusorien im Durchschnitt	Indigovakuolen		Bakterienvakuolen		Gesamt- anzahl	Zahl der Gene- rationen nach 24 Std.
	komp.	inkomp.	mit Indigo	ohne Indigo		
a) reines Indigo	—	32,0	4,6	—	36,6	3,2
b) mit 0,3 ccm Brillant- kresylblau	0,2	11,0	16,0	1,5	28,7	2,5

Am 19. November wurden zehn Infusorien der Linie b (die gleichen, die für das vorangegangene Experiment Nr. 10 verwendet worden waren) in ein Indigomedium ohne Brillantkresylblau (c) versetzt; zehn wurden mit Indigo + Brillantkresylblau 0,3 ccm (bb) gefüttert (Tabelle 4).

Tabelle 4.

Am 20. Nov. (nach 24 Std.) zeigten 20 Infusorien im Durchschnitt	Indigovakuolen		Bakterienvakuolen		Gesamt- anzahl	Zahl der Gene- rationen nach 24 Std.
	komp.	inkomp.	mit Indigo	ohne Indigo		
a) reines Indigo	17,9	19,6	0,4	—	37,9	2,9
c) reines Indigo	11,0	21,9	1,9	—	34,8	3,25
bb) mit Brillantkresylblau	0,25	11,3	13,0	0,5	25,0	2,25
Am 22. Nov., nach 2 Tagen						
c) reines Indigo	2,8	23,9	2,4	0,2	29,3	1,45
bb) mit Brillantkresylblau	1,0	8,5	7,7	—	17,2	0,5

Die Tiere der Linie c, bb und auch die Kontrolltiere wurden am selben Tag in reinen Heuaufguß zurückgebracht. 1 $\frac{1}{2}$ Stunde, nachdem alle Versuchstiere die Indigovakuolen ausgestoßen hatten, wurden alle Infusorien mit Indigo gefüttert, nach 1 Stunde die Vakuolen gezählt. (Versuch Nr. 11 (444), Tabelle 5.)

Tabelle 5.

Nach 1 Std. zeigten 20 In- fusorien im Durchschnitt	Indigovakuolen		Bakterienvakuolen		Gesamt- anzahl
	komp.	inkomp.	mit Indigo	ohne Indigo	
c) reines Indigo	1,0	9,5	11,6	7,2	29,3
desgl. Kontrolltiere	—	11,1	8,9	2,6	22,6
bb) Brillantkresylblau	—	1,5	6,5	16,1	24,1
desgl. Kontrolltiere	0,1	8,6	12,3 ¹⁾	—	21,0

Ähnliche Ergebnisse erhielt ich auch bei anderen Versuchen. Der Unterschied zwischen diesen Experimenten und jenen mit Karmin besteht darin, daß das Brillantkresylblau vom Indigo weniger stark adsorbiert wird als vom Karmin, und daher die negative Reaktion auf Indigo mit Brillantkresylblau stärker und schneller auftritt. Überdies findet eine schwache Färbung der Plasmaeinschlüsse und Vakuolen in vivo bereits bei der ursprünglichen Menge von 0,3 ccm Brillantkresylblau statt. 0,6 ccm des Farbstoffes rufen eine stärkere Färbung hervor und bringen die Vermehrung zum Stillstand; die Phagocytose hört aber nicht gänzlich auf.

¹⁾ Die Vakuolen und das Plasma sind durch das Brillantkresylblau schwach gefärbt.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die schwache Adsorption von Indigo + Brillantkresylblau die Folge der langsameren Vermehrung oder eines krankhaften Zustandes ist, der durch den giftigen Farbstoff verursacht wurde. Wann immer das Brillantkresylblau die hohe Konzentration von 0,3 ccm besitzt, wird die Teilungsrate kleiner, doch weist dies auf keinen krankhaften Zustand hin, da die Infusorien sich auch weiterhin mit gleichmäßiger Intensität teilen und ein bis zwei neue Generationen pro Tag erzeugen. Außerdem ist die Gesamtanzahl der Vakuolen die gleiche oder insgesamt nicht geringer als bei den Infusorien mit reinem Karmin. In diesem Fall herrscht die Zahl der Bakterienvakuolen vor. Versetzt man die Infusorien in ein Gemisch von Karmin (Indigo) + Brillantkresylblau + Bakterien, so verschmähen sie die Karmin-(Indigo-)partikeln und nehmen vorwiegend Bakterien auf. Wenn der Teilungsrythmus langsamer wird, so wird die negative Reaktion auf Karmin schneller hervorgerufen, wie weiter unten noch gezeigt werden wird.

In den oben angeführten Versuchen hat diese Tatsache eine gewisse Bedeutung; sie kann aber nicht die einzige Ursache für das scharf zum Ausdruck kommende negative Verhalten gegenüber Karmin sein.

3. Versuch mit Nachtblau und Karmin.

Der Grad, in welchem die schädliche Wirkung von Nachtblau neutralisiert wird, ist geringer, was aus folgenden Angaben klar hervorgeht (Tabelle 6 u. 7 S. 42).

Tabelle 6.
Versuch Nr. 12.

Konzentration von Nachtblau in Proz. (0,5 proz. Heuaufguß)	Stand der Infusorien nach 24 Std.	
	ohne Karmin	mit Karmin
0,00125	tot	tot
0,000625	"	von 20 nur 4 am Leben
0,00025	"	leben, teilen sich aber nicht;
0,000125	leben, teilen sich aber nicht	normale Vermehrung; Nah- rungsvakuolen werden ge- bildet

4. Versuche mit Chinin und Karmin.

Einige interessante Daten wurden aus Versuchen mit salzsaurem Chinin gewonnen. Einige charakteristische Experimente seien hier angeführt.

Tabelle 7.
Versuch Nr. 13.

Konzentration von Nachtblau in Proz.	20 Infusorien zeigten durchschnittlich							
	nach 24 Stunden				nach 48 Stunden			
	Karmin- vakuolen		Bakterien- vakuolen	Zahl der aus 20 entstand. Infusorien	Karmin- vakuolen		Bakterien- vakuolen	Anzahl der aus 15 ent- standenen Infusorien
	komp.	in- komp.			komp.	in- komp.		
0,000625	—	—	8,0	4	—	—	—	tot
0,00025	2,1	14,4	6,6	20	—	11,7	9,8	30
0,000125	5,2	22,7	0,6	32	—	17,6	5,0	30
Kontrolle ohne Nachtblau	9,5	25,7	4,4	32	6,4	23,9	2,0	80

Karmin wirkt bei den Versuchen mit Chinin als guter Puffer
(Tabelle 8, 9, 10).

Tabelle 8.
Versuch Nr. 14.

Konzentration des Chinins im Medium in Proz. (0,5 proz. Heuaufguß)	0,1	0,05	0,025	0,01	0,005	0,001
Lebensdauer : ohne Karmin	plötzl. Tod	3 Min.	—	15 Min.	25 Min.	teilen sich nicht durch mehr als 24 Std.
mit Karmin	3 Min.	5 Min.	10 Min.	2—24 Std.	nor- male Ver- meh- rung	normale Vermeh- rung

Tabelle 9.
Versuch Nr. 15.

Konzentration des Chinins im Medium in Proz.	0,01	0,005	0,0025	0,001	0,0005	Kontrolle (ohne Chinin)
Zahl der von 20 Infu- sorien durchschnittlich gebildeten Karminvak. nach 1 Std.	—	3,5	4,7	9,3	11,4	13,3
nach 24 Std.	2,2	7,0	17,8	20,3	16,3	21,7
Zahl der Generationen pro Tag	1,1	0,8	0,9	1,25	1,12	0,9

Tabelle 10.

Zeiträume, in denen die Vakuolen gezählt wurden	Durchschnittliche Zahl der Karminvakuolen, von 20 Infusorien gebildet		Differenz	Anzahl der Generationen nach 24 Stunden	
	Karmin	Karmin + 0,0025proz. Chinin		Karmin	Karmin + Chinin
Versuch Nr. 16					
nach 24 Std.	45,0	25,0	— 20,0	0,5	0,5
„ 48 „	50,0	40,0	— 10,0	0,75	0,5
„ 72 „	15,3	0,9	— 14,4	1,2	1,3
Versuch Nr. 17					
nach 24 Sdt.	25,7	9,5	— 16,2	0,5	0,55
„ 48 „	18,5	11,9	— 6,6	0	0,35
„ 96 „	16,2	16,8	+ 0,6	1,1	1,4

Alle diese Versuche zeigen:

1. daß eine negative Reaktion auf eine giftige Substanz schneller hervorgerufen wird und daß die chemische Beschaffenheit der Partikeln eine bedeutende Rolle bei der Nahrungsauswahl spielt;

2. daß die Schnelligkeit des Auftretens der negativen Reaktion von der Konzentration der Giftstoffe abhängt;

3. daß die Teilungsrate in einer Lösung mit Karmin + Brillantkresylblau, wenn auch etwas niedriger als in einem Medium mit reinem Karmin, so doch ziemlich hoch ist und sich auf 1—2,5 Generationen in 24 Stunden beläuft. Was die Versuche mit Chinin anlangt, so kann nicht der geringste Unterschied in der Teilungsrate festgestellt werden¹⁾. Es tritt in diesem Falle keine Depression ein und folglich kann sie auch nicht als Ursache der negativen Reaktion betrachtet werden.

Versuche von analogem Charakter wurden von LUND (1914 a) ausgeführt. Als Futter für *Bursaria* verwendete er Dotter, und zwar ungefärbt oder gefärbt mit Saffranin, Janusgrün, Hämatoxylin, Kongorot und Sudan III. Die Menge der aufgenommenen Dotterteilchen sank mit dem Ansteigen der Konzentration des schädlichen Farbstoffs im Dotter; die Tiere verhielten sich ganz normal und blieben bis zum Schluß des Experiments unbeschädigt. LUND sagt darüber folgendes: „In schwach konzentrierten Lösungen des verwendeten Farbstoffs sind die chemische Beschaffenheit der Körnchen zusammen mit der Menge des adsorbierten Farbstoffs die wesent-

¹⁾ FEILER (1929) hebt hervor, daß Chinin eine oligodynamische Wirkung besitzt und in ganz geringfügigen Konzentrationen eine stimulierende Wirkung auf das Teilungstempo hat.

lichen Faktoren, welche die Menge der aufgenommenen Körnchen bestimmen.“

V. Chemotaxis und Nahrungsauswahl.

Falls in dem Prozeß der Nahrungswahl die chemische Zusammensetzung der Versuchssubstanz von selbständiger Bedeutung ist (wie der chemischen Beschaffenheit des Mediums selbst BARRAT, 1905), so muß natürlicherweise zwischen den beiden Erscheinungen der Nahrungsauswahl und der Chemotaxis eine gewisse Beziehung bestehen. Diese Tatsache ist bereits von METALNIKOW (1911) vermerkt worden.

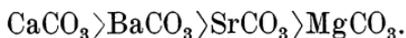
Die Erscheinungen in der Chemotaxis und der Nahrungsauswahl werden nicht nur bei Ciliaten, sondern auch bei anderen Protozoen beobachtet, so z. B. bei den Rhizopoden, welche keinerlei Cilien oder Geißeln besitzen, und auch an isolierten Zellen, z. B. den Phagocyten (METALNIKOW).

Eine negative Bewegungsreaktion wird im allgemeinen durch giftige Substanzen hervorgerufen, die auf das Protoplasma chemisch einwirken. Andererseits verursacht die chemische Einwirkung auf das Protoplasma eine negative Verdauungsreaktion. In ihrem Bemühen, der Einwirkung der giftigen Substanzen zu entgehen, entfernen sich die Infusorien aus deren Wirkungsbereich. Ist dies unmöglich, so treiben sie die Partikeln mittels der Cilien weg.

Die nach der Methode von JENNINGS durchgeführten Versuche bestätigen die oben erwähnten Erwägungen.

1. Versuche mit Karbonaten.

Nach den Angaben von DEMBOWSKY (1922 a, b) und nach meinen eigenen nimmt *Paramecium* verschiedene Karbonatpartikeln in unterschiedlichen Mengen auf. Die Anzahl der gebildeten Vakuolen kann folgenderweise angeordnet werden:



Die Versuche mit diesen Salzen¹⁾ wurden zuerst in der üblichen Art und dann nach der Methode von JENNINGS durchgeführt. Im letzteren Falle wurde das Deckglas (50 × 50) mit Wachsfüßchen versehen und auf den Objektträger gelegt. Zwischen die beiden Gläser kam die Lösung mit einer an Paramäcien reichen Kultur. Nachdem die Tiere in dieser Kammer gleichmäßig verteilt waren,

¹⁾ Diese Salze wurden wegen ihrer geringfügigen Löslichkeit verwendet. Die Kristalle wurden sorgfältig in einem Mörser zerkleinert. In allen Experimenten wurden gleiche Mengen des erhaltenen Pulvers verwendet.

wurde ein Tropfen einer Aufschwemmung der zu untersuchenden Substanz mittels eines Kapillarröhrchens eingeführt. Nach wenigen Minuten konnte eine Reaktion der Tiere beobachtet werden.

Reaktion auf CaCO_3 (Versuch Nr. 18).

Ein Tropfen einer CaCO_3 -Aufschwemmung wird mittels eines Kapillarröhrchens unter das Deckglas eingeführt. In 3—5 Minuten tritt eine deutliche Reaktion auf: Viele Paramäcien dringen in den Tropfen ein; ein Teil von ihnen verbleibt darin, bildet eine kleine Ansammlung¹⁾ und beginnt Vakuolen mit den Kalkteilchen zu bilden. Die Reaktion ist demnach positiv, obgleich sie nur schwach zum Ausdruck kommt.

Reaktion auf BaCO_3 (Versuch Nr. 19).

Auf BaCO_3 ist keinerlei Reaktion zu bemerken. Im Verlauf einer Stunde ist die Anzahl der Tiere innerhalb und außerhalb des Tropfens die gleiche.

Reaktion auf SrCO_3 und MgCO_3 (Versuche Nr. 20 und 21).

Von dem ersten Augenblick des Experiments an ist eine negative Reaktion zu beobachten; die auf MgCO_3 ist besonders stark. Die Paramäcien dringen nicht in den Tropfen der MgCO_3 -Suspension ein; sie befinden sich zuerst an der Peripherie des Tropfens und erweitern den Umkreis sehr schnell. Die Reaktion auf SrCO_3 ist im Verlauf der ersten 10 Minuten die gleiche, aber nach ungefähr 10—15 Minuten durchqueren die Tiere den Tropfen, ohne sich in ihm aufzuhalten. Die Reaktion, die zu Anfang scharf ausgeprägt war, verschwindet allmählich.

2. Versuche mit Karmin und Brillantkresylblau.

Reaktion auf reines Karmin (Versuch Nr. 22).

Während der ersten 5 Minuten, nachdem der Karmintropfen unter das Deckglas gebracht wurde, verteilen sich die Infusorien gleichmäßig über die Kammer; nur ein kleiner Teil sammelt sich in der Mitte des Tropfens an. Nach und nach schwimmt ein Teil von den letzteren aus dem Tropfen heraus, und nach 10 Minuten verbleiben nur mehr 5—6 Tiere in dessen Mitte. Nach 30 Minuten sind die Infusorien aus dem Tropfen verschwunden; eine gewisse Anzahl von ihnen befindet sich an dessen Peripherie und bildet Vakuolen. Zufolge der Diffusion erreichte der Tropfen einen

¹⁾ *Stylonychia pustulata* bildet in CaCO_3 dichte Ansammlungen. (Verf.)

Durchmesser von 10—12 mm und mit der Verbreitung des Tropfens weitet sich auch der Kreis der ihn umgebenden Infusorien. Die Reaktion, die in den ersten 5 Minuten entweder schwach positiv oder ganz indifferent war, wird negativ.

Nur wenige Infusorien weisen eine kleine Anzahl von Karminvakuolen auf. Erst wenn sich das Karmin gleichmäßig über die ganze Kammer verteilt hat, beginnen die Tiere mit der Bildung der Karminvakuolen. Dieser Versuch wurde mehrmals wiederholt und ergab immer das gleiche Resultat.

Bei einer täglichen Beobachtung des Verhaltens der Infusorien in einem Karminmedium können wir feststellen, daß sie während der ersten Minuten bemüht sind, nicht in den Tropfen zu gelangen. Nach 1—2 Stunden, wenn ein Teil des Karmins zu Boden gesunken ist, ändert sich das Verhalten der Tiere: sie bilden eine Ansammlung am Grunde des Tropfens und beginnen Karmin aufzunehmen. Solche Anhäufungen sind nach 24 Stunden besonders stark. Die Tiere sind zu diesem Zeitpunkt mit Karminvakuolen vollgepfropft. In wenigen Tagen ist ihr Verhalten wiederum anders: der Großteil der Infusorien oder alle befinden sich an der Peripherie der Uhrschale bzw. genau an der Stelle, wo am wenigsten Karmin vorhanden ist. In diesem Fall sind die Tiere meist frei von Karminvakuolen.

Reaktion auf Karmin + Brillantkresylblau (Versuch Nr. 23).

Ein Tropfen einer reinen Karminaufschwemmung in 0,04 proz. Brillantkresylblau wird unter das Deckglas eingeführt¹⁾. Während der ersten 3—5 Minuten schwimmen die Infusorien in dem Tropfen und bilden Vakuolen, deren Anzahl jedoch kleiner ist als in dem Versuch mit reinem Karmin. Haben sie das Karmin erreicht, so führen sie bestimmte Bewegungen aus, welche auf ihre Bemühungen hindeuten, wieder aus dem Tropfen herauszugelangen. Nach 10 Minuten verschwinden die Infusorien aus dem Tropfen und befinden sich nur in spärlicher Zahl an dessen Peripherie. Eine solche Reaktion dauert 30 Minuten und länger.

Reaktion auf Brillantkresylblau (Versuch Nr. 24).

Ein Tropfen von 0,0001 proz. Brillantkresylblau (ohne Karmin) wird unter das Deckglas gebracht.

¹⁾ Der Zusatz eines solchen Tropfens zu 1 ccm des Kulturmediums entspricht einer 0,002 proz. Konzentration in den vorhergehenden Versuchen.

Starke negative Reaktion von der allerersten Minute an. Am Rande des Tropfens kehren die Tiere scharf um und schwimmen nicht in das Brillantkresylblau hinein. Der Umkreis der Infusorien weitet sich zufolge der Diffusion des Farbstoffes. Die Menge der Infusorien an der Peripherie des Tropfens und im übrigen Medium ist die gleiche.

Die Reaktion auf reines Karmin ist also zuerst schwach positiv, dann indifferent und schließlich schwach negativ. Die Reaktion auf Brillantkresylblau + Karmin ist zuerst indifferent und wird später negativ, während die Reaktion auf eine reine Lösung von Brillantkresylblau offensichtlich negativ ist.

3. Versuche mit Karmin und Chinin.

Analoge Versuche wurden mit salzsaurem Chinin ausgeführt. Die Konzentration des reinen Chinins war 0,001 Proz.; die Menge des Chinins in der Karminaufschwemmung 0,01 Proz. Die Reaktion auf reines Karmin war die gleiche wie im Versuch Nr. 22.

Reaktion auf Karmin + Chinin (Versuch Nr. 25).

Nach 3—5 Minuten, nachdem sie mit dem Tropfen in Berührung gekommen sind, kehren die Infusorien scharf um und schwimmen nicht in den Tropfen hinein. Diese Reaktion hält während der ganzen Beobachtungszeit (ungefähr 1 Stunde) an.

In einem gewissen Abstand vom Tropfen befindet sich ein dichter Kreis von Paramäcien. Dies hängt zweifellos damit zusammen, daß hier infolge der Diffusion des Chinins dessen optimale Konzentration erreicht ist.

Reaktion auf reines Chinin (Versuch Nr. 26).

Während der ersten 3—5 Minuten ist die Reaktion stark negativ; die Tiere schwimmen nicht in den Tropfen hinein. Der Kreis der Infusorien erweitert sich entsprechend der Diffusion des Chinins. Allmählich wird die Reaktion schwächer negativ. Nach 30 Minuten durchqueren sie den Tropfen, ohne sich darin aufzuhalten. Ein Teil der Infusorien verbleibt an dessen Peripherie und sammelt sich dort zu dichteren Haufen. Die Reaktion der Infusorien auf eine schwächere Lösung von Chinin, an der Grenze zwischen dem diffundierenden Tropfen und dem übrigen Medium wird positiv. Es ist merkwürdig, daß nach 24 Stunden die gleiche Konzentration des Chinins eine stark positive Reaktion ausübt: die Infusorien sammeln sich in großer Zahl innerhalb des Chinintropfens. Auf Karmin + Chinin fand unter analogen Bedingungen nicht die gleiche Reak-

tion statt. Das Verhalten der Tiere war genau so wie in einer frisch hergestellten Aufschwemmung von Karmin + Chinin.

4. Versuch mit Tusche (Nr. 27).

Im Laufe der ersten 5 Minuten durchqueren die Paramäcien den Tuschetropfen, ohne sich darin aufzuhalten und bilden Vakuolen mit Tusche. Nach 10 Minuten befindet sich eine große Menge von Infusorien innerhalb des Tuschetropfens und nimmt die Partikeln energisch auf.

Nach 15—20 Minuten bilden alle Infusorien trotz des geringen Durchmessers des Tropfens Tuschevakuolen.

5. Versuch mit Indigo (Nr. 28).

Während der ersten 3 Minuten ist die Reaktion auf Indigo leicht negativ; 3—5 Minuten später schwimmen die Infusorien durch den Indigotropfen und bilden Vakuolen. Während der nächsten 10 Minuten befinden sich einige Tiere innerhalb des Indigotropfens; die Reaktion wird demnach positiv. Die Zahl der Infusorien innerhalb des Tropfens ist jedoch kleiner als an seiner Peripherie; im Gegensatz zum Tuscheexperiment, in welchem mehr Tiere innerhalb des Tropfens vorhanden waren, als an dessen Peripherie. Im übrigen verlaufen aber die Versuche ähnlich wie jene mit Tusche.

6. Versuche mit Tusche, Karmin und *Bacterium subtilis* (Nr. 29).

Die Paramäcien sammeln sich sofort in dem Tropfen mit *B. subtilis* an; eine gewisse Anzahl befindet sich innerhalb des Tuschetropfens, im Karmin sind keine vorhanden. Nach einer Stunde sind viele Tiere in dem Tropfen mit *B. subtilis* zu finden, sechs in der Tusche und keines im Karmin.

Nach 2 Stunden ist der Karmintropfen noch immer frei von Paramäcien, in der Tusche verbleiben die sechs Tiere und in dem Tropfen von *B. subtilis* ist ein ganzer Haufen von Paramäcien vorhanden. Alle diese Tiere enthalten eine beträchtliche Anzahl großer Bakterienvakuolen.

7. Versuche mit Bakterien (Nr. 30).

Paramäcien werden unter ein Deckglas (50 × 50 mm) gebracht, und zwar gleichzeitig mit 1. einem Tropfen einer dichten Abschwemmung einer Reinkultur von *B. subtilis*, 2. einem Tropfen von *B. fluorescens liquefaciens* und 3. einem Tropfen von *B. coli communae*.

Während der ersten 3 Minuten erscheinen die Infusorien über die ganze Kammer gleichmäßig verteilt, 3 Minuten später beginnen sie sich innerhalb des Tropfens von *B. subtilis* anzusammeln. In 10 Minuten enthält der Tropfen von *B. subtilis* bereits viele Paramäcien, der Tropfen von *B. fluorescens* nur ca. 2—3, während in dem Tropfen von *B. coli* überhaupt keine vorhanden sind. 30 Minuten später befindet sich der größte Teil der Paramäcien dicht angehäuft innerhalb der Suspension von *B. subtilis* und die wenigen übrigbleibenden Infusorien sind gleichmäßig über die ganze Kammer verteilt, mit Ausnahme des Tropfens von *B. coli*, wo sie gänzlich fehlen. Derselbe Zustand kann mehrere Stunden hindurch beobachtet werden, solange die Bakterien sich nicht über die ganze Schale verteilt haben.

VI. Beziehung zu nahrhaften Substanzen.

Die Versuche von METALNIKOW und anderen Autoren zeigen, daß die Infusorien (*P. caudatum*) nahrhafte Substanzen aufzunehmen vorziehen und daß die Vakuolen, welche aus nahrhaften Partikeln geformt werden, viel länger im Körper zirkulieren, als jene, die aus unverdaulichen (so z. B. Farbstoffen, unlöslichen Salzen, Metallen) gebildet werden. Bietet man ihnen aber irgendeine Substanz zum ersten Male an, so bilden die Paramäcien oft eine große Anzahl von Vakuolen trotz des verschiedenen Nährwerts der betr. Substanz. Immerhin kommt es aber auch häufig vor, daß die Infusorien ausschließlich Vakuolen mit Bakterien bilden, wenn auch Karmin oder Tusche dem Medium, in dem sie sich befinden, zugesetzt wurde.

Einige Experimente seien hier angeführt.

1. Beziehung zu Karmin und Tusche in Gegenwart nahrhafter Substanzen.

Versuch Nr. 31 (254) mit einer Kontrollkultur, 27. Januar 1926.

Am 27. Januar wurden 10 Infusorien in je eines von drei Uhrschildchen mit 1 ccm der synthetischen Nährlösung übertragen: a) wurde mit Karmin gefüttert, b) mit Karmin + Hefe, c) mit Tusche + Hefe.

Am 28. Januar wurden die Vakuolen gezählt.

Zehn Infusorien wiesen im Durchschnitt auf:

- | | | | | |
|----|-----|------------------|--------|-------------------|
| a) | 5,9 | Karminvakuolen + | 8,7 | Bakterienvakuolen |
| b) | 2,8 | „ | + 16,8 | Hefevakuolen |
| c) | 2,2 | Tuschevakuolen + | 27,3 | „ |

Versuch Nr. 32 (423) mit einer Kontrollkultur, 17. Jan. 1928.

Am 17. Januar wurden je zehn Infusorien in fünf Uhrschaalen mit 1 ccm eines sterilen, synthetischen Kulturmediums gebracht.

Ein Tropfen einer Reinkultur von *B. subtilis* + ein Tropfen Karmin wurde der Uhrschaale Nr. 1 zugefügt.

Ein Tropfen einer Reinkultur von *B. subtilis* wurde der Schale Nr. 2 zugefügt.

Ein Tropfen Karmin wurde zur Schale Nr. 3 hinzugetan.

Ein Tropfen einer Reinkultur von *B. fluorescens* + ein Tropfen Karmin der Schale Nr. 4 zugefügt.

Ein Tropfen einer Reinkultur von *B. fluorescens* der Schale Nr. 5.

Vom 17.—21 Januar wurde die Anzahl der Infusorien und die Menge der Nahrungsvakuolen täglich bestimmt; jeden Tag wurden zehn Infusorien in eine neue sterile Lösung mit frischem Futter übertragen (Tabelle 11 s. S. 51).

Versuch Nr. 33 (426) mit einer Kontrollkultur, 28. Januar 1928.

Je zehn Infusorien wurden in fünf Uhrschaalen mit 1 ccm Teichwasser gebracht.

Ein Tropfen Karmin wurde zugefügt der Schale Nr. 1.

Ein Tropfen Karmin + ein Tropfen *B. subtilis* wurde zugefügt der Schale Nr. 2.

Ein Tropfen Tusche wurde zugefügt der Schale Nr. 3.

Ein Tropfen Tusche + ein Tropfen *B. subtilis* wurde zugefügt der Schale Nr. 4.

Ein Tropfen *B. subtilis* wurde zugefügt der Schale Nr. 5.

Am 29. wurden die Vakuolen gezählt.

	Im Durchschnitt:		
	Karminvakuolen	Bakterienvakuolen	Summe
Nr. 1	1,4 komp. + 15,8 inkomp.	11,5	28,7
Nr. 2	0 „ + 0 „	26,2	26,2
	Tuschevakuolen		
Nr. 3	46,5 komp. + 9,9 inkomp.	2,0	58,4
Nr. 4	0 „ + 5,0 „	19,0	24,0
Nr. 5	— „ —	26,4	26,4

Ähnliche Ergebnisse wurden bei einer Anzahl analoger Versuche erhalten.

Wir sehen demnach, daß die Nahrungsauswahl nicht bei der Unterscheidung zuträglicher von nicht zuträglichen Partikeln Halt

Tabelle 11.

18. Januar	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
Zahl der Infusorien	10	18	7 ¹⁾	8 ¹⁾	18
Durchschnittliche Anzahl der Vakuolen					
Kompakte Karminvakuolen	0,7	—	8,5	0,0	—
Inkompakte Karminvakuolen	1,5	—	4,0	0,0	—
Bakterienvakuolen	31,8	22,3	11,0	32,0	28,1
Gesamtzahl der Vakuolen:	34,0	22,3	23,5	32,0	28,1
19. Januar	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
Zahl der Infusorien	22	20	10	16	11
Durchschnittliche Anzahl der Vakuolen					
Kompakte Karminvakuolen	0,0	—	11,5	0,8	—
Inkompakte Karminvakuolen	1,4	—	1,2	4,7	—
Bakterienvakuolen	14,4	22,4	0,5	12,9	19,7
Gesamtzahl der Vakuolen:	15,8	22,4	13,2	18,4	19,7
20. Januar	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
Zahl der Infusorien	15	22	10	12	20
Durchschnittliche Anzahl der Vakuolen					
Kompakte Karminvakuolen	0,0	—	1,6	0,2	—
Inkompakte Karminvakuolen	0,7	—	1,6	1,3	—
Bakterienvakuolen	14,4	18,8	7,7	10,5	10,3
Gesamtzahl der Vakuolen:	15,1	18,8	10,9	12,0	10,3
21. Januar	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
Zahl der Infusorien	14	22	11	12	10
Durchschnittliche Anzahl der Vakuolen					
Kompakte Karminvakuolen	0,0	—	3,1	0,0	—
Inkompakte Karminvakuolen	0,0	—	0,6	0,4	—
Bakterienvakuolen	9,1	20,0	5,0	3,9	6,9
Gesamtzahl der Vakuolen:	9,1	20,0	8,7	4,3	6,9
Tägliche Teilungsrate im Durchschnitt von 4 Tagen	0,5	1,0	0,13	0,35	0,48

macht. Die Infusorien unterscheiden auch die einen Bakterienarten von den anderen. Sie nehmen verschiedene nahrhafte Substanzen nicht mit der gleichen Bereitwilligkeit auf.

Es wäre noch zu bemerken, daß ebenso wie die Infusorien auch Amöben und Flagellaten die Fähigkeit zur Auswahl bestimmter Bakterien als Nahrung besitzen (SCHAEFFER, 1916; WILKER, 1911; OEHLER, 1919; SEWERTZOWA, 1927.)

Unsere Versuche zeigen, daß Paramäcien, welche nie zuvor in einem Karminmedium waren, imstande sind, vom allerersten Tage

¹⁾ Ein Teil der Infusorien starb.

an Karmin oder Tusche zurückzuweisen, wenn das Medium eine ausreichende Menge von Bakterien oder anderen nahrhaften Partikeln enthält. Wenn letzteres der Fall ist, so ist die Zahl der Bakterienvakuolen größer. Dies wurde auch von SCHAEFFER (1910) für *Stentor* hervorgehoben. METALNIKOW stellt fest, daß bei Verwendung der Bakterien: *B. coli*, *B. proteus*, *B. subtilis* als Futter für Paramäcien der Verdauungsvorgang und die Zirkulation der Vakuolen bedeutend länger dauert, wenn sie mit den beiden ersten Spezies, bedeutend kürzer, wenn sie mit *B. subtilis* gefüttert werden. Er schließt daraus, daß *B. subtilis* als Futter weniger geeignet ist als *coli* oder *proteus*. Meine Versuche führten jedoch zu anderen Ergebnissen. Die Zahl der Vakuolen, die *Paramaecium caudatum* mit *B. subtilis* bildet, ist größer als die Zahl der mit *B. coli* oder *B. fluorescens liquefacens* gebildeten.

Wenn wir die chemotaktische Reaktion auf Karmin, Karmin + Brillantkresylblau oder + Chinin, Indigo, Tusche und die oben erwähnten Bakterien mit der Verdauungsreaktion auf die gleichen Substanzen vergleichen, können wir eine genaue Übereinstimmung feststellen. Die Zahl der gebildeten Vakuolen verringert sich in folgender Reihenfolge: *B. subtilis* > *B. fluorescens* > Indigo > Karmin > Karmin + Chinin, Karmin + Brillantkresylblau¹⁾; CaCO_3 > BaCO_3 > SrCO_3 > MgCO_3 . Wenn die Paramäcien eine bestimmte Zeit hindurch in Anwesenheit einiger von diesen Substanzen kultiviert werden, nimmt die Vermehrungsgeschwindigkeit stufenweise ab. So ist die Teilungsrate am größten bei Fütterung mit *B. subtilis*, während sie mit *B. fluorescens* (und *B. coli*) bedeutend kleiner ist, was auch von HARGITT und FRAY (1917) hervorgehoben wurde.

Karmin verringert ein wenig die Vermehrungsenergie, ebenso auch die Karbonate mit Ausnahme von CaCO_3 .

Die chemischen Eigenschaften der verwendeten Substanzen beeinflussen sowohl die Bewegungsreaktionen als auch den Verdauungs- und sogar den Vermehrungsvorgang, indem sie die Intensität dieser Funktionen entweder erhöhen oder erniedrigen.

VII. Wirkung der Wasserstoffionen auf die Ernährung.

Wenn man die Wirkung der chemischen Eigenschaften des Mediums auf die Fähigkeit der Protozoen, ihre Nahrung zu wählen, studiert, stößt man auf große Schwierigkeiten. Mit der Änderung der chemischen Zusammensetzung der Lösung und ihrer Wasser-

¹⁾ Entsprechend der Konzentration.

stoffionenkonzentration findet auch eine Veränderung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der Nahrungssubstanzen statt.

Wenn man ein Experiment über den Einfluß der Wasserstoffionen auf die Phagocytose anstellt, kann man nie genau feststellen, ob die Änderung in der Reaktion des Organismus nur auf die direkte Wirkung der H- und OH-Ionen zurückgeht oder als Folge der Änderungen der Eigenschaften der Partikeln in Zusammenhang mit den chemischen Eigenschaften der Lösung auftritt. So adsorbiert Karmin H-Ionen, was zur Folge hat, daß einerseits die Reaktion der Lösung alkalisch wird, andererseits das Karmin neue physikochemische Eigenschaften erlangt. Bei starker Alkalität findet eine Auflösung des Karmins statt, was wiederum eine Veränderung der Reaktionen bei den Infusorien hervorruft. Deshalb können die Versuche von KOLTZOFF (1915) an *Carchesium* und die meinen an *Paramaecium* nur eine allgemeine Vorstellung über den Einfluß der Wasserstoffionen auf die Phagocytose vermitteln, geben aber keinesfalls die Möglichkeit, genau festzustellen, welche Menge von H- und OH-Ionen einmal die eine, ein anderes Mal die andere Reaktion bei den Infusorien hervorruft. Es ist auch gegenwärtig sehr schwer zu entscheiden, ob die Reaktion der Infusorien sich als Folge der Veränderung der H- und HO-Ionenkonzentration ändert oder als Folge der Anionen und der undissoziierten Moleküle, sofern wir es mit einem Puffer zu tun haben. Bei ganz sorgfältigen Versuchen ist es nicht nur notwendig, eine Lösung von bestimmter Zusammensetzung oder destilliertes steriles Wasser zu verwenden, sondern auch die Individuenzahl in einem bestimmten Volumen der Lösung und die genauen Mengen der Versuchssubstanzen zu kennen und überdies das p_H vor und nach Zusatz dieser Substanz festzustellen. Unsere Aufgabe schloß eine derartige Untersuchung nicht ein.

Meine Absicht war, festzustellen, innerhalb welcher Grenzen der p_H -Schwankungen in einem Medium die Phagocytose auftritt und wie diese Schwankungen die Zahl der sich bildenden Vakuolen beeinflussen.

1. Versuche mit Tusche.

Bei den Versuchen mit Tusche wurde das Phosphat nach SÖRENSEN als Puffer und eine sterile 0,05 proz. Fleischextraktlösung als Medium benutzt. Der Puffer mit verschiedenen Konzentrationen der H- und OH-Ionen in der Menge von 0,1 ccm wurde 0,9 ccm einer Fleischextraktlösung zugefügt. Danach wurde das p_H gemessen.

Die Berechnung der Vakuolen wurde jedesmal an 20 Infusorien durchgeführt. (Tabelle 12 S. 55.)

Diese Versuche zeigen, daß die Konzentration der H- und OH-Ionen bei einem p_H unter 6,0 und über 7,5 die Phagocytose ein wenig herabsetzt ¹⁾.

Die Vakuolen wurden nach 1, 1½ und 2 Stunden gezählt, um das Verhalten der Infusorien gegenüber Tusche nach verschiedenen Zeitabschnitten festzustellen. Obgleich diese Versuche an verschiedenen Tagen angestellt wurden, zeigen sie doch deutlich, daß während der ersten Stunde oder nach 1½ alle Vakuolen, was ihr Volumen und ihre Kompaktheit anbelangt, ziemlich einheitlich sind und ungefähr einer Einheit (d. i. eine normale kompakte Vakuole) entsprechen. Nach 2 Stunden sind einige Verschiedenheiten zu merken. Bei einem p_H von 6,1—7,15 sind die Vakuolen beträchtlich größer und deshalb auch ihre durchschnittliche Anzahl auf die Einheit umgerechnet. Wenn das p_H der Lösung niedriger ist als 6,0, steigt die Zahl der Vakuolen wesentlich. Mit anderen Worten: die Reaktion auf Tusche bei verschiedenem p_H ist nicht sofort deutlich, sondern erst nach einiger Zeit, nach ungefähr 2 Stunden.

2. Versuche mit Karmin.

In diesen Versuchen wurde $\frac{\text{sekundäres}}{\text{primäres}}$ Natriumphosphat als Puffer benützt; als Nährlösung eine 0,025proz. Fleischextraktlösung. Etliche Messungen des p_H dieses Mediums ergaben die Zahl 6,6.

Am 27. April 1926. 0,1 ccm Phosphatmischung von verschiedenem p_H wurde zu 1,9 ccm Fleischextraktlösung zugesetzt, in der sich, auf mehrere Uhrschaalen verteilt, Infusorien aus der Kontrollkultur befanden. Hierauf wurde das p_H des Mediums gemessen und ein Tropfen einer Karminaufschwemmung zu jeder Uhrschaale hinzugefügt. Die Zählung der Vakuolen ist an jedem Uhrglas an 20 Infusorien ausgeführt worden. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 13 S. 56 zusammengestellt.

Die Infusorien stellen die Aufnahme des Karmins in einem Medium mit einem Puffer von p_H niedriger als 6,4 und höher als 8,0 ein. Die maximale Anzahl von Karminvakuolen wird zwischen dem p_H 6,8 und 7,8 gebildet. Diese Zahlen stimmen jedoch nicht überein

¹⁾ Der Einfluß der H- und OH-Ionen auf die Phagocytose von *Carchesium* wurde von KOLTZOFF (1915) untersucht. In einem sauren Medium von Ch ist 10⁻⁴ hörten die Infusorien mit der Aufnahme von Tusche auf; eine solche Wirkung des Mediums verursachte jedoch den Tod von *Carchesium* vgl. MILLS, 1931.

Tabelle 12.

Nummern der Mischung	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	Kontrolle ohne Puffer	Durchschnittl. Anzahl der Vakuolen
pH der Phosphatmischung	5,28	5,58	5,9	6,2	6,4	6,6	6,8	6,97	7,16	7,38	7,73	8,04	—	
pH von Medium + Phosphatmischung	5,85	5,95	6,1	6,3	6,45	6,6	6,8	7,0	7,2	7,4	7,8	8,0	6,6	
Gesamtanzahl der Tuschevakuolen	5,8	6,8	10,0	10,2	13,3	13,4	12,0	13,9	15,6	12,7	14,5	11,0	11,6	11,6
Durchschnittliche Anzahl der Tuschevakuolen auf die Einheit bezogen	4,1	6,1	9,5	8,9	12,3	13,4	12,0	13,3	15,2	10,3	9,9	9,0	10,4	10,3
pH von Medium + Phosphatmischung	6,1	6,3	6,4	6,5	6,55	6,65	6,8	7,0	7,1	7,3	7,7	8,0	6,8	
Durchschnittl. Gesamtanzahl der Tuschevakuolen	12,3	15,8	15,2	16,3	15,3	15,3	14,0	15,5	16,1	17,0	13,8	11,9	14,0	14,8
Durchschnittliche Anzahl der Tuschevakuolen auf die Einheit bezogen	12,0	16,0	15,0	14,0	14,2	13,1	11,5	14,6	15,4	15,7	12,6	10,3	12,5	13,5
pH von Medium + Phosphatmischung	5,8	6,0	6,1	6,3	6,6	6,8	7,0	7,15	7,2	7,4	7,5	7,8	6,65	
Durchschnittl. Gesamtanzahl der Tuschevakuolen	6,8	8,8	19,2	17,0	24,0	27,0	27,2	23,0	24,2	24,0	18,2	20,8	22,0	20,2
Durchschnittliche Anzahl der Tuschevakuolen auf die Einheit bezogen	4,4	5,9	28,7	27,2	41,0	38,0	31,8	32,2	25,0	25,5	14,7	16,2	15,7	23,5

Tabelle 13.

Nummern der Mischung	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	
pH d. Phosphatmischung	5,4	5,8	6,2	6,6	7,0	7,4	7,8	8,2	8,6	9,0	9,4	
Versuch Nr. 37 (367) am 27.												
Nach 1 Stde.	pH von Medium + Phosphatmischung	6,1	—	6,4	6,8	7,1	7,4	7,7	7,8	8,0	—	8,4
	Gesamtzahl d. Karminvakuolen	5,8	—	15,3	18,0	15,4	20,5	6,7	8,2	0,0	—	0,0
	Anzahl d. Vakuolen a. d. Einheit bezogen	4,8	—	14,5	17,4	14,1	19,0	6,0	6,9	0,0	—	0,0
Versuch Nr. 38 (368a) am 27.												
Nach 1 Stde.	pH von Medium + Phosphatmischung	6,0	6,1	6,2	6,8	7,1	7,3	7,8	8,2	8,6	8,8	—
	Gesamtzahl d. Karminvakuolen	6,8	8,0	10,8	10,0	11,5	7,3	14,9	0,0	tot	tot	tot
	Anzahl d. Karminvakuolen a. d. Einheit bezogen	4,3	4,5	8,5	7,0	8,9	5,1	11,0	0,0			
Versuch Nr. 39 (368b) am 28.												
Nach 24 Stden.	pH von Medium + Phosphatmischung	6,3	6,4	6,6	7,0	7,4	7,6	8,0				
	Gesamtzahl d. Karminvakuolen	7,0	1,7	9,3	22,5	15,8	18,1	12,6	tot	tot		
	Anzahl d. Karminvakuolen a. d. Einheit bezogen	2,7	0,9	6,6	17,7	15,1	12,7	8,2				
	Anzahl der Bakterienvakuolen	7,3	8,0	6,5	1,2	0,6	3,4	7,0				
	Gesamtsumme	14,3	9,7	15,8	23,7	16,4	21,5	19,6				

mit den Ergebnissen von Messungen des p_H ohne Zusatz eines Puffers zum Medium. Die Infusorien leben und teilen sich in Teichwasser mit einem p_H von 8,6—8,7 und in einem Heuaufguß von p_H 6,4—6,8 und nehmen darin sogar Karmin auf.

Neben der Wasserstoffionenkonzentration ist die Zusammensetzung der Puffermischung zweifellos von Bedeutung. Bei den Versuchen mit Karmin wurde ein primäres Natriumphosphat als sekundäres Puffer benützt. Letzteres übt eine hemmende Wirkung auf die Karminaufnahme aus. Im Gegensatz dazu verursacht das Phosphat nach SÖRENSEN bis zu einem gewissen Grad eine positive Reaktion der Tusche gegenüber. Dies kann man aus einem Vergleich der Vakuolenanzahl von Infusorien in einem Medium mit und ohne Puffer — in der Kontrollkultur — ersehen. Die Reaktion des Mediums und wahrscheinlich das Phosphat selbst (das ein Anion ist) übt nicht nur einen Einfluß auf die Quantität der Vakuolen aus, sondern auch auf deren Beschaffenheit.

Man kann beobachten, daß ein derartiges Medium wie Heuaufguß, Teichwasser, Fleischextraktlösung und andere, ihr p_H regulieren (s. auch BOHN und DRZEWINA (1925)). Wenn man die Wasserstoffionenkonzentration einer 1proz. Heuinfusion auf p_H 5,0 herabsetzt, so kann das p_H in 24 Stunden annähernd dieselbe Größe erreichen, die es bis zum Zusatz des Puffers hatte (6,2—6,6).

Das Studium der Beziehung zwischen dem p_H des Mediums und der Teilungsrate fiel nicht mehr in den Rahmen meiner Untersuchungen; nichtsdestoweniger sind einige Angaben bezüglich dieser Frage sicherlich von Interesse. Das p_H des Kulturmediums wurde im allgemeinen vor und nach dessen Wechsel untersucht. Ich habe bereits erwähnt, daß die Reaktion des Mediums allmählich mehr alkalisch wird. Dies wurde in allen Medien konstatiert, die zur Verwendung kamen. Es wurden einige Änderungen in den Reaktionen der Infusorien und der Teilungsrate beobachtet, aber es ist gänzlich unmöglich festzustellen, ob das vom p_H abhängt, oder von dem Gehalt an Kohlensäure oder von anderen chemischen oder mikrobiologischen Veränderungen des Mediums. Überdies verursachte die Übertragung der Infusorien aus dem alten Medium, d. i. Teichwasser mit einem p_H von 8,6 in frisches Teichwasser mit einem p_H von 7,5 in einer ganzen Reihe von Fällen keinerlei Änderung der Teilungsrate (vgl. DARBY, 1929).

Auch die Schwankungen des p_H von 7—7,5 in einer synthetischen Lösung (in der Kultur K, wo innerhalb von 3 Wochen Sieben p_H -Bestimmungen nach je 3 Tagen vorgenommen wurden) haben überhaupt keinen Einfluß auf die Teilungsrate.

VIII. Einfluß der Temperatur auf das Verhalten der Infusorien gegenüber Karmin.

Der Einfluß der Temperatur auf physiologische Vorgänge der Infusorien und anderer Protozoen wurde mehrmals untersucht. In Zusammenhang mit Verdauungsvorgängen fanden LUND, METALNIKOW u. a., daß eine Temperaturerhöhung eine intensivere Bildung von Nahrungsvakuolen bei Infusorien hervorruft.

Solche Erscheinungen wurden festgestellt, als man die Anzahl der Vakuolen verglich, die während eines kurzen Zeitintervalls, 15—30 Minuten oder eine Stunde, gebildet wurden. Es erhebt sich nun die Frage: welche Beziehung zwischen den Infusorien und der Versuchssubstanz wird sich ergeben, wenn man sie längere Zeit — einige Tage — hindurch in verschiedenen Temperaturen kultiviert? Das Interesse an der Lösung dieser Frage gründet sich auf

die Tatsache, daß die Teilungsrate bei niedrigerer Temperatur abnimmt und im Zusammenhang damit die negative Reaktion, welche bei Paramäcien auf unverdauliche Substanzen, z. B. Karmin, eintritt, vermutlich deutlicher zutage treten wird.

METALNIKOW (1913) schreibt diesbezüglich: „Da bei höheren Temperaturen die Teilungsrate größer wird, ist es ganz klar, warum unter solchen Bedingungen die Abneigung gegenüber den gegebenen Substanzen schneller hervorgerufen wird. Und im gegenteiligen Fall: je niedriger die Temperatur ist und je langsamer die Teilung vor sich geht um so schneller tritt die negative Reaktion auf.“

Zwecks Klärung dieser Frage habe ich folgende Versuche angestellt.

Versuch Nr. 40

mit Infusorien der Rohkultur T dem Teichwasser von Alt-Peterhof entnommen.

Am 9. November wurden die Tiere auf je ein Uhrsälchen verteilt und in einen Thermostaten von 20° gestellt. Als Medium wurde das gleiche Teichwasser verwendet, aber zuvor filtriert und auf 70° erwärmt.

Nach zwei Teilungen erhielt ich (am 12.) in jedem der Uhrsälchen vier Infusorien. Die Tiere wurden nun zu zweit auf je eine Uhrschele verteilt. Das Resultat war, daß wir zwei Reihen, I und II von jeder Linie erhielten: a, b, c, d, e, f, g, h, i, j. Beide Serien wurden von a—e in eine kühle feuchte Kammer mit durchfließendem Wasser getan, wo die Temperatur zwischen 10 und 12° schwankte; die andere f—j in einen Thermostat von 20°. Alle Infusorien wurden mit Karmin gefüttert. (Herstellung der Karminaufschwemmung und die Menge der Lösung wie gewöhnlich.)

Am 13. November wurden die Infusorien und die Vakuolen gezählt (s. Tabelle 14 S. 59).

Bei höherer Temperatur bildeten demnach die Infusorien eine größere Anzahl von Karminvakuolen. Die Versuche mit der Serie I und II wurden gleichzeitig und unter ganz entsprechenden Bedingungen durchgeführt. Nichtsdestoweniger wiesen sie eine ziemlich beträchtliche Divergenz in den Durchschnittszahlen auf. So bildeten die Infusorien der zweiten Serie, deren t 20° sogar in etwas geringerer Anzahl von Vakuolen als die Infusorien der ersten Reihe bei t 12°. In den gleichen Linien von ungefähr gleichem Alter treten verschiedene individuelle Abweichungen auf. Aber in denselben Schalen variiert die Zahl der Karminvakuolen der Tochter-

Tabelle 14.

Linie	I				II			
	Anzahl der Karminvakuolen	Durchschnitt	Anzahl der Infusorien	Anzahl der Generationen in 24 Stden.	Anzahl der Karminvakuolen	Durchschnitt	Anzahl der Infusorien	Anzahl der Generationen in 24 Stden.
t 12°								
a	9, 10, 26, 28	18,5	4	1,0	18, 8, 22, 3	13,0	4	1,0
b	20, 28, 27, 28	26,0	4	1,0	30, 8, 17, 20	19,0	4	1,0
c	0, 35, 40, 30	26,2	4	1,0	8, 15, 2, —	8,3	4	1,0
d	5, 13, 5, 10	8,2	4	1,0	0, 0, 40, 30	17,5	4	1,0
e	20, 40, 15, 17	23,0	4	1,0	—	—	—	—
	im Durchschnitt	20,4		1,0		14,45		1,0
t 20°								
f	{20, 58, 47, 50 50, 30, 38, 26	40,0	8	2,0	{35, 60, 50, 35 48, 30, 28, 32	39,7	8	2,0
g	60, 60, 0, 0	40,0	4	1,0	1, 1,5, 2, —	1,5	3	0,5
h	13, 15, 43, 9	20,0	4	1,0	16, 12, 8, 16	13,0	4	1,0
i	{40, 50, 17, 32 42, 31, 47, 40	37,4	8	2,0	{17, 14, 5, 48 32, 22, 17, 31	26,0	8	2,0
j	53, 71, 53, 45	55,5	4	1,0	4, 0, 5, 0	2,2	4	1,0
	im Durchschnitt	38,6		1,4		16,4		1,3

individuen meistens weniger als bei verschiedenen Linien in verschiedenen Schalen.

Je größer die Zahl der geteilten Infusorien in einem Uhrschälchen ist, um so mehr und regelmäßiger bilden sie Karminvakuolen.

In diesem Versuch habe ich verschiedene Linien unter verschiedene Temperaturen gebracht, und demzufolge konnte sich hier der Einfluß der vererbten individuellen Eigenheiten geltend machen.

Die Übertragung eines Tochterindividuums unter andere Temperaturbedingungen verändert die Reaktion der Schwesterzelle auf Karmin auch. Als Beispiel hierfür können außer den oben erwähnten folgende Versuche dienen.

Versuch Nr. 41.

Am 19. November. Eine Uhrschale mit zwei Infusorien der Linie b bei t 12°. Ein Infusor wurde unter t 20° gebracht, der andere bei t 12° gelassen.

Tabelle 15.

Linie	Durchschnittliche Anzahl der Kaminvakuolen und der Generationen pro Tag	Serien I (Versuch Nr. 44) t 12°												Serien II (Versuch Nr. 45) t 20°											
		13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.				
November	a	Generationen	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
		Kaminvakuolen	18,5	0,5	35,0	15,5	20,0	5,5	20,0	3,2	0	5,0	—	9,0	26,0	1	1,5	0	3,0	—	—				
		Generationen	1	1	1	0	1	0	1	0	0	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—				
		Kaminvakuolen	26,0	4,2	23,2	15,0	8,5	12,5	1,7	0	0	—	—	22,0	23,5	9,5	—	—	—	—	—				
		Generationen	1	1	1	—	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
		Kaminvakuolen	26,2	2,0	11,0	—	5,0	0	1,5	1,5	1,5	0	2,0	—	10,5	41,0	1,5	3,5	0	—	—	—			
		Generationen	1	1	1	—	2,0	1	0	1	1	0	—	—	—	1	1	1	0	—	—	—			
		Kaminvakuolen	8,2	—	—	6,5	2,0	6,5	15,0	1,0	1,0	12,0	—	—	1,0	17,5	3,7	1,5	0	—	—	—			
		Generationen	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
		Kaminvakuolen	23,0	3,5	11,0	6,0	0	4,0	2,5	3,5	3,0	7,0	—	20,0	23,7	—	—	1,0	1,2	1,2	3,0	1,0			
j	b	Generationen	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				
		Kaminvakuolen	—	1	23,0	1	0	12,0	3,5	1,7	11,0	0	—	—	19,0	20,2	1	4,5	4,5	1,5	—	—			
		Generationen	—	1	1	0	1	0	1	0	1	0	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1			
		Kaminvakuolen	—	2,5	3,5	3,5	0	1,5	0,2	4,2	4,6	6,0	—	26,0	24,0	27,0	6,5	7,7	1,2	3,7	0	—			
		Generationen	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
		Kaminvakuolen	—	1,5	9,0	3,5	0	0	1,5	0	—	—	—	—	19,0	27,0	1	1,2	1,2	1,2	0	—			
		Generationen	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
		Kaminvakuolen	—	9,7	9,0	3,5	5,0	0	13,5	3,2	—	—	—	—	31,2	7,2	16,5	3,5	1,0	0	—	—			
		Summe Im Durchschnitt pro Tag:	Generationen	1,0	1,0	0,7	0,5	0,5	0,25	0,9	0,6	0,4	0,3	1,4	1,05	1,0	1,1	1,07	0,85	0,3	0,3	0,7	0		
			Kaminvakuolen	20,4	3,9	16,4	7,5	5,5	5,2	7,2	2,3	2,6	6,5	13,7	16,2	23,2	7,3	4,9	1,8	2,2	1,3	3,0	3,0		

Am 20. November.

t 20°, zwei Infusorien.	1.	6 Karminvakuolen,	17 Bakterienvakuolen
	2.	10 „	12 „
t 12°, ein Infusor.	1.	0 „	40 Bakterienvakuolen

Versuch Nr. 42.

Am 20. November. Zwei Infusorien der Linie d bei t 12°. Ein Infusor wurde unter t 20° gebracht, der andere unter t 12°.

Am 21. November.

t 20°, zwei Infusorien.	1.	12 Karminvakuolen,	20 Bakterienvakuolen
	2.	12 „	15 „
t 12°, ein Infusor.	1.	0 „	30 „

Versuch Nr. 43.

Am 20. November. Zwei Infusorien der Linie a bei t 20°. Ein Infusor wurde unter t 12° gebracht, die anderen bei t 20° gelassen.

Am 21. November.

t 20°, ein Infusor.	10 Karminvakuolen,	2 Bakterienvakuolen
t 12°, „ „	0 „	22 „

Dann wurden die Uhrschildchen mit Serie I bei t 12° gelassen, die Serie II bei t 20°. In jedem Uhrschildchen wurde täglich nur ein Infusor gelassen.

Die Ergebnisse der folgenden Versuche sind in Tabelle 15 (S. 60) zusammengestellt.

Wenn man die Anzahl der während eines Tages bei t 10—12° und 20° gebildeten Karminvakuolen miteinander vergleicht, so kann man sehen, daß sich der Einfluß der Temperatur nur während der kurzen Periode der ersten 2 Tage geltend macht. Während dieser Tage bilden die Paramäcien mit t 20° mehr Vakuolen als bei t 12°; dann findet eine Anpassung an die Temperatur und auch an das Karmin statt. Der Abfall der Karminkurve ist bei höherer Temperatur plötzlicher als bei einer niedrigeren. Es ist auch interessant, daß die Vermehrung der Infusorien während der ersten Tage — wie ich ganz allgemein beobachten konnte — das Auftreten der negativen Reaktion auf Karmin nicht verhindert.

Beobachtungen an getrennten Linien zeigen, daß die Beziehung zu Karmin von individuellen Eigenheiten eines jeden Infusors außerordentlich abhängig ist. Von einem anderen Gesichtspunkt aus ist es wiederum interessant, daß einige unbekannte Ursachen, vermutlich kleine Veränderungen des Mediums, vorhanden sind, die

eine gleichzeitige Reaktion auf Karmin hervorrufen. So wurde ein gleichzeitiges Ansteigen der Vakuolenzahl bei t 12^o an fünf Linien am 15., an drei Linien am 19. und fünf Linien am 22. beobachtet.

2. Teil.

Beobachtungen über das Verhalten von lange weitergeführten Kulturen von *Paramaecium caudatum*.

IX. Die Beziehung von *Paramaecium* zur Nahrung und die Teilungsrate in verschiedenen Medien.

Das Verhalten der Protozoen und zahlreiche physiologische Vorgänge stehen in direkter Beziehung zu den Eigenschaften des umgebenden Mediums. Im Zusammenhang damit mußten verschiedenerlei Versuche angestellt werden, und zwar nicht nur unter möglichst gleichen Bedingungen, sondern auch Versuche unter verschiedenen Bedingungen mit Kontrollexperimenten. Außerdem ist der Einfluß des Mediums selbst auf physiologische Vorgänge bei Protozoen von großem Interesse.

Um die Frage bezüglich der Fähigkeit der Infusorien zur Erlernung der Auswahl ihrer Nahrung und zur Vererbung dieser Fähigkeit zu klären, war es notwendig, das Verhalten von *Paramaecium* lange Zeit hindurch tagtäglich zu beobachten.

Die ersten Beobachtungen wurden bereits in den Jahren 1922 und 1923 angestellt. Die Beobachtungen wurden gleichzeitig an einer Reihe von Kulturen im Verlauf von 1—3½ Monaten durchgeführt. Die Hauptergebnisse sind in einer früheren Arbeit (1923) angeführt.

Die Versuche, welche in den Jahren 1925—1928 angestellt wurden, bilden den Gegenstand des vorliegenden Aufsatzes. Zum Zwecke einer gemeinsamen Kontrolle wurden die Versuche an einer ganzen Reihe von Kulturen durchgeführt, was mir gleichzeitig ermöglichte, das Verhalten von *Paramaecium* in verschiedenen Medien zu beobachten.

1. Zusammensetzung und Herstellungsweise der Medien.

Das gebräuchlichste Medium für *Paramaecium* ist Heuaufguß. Für Versuche mit Heuaufgüssen verwendeten wir Heu verschiedener Qualität, von verschiedenen Gegenden stammend. Nicht jeder Heuaufguß stellt ein geeignetes Medium für *Paramaecium* dar; die Eignung hängt hauptsächlich von seinem p_H ab.

Ich habe Heuaufgüsse in verschiedenen Konzentrationen verwendet, 2-, 1- und $\frac{1}{2}$ proz. Die Stammlösung wurde folgendermaßen hergestellt: 2 g Heu wurden 10 Minuten lang in 100 cm destillierten Wassers gekocht und durch Zusatz einer schwachen NaOH-Lösung neutralisiert.

Das dem natürlichen zunächststehende Medium ist Teichwasser, das unter Laboratoriumsbedingungen sicherlich eine etwas veränderte Zusammensetzung erlangt.

Ich nahm das Teichwasser aus dem Scheremetieffteich. Vor Verwendung wurde es filtriert und auf 60—70° erhitzt, um verschiedenerlei Organismen abzutöten. In manchen Fällen wurden die Infusorien in einer 0,025 oder 0,03proz. Fleischextraktlösung, die in destilliertem Wasser angesetzt wurde, kultiviert. Ich möchte aber bemerken, daß in meinen Versuchen die Fleischextraktlösung sich für eine fortlaufende Zucht von *Paramaecium* nicht als geeignet erwies.

Da die Zusammensetzung der natürlichen Kulturmedien für *Paramaecium* beinahe immer unbekannt ist (Heu- oder Salataufguß, Teichwasser), ging ich zu Versuchen an Reinkulturen in synthetischen Lösungen über.

Die Bedingungen, unter denen wir unsere Versuche durchführen, sind dergestalt, daß es sehr schwierig ist, Infusorien in Reinkulturen von Bakterien zu ziehen. Dieser Umstand zwang mich, diese Art von Experimenten aufzugeben, dies um so mehr, als sich *Paramaecium* in Reinkulturen langsamer vermehrt als in Kulturen mit verschiedenen Bakterien.

Die synthetischen Medien von PETERS (1920—1921) für *Colpidium* und von LWOFF (1924) für *Glaucoma* erwiesen sich für meine Kulturen von *Paramaecium* als gänzlich ungeeignet; die Infusorien lebten in diesen Lösungen eine Zeitlang, hörten aber bald auf, sich zu teilen und gingen ein. Durch Kombination verschiedener Salze erhielt ich für die Dauer von 5 Monaten eine normale Teilung und Entwicklung der Paramäcien. Die Zusammensetzung dieses Mediums ist folgende:

NaCl	0,01 Proz.
KCl	0,001 „
MgCl ₂	0,001 „
CaCl ₂	0,001 „
NaHCO ₃	0,002 „
Pepton WITTE	0,01 „

Die Lösung wurde folgendermaßen hergestellt: Die Salze¹⁾ wurden in der oben angegebenen Reihenfolge zur Gänze in Wasser gelöst, das in Glasapparaten zweimal destilliert worden war; so wurde die Stammlösung gewonnen. Diese wurde 10fach verdünnt und dadurch auf den oben angeführten Prozentsatz gebracht. Die Lösung wurde in Proberöhrchen gegossen und im Autoklaven sterilisiert. Das p_H einer solchen Lösung ist 7,0; die Reaktion veränderte sich jedoch (im Fall einer nicht sterilen Lösung) nach einiger Zeit, wurde mehr alkalisch und erreichte das Maximum von 7,5—7,6 gegen Ende der 3. Woche. Aus den Proberöhrchen wurde 1 ccm dieser sterilen Flüssigkeit in eine Uhrschale getan und zehn Infusorien nach sorgfältiger Waschung in einer sterilen Lösung mittels eines Kapillarröhrchens hinein übertragen. Tags darauf wurden die Tiere in eine neue Portion des sterilen Mediums übertragen, die einem anderen Proberöhrchen entnommen wurde. Natürlich wurde das Medium bereits von Bakterien infiziert, während es sich in der Uhrschale befand. Da sich jedoch die Bakterien in diesem Medium nicht gut entwickeln konnten, war ihre Zahl geringfügig. Leider blieb mir die Spezies dieser Bakterien unbekannt. Immerhin gelangten wir mittels dieser Versuche zu einer konstanten chemischen Zusammensetzung des Mediums, das, wenn nötig, immer wieder hergestellt werden konnte. Den Infusorienkulturen wurde kein weiteres Futter zugesetzt.

Eine Liste der Kulturen, die kürzere oder längere Zeit hindurch unter Beobachtung standen, sei hier angeführt.

Kultur A war die hauptsächlich verwendete und dauerhafteste. Sie wurde im Laufe von 2 Jahren fortlaufend beobachtet. Da das Verhalten dieser Kultur sehr interessant und typisch ist, führe ich ihre Lebensgeschichte weiter unten an (S. 65).

Seitenkultur Aa wurde als Ergebnis der Teilung eines der Kultur A entnommenen Infusors erhalten. Sie wurde in einem synthetischen Medium vom 26. März bis 21. September 1926 gehalten.

Kultur B wurde gleichzeitig mit der Kultur A vom 26. Oktober 1925 bis zum 26. März 1926 in einem 0,5 proz. Heuaufguß (1 proz. Heuaufguß 2fach verdünnt mit Teichwasser) gezogen; sie wurde durch Isolierung von zehn Infusorien aus einer Roh-, (Teich-)Kultur gewonnen.

¹⁾ Alle Salze stammten von der Firma KAHLBAUM oder MERK „mit Garantieschein“.

Seitenkultur Ba wurde durch Isolierung von zehn Infusorien aus der Kultur B gewonnen. Die Zucht in 1 proz. Heuaufguß (aus Kiewheu hergestellt) währte vom 12. Dezember 1925 bis zum 4. Januar 1926.

Seitenkultur Bb durch Isolierung von zehn Infusorien aus Kultur Ba gewonnen. Wurde während der Zeit vom 26. Dezember 1925 bis zum 24. Februar 1926 in einem 2 proz. Heuaufguß (aus Kiewheu hergestellt) kultiviert.

Kultur D wurde vom 20. Oktober bis zum 9. November 1925 in 0,5 proz. Heuaufguß gehalten. (Das Heu stammte aus dem Lenin-grader Distrikt.)

Kultur E wurde vom 21. Oktober bis zum 24. November 1925 in einen 0,5 proz. Heuaufguß, hergestellt aus *Phleum pratense* (dem Standardheu JENNINGS') gezogen.

Kultur G wurde am 15. März 1926 aus der Kontrollkultur des Laboratoriums isoliert und in einer 0,03 proz. Lösung von Liebig's Fleischextrakt bis zum 27. März 1926 gezogen.

Kultur K stammt aus derselben Kontrollkultur und wurde in einer synthetisch hergestellten Lösung vom 15. März bis zum 11. April 1926 gehalten.

Außerdem wurden Versuche mit den Linien R, S und T an-gestellt. Einzelheiten über die Kultur sind in der Beschreibung der betreffenden Versuche angeführt. Die Experimente wurden bei einer Temperatur von 20° C durchgeführt. Manchmal war es jedoch unmöglich, diese Temperatur konstant zu halten, da ich die Kulturen auf meine Reise zur Biologischen Station von Murman für die Dauer von ungefähr 2 Monaten und in die Umgebung von Lenin-grad, wo ich den Sommer 1927 zubrachte, mitnahm. Im Sommer stieg die Temperatur des Laboratoriums manchmal auf 25°. Jeden-falls wurden die Hauptversuche in einem Thermostaten bei 20° C durchgeführt.

2. Lebensgeschichte und Verhalten der Kultur A.

(Fig. 1.)

Die Beobachtung der Kultur A begann am 26. Oktober 1925 und dauerte bis zum 5. Dezember 1927. Während dieses Zeit-abschnittes wurde vorwiegend Teichwasser als Medium verwendet, vom 9. August bis zum 30. September 1926 jedoch durch eine in destilliertem Wasser angesetzte 0,025 proz. Lösung von Liebig's Fleischextrakt ersetzt. Zu Beginn wurden die Infusorien täglich

in frische Lösung mit frisch angesetzter Karminaufschwemmung (siehe die methodischen Angaben S. 22) übertragen. Später wurde dies täglich oder alle 2 Tage gemacht. Ein regelmäßiger Wechsel der Lösung verhinderte eine Anhäufung von Stoffwechselprodukten, welche den physiologischen Zustand der Infusorien hätten beeinflussen können. Aus dem gleichen Grund kam das Karmin nicht zu einem gänzlichen Niederschlag.

Bei allen Versuchen wurden die Paramäcien jedesmal in Uhrschaalen mit der gleichen Menge des Mediums (1 ccm) und einer bestimmten Menge der Versuchssubstanz getan (s. S. 22, 27). Die Teilungsrate belief sich im Laufe des ersten Monats auf 85 Proz. im Durchschnitt (bzw. 0,85 Generationen pro Tag). Die Schwankungen waren sehr stark. An manchen Tagen teilten sich die Paramäcien überhaupt nicht, an anderen teilten sie sich zweimal. Im Laufe der ersten 6 Tage schwankte die Zahl der Karminvakuolen zwischen 45 (am 1. Tag) und 23.

Am 6. Tag sank die Zahl der Karminvakuolen, während die der Bakterienvakuolen durchschnittlich 20 betrug. Die durchschnittliche Anzahl der Bakterienvakuolen war bis Anfang Dezember, d. i. im Verlauf ungefähr eines Monats, groß, während die Zahl der Karminvakuolen bis Dezember allmählich sank (Fig. 6 S. 80). Während dieser Periode sank die Teilungsrate von 100 Proz. (in den ersten 10 Tagen) auf 65 Proz. am 40. Tag nach Beginn der Versuche.

Ende Dezember, im Januar und Februar wurden einige Versuche mit den in dem Medium ohne Karmin verbliebenen Infusorien angestellt. Im ganzen waren es 15 Tage, während welcher die Tiere ohne Karmin lebten. Die Folge davon war, daß die Anzahl der Karminvakuolen, nachdem die Paramäcien wieder in ein Medium mit Karmin versetzt worden sind, anstieg; was auf das allgemeine Ansteigen der Karminkurve während dieser Monate einen gewissen Einfluß hatte.

Bis Juli 1926 stieg und fiel die Teilungsrate periodisch, was ein damit in Beziehung stehendes Ansteigen und Abnehmen der Anzahl der Karminvakuolen im Gefolge hatte; niemals jedoch wurde eine so hohe Zahl wie in den ersten 10 Tagen erreicht. Im Mai war die Teilungsrate am niedrigsten; sie betrug 30 Proz. Im Juni stieg sie auf 56 Proz. Während der Zeit vom März bis Juli war die durchschnittliche Anzahl der Karminvakuolen relativ konstant; sie bewegte sich zwischen 5,0 und 3,5. Im Juli reiste ich nach Murman und die Kulturen mußten aus dem Teichwasser in 0,025 proz. Lösung von Liebig's Fleischextrakt übertragen werden, da in dieser

Gegend kein Teich zu finden war. Die Übertragung in die Fleischextraktlösung hatte, verglichen mit den vorangegangenen Monaten, einen Anstieg der Zahl der Karminvakuolen zur Folge. Nach meiner Rückkehr nach Leningrad, im September, wurden die Paramäcien (am 30. September) wieder in frisches Teichwasser aus dem Scheermetieffteich übertragen. Vom 3. Oktober bis zum 1. Dezember konnte ein eigenartiger Vorgang beobachtet werden, nämlich eine energische Vermehrung und eine geringe Anzahl sowohl der Karminals auch der Bakterienvakuolen. Im weiteren Verlauf wurde die Teilung der Infusorien langsamer, hingegen wurden zahlreiche Bakterienvakuolen

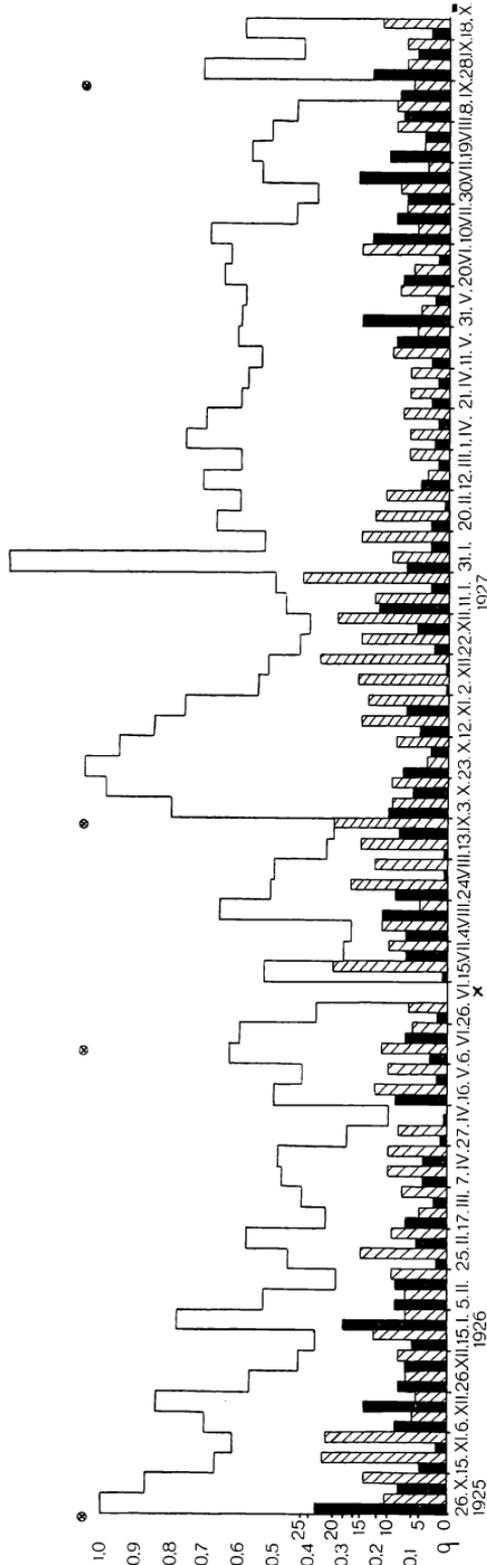


Fig. 1. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate bei der Kultur A im Verlauf von 2 Jahren. Die in gebrochener Linie gezeichnete Kurve stellt den aus der durchschnittlichen täglichen Teilungsrate, d. h. der Zahl der während 24 Stunden gebildeten Generationen abermalig berechneten Durchschnitt für 10-Tage-Perioden dar. Die schwarzen Kolonnen stellen die Zahl der Karminvakuolen, auf die Einheit (einer normalen kompakten Vakuole) bezogen dar, die von zehn Infusorien im Verlauf von 24 Stunden gebildet wurden und zwar wieder im Durchschnitt für 10-Tage-Perioden. Die schraffierten Kolonnen geben dasselbe für Bakterienvakuolen wieder. Der Neugebrauch des Kulturmediums ist durch \otimes bezeichnet.

len gebildet. Im Laufe des zweiten Jahres hatte das Verhalten der Kultur einen völlig anderen Charakter und stand im Gegensatz zu vielen Angaben, welche während der ersten Monate typisch für sie waren.

Die Paramäcien nahmen Karmin in relativ großen Mengen auf und im zweiten Halbjahr des zweiten Jahres war eine steigende Bildung der Karminvakuolen zu konstatieren. Das Verhältnis der Zahl der Karminvakuolen zu der der Bakterienvakuolen war konstant; je größer die Zahl der Bakterienvakuolen war, um so geringer

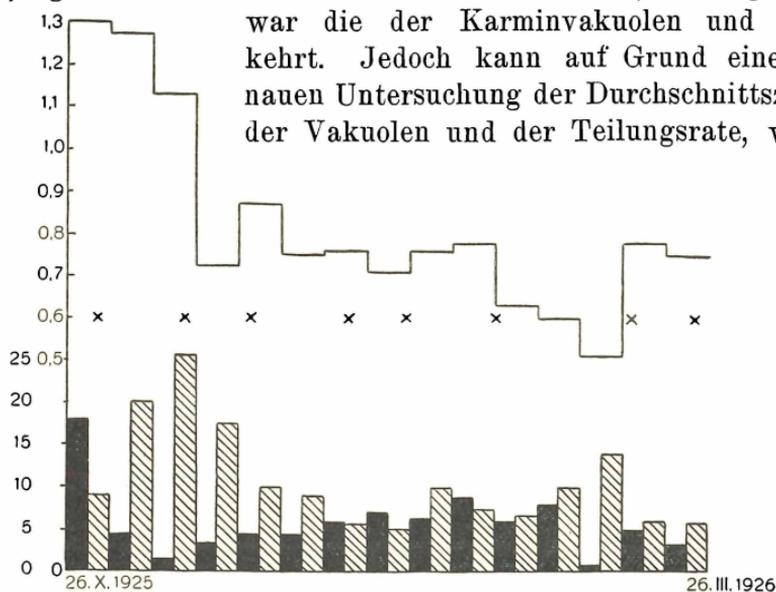


Fig. 2. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate der Kultur B ($\frac{1}{2}$ proz. Heuauflage). Der Wechsel des Heuauflages durch \times gekennzeichnet. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

für jeden Tag berechnet wurden, festgestellt werden, daß diese Angaben mit jenen für die ersten Monate nicht durchaus in Widerspruch stehen. Das Ansteigen der Zahl der Karminvakuolen hat sicherlich ein Ansteigen der Teilungsrate im Gefolge, wenn auch bei weitem nicht so regelmäßig. Im Oktober und November 1927 war die Teilungsrate höher als im Januar und während des Zeitabschnitts von Juni bis Oktober 1927; aber die absoluten Mengen des aufgenommenen Karmins waren geringer. Am 5. Dezember 1927 ging die Kultur im Depressionszustand ein.

Ähnlich wie bei den übrigen Kulturen wurde auch bei Kultur A kein einziges Mal eine Conjugation beobachtet.

3. Das Verhalten der übrigen Kulturen.

Für die Kultur A war während ihres Aufenthaltes in Teichwasser eine relativ niedrige Teilungsrate und eine beträchtliche Anzahl von Karminvakuolen charakteristisch. In Teichwasser gemischt mit Heuaufguß, d. i. also in einem $\frac{1}{2}$ proz. Heuaufguß, ist das Verhalten der Kultur bereits anders (siehe Kultur B, Fig. 2). Das Verhalten der Kulturen A a (Fig. 4) (und K) in einem synthetischen Kulturmedium, B a (Fig. 3) in einer 1proz. Heuinfusion und B b in einer 2proz. Heuinfusion weichen sowohl von der Kultur A als auch untereinander stark ab. Die Unterschiede bestehen in erster Linie in der Anzahl der gebildeten Nahrungs- und Karminvakuolen und in der Teilungsrate.

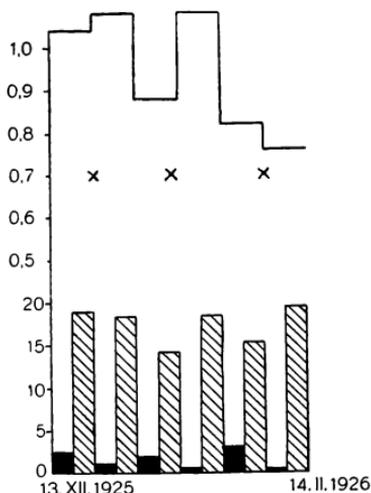


Fig. 3. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate der Seitenkulturen B a und B b in Heuaufguß. Die Bezeichnungen wie in den vorherigen Figuren. Mit \times ist der Wechsel des Mediums bezeichnet. Vom 13. Dezember 1925 an wird die Kultur B a in einem 1proz. Heuaufguß gezogen. Am 26. Dezember wurden die Paramácien in einen 2proz. Heuaufguß übertragen und als Seitenkultur B b bezeichnet. Sie wurde in 2proz. Heuaufguß bis zum Schluß des Experiments gezogen.

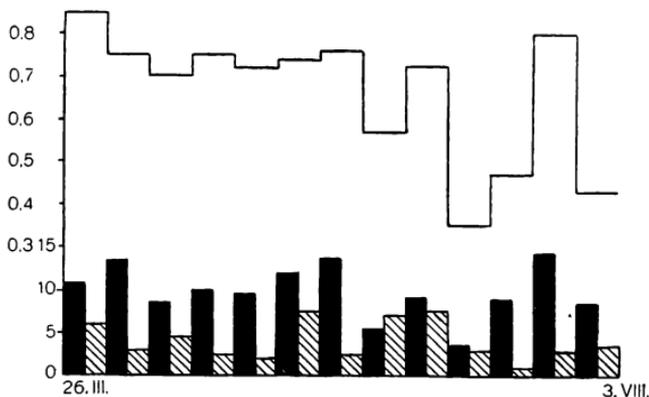


Fig. 4. Vakuolenanzahl und Teilungsrate der Seitenkultur A a in einem synthetischen Medium. Die Bezeichnungen wie in Fig. 1.

4. Der Einfluß des Nährwerts des Mediums auf die Beziehung der Infusorien zur Nahrung.

Da das Verhalten der Infusorien in verschiedenen Kulturmedien verschieden ist, erhebt sich die Frage, ob dies von den chemischen und physikalischen Eigenschaften des Mediums selbst abhängig ist, oder ob die Anwesenheit der Bakterien, welche den Paramäcien als Nahrung dienen, dabei die Hauptrolle spielt. Die Untersuchung der verschiedenen Medien in bezug auf ihren Gehalt an Nahrungstoffen führt uns zu dem Schluß, daß letzterer in erster Linie das Verhältnis der nahrhaften Vakuolen zu den Karminvakuolen bestimmt. Die Kulturmedien, die ich in meinen Experimenten verwendete, können in folgende Reihenfolge entsprechend der Menge der Bakterien, die in ihnen zur Entwicklung kommen, gebracht werden:

- 2 proz. Heuaufguß,
- 1 proz. Heuaufguß,
- 0,025—0,3 proz. Lösung von Liebigs Fleischextrakt,
- Teichwasser + 1 proz. Heuaufguß ($\frac{1}{2}$ proz. Heuaufguß),
- Teichwasser,
- synthetisches Medium.

Bei der Berechnung der durchschnittlichen Anzahl der Karmin- und Bakterienvakuolen, welche täglich gebildet wurden, und der durchschnittlichen Teilungsrate verschiedener Kulturen in verschiedenen Medien, kommen wir zu folgenden Daten (s. Tab. 16 S. 71).

Die Untersuchung dieser Tabelle ermöglicht uns eine ganze Reihe von Schlußfolgerungen:

1. Die Paramäcien bilden mehr nahrhafte Vakuolen in Medien, die reich an nahrhaften Substanzen sind.

2. Die Karminvakuolen herrschen vor in Medien mit wenig Nahrungssubstanzen. Folglich: je geringer die Zahl der nahrhaften Vakuolen, um so größer die Karminvakuolen.

3. Die nahrhaften Vakuolen herrschen in Kulturen mit höherer Teilungsintensität vor, sofern das Medium reich an nahrhaften Substanzen ist. Die Teilungsrate der Kultur K war in einem künstlichen Medium ebenso hoch, wie die der Kultur Ba in einem 1 proz. Heuaufguß; die Zahl der nahrhaften Vakuolen jedoch nur ungefähr halb so groß.

4. Die Gesamtdurchschnittszahl der Vakuolen ist ziemlich konstant und beträgt ungefähr 20, trotz der verschiedenen Beschaffenheit des Kulturmediums, der Teilungsrate und anderer Bedingungen.

Tabelle 16.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Kultur	Medium	Dauer der Kulturen	Anzahl der Generationen während der ganzen Zeit	Anzahl der Infusorien, deren Vakuolen gezählt wurden	Durchschnittliche tägliche Teilungsrate während der ganzen Zeit	Durchschnittliche Anzahl der Karminvakuolen auf die Einheit bezogen	Durchschnittliche Anzahl der Karminvakuolen unabhängig von ihrer Beschaffenheit	Durchschnittliche Anzahl der nahrhaften Vakuolen, frei von Karmin	Durchschnittliche Anzahl aller Vakuolen, täglich während der ganzen Zeit gebildet (8 + 9)
{Ba	1—2 proz.	2 Monate							
{Bb	Heuaufguß	und 10 Tage	66	230	0,94	2,6	5,0	15,6	20,6
B	$\frac{1}{2}$ proz.								
	Heuaufguß	5 Monate	123	800	0,81	5,5	9,4	11,0	20,4
A	Teichwasser	24 Monate	423	3500	0,58	6,0	10,0	10,6	20,6
K	Synthetisches Medium								
		24 Tage	25	220	1,03	8,2	11,7	8,0	19,7
Aa	„	4 Monate	80	500	0,67	9,9	14,3	5,1	19,4

Im allgemeinen nehmen die „rohen“ Infusorien, in ein nahrhaftes Kulturmedium versetzt, zuerst mit großer Energie die nahrhaften Substanzen auf; allmählich nehmen sie aber immer weniger und weniger auf, bis die Zahl der Vakuolen auf die „normale“ Durchschnittsgröße von 20 gebracht wird.

Diese Konstanz der Zahl der geformten Vakuolen, die ganz scharf zum Ausdruck kommt, zeigt, daß *Paramecium* eine bestimmte Menge von Nahrungssubstanz und eine bestimmte Anzahl von Vakuolen für die Abwicklung seiner normalen Funktionen benötigt. Deswegen verursacht das Verschwinden all dieser Vakuolen oft eine Depression und manchmal das Eingehen der Tiere, was von BOZLER (1924) und von mir vermerkt wurde.

5. Die Teilungsrate hängt ab von der Qualität des Futtermaterials, der Beschaffenheit des Mediums, dem Wechsel des Mediums und der Verlängerung der Zuchtdauer in derselben Lösung¹⁾.

¹⁾ Es ist klar, daß auch andere Faktoren, wie Temperatur, die Flüssigkeitsmenge, die Anzahl der Individuen in einem bestimmten Volumen und die Ansammlung von Stoffwechselprodukten, einen Einfluß auf die Teilungsrate haben.

Eine große Menge von Karmin, das infolge des Mangels an nahrhaften Substanzen aufgenommen wird, hat auch die Abnahme der Teilungsrate zur Folge (Kulturen A, A a, B)¹⁾. Was die relativ niedrige Teilungsrate in sämtlichen Kulturen anbelangt, so steht sie vermutlich mit der Tatsache in Zusammenhang, daß die Menge des Kulturmediums für die darin befindliche Anzahl von Infusorien (die Ausgangszahl war 10) ungenügend ist, und auch darin, daß die durchschnittliche Teilungsrate für 10 Infusorien bestimmt wurde.

Es ist bekannt (GREENLEAF, 1926, MEYERS, 1927), daß je größer die Menge der Infusorien in einem bestimmten Volumen des Kulturmediums ist, um so niedriger auch die Teilungsrate ist.

Alle diese Angaben zeigen, daß *Paramecium* die Aufnahme von Karmin verweigert und Bakterien aufnimmt, wenn deren eine große Menge als Futter zur Verfügung steht (siehe S. 49). Das Ergebnis, daß sie kein Karmin mehr aufnehmen, wird in erster Linie durch die Satttheit der Infusorien hervorgerufen. SCHAEFFER stellte dasselbe bei *Stentor* (1910) und bei Amöben (1916) fest. In Kulturmedien, wo die Menge der schwebenden nahrhaften Partikeln geringfügig ist, bestehen große Hindernisse für den Prozeß des „Lernens“, weil es sich als unmöglich erweist, die nötige Menge nahrhafter Substanzen aufzunehmen; was auch der Grund dafür ist, warum die Infusorien eine verhältnismäßig große Anzahl von Karminvakuolen bilden.

5. Der Einfluß anderer Eigenschaften des Mediums.

Nicht alle Erscheinungen im Verhalten von *Paramecium* können durch die Beschaffenheit des Mediums hinsichtlich des Nährwertes bzw. der Menge oder Qualität dieser oder jener Bakterienarten, die in ihnen enthalten sind, erklärt werden. Der physiologische Zustand der Infusorien hängt auch von der chemischen Beschaffenheit des Mediums selbst ab, auch wenn es steril ist. Die Teilungsrate hängt vor allem von diesen Eigenschaften ab. Im allgemeinen weist *Paramecium* in einem Medium mit einer großen Menge von Bakterienfutter eine höhere Teilungsrate auf (s. Tabelle 16; auch ESTABROOK, 1910, BEERS, 1926); das ist jedoch nicht immer der Fall. So ist in einem synthetischen Kulturmedium die Menge der Bakterien sehr

Bei unseren Versuchen wirkten aber diese Faktoren in allen Kulturen mehr oder weniger gleichartig.

¹⁾ Die Abnahme der Teilungsenergie infolge des Mangels an nahrhaften Substanzen wurde von BEERS (1926), MEYERS (1927) sowie durch eine Anzahl von Arbeiten von WOODRUFF erwiesen.

klein und in Zusammenhang damit auch die Anzahl der nahrhaften Vakuolen geringfügig. Im Gegensatz dazu ist im Heuaufguß die Anzahl der Bakterien- und der Nahrungsvakuolen sehr groß, während die Teilungsrate annähernd gleich, und zwar sehr hoch ist. Eine Beschleunigung in der Vermehrung ist auch bei der Kultur A a, die aus der Kultur A in ein künstliches Medium herausisoliert wurde, ersichtlich, trotz der energischen Aufnahme von Karmin.

Wahrscheinlich findet in unserem künstlichen Kulturmedium eine osmotische Nahrungsaufnahme statt, genau so wie in jenen von PETERS und LWOFF. Aber auch diese Ernährungsart bezieht sich auf die chemische Beschaffenheit des Mediums. Welche chemischen Eigenschaften diese Schwankungen in der Teilungsrate hervorrufen, bleibt meist unbekannt. Diese Faktoren können jedoch annähernd bestimmt werden.

In dieser Hinsicht ist die Rolle, welche die Stoffwechselprodukte der Infusorien und Bakterien spielen, recht gut untersucht (WOODRUFF usw.). Außerdem wurden noch andere Erscheinungen beobachtet. So fördert im allgemeinen eine frisch hergestellte Heuinfusion, frei von den Protozoen, die Vermehrung, manchmal wirkt sie wie ein Gift. Letzteres wurde auch von BASKINA (1924) hervorgehoben. Es ist oft vorgekommen, daß die Infusorien nach ihrer Übertragung aus Teichwasser in einen Heuaufguß im Laufe von 24 Stunden und manchmal noch früher zugrunde gingen. Die Giftwirkung der Heuinfusion steigert sich, wenn die Konzentration höher wird und wird schwächer, wenn die Infusion alt wird.

Diese Erscheinung kann vielleicht dadurch erklärt werden, daß ein Heuaufguß, unmittelbar nach der Herstellung besonders stark sauer ist¹⁾. Nach JOHNSON (1929) wird die saure Phase von Fermentation begleitet, wobei dieselbe wahrscheinlich infolge Bakterientätigkeit zustande kommt. Die giftige Wirkung verschwindet, sobald der Heuaufguß neutralisiert wird.

Das Protokoll des jeweiligen Grades der Wasserstoffionenkonzentration zeigt, daß das p_H jenes Mediums zwischen 5,8 und 6,2 schwankt. Das p_H erhöht sich und wird mit dem Alter des Heuaufgusses alkalisch, was durch die Angaben vom PHILLIPS (1922), SKADOWSKY (1915), BEERS (1927) u. a. bestätigt wird. Zu

¹⁾ Es mag noch vermerkt werden, daß das aus dem Leningrader Distrikt stammende Heu die stärkste Säurenreaktion ergab. Ein aus *Phleum pratense* aus der Umgebung Leningrads hergestellter Heuaufguß ist etwas weniger sauer. Die besten Resultate lieferte bei mir eine Infusion, die aus südlichem (Kiew) Heu hergestellt wurde; ihre Reaktion war beinahe neutral (ungefähr 6,9 p_H).

diesem Zeitpunkt kann eine Abnahme der Bakterienmenge festgestellt werden. PETERS (1907) und CRANE (1921) glauben, daß Aufeinanderwechsel von bakteriellen Floren statthat, wobei die Wiederherstellung des der normalen Reaktion entsprechenden p_H durch den zweiten Bakteriencyclus hervorgerufen wird.

6. Wechsel des Mediums.

Nach WLADIMIRSKY (1916) nehmen die Infusorien nur im Depressionszustand kein Karmin auf. Er nimmt an, daß eine Depression dann auftritt, wenn die Infusorien mehrere Tage hindurch in einem ungewechselten Kulturmedium verbleiben. Wird sie niemals gewechselt, so leiden ihre physiologischen Fähigkeiten, während ein regelmäßiger Wechsel der Heuinfusion die Aktivität der Infusorien und die Anzahl der Karminvakuolen steigern. WLADIMIRSKY's Behauptungen sind nur dann richtig, wenn derselbe Heuaufguß während eines langen Zeitabschnittes von ungefähr 3—4 Wochen¹⁾ verwendet wird, oder wenn die Infusorien in einer Uhrschale mit ungewechseltem Heuaufguß eine Woche hindurch verbleiben (MYERS, 1927, gibt als gleiche Bedingung bloß 4 Tage an). Andererseits leidet der physiologische Zustand von *Paramaecium* und die Zahl der Vakuolen überhaupt nicht, wenn die Tiere in einem nicht gewechselten Medium 2, 3 oder sogar 4 Tage lang verbleiben. Am 4. Tag nehmen sie manchmal mehr Karmin auf als im Laufe der ersten Tage und die Teilungsenergie nimmt nicht ab. Die in Heuaufguß gezogenen Kulturen zeigen einige sehr interessante Verhältnisse (Kultur Ba und Bb, Fig. 5).

Wir sehen, daß der Anstieg der Karminkurve von einer Abnahme der Anzahl der nahrhaften Vakuolen und der Teilungsgeschwindigkeit gefolgt wird und zwar 14—17 Tage nach dem Wechsel des Kulturmediums.

Der Wechsel des Mediums verursacht im allgemeinen kein Ansteigen der Zahl der Karminvakuolen. Im Gegenteil, diese stieg proportional zum Alter des Heuaufgusses. Diese Erscheinung steht vermutlich mit der Abnahme der Zahl der im Medium vorhandenen Bakterien in Zusammenhang und möglicherweise auch mit dem Wechsel der Bakterienflora (PETERS, 1907). Deshalb steigt die Vakuolenzahl und die Teilungsrate wird niedriger, wenn die Infusorien aus dem Heuaufguß in ein „Hungermedium“, d. i. in filtriertes

¹⁾ Eine frische Portion Heuaufguß wurde vom Verf. ungefähr alle 10—14 Tage hergestellt.

und sterilisiertes Teichwasser oder in das von mir verwendete synthetische Kulturmedium übertragen werden. Und umgekehrt nimmt die Zahl der Karminvakuolen ab, während die Zahl der Bakterienvakuolen wie auch die Teilungsrate steigt, wenn die Infusorien aus dem Hungermedium zurück in die Heuinfusion übertragen werden.

Diese Beobachtungen stehen in Widerspruch zu den Behauptungen WLADIMIRSKY'S. Jedoch bestätigen seine eigenen Angaben nicht seine Schlüsse.

WLADIMIRSKY übertrug seine Kultur in einen Heuaufguß mit Karmin am 28. November (1916, p. 487). Während der ersten Tage bildeten die Infusorien zahlreiche Karminvakuolen, was eine Abnahme ihrer Anzahl im Gefolge hatte, so daß das

Verhalten der Infusorien während der ersten Tage vollauf bestätigt wurde. Wir wollen nun folgende Angaben vergleichen. Das Medium wurde am 11. und 21. Dezember und am 2. Januar gewechselt. Das Maximum an Karminvakuolen wurde am 17. und 23. Dezember und am

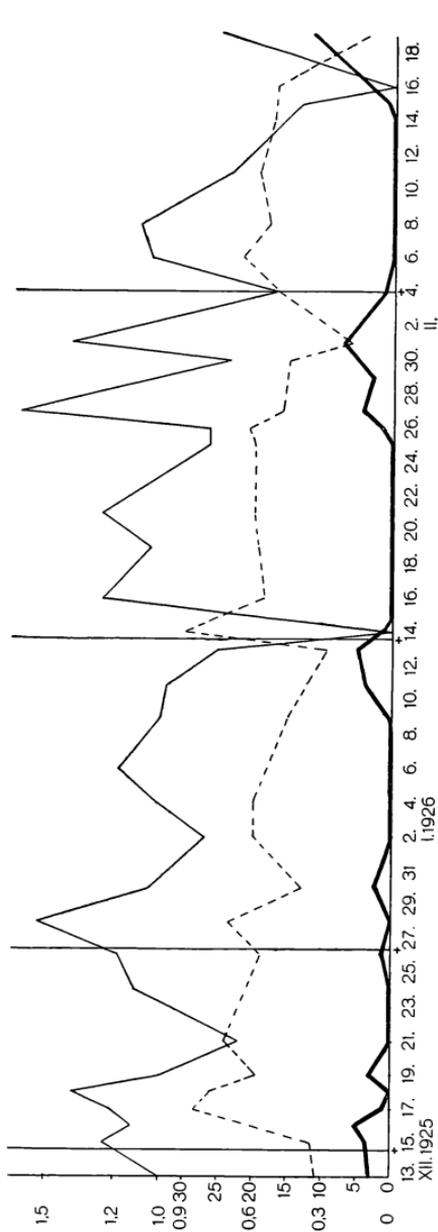


Fig. 5. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate der Seitenkultur Ba und Bb. Der Wechsel der Kulturflüssigkeit durch vertikale Linien bezeichnet.
 - - - zeigt die tägliche Teilungsrate, d. h. die Anzahl der im Verlauf von 24 Stunden gebildeten Vakuolen.
 — zeigt die durchschnittliche Anzahl der Karminvakuolen, auf die Einheit (eine normale kompakte Vakuole) bezogen und von zehn Infusorien während 24 Stunden gebildet.
 ···· zeigt die durchschnittliche Anzahl der Nahrungs-(Bakterien-)vakuolen, von zehn Infusorien während 24 Stunden gebildet.

5.—8. Januar festgestellt, d. h. 6, 2 und 3—5 Tage nach dem Wechsel des Heuaufgusses. Nach dem 8. Januar sinkt die Karminkurve, was nach der Erklärung WALDIMIRSKY'S auf den Zusatz einer großen Menge von Karmin zurückzuführen ist nicht aber auf die lange Verwendungsdauer der Infusion, welche in diesem Fall 14 Tage lang nicht gewechselt wurde. Später, nach 16 Tagen, findet ein unerwarteter Anstieg der Karminkurve statt (18. Januar). Am 21. wird das Medium wieder gewechselt und nur am 7. Tag das Maximum beobachtet. Im Verlauf der folgenden $1\frac{1}{2}$ Monate wird das Karmin in annähernd gleichen Mengen aufgenommen, ungeachtet des Wechsels des Kulturmediums, der bereits keinerlei Änderung in der Reaktion der Tiere hervorruft. So wurde die Heuinfusion 9mal gewechselt, aber nur 4mal kann das Ansteigen der Karminkurve mit dem Wechsel des Mediums in Übereinstimmung gebracht werden; und mit einer einzigen Ausnahme fand das Ansteigen nach ungefähr 4 Tagen oder noch mehr statt.

Außer den in den Tabellen wiedergegebenen Daten (die Kurve der Kultur B am 4. November und 20. Januar usw.), die als Ergebnis der direkten Beobachtung des Verhaltens der Kulturen gewonnen wurden, wurden auch spezielle Versuche angestellt¹⁾. Einige von ihnen mögen hier angeführt werden:

Versuch Nr. 44 (235) mit Kultur B (1 proz. Heuaufguß).

Am 19. November 1925 wurden von 20 Infusorien 10 in einen alten am 4. November hergestellten Heuaufguß versetzt (a), die restlichen 10 wurden in einen frischen, am 18. November hergestellten Heuaufguß (1 Proz.) übertragen (b); alle wurden am selben Tag mit Karmin gefüttert.

Am 20. November, nach 24 Stunden:

Alter Heuaufguß (a). 24 Infusorien aus 10 entstanden.
10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

1,3 normale Karminvakuolen; 23,2 normale Bakterienvakuolen.

Frischer Heuaufguß (b). 20 Infusorien aus 10 entstanden.
10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

2,7 normale Karminvakuolen; 27,6 normale Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 45 (218).

Kultur D wurde vom 20. Oktober 1925 an in 0,5 proz. Heuaufguß gezogen. Vom Beginn des Experiments bis zu dessen Abschluß (7. November), also während 19 Tagen, wurde das Medium nicht

¹⁾ Ein Teil dieser Versuche (Nr. 220, 221, 249) wurde in einem russischen Artikel von mir (Bull. Inst. Lesshaft, 15, 1929) angeführt.

mehr erneuert. Am 29. Oktober wurde zum erstenmal Karmin zugefügt (Tabelle 17).

Tabelle 17.

	Aus 10 In- fusorien ent- standen	tägliche Teilungs- rate in %	10 Infusorien besaßen durchschnittlich			
			kompakte Karmin- vakuolen	in- kompakte Karmin- vakuolen	Anzahl der Karmin- vakuolen auf die Ein- heit bezogen	Bakterien- vakuolen
21. Okt.	22	110				wurden nicht gezählt
22. "	44	210				
23. "	20	100				
24. "	24	120				
25. "	26	130				
26. "	26	130				
29. "	(nach 3 Tagen)					
	62	85	es wird Karmin hinzugefügt			
30. "	13	30	0,0	27,0	13,5	
31. "	20	100	4,3	16,0	12,3	1,0
1. Nov.	20	100	2,7	10,2	7,8	15,2
2. "	13	30	0,0	4,1	2,1	18,6
3. "	18	80	0,0	2,5	1,3	19,5
4. "	14	40	0,0	0,4	0,2	43,0
5. "	18	80	0,0	10,9	5,4	25,2
6. "	24	120	0,0	0,0	0,0	30,8
10 Infusorien werden in Teichwasser übertragen, 10 in Heuaufguß belassen						
7. Nov.	Heu- aufguß 28	140	0,9	9,0	5,4	34,0
	Teich- wasser 27	135	3,9	11,2	9,5	9,1

Versuch Nr. 46 (240).

Kultur A ist konstant in Teichwasser gezogen worden. Am 16. Dezember 1925 wurden zehn Infusorien dieser Kultur in Teichwasser gelassen (a), zehn Infusorien wurden in einen 2proz. Heuaufguß übertragen, der am 18. November aus *Phleum pratense* gewonnen und durch Zusatz von Teichwasser zur Hälfte verdünnt wurde (b); weitere zehn Infusorien wurden in einen 2proz. Heuaufguß übertragen, der am 12. Dezember aus Kiewheu hergestellt worden war (c).

Am 16. wurden alle Infusorien mit Karmin gefüttert.

Am 17. wurden die Infusorien und die Vakuolen gezählt.

a 20 Infusorien aus 10 entstanden; 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt: 12,2 normale Karminvakuolen, 8,1 Bakterienvakuolen.

b 20 Infusorien aus 10 entstanden; 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt: 4,0 normale Karminvakuolen; 4,6 Bakterienvakuolen.

c 26 Infusorien aus 10 entstanden; 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt: 0,0 normale Karminvakuolen; 37,3 Bakterienvakuolen.

Versuche Nr. 47 (298).

Kultur K; synthetisches Medium.

Am 6. April 1926 wurden zehn Infusorien (a) in einem alten, am 14. März hergestellten und mit Bakterien infizierten Medium gelassen; zehn Infusorien (b) wurden in ein steriles frisch hergestelltes, synthetisches Medium gebracht.

Alle Paramäcien wurden am gleichen Tag mit Karmin gefüttert.

Am 7. wurden die Infusorien und die Vakuolen gezählt.

a 40 Infusorien aus 10 entstanden; 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt: 0,2 normale Karminvakuolen; 11,2 Bakterienvakuolen.

b 34 Infusorien aus 10 entstanden; 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt: 11,7 normale Karminvakuolen; 3,5 Bakterienvakuolen.

Wie man aus dem Obigen ersehen kann, hatte der Wechsel des Heuaufgusses keine große Wirkung auf die Anzahl der Karminvakuolen, hingegen wächst die Zahl der Karminvakuolen auf Kosten der Bakterienvakuolen, wenn die Infusorien in ein Kulturmedium (Teichwasser) übertragen werden, in dem eine geringere Menge von Nahrungssubstanzen vorhanden ist. Diese Änderung ist nicht nur durch die Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Mediums hervorgerufen, sondern hauptsächlich durch die Qualität und Quantität der Nahrungspartikeln. Zuzufolge dieser Tatsache erscheinen einige Experimente unklar und einander widersprechend.

Diese strittigen Punkte werden durch eine Zählung der Bakterienvakuolen geklärt. Einige in Zusammenhang mit all den oben erwähnten stehende Experimente werden weiter unten angeführt.

Die abnehmende Lebenstätigkeit oder die Depression der Kultur wird nicht durch das Alter der Heuinfusion verursacht, das in einem Falle 19 Tage erreichte (Versuch Nr. 45).

7. Karmin als Faktor des Mediums.

Karmin ist einer der Faktoren, die das p_H des Mediums regulieren, da es eine negative Ladung besitzt und H- und andere Kationen adsorbiert. In einem alkalischen Medium, bei einem p_H , das 7,8 überschreitet, beginnt Karmin in einem ansehnlichen Ausmaß in Lösung zu gehen. Sowohl gelöstes als auch ungelöstes Karmin

hat einen gewissen Einfluß auf das Verhalten und den physiologischen Zustand der Paramäcien.

Beobachtungen, die im Laufe von 2 Jahren an der Kultur A angestellt wurden, ergaben einige eigenartige Resultate.

Karmin übte ganz zu Beginn des Aufenthaltes der Kultur im Karminmedium eine schädigende Wirkung auf sie aus, manchmal, wenn in großen Mengen aufgenommen, eine direkt giftige. Eine solche Vergiftung hatte manchmal den Tod der Infusorien zur Folge, im allgemeinen resultierte sie jedoch in einer verringerten Teilungsrate. Eine Karminlösung verursachte auch eine niedrigere Teilungsrate. In wenigen Monaten waren keine Anzeichen einer schädigenden Wirkung des Karmins festzustellen und die Infusorien nahmen es bereitwilliger auf. Zu Ende des zweiten Jahres nahmen die Paramäcien nicht nur größere Mengen von Karmin auf als im Laufe der vorhergegangenen Monate, sondern hörten auf, sich zu teilen, wenn sie in ein Medium ohne Karmin übertragen wurden.

Es ist durchaus wahrscheinlich, daß sich die Infusorien im Laufe dieser Zeit an das Karmin als einen Faktor des Mediums gewöhnt hatten, der für ihre normale physiologische Funktion notwendig wurde. Es mag auch sein, daß die Infusorien Karmin, das eine organische Substanz darstellt, teilweise assimilieren.

X. Die „Lernfähigkeit“ der Infusorien in bezug auf die Auswahl ihrer Nahrung.

Um die daran geknüpften Fragen zu lösen, wurde eine große Anzahl von Experimenten unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt. Eine ganze Reihe von Tatsachen spricht für die Annahme, daß bei den Paramäcien allmählich eine negative Reaktion auf Karmin zur Entfaltung kommt.

1. Das Sinken der Karminkurve.

Der erste Beweis für jene Annahme ist das Fallen der Karminkurve, das im allgemeinen am 3.—7. Tag nach der Übertragung der Infusorien in das Karminmedium (bzw. nach 4—10 Generationen) stattfindet. Diese Erscheinung, mehr oder minder stark ausgeprägt, konnte in allen Kulturen festgestellt werden (s. Fig. 6—11). Die Infusorien beginnen die Aufnahme des Karmins zu verweigern und nehmen es während der Zeit von $1\frac{1}{2}$ —2 Monaten nur in ganz geringfügigen Mengen auf. Wenn man mit dem Experiment gerade zu diesem Zeitpunkt aufhörte, könnte man ganz den Eindruck einer

idealen Fähigkeit zum „Erlernen“ der Auswahl ihrer Nahrung gewinnen. Während dieser Periode nimmt *Paramaecium* kein einziges Mal so viel Karmin auf, wie während der ersten Tage. Der Versuch mit den Linien R ist besonders aufschlußreich.

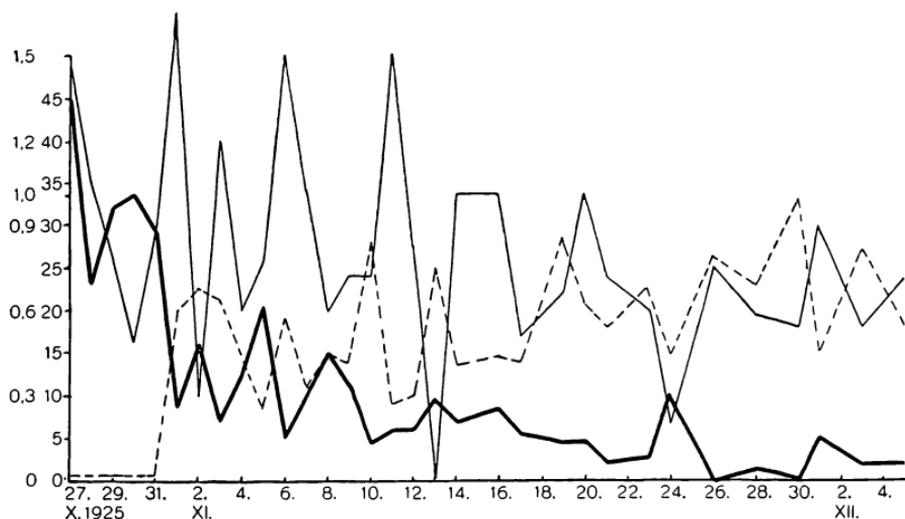


Fig. 6. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate der Kultur A während des 1. Monats ihres Aufenthaltes in einem Medium mit Karmin. (Die Bezeichnungen wie in Fig. 5.)

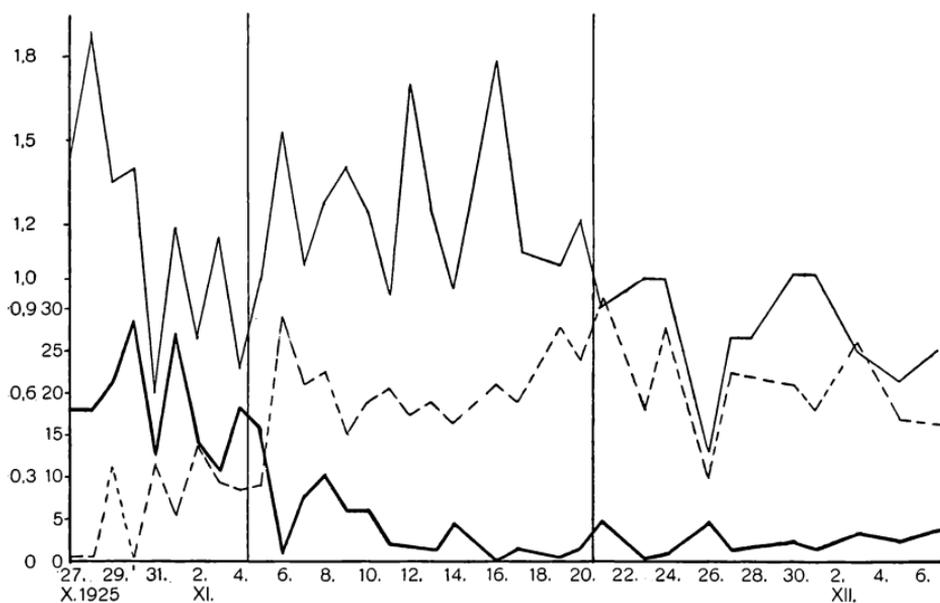


Fig. 7. Vakuolenanzahl und Teilungsrate der Kultur B in einem Heuaufguß während des 1. Monats ihres Aufenthaltes in einem Medium mit Karmin. (Die Bezeichnungen wie in Fig. 5.)

2. Versuche Nr. 48—52 (359—363) mit isolierten Paramäcien.

In allen oben angeführten Experimenten bestimmten wir die durchschnittliche Teilungsrates und die durchschnittliche Anzahl der Vakuolen bei zehn Infusorien. Um das Verhalten eines bestimmten

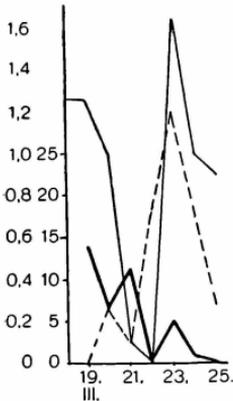


Fig. 8. Vakuolenanzahl und tägliche Teilungsrates der Kultur G in Fleischextraktlösung (0,03 Proz.). (Die Bezeichnungen wie in Fig. 5.)

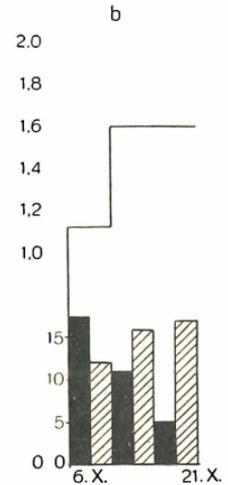
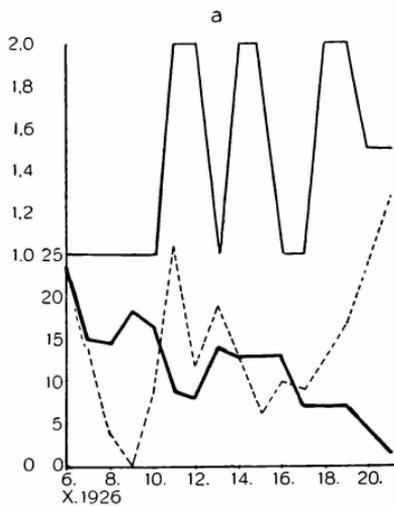


Fig. 9.

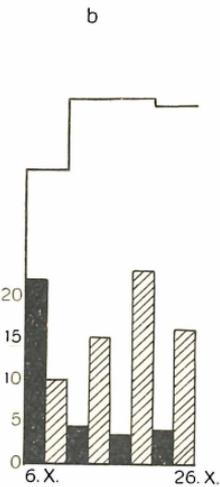
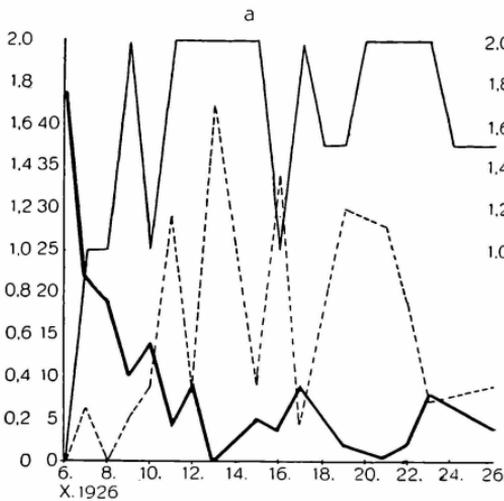


Fig. 10.

Fig. 9 u. 10. Vakuolenanzahl und Teilungsrates der Linien R₁ (Fig. 9) und R₂ (Fig. 10). a Im Verlauf von 24 Stunden, b im Durchschnitt für 5-Tage-Perioden. (Die Bezeichnungen wie in Fig. 1, 5 u. a.)

Infusors zu verfolgen wurden entsprechende Beobachtungen angestellt.

Am 4. Oktober wurde ein Infusor (Linie A b) aus der Kultur A herausisoliert, die während 11 Monaten in einem Medium mit

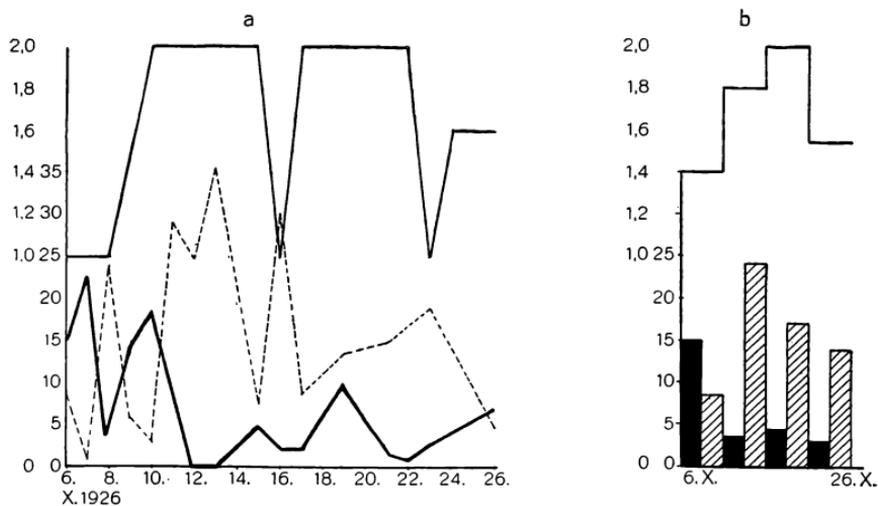


Fig. 11.

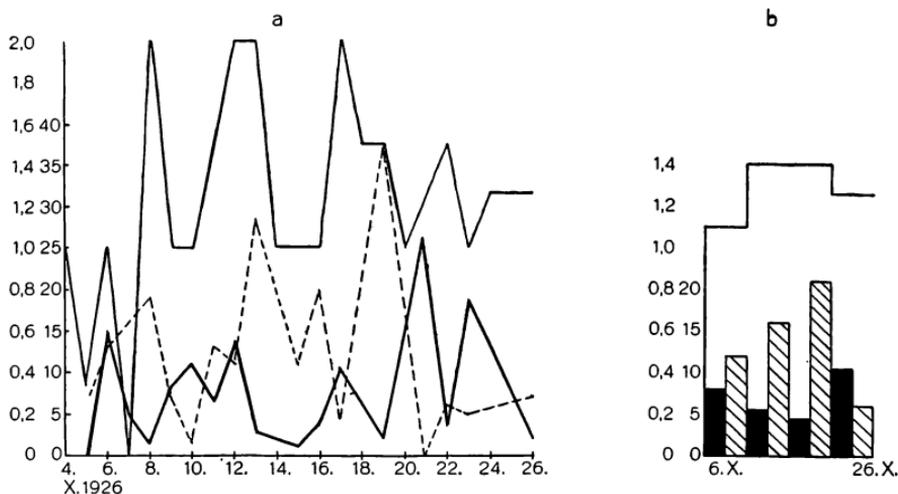


Fig. 12.

Fig. 11 u. 12. Vakuolenzahl und Teilungsrate der Linien R_3 (Fig. 11) und Ab (Fig. 12). a Im Verlauf von 24 Stunden, b im Durchschnitt von 5-Tage-Perioden.

Karmin gezogen worden war. Vier Infusorien wurden gleichzeitig aus der Kultur R isoliert, die im gleichen Oktober als Ergebnis einer Paramäcienzucht aus dem Scheremetjeffteich erhalten worden war.

Diese vier Paramäcien wurden auf vier Uhrschaalen verteilt. Drei von ihnen (R_1 , R_2 , R_3) wurden in ein Medium mit Karmin getan, ebenso das Infusor A b. Der Versuch wurde mit Teichwasser durchgeführt. Jeden Tag wurde die Anzahl der geteilten Infusorien und der gebildeten Vakuolen festgestellt, danach aber nur ein Tier in eine frische Portion des Kulturmediums + Karmin übertragen. Bis zum Beginn des Experiments sind die Infusorien der Linie R niemals in einem Medium mit Karmin gewesen.

Das Resultat dieser Versuche war folgendes: Die Zahl der von R_1 , R_2 , R_3 gebildeten Karminvakuolen nahm ab; die Verringerung war besonders deutlich bei R_1 und R_3 am 3., 5., 6. und 7. Tag. Die Teilungsenergie war während des 3 Wochen dauernden Versuchs gleich hoch oder stieg sogar nach den ersten 5 Tagen (R_1 Fig. 9, R_2 Fig. 10, R_3 Fig. 11).

Das Verhalten der Kultur A und des Klons Ab (aus der Kultur A herausisoliert, Fig. 12), die gleichzeitig mit den Klonen R beobachtet wurden, war jedoch durchaus verschieden. Die Zahl der mit Karmin geformten Vakuolen entsprach nicht derart der Regel, wie dies bei R beobachtet wurde. Die Kurven der Karminvakuolenzahl sind bei A und Ab im großen und ganzen beinahe gleich, obwohl der Klon Ab eine weitaus höhere Teilungsenergie besaß als die Kultur A ¹⁾. Die Teilungsrate von Ab ist beinahe genau so hoch wie die von R; die Kurven jedoch, welche die Zahl der Karminvakuolen darstellen, haben einen völlig anderen Charakter. Die Kultur R änderte ihr Verhalten gegenüber Karmin im Laufe der ersten 5—7 Tage. Was die Kultur A und deren Abzweigung Ab anbelangt, die 11 Monate hindurch in einem Medium mit Karmin gezogen wurden, so wiesen deren Schwankungen in der Zahl der Karminvakuolen keine deutliche Tendenz zur Erhöhung oder Verringerung ihrer Zahl auf.

3. Eine Stunde währende Karminversuche.

In allen oben angeführten Versuchen wurden die Vakuolen tags darauf, oder nach 48 Stunden, seltener nach 72 Stunden gezählt. Manchmal wurden die Experimente nach der Methode von METAL-

¹⁾ Die Teilungsrate hängt von der Anzahl der Infusorien in einem bestimmten Volumen ab. Wenn die Zahl der Infusorien groß ist, wie dies beispielsweise bei der Kultur A der Fall war, so ist die Teilungsrate niedriger als die bei den Linien Ab und R beobachtet, aus denen täglich ein Infusor isoliert wurde. Die oben erwähnte Feststellung wird durch die Angaben von GREENLEAF (1926) und MYERS (1927) vollauf bestätigt.

NIKOW durchgeführt: Nachdem die Paramäcien 24 Stunden hindurch oder noch länger in einem Medium mit Karmin belassen worden waren, wurden sie für 30 Minuten oder 1 Stunde in ein reines, von Karmin freies Medium getan. Nachdem die Karminvakuolen entleert worden sind, wurde den Tieren eine frische Karminaufschwemmung geboten und nach 1 Stunde die Anzahl der Karminvakuolen festgestellt.

Versuche mit Kultur K (Fig. 13).

Die Infusorien der Kultur K wurden in einem synthetischen Medium mit Karmin gezogen. Von Zeit zu Zeit wurden sie nach der oben erwähnten Methode von METALNIKOW auf Karmin geprüft

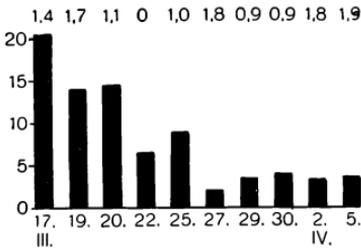


Fig. 13. Stündliche Karminversuche mit Paramäcien der Kultur K. Die Kolonnen zeigen die durchschnittliche Anzahl der Vakuolen (auf die Einheit, eine normale kompakte Vakuole, bezogen) dar, von zehn Infusorien im Laufe 1 Stunde gebildet. Die Zahlen darüber bedeuten die Anzahl der während 24 Stunden gebildeten Generationen. Die Anzahl der neuen Generationen wurde vor jedem Experiment schätzungsweise bestimmt.

und die Beobachtungen in der gewöhnlichen Weise angestellt. Die Kolonnen, welche die im Laufe 1 Stunde aufgenommene Menge des Karmins darstellen, zeigen, daß in diesem Fall auch eine Abnahme in der Anzahl der Karminvakuolen stattgefunden hat und am fünften Versuchstag (am 22. März) am stärksten war. Es ist richtig, daß die Teilungsrate am fünften Tage fiel; sie stieg aber dann wieder schnell und erreichte 100 Proz. Dieser Umstand bewirkte jedoch keinesweg einen Anstieg der Karminkurve. Es ist bemerkenswert, daß die nach 24 Stunden nicht wie gewöhnlich ein allmähliches Sinken der Zahl der Karminvakuolen ergibt. Das steht vermutlich mit der Tatsache in Zusammenhang, daß in einem künstlichen Kulturmedium Bakterien so gut wie fehlen.

Da uns die Versuchsbedingungen und die ganze Art und Weise der Untersuchungen WLADIMIRSKY'S unbekannt sind (so die Qualität des Heuaufgusses, die Teilungsrate und die Beschaffenheit der Vakuolen) ist es unklar, warum die Infusorien in seinen Experimenten viel Karmin aufgenommen hatten. Wenn wir uns seine Tabellen und seine Kurve ansehen, finden wir die Annahme einer „Lern-

und die Beobachtungen in der gewöhnlichen Weise angestellt. Die Kolonnen, welche die im Laufe 1 Stunde aufgenommene Menge des Karmins darstellen, zeigen, daß in diesem Fall auch eine Abnahme in der Anzahl der Karminvakuolen stattgefunden hat und am fünften Versuchstag (am 22. März) am stärksten war. Es ist richtig, daß die Teilungsrate am fünften Tage fiel; sie stieg aber dann wieder schnell und erreichte 100 Proz. Dieser Umstand bewirkte jedoch keinesweg einen Anstieg der Karminkurve. Es ist bemerkenswert, daß die nach

fähigkeit“ vollauf bestätigt. Die Karminkurve von WLADIMIRSKY (1916, Fig. 1, p. 460) verläuft einmal in der einen, das andere Mal in der anderen Richtung, aber die Tendenz zur Verringerung der Karminvakuolenzahl ist ganz offensichtlich. Gegen Ende seines Versuches fällt die Kurve von 30 Vakuolen als Durchschnitt für die ersten Versuchstage, auf durchschnittlich 15 Vakuolen. Rechnet man die Zahl der Karminvakuolen auf die Einheit (eine normale kompakte Vakuole) um, so kann sie möglicherweise noch beträchtlich niedriger werden, wenn die Karminvakuolen — was sehr wahrscheinlich ist — weniger kompakt und kleiner werden.

4. Kontrollversuche.

Kontrollinfusorien, das sind solche, denen bis dahin kein Karmin geboten worden war, wurden in dasselbe Medium versetzt, wie die Versuchstiere und auf Karmin geprüft. Alle äußeren Bedingungen und auch die Art der Durchführung des Experiments waren ganz genau die gleichen (Methodisches siehe S. 22—27). Ich will hier mehrere Varianten solcher Versuche anführen¹⁾. Die Gesamtergebnisse aller erhaltenen Daten sind auf Tabelle 18 angeführt.

Versuch Nr. 53 (222). Am 5. November 1925, mit Infusorien der Kultur A, gezogen in Teichwasser mit Karmin vom 26. Oktober 1925 an. Nach einem 10tägigen Aufenthalt in dem Medium mit Karmin wurden sie — am 5. November — gleichzeitig mit den Kontrolltieren mit Karmin gefüttert.

Tags darauf (am 6.) wurden die Infusorien und die gebildeten Vakuolen in beiden Kulturen gezählt.

Kultur A. Aus 10 Infusorien 30 entstanden. 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

5,1 normale Karminvakuolen; 19,0 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere. Aus 10 Infusorien 20 entstanden. 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

30,7 normale Karminvakuolen; 7,2 Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 54 (230). Mit Infusorien der Kultur E, gezogen in einem Medium mit Karmin vom 21. Oktober 1925 an. Am 9. November 1925 wurde den Infusorien der Kultur E zu der gleichen Zeit wie den Kontrolltieren Karmin geboten. Ein 0,5 proz. Heuaufguß diente als Medium.

¹⁾ Siehe auch die Versuche S 38, 40 und 94—97. Einige andere Versuche sind in meiner Arbeit, Bull. Inst. Lesshaft Vol. 15 1929, angeführt.

24 Stunden darauf, am 10., wurden die Infusorien und Vakuolen gezählt.

Kultur E. 10 Infusorien vermehrten sich auf 20. 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

3,8 normale Karminvakuolen; 24,2 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere. 10 Infusorien vermehrten sich auf 12. 10 Infusorien besaßen im Durchschnitt:

29,8 normale Karminvakuolen; 17,7 Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 55 (363). Mit Infusorien der Kultur A. Am 15. Juni 1926 wurden Infusorien der Kultur A und auch Kontrolltiere für 1 Stunde in eine Lösung von Liebig's Fleischextrakt übertragen; hierauf wurde dem Medium Karmin zugesetzt.

In 1 Stunde wurden die Vakuolen gezählt.

Kultur A. 10 Infusorien wiesen durchschnittlich auf:

1,8 normale Karminvakuolen; 13,3 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere. 10 Infusorien wiesen durchschnittlich auf:

7,6 normale Karminvakuolen; 7,7 Bakterienvakuolen.

Die Paramäcien wurden bis zum nächsten Tag in demselben Medium gelassen und dann die Infusorien und Vakuolen wieder gezählt.

16. Juni. Kultur A. 10 Infusorien vermehrten sich auf 20. 10 Infusorien besaßen durchschnittlich:

12,7 normale Karminvakuolen; 14,9 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere. 10 Infusorien vermehrten sich auf 30. 10 Infusorien besaßen durchschnittlich:

20,4 normale Karminvakuolen; 4,8 Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 56 (364). Am 17. Juni mit Infusorien der Kultur A. Paramäcien aus der Kultur A und einer Kontrollkultur wurden am 17. Juni aus dem Teichwasser in ein künstliches Kulturmedium übertragen und mit Karmin gefüttert. Ein Teil der Kontrolltiere hat sich bereits vom 16. Juni bis zum 17. in einem Medium mit Karmin gefunden. Am 18. (nach 24 Stunden) wurde die Zahl der Vakuolen festgestellt. 10 Infusorien wiesen im Durchschnitt auf:

Kultur A. Die Infusorien haben sich nicht geteilt.

10,5 normale Karminvakuolen; 5,2 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere a. 12 Infusorien aus 10 entstanden (1 Tag lang im Karminmedium): 24,3 normale Karminvakuolen; 4,2 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere b. Infusorien haben sich nicht geteilt (2 Tage lang im Karminmedium): 39,0 normale Karminvakuolen; 7,6 Bakterienvakuolen.

Dieser Versuch ist auch charakteristisch. Die Infusorien bilden im allgemeinen die Maximalanzahl von Karminvakuolen nicht nach einem Tag, sondern nach zwei, sofern sie zum erstenmal in ein Medium mit Karmin getan werden.

Diese Beispiele illustrieren nicht nur das ganz andere Verhalten der Kontrolltiere gegenüber Karmin, sondern auch die Tatsache, daß die Kontrolltiere trotz der niedrigeren Teilungsrates mehr Karmin aufnehmen. Das Nachlassen der Vermehrungsschnelligkeit ist eine gewöhnliche Erscheinung, die immer auftritt, wenn man Infusorien zum erstenmal in ein Medium mit Karmin versetzt. Es ist möglich, daß dies eine Überladung ihres Körpers mit unverdaulichen Partikeln hervorruft. Ferner ist es interessant, die typische Verteilung der Karmin- und Bakterienvakuolen festzustellen.

Versuch Nr. 57 (344). Am 10. Juni 1926.

Mit Infusorien der Linie Aa; synthetisches Medium (siehe S. 64).

Vor dem Versuch wurde die Anzahl der in Kultur Aa und der Kontrollkultur enthaltenen Infusorien festgestellt.

In der Kontrollkultur teilten sich innerhalb 24 Stunden von 20 Infusorien 9.

In der Kultur Aa teilten sich innerhalb 24 Stunden von 20 Infusorien 7.

Die Paramäcien wurden für 1 Stunde in ein steriles künstliches Medium getan und danach mit Karmin gefüttert.

Nach 1 Stunde wurden die Vakuolen gezählt.

Kultur Aa. Zehn Infusorien wiesen im Durchschnitt auf:

5,7 normale Karminvakuolen; 0,0 Bakterienvakuolen.

Kontrolltiere. Zehn Infusorien wiesen im Durchschnitt auf:

13,2 normale Karminvakuolen; 0,0 Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 58 (288). Am 22. März 1926.

Mit Infusorien der Kultur K, gezogen in einem synthetischen Medium mit Karmin seit dem 15. März 1926. Die Paramäcien der Kultur K und die Kontrolltiere (a) wurden für 1 Stunde in steriles künstliches Medium getan und mit Karmin gefüttert. Ein Teil der Kontrolltiere (b) wurde aber in dieselbe Uhrschale versetzt, wo sich die Paramäcien der Kultur K bis dahin befunden hatten, und wo das Karmin nicht gewechselt wurde und teilweise bereits zu Boden gesunken ist.

Die anderen Infusorien wurden wie gewöhnlich in Uhrschalen mit einer neuen Portion Karmin und Kulturmedium übertragen.

Nach 1 Stunde wurde die Zahl der Vakuolen berechnet.

Kultur K. Zehn Infusorien wiesen durchschnittlich auf:
6,2 normale Karminvakuolen; 5,3 nahrhafte Vakuolen.

Kontrolltiere (a). Zehn Infusorien wiesen durchschnittlich auf:

15,6 normale Karminvakuolen; 3,4 nahrhafte Vakuolen.

Kontrolltiere (b). Zehn Infusorien wiesen durchschnittlich auf:

13,9 normale Karminvakuolen; 5,1 nahrhafte Vakuolen.

Im zuletzt angeführten Experiment wirkt sich, wie man leicht ersehen kann, der Faktor des Karminniederschlags nur ganz unbedeutend in der Zahl der Karminvakuolen aus. Beide Gruppen der Kontrolltiere bildeten mehr als doppelt so viele Karminvakuolen als die Versuchstiere.

5. Das Verhalten der im Karminmedium gezogenen Infusorien gegenüber Tusche.

Diejenigen Paramäcien, welche Karmin verschmähen, nehmen im allgemeinen Tusche in der gleichen Menge auf wie die Kontrolltiere, also solche, die zuvor weder mit Karmin noch mit Tusche gefüttert worden waren. Eine ganze Reihe von Experimenten (23) ergaben ähnliche Resultate. Hier seien einige der typischsten angeführt.

Versuch Nr. 59 (13).

Karminkultur Nr. 5¹⁾ (Medium: Heuaufguß) ist vom 15. März 1923 an in einem Karminmedium gezogen worden. Am 29 April wurde die Anzahl der von zehn Infusorien nach 24 Stunden gebildeten Karminvakuolen berechnet. Die Durchschnittszahl war 0,5 Karminvakuolen. Die Infusorien wurden für 1 Stunde in ein frisches Medium ohne Karmin getan und erst nachher auf Karmin geprüft.

Karminkultur.

10 Infusorien wiesen durchschnittlich auf:

Nach 30 Minuten: 1,0 normale Karminvakuolen. Unmittelbar darauf wurden dieselben Infusorien mit Tusche gefüttert.

Nach 30 Minuten: 13,3 normale Tuschevakuolen.

Kontrolltiere wiesen durchschnittlich auf:

Nach 30 Minuten: 5,0 Karminvakuolen. Einige wurden mit Tusche gefüttert.

Nach 30 Minuten: 13,0 Tuschevakuolen.

¹⁾ Siehe meine Arbeit 1923.

Versuch Nr. 60 (19). Am 21. Mai 1923.

Kultur Nr. 5. Dieses Experiment wurde in derselben Weise durchgeführt wie das vorhergehende. Die Vakuolenzahl ist in einem jeden Fall bei 10 Infusorien festgestellt worden.

Zahl der Karminvakuolen vor dem Experiment 0,5.

Karminkultur.

Nach 30 Minuten: 3,3 Karminvakuolen.

Nach 30 Minuten: 29,0 Tuschevakuolen.

Kontrollkultur.

Nach 30 Minuten: 7,0 Karminvakuolen.

Nach 30 Minuten: 29,0 Tuschevakuolen.

Die Kontrolltiere bevorzugen gleichfalls Tusche gegenüber Karmin, nehmen aber letzteres in größeren Mengen auf als es die Paramäcien der Karminkultur tun. Diese nehmen Tusche in den gleichen Mengen auf wie die Kontrolltiere; deshalb kann der Widerstand gegen die Aufnahme von Karmin weder mit einer Beschädigung des Fangapparates noch mit einer Depression erklärt werden.

Tabelle 18.

Durchschnittliche Anzahl der Karminvakuolen ¹⁾ aus 110 Kontrollexperimenten			
Stunden- und Tagesversuche mit Karmin	1-Stundenversuch	24-Stundenversuch	Durchschnittliches Ergebnis aller Versuche
<i>a</i> Infusorien der Karminkulturen	2,6	6,2	5,4
<i>b</i> Kontrolltiere	7,3	16,5	12,4
Zahl der Infusorien, deren Vakuolen gezählt wurden = 1840	Ergebnis:	Zahl der Versuche	In %
	positiv	89	80,9 %
	unbestimmt	14	12,7 %
	negativ	7	6,4 %

Aus all diesen Angaben kann man ersehen, daß die Kontrollinfusorien durchschnittlich wesentlich mehr Karmin aufnehmen als solche, die sich einige Zeit hindurch in einem Karminmedium befunden hatten.

Der Prozentsatz der Versuche mit positivem Resultat ist sehr groß. Einige wenige Experimente gaben ein abweichendes Resultat.

¹⁾ Auf die Einheit, d. i. eine normale kompakte Vakuole, bezogen.

Die Kontrollinfusorien bildeten in diesen Fällen entweder die gleiche Anzahl von Karminvakuolen wie die Versuchstiere oder sogar noch weniger. Die Ursache davon ist nicht immer klar. In den meisten Fällen weigern sich die Kontrolltiere wegen der Fülle eines anderen im Medium enthaltenen Futters Karmin aufzunehmen. Aber auch die Versuchsinfusorien nehmen in solchen Fällen kein Karmin auf, da sich beide im gleichen Medium befinden. Es kommt auch — allerdings sehr selten — vor, daß die Kontrollparamäcien überhaupt keine Vakuolen bildeten, während die Versuchstiere deren eine große Anzahl bilden.

Ob die nun durch die individuelle Beschaffenheit der Kultur und zwar durch eine negative Beziehung der aus der Kontrollkultur entnommenen Infusorien zu Karmin oder aber durch den vorläufigen physiologischen Zustand der Kultur hervorgerufen ist, ist nicht klarzustellen.

XI. Ist die Fähigkeit zum „Erlernen“ der Nahrungsauswahl erblich?

Aus dem vorangehenden Kapitel können wir ersehen, daß die Paramäcien imstande sind, eine negative Reaktion auf Karmin zu entfalten. Es erhebt sich nun die Frage: Wie kann eine solche Reaktion auftreten, wenn Infusorien sich kontinuierlich vermehren? Stellt ein solches „Erlernen“ nicht eine physiologische Reaktion dar von der Art, daß sie einmal erworben auf die nächste Generation übergeht? Wir wollen uns die Experimente daraufhin ansehen.

Die Versuche wurden meist folgendermaßen ausgeführt. Aus einer Kultur, die eine gewisse Zeit hindurch in einem Kulturmedium mit Karmin gehalten worden war und bei der sich eine negative Reaktion auf Karmin herausgebildet hat, wurde ein Teil der Infusorien für einen oder einige Tage in das gleiche Medium aber ohne Karmin versetzt. Danach wurden beide Arten von Paramäcien auf Karmin geprüft, manchmal in Parallelversuchen auch Kontrollinfusorien, die niemals zuvor in einem Karminmedium gewesen sind. 50 derartige Versuche wurden angestellt; etwaige verschiedene Varianten dieser Experimente seien hier angegeben¹⁾.

Versuch Nr. 61 (234).

Am 11. September 1925 enthielt die Kultur B (0,5proz. Heu-aufguß) 20 Infusorien. Zehn von ihnen wurden ohne Karmin ge-

¹⁾ Siehe auch meine Arbeit in Bull. Inst. Lesshaft Vol. 15, 1929.

lassen — *b*; zehn wurden in der gewöhnlichen Weise mit Karmin gefüttert — *a*.

Am 12. bildeten die Infusorien *a* überhaupt keine Vakuolen und wurden wieder in ein Medium mit Karmin getan. Die Infusorien *b* wurden gleichfalls mit Karmin gefüttert.

Am 13. *b* — 20 Infusorien aus zehn entstanden. Die von zehn Infusorien gebildeten Vakuolen wurden gezählt, ihre durchschnittliche Anzahl betrug:

5,3 kompakte, normale Karminvakuolen; 9,3 Bakterienvakuolen.

a — 25 Infusorien aus zehn entstanden. Die von zehn Infusorien gebildeten Vakuolen wurden gezählt, ihre durchschnittliche Anzahl betrug:

1,6 kompakte, normale Karminvakuolen; 18,8 Bakterienvakuolen.

Versuch Nr. 62 (253).

Am 1. Februar 1926 enthielt die Kultur A 33 Infusorien. Zehn davon wurden ohne Karmin weitergezogen — *b*; zehn wurden mit Karmin gefüttert — *a*.

Am 2. Die Tiere haben sich nicht geteilt. Die zehn Infusorien *a* wiesen im Durchschnitt auf:

2,8 kompakte, normale Karminvakuolen; 11,0 Bakterienvakuolen.

Die Infusorien *a*, *b* wie auch die bisher noch nicht auf Karmin geprüften Kontrolltiere wurden für 1 Stunde in Uhrschaalen mit reinem Teichwasser getan und nachher mit Karmin gefüttert.

Nach 1 Stunde wurde die Anzahl der Karminvakuolen bestimmt:

a. 10 Infusorien wiesen im Durchschnitt auf: 2,2 komp. norm. Vak.

b. 10 " " " " " 2,6 " " "

Kontrolltiere " " " " " 11,2 " " "

Versuch Nr. 63 (270).

Am 17. März 1926 zehn Infusorien aus der Kultur A wurden ohne Karmin gelassen — *b*, zehn wurden mit Karmin gefüttert — *a*.

Am 18. Weder die einen noch die anderen Infusorien haben sich geteilt.

a. Die Karminvakuolen wurden gezählt. Zehn Infusorien besaßen im Durchschnitt 5,4 normale, kompakte Vakuolen.

Die Infusorien *a* wurden weiter mit Karmin gefüttert, *b* den 2. Tag über ohne Karmin belassen.

Am 19. wurden die Infusorien *b* und *a* in ein Medium mit Karmin getan.

Am 20. wurden die Karminvakuolen gezählt. Zehn Infusorien wiesen im Durchschnitt auf:

a. 4,0 normale, kompakte Vakuolen.

b. 10,0 normale, kompakte Vakuolen.

Versuche mit der Linie *i* (aus der Rohkultur T).

Diese Linie wurde am 10. November aus dem Teichwasser herausgenommen (siehe den Versuch über den Einfluß der Temperatur). Am 12. wurden die Infusorien zum erstenmal mit Karmin gefüttert. Die Anzahl der Karminvakuolen nahm schnell ab. Am 14., 15., und 16. nahmen die Infusorien kein Karmin mehr auf.

Versuch Nr. 64.

Am 17. kommen drei Infusorien in je eine Uhrschale; eine wird mit Karmin gefüttert — *a*; eine ohne Karmin eine Zeitlang gelassen — *b*, ein Infusor 2 Tage lang ohne Karmin — *c*.

Am 18. wird die Anzahl der Infusorien in allen Schalen, wie auch die Anzahlen der Vakuolen von *a* bestimmt.

a. Zwei Infusorien.

<i>a</i>	Nr.	1	2
kompakte Karminvakuolen		1	1
inkompakte " "		0	1
Bakterienvakuolen		15	26

Die beiden Infusorien werden nochmals mit Karmin gefüttert.

b. Das nicht geteilte Infusor wird mit Karmin gefüttert.

c. Zwei Infusorien aus einem entstanden; werden ohne Karmin gelassen.

Am 19. *a.* Zwei Infusorien nicht geteilt.

b. Zwei Infusorien aus einem entstanden; 1 Tag ohne Karmin.

Nr.	<i>a</i>		<i>b</i>	
	1	2	1	2
kompakte Karminvakuolen	0	2	0	0
inkompakte " "	6	5	2	3
Bakterienvakuolen	14	7	15	15

Die beiden Infusorien werden wieder mit Karmin gefüttert.

c. Zwei Infusorien nicht geteilt. Sie werden mit Karmin gefüttert.

Am 20. *a.* Drei Infusorien aus zwei entstanden.

c. Die beiden Infusorien nicht geteilt; eine Generation pro 2 Tage, ohne Karmin.

	Nr.	<i>a</i>			<i>c</i>	
		1	2	3	1	2
kompakte Karminvakuolen		0	0	0	14	9
inkompakte " "		2	3	0	4	15
Bakterienvakuolen		10	2	6	0	0

Versuch Nr. 65.

Am 21. November in der Karminkultur **i** vier Infusorien. Zwei Infusorien werden in dem Karminmedium gelassen — *a*; zwei werden ohne Karmin gelassen — *b*.

Am 22. *a*. Zwei Infusorien (ungeteilt).

<i>a</i>	Nr.	1	2
kompakte Karminvakuolen		0	3
inkompakte " "		8	9
Bakterienvakuolen		24	32

b. Vier Infusorien aus zwei entstanden; werden mit Karmin gefüttert.

Am 23. *a*. Vier Infusorien aus zwei entstanden.

<i>a</i>	Nr.	1	2	3	4	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		0	0	4	3	1,75
inkompakte " "		3	0	0	9	3,0
Bakterienvakuolen		20	30	20	16	21,5

b. Acht Infusorien aus vier entstanden. Eine Generation pro Tag ohne Karmin und eine neue Generation pro Tag im Karminmedium (22.—23. November).

<i>b</i>	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen	16	9	5	3	18	20	16	0	0	10,75
inkompakte " "	0	3	5	3	0	0	0	4	4	1,9
Bakterienvakuolen	0	2	6	8	0	0	2	10	10	3,5

Versuche mit der Linie **h** (aus der Rohkultur T).

Am 24. November. Vier Infusorien, zwei bleiben in Karmin — *a*, zwei bleiben ohne Karmin — *b*.

Bei den weiteren Versuchen wurden Kontrollexperimente angestellt. Die Paramäcienkultur wird auf ein Infusor zurückgeführt, das

gleichzeitig mit den Infusorien der Linie **i**, **h** und anderen isoliert wurde. Vom 12. November an wurden in dem gleichen Medium aber ohne Karmin Kontrollinfusorien gehalten, d. h. solche, denen niemals Karmin geboten worden war; je zehn Tiere wurden täglich in eine frische Lösung übertragen und ihre Teilungsrate bestimmt. Letztere unterschied sich überhaupt nicht von der Teilungsrate der Karmininfusorien.

Versuch Nr. 66.

Am 26. November. *a* fünf Infusorien.

<i>a</i>	Nr.	1	2	3	4	5	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		0	0	0	0	0	0
inkompakte "		0	0	0	1	5	1,2
Bakterienvakuolen		5	10	8	14	25	12,4

Zwei Infusorien werden in ein Karminmedium getan, zwei Infusorien ohne Karmin belassen, b_1 .

b. Vier Infusorien. Zwei Infusorien werden in ein Karminmedium übertragen, zwei ohne Karmin gelassen — *c*.

Kontrollkultur. 18 aus 10 entstanden.

Zehn Infusorien werden mit Karmin gefüttert (α).

Am 26. *a*. Vier Infusorien aus zwei entstanden. Ununterbrochen im Karminmedium.

b. Vier Infusorien aus zwei entstanden. Eine Generation pro Tag ohne Karmin.

	Nr.	<i>a</i>				im Durchschnitt	<i>b</i>				im Durchschnitt
		1	2	3	4		1	2	3	4	
kompakte Karminvakuolen	5	0	1	1	1,75	1	1	1	0	0,75	
inkompakte "	2	3	3	3	2,75	2	0	0	1	0,75	
Bakterienvakuolen	3	6	7	5	5,25	6	6	7	7	6,5	

Zwei Infusorien von *a* werden in ein Karminmedium übertragen.

Kontrollkultur (α). 18 Infusorien aus 10 entstanden. Dieselben haben folgende Vakuolenzahlen gebildet.

<i>a</i>	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		28	24	1	30	33	65	0	2	34	50	26,7
inkompakte "		0	4	25	15	26	0	25	28	8	5	13,6
Bakterienvakuolen		0	0	3	0	0	0	10	8	0	0	2,1

c. Zwei Infusorien (nicht geteilt) werden mit Karmin gefüttert.

*b*₁. Vier Infusorien aus zwei entstanden; zwei Infusorien werden mit Karmin gefüttert.

Kontrollkultur (ohne Karmin). Zwölf Infusorien aus acht entstanden. Sechs werden mit Karmin gefüttert (α_1).

Am 27 wurden die Vakuolen bei Linien *a*, *b*₁, *c* und Kontrollinfusorien gezählt.

	<i>a</i>		<i>b</i> ₁		<i>c</i>			
	2 Infusorien (nicht geteilt)		2 Inf. (nicht geteilt), eine Generation in 1 Tag ohne Karmin		4 Infusorien aus 2 entstanden. Eine Generation in 2 Tage ohne Karmin			
Nr.	1	2	1	2	1	2	3	4
kompakte Karminvakuolen	0	0	2	0	0	0	3	0
inkompakte "	1	0	0	3	0	6	2	0
Bakterienvakuolen	12	4	28	20	37	24	30	30

Kontrollkultur (α_1). Zwölf Infusorien aus sechs entstanden. Es wurden Karminvakuolen bei 10 Infusorien gezählt.

α_1	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		18	28	7	20	16	3	22	7	20	3	14,4
inkompakte "		7	0	15	17	18	8	10	40	14	40	16,9
Bakterienvakuolen		20	17	25	10	5	20	2	0	10	15	10,9

Versuch Nr. 67 mit der Linie **h**.

Am 25. November. In dem Karminmedium befinden sich fünf Infusorien. Zwei Infusorien (*b*) werden isoliert und in einem Medium ohne Karmin bis zum 4. Dezember gezogen. Die anderen (*a*) werden im Karminmedium weitergezüchtet.

Am 4. Dezember in der Linie *a* (von **h**) befinden sich zehn Infusorien; sie nehmen so gut wie kein Karmin auf; fünf Infusorien von *a* werden in dem Karminmedium gelassen (α_1), vier andere Infusorien von *a* ohne Karmin (α_2). Die Paramäcien *b* werden mit Karmin gefüttert.

Am 5. α_1 . Zehn Infusorien aus fünf entstanden.

a_1	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		0	7	0	3	12	3	0	5	0	0	3,0
inkompakte " "		3	8	15	10	10	14	8	10	15	18	11,0
Bakterienvakuolen		25	3	3	3	5	3	5	3	0	3	5,3

Vier Infusorien davon werden im Karminmedium und vier Infusorien werden ohne Karmin gelassen (a_3).

b . Es haben sich im Laufe eines achtägigen Aufenthalts im karminfreien Medium 9,5 Generationen gebildet; dieselben sind 1 Tag bevor (am 4. Dez.) mit Karmin gefüttert worden.

b	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		28	20	6	10	23	2	7	10	14	30	14	18	15,2
inkompakte " "		3	3	12	9	3	16	3	8	12	0	10	0	6,4
Bakterienvakuolen		0	3	3	8	0	0	15	0	0	2	0	3	2,75

a_2 . Acht Infusorien aus vier entstanden. Alle werden ohne Karmin gelassen.

Am 6. a_1 . Acht Infusorien aus vier. Alle werden mit Karmin gefüttert.

a_2 . 18 Infusorien aus acht. Sechs Infusorien werden mit Karmin gefüttert; acht Infusorien ohne Karmin belassen a_4 .

a_3 . Acht Infusorien aus vier. Die Infusorien werden ohne Karmin gelassen.

Kontrollkultur. 22 Infusorien aus zehn. Zehn Infusorien werden mit Karmin gefüttert.

Am 7. Es sind die Vakuolen bei a_1 , a_2 sowie in der Kontrollkultur ausgezählt worden (Versuch Nr. 67 a).

a_1 . 15 Infusorien aus acht.

a_1	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		5	1	1	0	10	8	0	0	6	10	4,1
inkompakte " "		15	15	18	20	10	12	0	4	24	8	12,6
Bakterienvakuolen		10	5	5	16	3	12	18	15	0	0	8,4

Sechs Infusorien aus a_1 werden wieder mit Karmin gefüttert.

a_2 . 13 Infusorien aus sechs (2,13 Generationen in zwei Tagen, ohne Karmin).

a_2	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		0	2	10	8	15	8	20	0	15	0	10	0	7,3
inkompakte " "		37	35	45	37	45	35	50	60	50	40	40	60	44,5
Bakterienvakuolen		0	5	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	1,25

Kontrollkultur. 18 Infusorien aus 10.

Kontrollkultur	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		6	30	25	20	10	10	20	0	0	1	20	25	14,0
inkompakte " "		40	25	35	25	25	40	35	50	50	45	15	35	32,0
Bakterienvakuolen		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

a_3 . 8 Infusorien (nicht geteilt). a_4 . 16 Infusorien aus acht.

Die Paramäcien a_1 , a_3 und a_4 werden für eine Stunde in ein Medium ohne Karmin übertragen. Nachdem die Karminvakuolen ausgestoßen wurden, wird ihnen eine frische Karminaufschwemmung geboten und nach 2 Stunden die Anzahl der Karminvakuolen festgestellt (Versuch Nr. 67 b).

a_1 (ununterbrochen in einem Karminmedium):

	Nr.	1	2	3	4	5	6	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		0	1	2	8	0	0	1,8
inkompakte " "		4	9	5	0	3	12	5,5
Bakterienvakuolen		8	10	8	8	16	10	10,0

a_3 (eine Generation in zwei Tagen ohne Karmin):

	Nr.	1	2	3	4	5	6	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		2	6	2	7	5	1	3,9
inkompakte " "		8	4	6	3	4	6	5,0
Bakterienvakuolen		6	4	17	5	3	5	6,7

a_4 (3,13 Generationen in drei Tagen ohne Karmin):

	Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	im Durchschnitt
kompakte Karminvakuolen		28	10	8	5	20	20	10	5	18	18	14,2
inkompakte " "		0	10	10	5	0	5	10	0	2	0	4,2
Bakterienvakuolen		20	3	5	14	10	7	10	20	10	15	11,4

Diese Versuche zeigen, daß Paramäcien, die einen Tag lang ohne Karmin verblieben sind, sofern während dieser Zeit nur eine Generation gebildet wurde, dasselbe Verhalten gegenüber Karmin aufweisen wie jene, die andauernd im Karminmedium leben, oder daß sich ihr Verhalten nur ganz wenig ändert.

Aber wenn im Laufe eines Tages zwei Generationen gebildet wurden, so bilden die Infusorien eine größere Anzahl von Karminvakuolen als jene, die sich ununterbrochen im Karminmedium befunden hatten. Wurden die Paramäcien drei Tage lang ohne Karmin gelassen, oder erreichte die Anzahl der neuen Generationen die Zahl drei nach einem zweitägigen Aufenthalt in einem Medium ohne Karmin, so bilden diese Infusorien im allgemeinen ebenso viele Karminvakuolen wie jene die nie auf Karmin geprüft worden sind, was aus den Kontrollversuchen ersehen werden kann.

WLADIMIRSKY nimmt an, daß die Infusorien vor der Teilung, also wenn ihr physiologischer Zustand sich gebessert hat, Karmin energischer aufnehmen. Die Verhältnisse liegen aber tatsächlich anders. Diese Feststellung stimmt nur für den Fall, daß sich die Paramäcien vor der Teilung in einem Depressionszustand befunden hatten.

Beobachtungen über das Verhalten von Paramäcien zeigten, daß ihre Beziehung zu Karmin während ihres Individuallebens variiert. Zuerst nehmen sie Karmin in beträchtlichen Mengen auf, dann nehmen sie es immer weniger und weniger auf; eine energische Vakuolenbildung beginnt erst wieder nach der Teilung¹⁾. Deshalb ist die Anzahl der Karminvakuolen, wenn sich die Paramäcien im Laufe von 24 Stunden nicht geteilt hatten, im allgemeinen kleiner oder sie fehlen überhaupt; während die Anzahl der nahrhaften Vakuolen recht ansehnlich ist. Die Sachlage ändert sich gänzlich, wenn *Paramecium* sich schnell vermehrt und im Laufe von 24 Stunden zwei Generationen produziert.

Nach der wiederholten Teilung verlieren die Tochterzellen die Fähigkeit, Karmin zu unterscheiden, betrachten es als eine ihnen gänzlich neue Substanz und nehmen es in großen Mengen auf.

Wie können wir das Fallen der Karminkurve im Laufe der nachfolgenden Periode, 3—7 Generationen, nachdem die Infusorien zum erstenmal in ein Kulturmedium mit Karmin gebracht worden sind, erklären?

¹⁾ METALNIKOW erwähnt dies auch (1917b, p. 250).

Karmin wirkt unaufhörlich als Reiz auf die Mutter- und Tochterzellen; diese Reize summieren sich und rufen eine immer stärker werdende negative Reaktion hervor. Diese Reaktion wird durch die Teilung gewissermaßen gehemmt, d. h. nach der Teilung ist die Beziehung der Tochterzellen, welche nun neue Organismen darstellen, zu Karmin anders als die der Mutterzellen: sie nehmen es auf, doch tritt bei ihnen die negative Reaktion früher auf. Mit anderen Worten: Die Fähigkeit, Karmin zu unterscheiden, verschwindet nicht völlig nach der Teilung.

Es genügt, den Reiz Karmin für eine gewisse Zeit zu entfernen, während welcher *Paramecium* sich 2—3 mal teilen kann, um wieder eine neue Wirkung, eine energische Aufnahme von Karmin, hervorzurufen.

Folglich kann es sich durchaus nicht um eine genotypische Vererbung der betreffenden Fähigkeit handeln. Es erhebt sich nur noch die Frage, ob die in Rede stehenden Erscheinungen in die Kategorie der sog. „Dauermodifikationen“ gehören.

Die Modifikationen, die in unseren Experimenten auftreten, werden nur auf 2—3 Generationen vererbt. Deswegen können sie keineswegs als dauernd bezeichnet werden. Überdies nimmt die erworbene Modifikation allmählich einen entgegengesetzten Charakter an, nämlich den der Anpassung an Karmin.

XII. Der Zusammenhang der Teilungsrate und des physiologischen Zustandes der Infusorien mit der Ernährung und der Fähigkeit zur Auswahl ihrer Nahrung.

1. Teilungsrate.

Die Untersuchung der Kurven, welche Teilungsenergie sowie Menge der von einer ganzen Reihe von Kulturen gebildeten Nahrungsvakuolen darstellen, zeigt, daß das Verhalten der Infusorien überaus kompliziert ist.

Die Kurven (Kulturen A, B, R) zeigen, daß die Paramäcien während der ersten Tage ihres Aufenthaltes in einem Karminmedium eine große Anzahl von Vakuolen mit diesem Farbstoff bilden, daß aber nach 3—7 Tagen (dieser Zeitabschnitt ist bei verschiedenen Kulturen verschieden) die Karminkurve steil abfällt.

Dabei weisen die Infusorien keinerlei Anzeichen einer Depression auf, was man aus ihrer Teilungsrate ersehen kann. Dagegen erhebt sich die Frage: stehen nicht die Schwankungen in der Anzahl der

Nahrungsvakuolen in Zusammenhang mit der Teilungsrate und deren Schwankungen, die von einigen Autoren als rhythmisch befunden wurden? Zu allererst wollen wir die Frage berücksichtigen, ob der Abfall der Karminkurve durch die Veränderung der Teilungsrate hervorgerufen wird. Die Betrachtung der Kurven der Kulturen A, B, R. u. a. zeigte uns, daß die negative Reaktion weder gefolgt noch verursacht wird von der Abnahme der Teilungsrate. Es wäre noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß vielleicht die Bakterien, die den Paramäcien als Hauptnahrung dienen, während dieser Periode nicht zur Entwicklung kamen. Es besteht aber kein Grund zu einer solchen Annahme. Erstens wurde das Kulturmedium, also Teichwasser, Heuaufguß usw. im allgemeinen früher hergestellt und es existierten bereits Bakterien darin. Ich setzte sie auch nicht unter besonders günstigen Bedingungen für ihre Entwicklung. Zweitens wäre es sehr seltsam, wenn die Bakterien sich stärker entwickelt hätten, nachdem die Infusorien in das Medium gebracht worden sind. Außerdem hätte diese Anreicherung in verschiedenen Parallelkulturen gleichzeitig stattgefunden. Wenn aber die Außenbedingungen des Experiments unverändert blieben, so müssen sich die physiologischen Reaktionen und Vorgänge im Organismus geändert haben.

METALNIKOW (1917 a, p. 46) schreibt: „Jede Tätigkeit des Organismus ist das Resultat seiner früheren Handlungen. So beeinflusst die Vergangenheit die Zukunft und bestimmt sie sogar.“ Die Rate bzw. die Schnelligkeit der Teilung kann als Maß für das Wohlergehen von *Paramecium* dienen und erklärt es, wie ein früherer Zustand die unmittelbare Zukunft bestimmen kann.

Während der ersten Monate der Kultivierung ist der Zusammenhang zwischen der Teilungsrate und der Menge der Karminvakuole klar. Die Infusorien beginnen nach einer Steigerung der Teilungsenergie bereitwilliger Karmin aufzunehmen.

Diese Erscheinungen können bei den Kulturen A und B im Laufe des ersten Monats ihres Aufenthaltes im Karminmedium (vom 27. Oktober bis zum 26. November 1925; Fig. 6, 7) beobachtet werden. Während dieser Periode wurden 28 Beobachtungen an der Kultur A durchgeführt ohne einen einzigen jener Annahme widersprechenden Befund. Die gleiche Anzahl von Beobachtungen wurde an der Kultur B angestellt und nur in drei Fällen fiel das Ansteigen und Abfallen der Teilungsenergie mit der Zunahme und Abnahme der Anzahl der Vakuolen zusammen. Es muß noch be-

merkt werden, daß jene auf den Fig. 6 und 7 dargestellte Koinzidenz keineswegs beweist, daß die beiden Prozesse absolut gleichzeitig waren, da die Beobachtungen nur einmal im Laufe von 24 Stunden angestellt wurden.

Oft verursacht ein starker Anstieg der Teilungsrate eine schwache Zunahme der Vakuolenzahl oder umgekehrt eine geringe Steigerung der Teilungsrate eine verhältnismäßig energische Aufnahme des Karmins.

2. Teilungsrhythmus.

Zahlreiche Biologen (CALKINS, WOODRUFF, METALNIKOW, DAWSON, BEERS u. a.) stellten Untersuchungen über den Teilungsrhythmus der Protozoen an. Einige sind der Ansicht, daß die Teilung der Protozoen in einem bestimmten Rhythmus verläuft und das letzterer von inneren, autonomen Eigenschaften des Organismus abhängt. WOODRUFF erblickt die Ursache des Rhythmus in Veränderungen des Kernapparates (Endomixis), welche periodisch auftreten. METALNIKOW (1907, 1924) hebt das Vorhandensein eines Teilungsrhythmus bei Paramäcien hervor und nimmt an, daß er auf unmerklichen Änderungen in der Beschaffenheit des Mediums beruht. Auch JOLLOS (1916, 1921), BEERS (1928), RICHARDS und DAWSON (1927) und DAWSON (1928) finden, daß die Schwankungen der Teilungsrate von Außenbedingungen abhängen, daß solche Schwankungen „arhythmisch“ (DAWSON) sind und von Eigenschaften des Mediums hinsichtlich der in ihm enthaltenen Nährstoffe abhängig sind. Werden Infusorien unter gleichmäßigen Bedingungen kultiviert, so verschwindet der Rhythmus (JOLLOS (1916, 1921), DAWSON (1928)).

Da unsere Experimente in verschiedenen Medien durchgeführt wurden und die Anzahl der gebildeten Nahrungsvakuolen gleichzeitig berechnet wurde, stellen meine Beobachtungen ein brauchbares Material für die Untersuchung dieser Frage dar. Wenn wir uns die Kurven, welche die Teilungsrate und die Anzahl der gebildeten Vakuolen bei *Paramecium* darstellen, ansehen, können wir in einigen Fällen periodische Schwankungen der Teilungsrate finden. Solche Schwankungen sind in der 2jährigen Kultur A während der ersten Monate ziemlich deutlich zu beobachten. Aber während der folgenden Monate verliert der Rhythmus seine Regelmäßigkeit.

Vergleichen wir diese Schwankungen mit dem Wechsel der Kulturflüssigkeit, so sehen wir, daß das Anwachsen der Teilungsenergie ein Ergebnis der Übertragung der Infusorien in frisches Teichwasser ist, das direkt aus dem Teich genommen wurde. Während

der Wintermonate habe ich auch nur Teichwasser verwendet, das ich mir vorher verschafft und in Aquarien aufgehoben hatte. Bei Verwendung dieses Teichwassers verschwindet der Teilungsrythmus. Eine Veränderung des Mediums (Teichwasser) ist wahrscheinlich auch der Grund des Saisonrythmus. Nach meinen Beobachtungen ist die Teilungsrate von *Paramaecium* im Herbst (Oktober und November) am höchsten. Als Beispiel können wir die Kulturen A und R in den Jahren 1925 und 1926 und B im Jahre 1925 nehmen. Im Herbst des Jahres 1928 beobachtete ich auch eine außerordentlich hohe Teilungsrate; zu dieser Zeit teilten sich die Infusorien 2—3 mal täglich (bei t 20°). Im Herbst ist die Steigerung der Teilungsrate der in Teichwasser gehaltenen Kulturen das Ergebnis einer um diese Zeit allgemeinen Steigerung der Vitalität der Süßwasserprotozoen. Das Maximum an Protozoen ist in unseren Teichen gewöhnlich im Oktober zu finden, was vermutlich mit der allgemeinen Beschaffenheit des Teichwassers zusammenhängt. Der Zusatz von etwas Wasser, das zu dieser Zeit dem Teich entnommen wurde, erhöhte die Vitalität der Infusorien.

Die rhythmischen Saisonschwankungen wurden auch bei anderen Infusorien wie auch bei Flagellaten beobachtet. In manchen Fällen findet die Steigerung der Vermehrung im Herbst in anderen Fällen im Sommer (Juni, Juli — METALNIKOW, 1917 a, GALADJIEFF, 1924, DAWSON, 1928) statt ¹⁾. Bei Kulturen, die von Anfang bis zum Ende in Heuaufguß oder in einem künstlichen Medium gehalten wurden, kann von irgendeinem Rhythmus schwerlich die Rede sein (Fig. 2, 4); so z. B. beim synthetischen Medium, wo die Bedingungen am meisten konstant und die Schwankungen der Teilungsrate während mehr als 2 Monaten ganz geringfügig waren (durchschnittlich 0,8—0,7 Generationen in 10 Tagen). Weitere Schwankungen standen im Zusammenhang mit einer gewissen Abnahme der Lebenstätigkeit der Kultur A a. Die Schwankungen in der Teilungsrate der Kultur B hängen nicht mit der Verwendung eines frischen Heuaufgusses zusammen (Fig. 2). Sowohl diese Angaben als auch die Prüfung der Teilungskurve der Kultur A während 5-Tage-Perioden (Fig. 14) zeigen, daß diese Schwankungen nicht in direkter Beziehung zu inneren Faktoren

¹⁾ Besteht nicht ein Zusammenhang zwischen der Steigerung der Teilungsrate im Sommer und dem Anstieg der Temperatur? Es ist sehr wahrscheinlich, daß diesem Umstand in den Experimenten von METALNIKOW und GALADJIEFF, die ihre Kulturen bei Raumtemperatur und nicht in Thermostaten gehalten hatten, einige Bedeutung beizumessen ist.

des Organismus, auch nicht zu den Erscheinungen der Reorganisation des Kernapparates stehen.

Vergleicht man die Kurven der Teilungsrate der Kulturen A, B (Fig. 6, 7) und des Klons R (Fig. 9, 10, 11) miteinander, so kann man trotz individueller Eigenheiten den allgemeinen Charakter der Schwankungen feststellen. Ähnliche Beobachtungen wurden bereits von WOODRUFF und METALNIKOW gemacht. Ein solcher Parallelismus kann sowohl an Tageskurven als auch an jenen beobachtet werden, welche die tägliche durchschnittliche Teilungsrate im Laufe von 10-Tage-Perioden darstellt.

Nach den Angaben von WOODRUFF (1917) tritt die Endomixis seltener auf, und zwar nach 30—40 Genera-

tionen. Folglich besteht dieser Parallelismus im Rhythmus auch unabhängig von den Vorgängen, die am Kernapparat stattfinden.

Wenn nun die Schwankungen der Teilungsrate mit den Änderungen des Mediums und der Nahrung zusammenhängen, könnte

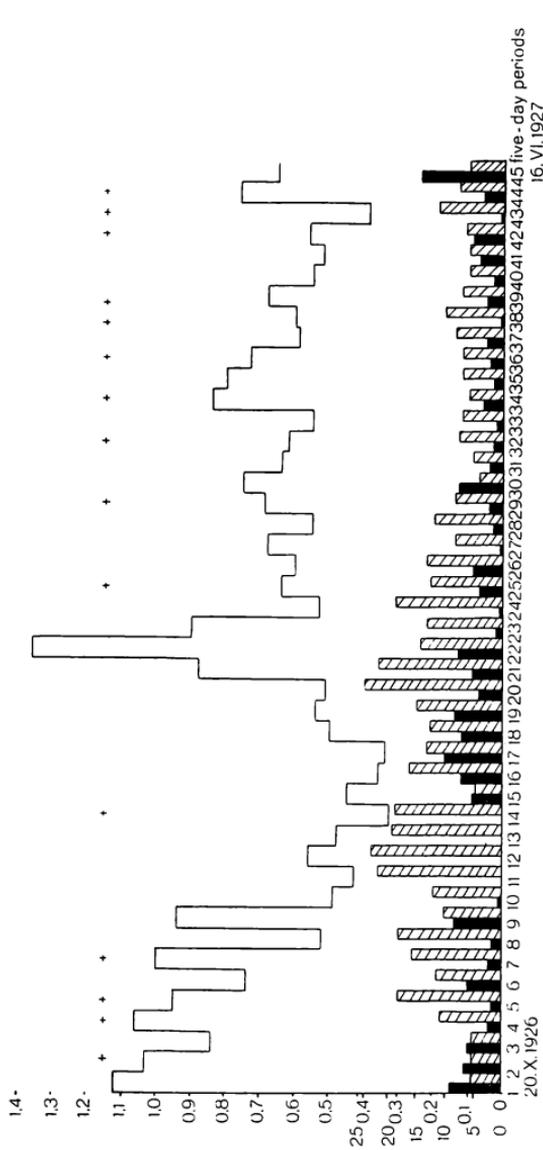


Fig. 14. Anzahl der Vakuolen und Teilungsrate der Kultur A während der Zeit, da die cytologischen Untersuchungen angestellt wurden. Die gebrochene Linie stellt die durchschnittliche tägliche Teilungsrate, im abermaligen Durchschnitt für 5-Tage-Perioden dar. Die Kolonnen stellen die Anzahl der Bakterien- und Karminvakuolen dar (wie in Fig. 1 u. a.). Die Zeitabschnitte, während welcher die morphologischen Veränderungen des Kernapparates auftraten, sind mit + bezeichnet.

vielleicht diese Frage durch Beobachtungen über die Ernährung aufgeklärt werden.

Während der Depressionsperiode bilden die Infusorien keinerlei Nahrungsvakuolen, bei der niedrigen Teilungsrate ist jedoch die Anzahl der Nahrungs-(Bakterien-)vakuolen im allgemeinen ziemlich beträchtlich. In der Periode der raschen Vermehrung kann eine Abnahme der Anzahl der Bakterienvakuolen beobachtet werden; (die Anzahl der Karminvakuolen nimmt im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Tochterzellen anfangs anders auf Karmin reagieren als die Mutterzellen, zu). Eine große Anhäufung von Nahrungssubstanzen verhindert deren rasche Assimilation; wahrscheinlich wirkt dieser Umstand drückend auf den allgemeinen physiologischen Zustand der Tiere. Außerdem kann auch die entgegengesetzte Erscheinung vorkommen: die Verminderung der Lebenstätigkeit ruft eine Verzögerung der Verdauungsprozesse und der Defäkation hervor. Es ist nicht immer möglich, die Ursachen genau auseinander zu halten. Es ist aber ganz sicher, daß bei diesem Problem die Qualität des Futters von großer Bedeutung ist. Werden die Infusorien mit verschiedenen Bakterien gefüttert, so ändert sich ihre Teilungsrate ganz beträchtlich (HARGITT und FRAY, 1917).

3. Formveränderungen des Kernapparates.

Nach den bekannten Untersuchungen von WOODRUFF und ERDMANN (1914, 1916) und WOODRUFF (1917 a, b) können im Lebenscyclus von *Paramecium aurelia* und *P. caudatum* periodische Erscheinungen beobachtet werden. Diese Erscheinungen beziehen sich auf die Degeneration und die Wiederherstellung des macro- und micronucleären Apparates, die von ihnen als Endomixis bezeichnet wurden und einen Reorganisationsprozeß der Zelle darstellen¹⁾. Die Bedeutung dieser Erscheinung im Leben der Infusorien kann nicht bezweifelt werden. Ich bemühte mich daher, bei meinen Experimenten eine Endomixis zu entdecken.

Im Laufe von 7 $\frac{1}{2}$ Monaten, vom 29. Oktober bis zum 10. Juni 1926 wurden kontinuierlich Präparate von Paramäcien der Kultur A angefertigt. Anstatt 10 wurden 20 Infusorien isoliert, um ja keine Endomixis zu übersehen. Am nächsten oder übernächsten Tag erreichten die Infusorien die Zahl 40—60—80. Die von zehn Tieren gebildeten Vakuolen wurden gezählt und von allen übrigen wurden

¹⁾ Die Erscheinungen des Zufalls des Kernapparates wurde auch von CALKINS (1904), KASANZEFF (1901), POPOFF (1907, 1909) u. a. beobachtet.

Präparate gemacht. Das geschah demnach alle 1—2 Tage. Gefärbt wurde mit Hämalaun oder BÖMER'S Hämatoxylin. Im ganzen 1820 Präparate von Infusorien angefertigt.

Im Laufe der ganzen Zeit (7½ Monate) wurden wiederholt Veränderungen des Kernapparats beobachtet (Fig. 14). Die Anzahl der Infusorien mit einem abnormalen Macro- und Micronucleus war jedoch unbeträchtlich. Von den 1820 Infusorien wurden nur bei 80 Individuen Formveränderungen des Kernapparates festgestellt; die

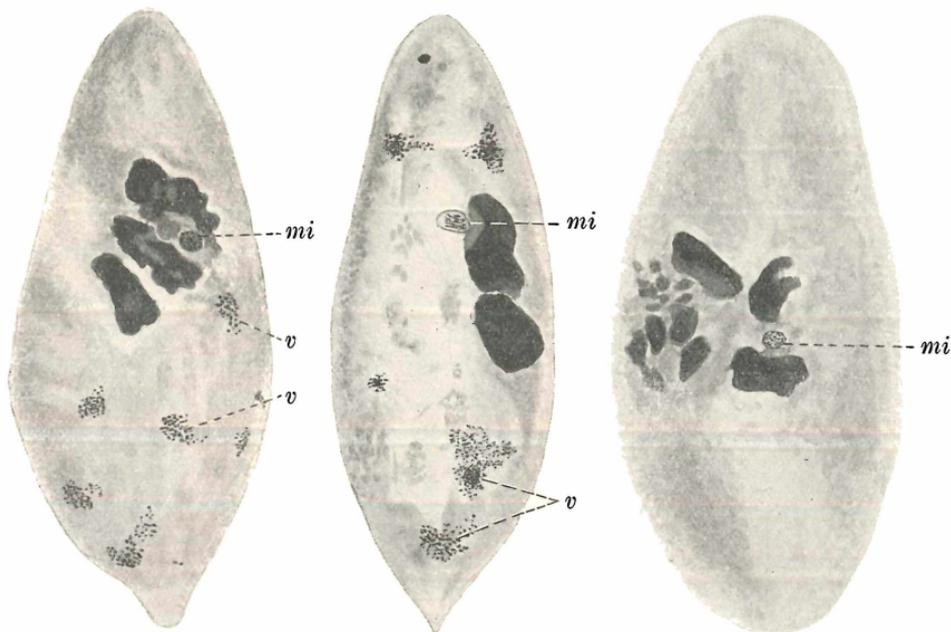


Fig. 15. Kultur A, 8. November 1926. Drei Macro-nucleusanlagen, die ihre ursprüngliche Form verloren haben. V Karminvakuolen. Oc. 5, Obj. 5.

Fig. 16. Kultur A, 8. November 1926. Das Tier weist zwei Macro-nucleusbrocken auf. Micronucleus im Stadium der Mitose. Oc. 5, Obj. 5.

Fig. 17. Seitenkultur A a, 12. November 1926. Zerfall des Macro-nucleus. Ein Micronucleus. Oc. 5, Obj. 5.

abnormen Umgestaltungen des Macro-nucleus wurden mit berücksichtigt. Ich will bei deren Beschreibung mehr ins Detail gehen.

Es bietet sich uns meist das folgende Bild dar: Der Macro-nucleus ist in mehrere Stücke zerfallen; die einzelnen Brocken des Macro-nucleus, gewöhnlich nicht weit auseinanderliegend, sind durch ihre unregelmäßige Form, dem Besitz von Vorsprüngen und Auswüchsen aller Art charakterisiert. Solche Teile konnten deutlich im Cytoplasma bemerkt werden; ihre Anzahl betrug gewöhnlich 3—4, manchmal mehr (Fig. 15, 17, 18, 19, 21). Nach der Beschrei-

bung und den Abbildungen von ERDMANN und WOODRUFF (1914, 1916) stimmt ein solches Verhalten des Macronucleus wahrscheinlich mit der ersten Phase des Reorganisationsprozesses überein. In diesem Stadium befindet sich der Micronucleus dicht an der Hauptmasse des Macronucleus oder in einigem Abstand von ihm.

In den letzten Stadien der „descending phase“ wandert der Micronucleus und befindet sich in einem beträchtlichen Abstand von

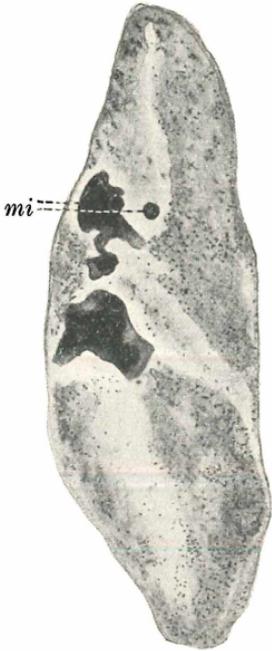


Fig. 18. Kultur A, 22. November 1926. Zerfall des Macronucleus. Zwei Micronuclei aus ihrer typischen Lage gebracht. Oc. 4, Obj. 5.

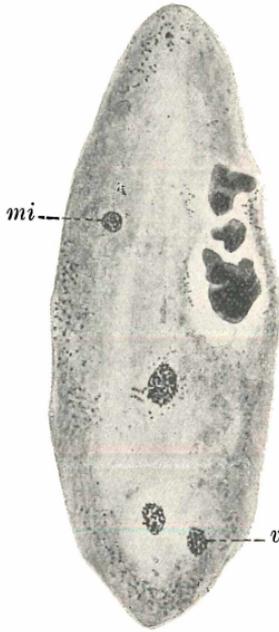


Fig. 19. Kultur A, 22. November 1926. Zerfall des Macronucleus. Ein Micronucleus aus seiner typischen Lage gebracht. Drei Karminvakuolen (v). Oc. 4, Obj. 5.



Fig. 20. Seitenkultur A a, 25. November 1926. Sehr kleines Tier im Depressionszustand. Zahlreiche Chromatinbrocken. Oc. 5, Obj. 5.

den Macronucleusbrocken (Fig. 18, 19). In manchen Fällen sind zwei Macronuclei zu sehen (Fig. 18).

Ein völliger Zerfall des Macronucleus, der die Bildung zahlreicher Chromatinbrocken zur Folge hatte, wurde nur bei einem einzigen Individuum beobachtet. Dieses Tier befand sich sichtlich im Depressionszustand; es war von einer außergewöhnlich geringen Größe und besaß etwa zehn mittelgroße im Cytoplasma verstreut liegende Chromatinbrocken (Fig. 20). In einem Präparat kann man bei zwei Infusorien folgendes beobachten. Die Micronuclei beider Paramäcien waren im Zustand der Mitose. Eines der Tiere besaß

zwei Macronucleusbrocken von einer mehr oder weniger regelmäßigen Form (Fig. 16), während das andere einen Macronucleus von regelmäßiger länglicher Gestalt aufwies; sein Micronucleus lag in einer ziemlichen Entfernung vom Macronucleus.

Falls man derartige Erscheinungen als zum Prozeß der Reorganisation des Kernapparates gehörig betrachtet, erscheint es möglich, das hier die aufsteigende (ascending) Phase einsetzte. Aber auch die Macronuclei anderer Infusorien waren während der gleichen Periode oft von einer abnormalen Form.

WOODRUFF (1917 a, b) hebt hervor, daß der Reorganisationsprozeß verschiedener Linien und Kulturen genau periodisch und gleichzeitig auftritt.

Ein Zerfall des Macronucleus wurde bei unserer Kultur A durchschnittlich nach 9,5, 8, 13, 8,5, 28, 10—12, 8,4, 14, 3,8 und 15,2 Generationen festgestellt, also öfter als bei *Paramecium aurelia* oder *P. caudatum* nach ERDMANN und WOODRUFF und die Zwischenzeiten sind bei weitem nicht so regelmäßig. So war vom 18. Januar bis zum 21. Februar kein einziger Fall einer Veränderung des Kernapparates zu beobachten; am 22. Februar wies nur ein Infusor von 21 einen Zerfall des Macronucleus auf. Bis zum 10. März fand kein solcher Vorgang mehr statt, während vom 10. bis zum 13. eine beträchtliche Anzahl von Individuen einen abnormalen Macronucleus besaß, allerdings ohne irgendwelche typischen Anzeichen eines Reorganisationsprozesses. Nach dem 13. März wurde ein Zerfall des Nucleus an einzelnen Individuen am 27. März (bei drei Infusorien von 46), am 12., 15. und 21. April und am 17. und 23. Mai festgestellt. Es muß noch erwähnt werden, daß die Erscheinungen eines Zerfalls des Macronucleus gewöhnlich gleichzeitig bei mehreren Infusorien vorkamen. So wurden solche z. B. am 8. November bei sechs von 20 Infusorien entdeckt; am 12. November bei sechs von 27 und am 22. November bei vier von sechs.

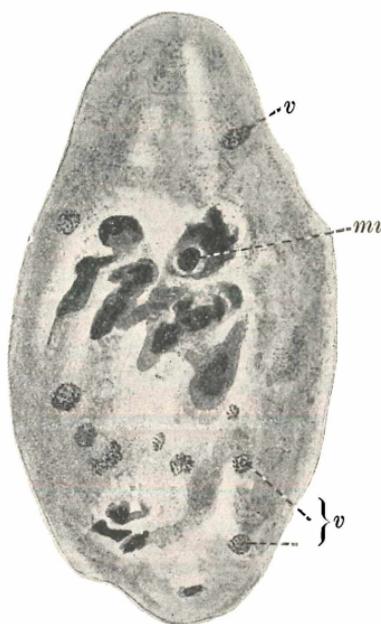


Fig. 21. Kultur A, 29. November 1926. Macronucleus in Zerfall begriffen. Einige Chromatinbrocken und zahlreiche Karminvakuolen. Oc. 3, Obj. 7.

WOODRUFF nimmt an, daß eine kausale Beziehung zwischen der Periode der Reorganisation und der Teilungsrate besteht, und daß die Endomixis in dem Moment der niedrigsten Teilungsrate auftritt.

Unsere Angaben können dies nicht bestätigen. Bei der Untersuchung der Tageskurve der Teilungsrate sehen wir, daß in acht Fällen unter 15 die Veränderung des Kernapparates mit einer relativen Steigerung der Teilungsrate zusammenfiel und nur in zwei Fällen in dem Moment auftrat, da die Teilungsenergie sank.

Bei der Untersuchung der 5 Tageperioden (Fig. 14) können wir feststellen, daß eine „Endomixis“ (?) in vier Fällen in der Zeit einer relativ hohen Teilungsrate auftrat (Oktober, November). Weiterhin können wir sehen, daß die vier Fälle einer Veränderung des Kernapparates in die Zeit einer relativen Steigerung der Teilungsenergie fielen, die auf eine Periode verlangsamter Teilungsrate folgte. In sechs Fällen fiel sie in die Zeit einer Verringerung der Teilungsrate. Folglich, wenn wir aus der Untersuchung von 5 Tageperioden Schlüsse ziehen, wie dies WOODRUFF getan hat, sehen wir, daß mehr als die Hälfte der Fälle einer „Endomixis“ in die Periode einer intensiven Vermehrung oder die einer Beschleunigung des Teilungsvorganges, aber keineswegs in die einer Verlangsamung derselben fiel.

Aber auch in WOODRUFF's Experimenten fiel die Verringerung der Teilungsrate durchaus nicht immer mit dem Auftreten der Endomixis zusammen. Diese Tatsache wurde von YOUNG (1917, 1918) bemerkt, der auf Grund eigener und der WOODRUFF'schen Versuche keine bestimmte Korrelation zwischen dem Teilungsrhythmus und der Endomixis zu finden vermochte.

Wenn die Endomixis als eine der Parthenogenese ähnliche Erscheinung betrachtet wird (WOODRUFF und ERDMANN), und gewissermaßen die Konjugation zu ersetzen vermag, so ist es sehr wahrscheinlich, daß dieser Prozeß auf verschiedene physiologische Reaktionen in der Zelle einen Einfluß ausübt. Nach den Angaben von JOLLOS (1921) ändert sich das Verhalten der Infusorien gegenüber Giftstoffen nach der Konjugation. Die allmählich erworbene Widerstandsfähigkeit wird nach der Konjugation schneller verloren als nach einer ganzen Reihe von vegetativen Zellteilungen bzw. Generationen. Möglicherweise bewirkt die Endomixis etwas Ähnliches. Obwohl wir nicht den ganzen Ablauf des Reorganisationsprozesses beobachten konnten, sind doch einige Beobachtungen bemerkenswert. Die Nahrungsvakuolen wurden von jenen Individuen gebildet, die einen Reorganisationsprozeß durchmachten. Fig. 14 zeigt uns, daß die

Zunahme in der Zahl der Karminvakuolen zweimal stattfindet: sie fällt entweder mit der Periode einer rascheren Teilung zusammen oder folgt Erscheinungen, die denen der Endomixis ähneln, sogar in Fällen, da die Teilungsenergie gar nicht oder nur schwach ansteigt. Dieser Tatbestand konnte in 6—7 Fällen beobachtet werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die beobachteten Veränderungen des Kernapparates dazu beitragen, das Verhalten der Infusorien gegenüber Karmin zu beeinflussen.

In verschiedenen Stadien des Reorganisationsprozesses besaßen die Paramäcien Karmin- und Bakterienvakuolen in der gleichen Menge wie die „normalen“ Infusorien. Was die Beobachtungen der „Climaxphase“ anlangt, so sind sie so ungenügend, daß es unmöglich ist, ihnen irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen.

So kommen wir zu folgenden Schlüssen:

1. Je konstanter die Kulturbedingungen sind, um so regelmäßiger ist die Teilungsrate.

2. Schwankungen in der Teilungsrate können nicht als Rhythmus bezeichnet werden, sogar wenn sie eine gewisse Gesetzmäßigkeit aufweisen (tägliche Teilungsrate, Saison-„Rhythmus“).

3. Es besteht kein Zusammenhang zwischen der Teilungsrate (dem Rhythmus) und den morphologischen Veränderungen des Kernapparates.

4. Die Bedeutung der inneren physiologischen Faktoren kann nicht bestritten werden, da die Teilung selbst auf sie zurückgeht; aber die Teilungsrate wird durch Außenbedingungen, wie Beschaffenheit des Mediums, dessen Gehalt an Nährstoffen, beeinflußt. Eine Änderung dieser Bedingungen ruft eine entsprechende Reaktion des Organismus hervor; dies ist die Ursache der Schwankungen des Teilungstempos.

5. Es kann auch beobachtet werden, daß einige Schwankungen bei der Bildung der Nahrungsvakuolen zu dem Gehalt des Mediums an Nahrungsstoffen, zu der Beschaffenheit des Futters und zu der Teilungsrate in Beziehung stehen.

4. Depression.

Wie oben bereits erwähnt wurde, verweigern die Infusorien die Aufnahme von Karmin ohne jegliches Anzeichen einer Depression. Schwankungen in der Zahl der Karminvakuolen, verbunden mit Schwankungen der Teilungsrate weisen auf keinerlei periodisch auftretende Depressionszustände hin.

Der „Rhythmus“ der Teilung, der in der Kultur A im Laufe der ersten Monate regelmäßig zum Vorschein kommt, zeigt keineswegs einen Wechsel von Depressions- und Nichtdepressionszustand. MAUPAS und CALKINS bestimmten die richtige Bedeutung des Begriffs „Depression“ und verstehen darunter die mangelnde Fähigkeit, Nahrung aufzunehmen und zu verdauen und zwar im Zusammenhang mit morphologischen Veränderungen in der Zelle. Im Laufe von 5 Jahren wurde eine solche Depression sehr selten beobachtet. Die Kultur A war die einzige, die vom 6. bis zum 14. Juli 1926 und vom 18. bis zum 26. September 1927 eine Depression aufwies und sich danach wieder erholte. Zu Beginn des 3. Beobachtungsjahres trat auch in der Kultur A, und gegen Ende des 6. Monats in der Kultur Aa ein Depression auf, worauf die Kulturen aber bald eingingen. Eine Depression trat immer dann auf, wenn *Paramecium* im gleichen Medium (z. B. Teichwasser) mehrere Monate hindurch kultiviert wird (ähnliche Ergebnisse wurden von MAUPAS, CALKINS, WOODRUFF u. a. erzielt). Wenn sich die Infusorien im Depressionszustand befanden, verweigerten sie die Aufnahme von Karmin und von anderen, nahrhaften Substanzen und hörten auf, sich zu teilen; es traten abnormale Individuen auf, morphologische Veränderungen, wie Vakuolisierung und Trübung des Plasmas, zahlreiche kristallinische Einschlüsse usw. (Eine Endomixis wurde jedoch nicht zu dieser Zeit beobachtet.) Gewöhnlich gingen diese Individuen, wenn sie sich nicht rechtzeitig erholten, zugrunde. Da ich immer alle Infusorien einer jeden Kultur einer Prüfung unterzog, konnten Individuen, die sich in einem Depressionszustand befanden, immer bemerkt und — wenn nötig — zur Spezialbeobachtung isoliert werden. Diese Individuen wurden nicht als Material für Experimente herangezogen, da sie nur selten zu finden waren, und wurden bei der Zählung von Nahrungsvakuolen niemals berücksichtigt¹⁾.

XIII. Schluß.

Auf Grund der Beobachtungen an Paramäcien kommen wir zu dem Schluß, daß ihr Verhalten außerordentlich kompliziert ist. Und da das Verhalten der Organismen einer Vervollkommung im Laufe der Ontogenie und Phylogenie fähig ist, besteht keine prinzipielle Grenze zwischen dem Verhalten einzelliger Organismen und dem hochorganisierter Metazoen. Außerdem beweist eine ganze Reihe

¹⁾ Dies bezieht sich natürlich auch auf abnormale Individuen, gänzliche „Invaliden“.

von Angaben, daß das Verhalten der Infusorien komplizierter ist als das der Einzelzellen der Metazoen, z. B. der Leucocyten, oder des Organismus in den Anfangsstadien seiner Entwicklung.

Zu den Teilelementen des gesamten Verhaltens der Protozoen zählen wir nicht nur Erscheinungen der Reizbarkeit und der Reizbeantwortung, Reflexe und Tropismen, sondern auch kompliziertere, wie das „organische Gedächtnis“, aus einer Anpassung heraus erfolgende Reaktionen und vielleicht auch bedingte Reflexe. Als Ergebnis solch komplizierter Reaktionen besitzen die Infusorien die Fähigkeit des sog. „Wählens“ und „Lernens“. Letztere Fähigkeit erscheint zufolge des Einflusses früherer Zustände und der „Erfahrung“.

Das rein mechanische Begreifen des Verhaltens der Protozoen vermag, da es zu einfach und schematisch ist, viele Erscheinungen nicht zu erklären.

Deshalb können wir weder mit BOZLER'S vereinfachter Erklärung der Erscheinungen der Nahrungswahl bei Infusorien, noch mit den Ideen LOEB'S und seiner Nachfolger übereinstimmen, die das gesamte Verhalten der Protozoen ausschließlich vom Standpunkte der Tropismentheorie aus betrachten.

CALKINS (1926) nimmt an, daß die selektive Tätigkeit einiger Protozoen besser durch den physikalischen Zustand des Protoplasmas als durch zweckvolle Handlungen erklärt werden kann. Es ist kaum anzunehmen, das irgendjemand die große Rolle die das Protoplasma als ein Kolloid spielt, bestreiten würde. Nichtsdestoweniger glaubt CALKINS selbst, daß so ein organisches System auf Außenwirkungen als Ganzes reagiert. Die Änderungen in der physikalischen und kolloidalen Beschaffenheit des Organismus sind es, die für die Auswahlfähigkeiten und das Verhalten der Infusorien wesentlich sind; die von vielen Biologen und auch in dieser Arbeit angewendeten Terminologie bleibt jedoch die gleiche, da sie klar genug ist, um der Absicht, die Handlungen des Organismus als Ganzheit zu beschreiben, zu genügen.

Die Reaktionen von *Paramecium* sind nicht nur vom Einfluß des Außenmediums und von Reizen abhängig, sondern auch von der Konstitution, von Erblichkeitsfaktoren und den früheren Zuständen des Organismus im allgemeinen. Wenn wir das Verhalten nicht nur verschiedener Rassen von *Paramecium*, sondern auch der einzelnen Individuen untersuchen, wird es leicht sein, eine außerordentliche Variation der Reizreaktionen zu entdecken.

Keine Reizreaktion stimmt mit der Beantwortung eines ähnlichen früheren Reizes völlig überein, was auch durch Versuche von SCHAEFFER an *Stentor* und an Amöben und durch jene von METALNIKOW, JENNINGS und ALVERDES an anderen Infusorien, hauptsächlich Paramäcien, erwiesen ist.

Der frühere Zustand bestimmt oft die Reaktion der Tiere. Die Infusorien, die vor dem Experiment eine hohe Teilungsrate besaßen, reagieren anders auf Nahrungsreize, als jene, die zuvor eine langsamere Teilung aufwiesen. Die Beziehung der Infusorien zum Futter ändert sich im Zusammenhang sowohl mit dem früheren Zustand der Sättigung (SCHAEFFER, 1910) oder des Hungers, als auch mit der Anzahl der Nahrungsvakuolen, die sich in dem betreffenden Moment innerhalb des Organismus befinden.

Die Zahl der Vakuolen schwankt ganz beträchtlich, in manchen Fällen zwischen 0 und 60 oder noch mehr; aber solche extremen Zahlen sind abnormal. Die gänzliche Abwesenheit von Vakuolen weist auf eine Schwächung der Funktion der Nahrungsaufnahme¹⁾ hin und ist das Zeichen eines krankhaften Zustandes. Andererseits ist eine extrem hohe Anzahl von Vakuolen das Ergebnis des Vorrherrschens der Aufnahmefunktion gegenüber der Verdauungsfunktion und der Defäkation, was auch das Zeichen einer gewissen Abnormität des Verdauungsvorganges ist. Deshalb nehmen wir bei den Paramäcien stets die Tendenz wahr, ihren Stoffwechsel so zu regulieren, daß die Prozesse der Vakuolenbildung, der Verdauung und der Defäkation parallel und mit entsprechender Schnelligkeit von statten geht. Diese Feststellung wird von LUND (1914) und METALNIKOW bestätigt, dessen interessante Versuche beweisen, daß die Zirkulationsgeschwindigkeit der Nahrungsvakuolen und ihrer Ausstoßung ebenso wie der Prozeß der Nahrungsaufnahme inneren physiologischen Faktoren unterworfen ist. Als Beispiel einer Regulation betrachte ich auch meine Versuche über den Einfluß der Temperatur auf die Bildung von Vakuolen.

In seinem Verhalten wird *Paramaecium*, in der Ausdrucksweise von JENNINGS, von der Methode des „Versuchs und Irrtums“ geleitet.

Zu dieser Kategorie gehören die Erscheinungen der Nahrungsauswahl und der Bewegungsreaktion auf Nahrungs- und chemische Reize. Beispielsweise reagieren die Infusorien zu Beginn auf reines Karmin und auf Karmin mit einem adsorbierten schädlichen Farb-

¹⁾ In manchen Fällen kann die Abwesenheit der Nahrungsvakuolen durch osmotische Nahrungsaufnahme erklärt werden.

stoff z. B. Brillantkresylblau ganz ähnlich. Dann aber ändert sich die Reaktion, sie nehmen Karmin mit Brillantkresylblau in geringeren Mengen auf und hören bald auf, Vakuolen daraus zu bilden. Als ein anderes Beispiel können wir die Versuche mit Bakterien und Karmin nehmen. Wenn eine große Menge Karmin zugefügt wird, bilden die Infusorien zuerst hauptsächlich Karmin enthaltende Vakuolen, später nehmen sie ausschließlich Bakterien auf, die in dem Medium vorhanden sind. Wenn wir sofort eine beträchtliche Menge von Bakterien zusetzen, nehmen die Infusorien von Anfang an überhaupt kein Karmin auf oder nur in geringen Mengen.

Die Erscheinung des „Versuches und Irrtums“ und der Individualität der Reaktion kann beobachtet werden, wenn man typische Tropismen studiert.

In vielen Fällen weisen nicht alle Individuen gleichzeitig eine positive oder negative Taxis gegenüber der gebotenen Substanz auf, sondern nur einen Teil von ihnen (BLÄTTNER, 1926). Einige Reaktionen können geändert und durch andere ersetzt werden, was auch der Ansicht LOEB'S entspricht. Z. B. sammeln Paramäcien in einem Tropfen von *Bacterium coli* oder Tusche die betreffenden Partikeln, aber sobald ein Tropfen von *B. subtilis* zugesetzt wird, wandert der größte Teil der Paramäcien in den Tropfen von *B. subtilis*, da diese Bakterien die beste Nahrung für *Paramecium* abgeben. So sind die Infusorien in ihrem Benehmen von einem Selektionsvermögen geleitet, meiden schädliche oder giftige Substanzen und reagieren positiv auf harmlose oder nahrhafte Substanzen, z. B. manche Bakterien u. a. Ähnlich den Erscheinungen bei höher stehenden Tieren „their method of responding to stimuli is not at first really purposive and intelligent, but by the gradual elimination of useless responses and the preservation (or remembering) of useful ones . . .“ (CONKLIN, 1922). Wir nennen solche Reaktionen Anpassungsreaktionen. In unseren Experimenten betrachten wir vor allem das Auftreten der negativen Reaktion auf Karmin als eine Anpassungsreaktion.

Zu Beginn kommt die Anpassung- oder Abwehrreaktion in der Weigerung zum Ausdruck, Karmin als nutzlos und möglicherweise schädlich für den Organismus aufzunehmen. Da jedoch die Ablehnung der Karminpartikeln mit gewissen Anstrengungen und Schwierigkeiten verbunden ist, entwickelt der Organismus die Fähigkeit, Karmin ohne jeglichen Schaden aufzunehmen. Allmählich wird diese Substanz bis zu einem gewissen Grade notwendig für die Verdauung und andere vitale Prozesse.

Prinzipiell steht diese letzte Periode der Erscheinung der Immunität am nächsten (STRELNIKOW, 1924).

Wenn Paramäcien auf dem Wege des „Versuchs und Irrtums“ „Erfahrungen“ erwerben, kann diese während des Individuallebens angehäuft werden. Da diese Erfahrungen nicht auf neue Generationen vererbt werden können, gehen sie verloren. Nichtsdestoweniger ist es in der Biologie bekannt, daß die Fähigkeit, die Wirkungen früherer Reize aufzuspeichern und zu registrieren, vom Protoplasma bewahrt wird. CONKLIN (1922, p. 44) schreibt diesbezüglich: „A single stimulus may produce changes in an organism which persists for a longer or shorter time, and if a second stimulus occurs while the effect of previous stimulus still persists, the response to the second stimulus may be very different form that of the first.“ Diese Erscheinungen sind unter dem Namen „Summation der Reize“ oder „Organisches Gedächtnis“ (HERING) bekannt.

Durch die Teilung erhalten die Tochterindividuen die Hälfte des mütterlichen Plasmas und es ist deshalb nicht erstaunlich, daß ein Teil der „Erfahrungen“ auf sie übergeht, um so mehr wenn der Karminreiz ständig einwirkt.

Deshalb ist es ganz natürlich, daß die Karminkurve allmählich sinkt, während die Aufnahme von Karmin nach der Teilung ein wenig gesteigert erscheint. Sicherlich bestehen aber keinerlei Widersprüche zu den Vererbungsgesetzen.

Lange fortgeführte Kulturen zeigen aber noch komplizierte Erscheinungen im Verhalten der Paramäcien. Allmählich verschwindet das „organische Gedächtnis“, vermutlich als Folge davon, daß der Karminreiz aufhört, eine Wirkung auszuüben und zu einem Faktor des Mediums wird. Es ist möglich, daß eine neue Reaktion auftritt, nämlich die Anpassung an Karmin, daß nun teilweise vom Organismus assimiliert wird. So kommen wir zu dem Schluß, daß die Nahrungsauswahl nicht nur von der Qualität des Futters und von den Einflüssen des umgebenden Mediums abhängig ist, sondern auch von physiologischen Faktoren, erworben im Laufe des Individuallebens der Infusorien¹⁾.

Ähnliche Beobachtungen über das Verhalten von Protozoen stimmen auch nicht annähernd mit den Schlüssen BOZLER'S (1924) überein, dies um so mehr, als dieser Autor seine Schlußfolgerungen

¹⁾ Bei METALNIKOW beruht dieser Schluß auf einem Studium der Nahrungsauswahl und der Zirkulation der Nahrungsvakuolen bei Infusorien. Diese Ansicht entspricht ungefähr der von LUND.

nicht durch Anführung von Experimenten bekräftigt. Es befinden sich vereinzelt Bemerkungen zu seinen Ausführungen in den betreffenden Kapiteln dieser Arbeit. Hier will ich nur eine seiner Feststellungen zitieren: „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“ (p. 196). Selbst ein so eminenten Vertreter der mechanistischen Auffassung des tierischen Verhaltens wie LOEB, betrachtet die Reaktion des Organismus als solche des Organismus als Ganzheit. Wenn der Organismus der Protozoen befähigt ist, in seinen Reaktionen auf äußere Reize nur auf Grund der mechanischen Reize der einzelnen Cilien geleitet zu werden, ist es schwierig, jene Anpassungsreaktionen und koordinierten Handlungen zu erklären, welche an ihnen sowohl bei den Erscheinungen der Nahrungsaufnahme und -auswahl als auch bei anderen physiologischen Prozessen beobachtet werden. Überdies: wie ist es möglich, die Erscheinungen der Nahrungsauswahl bei Protozoen ohne Cilienapparat, z. B. den Amöben, zu erfassen, wenn bei der Auswahl die Hauptrolle den Cilien zugeschrieben wird?

Die Erklärung des Verhaltens der Infusorien bedarf nach Ansicht vieler Protozoologen nicht der Annahme des Vorhandenseins von nervösen Elementen, da Reaktionen auf Reize dem Protoplasma selbst eigen sind. Es ist jedoch evident, daß die Existenz eines solchen Organes als Motorium, dessen nervöse Funktion wirklich erwiesen wird, bei gewissen Infusorien und Flagellaten die Grundlage für ein Verständnis und eine Erklärung der komplizierten, koordinierten Handlungen ergäbe, die hauptsächlich bei Infusorien zu beobachten sind. In dieser Hinsicht ist eine Anzahl von Angaben, die zugunsten der Tatsachen sprechen, daß bei den Infusorien bedingte Reflexe auftreten können (METALNIKOW, 1911, 1913; PLAWILSCHTSCHIKOW, 1928) von großem Interesse.

XIV. Zusammenfassung.

1. Die Erscheinungen der Nahrungsauswahl und der Aufnahme verschiedener Partikeln bei *Paramaecium caudatum* können nicht mit Hilfe der physikalischen Eigenschaften der Partikeln, d. i. ihrer Form, Größe und ihrem Gewicht, allein erklärt werden.

2. Die Dichte der Suspension, Niederschlagsbildung, Koagulation und Agglutination des Karmins beeinflussen nur wenig die Anzahl der mit dieser Substanz gebildeten Vakuolen. Diese Faktoren

spielen nur eine ganz unbedeutende Rolle bei der Nahrungsauswahl und erklären nicht diese Erscheinung.

3. Die chemische Natur der Partikeln spielt eine bedeutende, vermutlich sogar die Hauptrolle bei der Nahrungsauswahl.

4. Unter verschiedenen Substanzen wählt *Paramecium* vorwiegend die nahrhaften; Bakterien bilden die Hauptnahrung. Aber das Verhalten gegenüber verschiedenen Bakterienarten ist verschieden; manche Bakterien werden in größeren Mengen aufgenommen als andere.

5. Die Erscheinungen der Nahrungsauswahl sind denen der Chemotaxis ähnlich. Die größte Anhäufung von Infusorien findet in Suspensionen statt, die nahrhafte Substanzen enthalten. Unverdauliche Stoffe rufen im allgemeinen eine negative Chemotaxis hervor. Substanzen, denen gegenüber *Paramecium* positiv chemotaktisch reagiert, werden in den größten Mengen aufgenommen.

6. Das Verhalten der Infusorien gegenüber Karmin wechselt je nach dem Gehalt des Mediums an Nahrungsstoffen. In Medien, die reich an Bakterien oder anderen nahrhaften Substanzen sind, wird Karmin in geringeren Mengen aufgenommen, als in jenen, die nur wenig Futter enthalten.

7. Bei Erneuerung und Wechsel der Art der Kulturmedien wird die Beziehung der Infusorien zu Karmin durch die Qualität und Quantität der nahrhaften Substanzen bestimmt. Die Zahl der Karminvakuolen steigt nicht in einem frischen Medium, wenn es reich an nahrhaften Substanzen ist.

8. Die durchschnittliche Gesamtzahl der Nahrungsvakuolen — ungefähr 20 — ist auffallend konstant, trotz der verschiedenen Beschaffenheit der Medien, der verschiedenen Teilungsrate, der Verschiedenheit der Kulturen und möglicherweise auch der Rassen untereinander.

9. Im Verlauf der ersten drei bis sieben Tage ihres Aufenthaltes in einem Medium mit Karmin bilden die Infusorien im allgemeinen eine große Anzahl von Karminvakuolen; diese nehmen allmählich an Zahl ab und verschwinden schließlich gänzlich. Ein solches negatives Verhalten gegenüber Karmin dauert ungefähr 4—5 Wochen und manchmal darüber.

10. In Medien, reich an Bakterien oder anderen nahrhaften Substanzen, tritt die negative Reaktion auf Karmin früher auf als in Medien mit einem geringen Gehalt an Futter.

11. Werden die Versuchstiere für 2—3 Tage in ein Medium ohne Karmin versetzt, so nehmen sie nach Erzeugung von zwei bis

drei Generationen Karmin in den gleichen Mengen auf wie während der ersten Tage des Experiments, oder wie Kontrollinfusorien, die zuvor nie mit Karmin gefüttert worden sind.

12. Kontrollinfusorien nehmen mehr Karmin auf als solche, die sich ca. 1 Woche lang in einem Kulturmedium mit Karmin befanden.

13. Das Aufhören der Aufnahme von Karmin wird keineswegs durch eine Depression hervorgerufen. Die Paramäcien teilen sich auch weiterhin ganz normal und nehmen nahrhafte Substanzen in großen Mengen auf. Ein ähnliches Verhalten tritt zutage, wenn das Medium oft, d. h. täglich gewechselt wird.

14. Das Fallen der Karminkurve beruht auf der Tatsache, daß die Tochterzellen weniger Karmin aufnehmen als die Mutterzellen, d. h. früher eine negative Reaktion auf Karmin entfalten.

15. Nach einem Aufenthalt von mehreren Monaten in einem Medium mit Karmin nehmen die Paramäcien allmählich Karmin in größerer Menge auf. Das Karmin hört auf, ein wirksamer Reiz zu sein und wird zu einem Faktor des Mediums. Offenbar paßt sich *Paramecium* an diese Substanz an und verwertet sie vielleicht sogar als Nahrungsstoff. Eine Übertragung der Tiere in ein Medium ohne Karmin verursacht in diesem Zeitpunkt eine Abnahme der Teilungsintensität und manchmal eine Depression.

Literaturverzeichnis.

- ALVERDES, F. (1923): Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Berlin.
- BASKINA, W. P. (1924): Bull. Inst. Univ. de Perm (U.S.S.P.) Vol. 10.
- BARRAT (1905): Der Einfluß der Konzentration auf die Chemotaxis. Zeitschr. f. allg. Phys. Bd. 5.
- BEERS, C. DALE (1926): Journ. exp. Zool. Vol. 46.
- (1927): The relation between Hydrogen-ion concentration and encystment in *Didinium nasutum*. Journ. Morph. Vol. 44.
- (1928): Rhythmus in infusoria with special reference to *Didinium nasutum*. Journ. exp. Zool. Vol. 51 No. 4.
- BLATTNER, H. (1926): Beiträge zur Reizphysiologie von *Spirostomum ambiguum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 Heft 2.
- BOHN, G. et DRZEWINA, A. (1925): C. R. Soc. Biol. Vol. 93 p. 917 Oct.
- BOZLER, E. (1924): Über die Morphologie der Ernährungsorganellen und die Physiologie der Nahrungsaufnahme bei *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 49 p. 42.

- CALKINS, G. N. (1902): The Life Cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw. Bd. 15.
- (1912): Протозология. Moscow (in russian).
- (1926): Biology of the Protozoa. New York.
- CONKLIN, E. G. (1922): Heredity and Environment. London.
- DARBY, H. H. (1929): The effect of Hydrogen-ion concentration on the sequence of Protozoan forms. Arch. f. Protistenk. Bd. 65.
- DAWSON, J. A. (1928): A comparison of the life cycles of certain ciliates. Journ. exp. Zool. Vol. 51 No. 2.
- DEMBOWSKI, I. (1922 a): Über die Nahrungswahl und die sog. Gedächtniserscheinungen bei *Paramecium caudatum* Tr. Lab. biol. gen. Inst. M. NENCKI T. 1 No. 1. Varsovie.
- (1922 b): Weitere Studien über die Nahrungswahl bei *Paramecium caudatum*. Ibid. No. 2.
- (1922 c): Über den Einfluß der Suspensionskonzentration auf die Anzahl der gebildeten Nahrungsvakuolen bei *Paramecium caudatum*. Ibid. No. 5.
- ERDMANN, RH. and WOODRUFF, L. L. (1916): The periodic reorganization process in *Paramecium caudatum*. Journ. exp. Zool. Vol. 20.
- ESTABROOK, A. N. (1910): The effects of chemicals on growth in *Paramecium*. Journ. exp. Zool. Vol. 8.
- FEILER, M. (1929): Weitere Untersuchungen über die oligodynamen Wirkungen der Alkaloide auf *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 67 Heft 1.
- GALADJIEV, M. A. (1912): К вопросу о питании инфузорий. Bull. Lab. Biol. T. 12. Petersburg.
- (1914): К вопросу о пищеварении *Dileptus anser*. Ibid. Vol. 14.
- (1924): Sur l'immortalité des animaux unicellulaires. Quinze ans de culture de l'infusoire *Paramecium caudatum* sans conjugation. Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 10.
- GREENLEAF, W. E. (1926): The influence of volume of culture medium and cell proximity in the rate of reproduction of infusoria. Journ. exp. Zool. Vol. 46 No. 2.
- HARGITT, G. T. and FRAY, W. (1917): The growth of *Paramecium* in pure cultures of bacteria. Journ. exp. Zool. Vol. 22.
- JENNINGS, H. S. (1906): Behaviour of the Lower Organisms.
- (1920): Life and Death, Heredity and Evolution in Unicellular Organisms. Boston.
- JOHNSON, W. H. (1929): The reaction of *Paramecium* to solution of known Hydrogen-ion concentration. Am. Journ. Physiol. Vol. 17.
- JOLLOS, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Vol. 33.
- (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl. Vol. 36.
- (1921): Experimentelle Protistenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
- JONES, E. P. (1930): *Paramecium* infusoria histories. Biol. Bull. Vol. 59 No. 3.
- KEPNER, W. A. and WHITLOCK (1921): Food reaction of *Amoeba proteus*. Journ. exper. Zool. Vol. 19.
- KOLTZOFF, N. K. (1915): Влияние водородных ионов на фагоцитоз у пресноводных сувоек. Mem. Sci. Chaniavsky Univ. Moscow. T. 1.
- ЛОЕВ, J. (1918): Forced Movements, Tropisms and Animal Conduction. Philadelphia.

- LOOPER (1928): Food reactions of *Actinophrys sol.* Biol. Bull. Vol. 54 No. 6.
- LOSINA-LOSINSKY, L. (1923): To the question of the capacity of the Infusoria to „learn“ to select their food. Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 7 (Leningrad).
- (1925): Über den Einfluß des Mediums auf die Farbstoffadsorption bei den Infusorien. Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 11.
- (1929): I. Le choix de la nourriture dans les differents milieux par le *Paramecium caudatum*. C. R. Soc. Biol. T. 100 No. 5.
- (1929): II. Le choix de la nourriture chez *Paramecium caudatum*. Ibid. No. 10.
- (1929): Zur Physiologie der Ernährung der Infusorien (German resume). Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 15 p. 91—136.
- (1929): Les phenomenes du chemotactisme en rapport avec le choix de la nourriture chez les Infusoires. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. ser. a. No. 17 p. 403—408.
- LUND, E. I. (1914a): The relations of *Bursaria* to food. Journ. exp. Zool. Vol. 16.
- (1914b): Ibid. Vol. 17.
- LWOFF, A. (1924): C. R. Soc. Biol. Vol. 91.
- MAUPAS, E. (1888): Sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. exp. Zool. et Gen. T. 6.
- (1889): Le rejeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. T. 7.
- METALNIKOW, S. (1902, 1903, 1904, 1911, 1913, 1915, 1917a): Bull. Lab. Biol. St. Petersburg.
- (1912): Contributions a l'étude de la digestion intracellulaire chez les protozoaires. Arch. exp. Zool. T. 5-s No. 9.
- (1914): Les Infusoires peuvent-ils apprendre a choisir leur nourriture? Arch. f. Protistenk. Bd. 34.
- (1917b): On the question regarding the capability of Infusoria to „learn“ to choose their food. Russ. Journ. Zool. Vol. 2.
- (1924): Проблема бесмертия и омоложения в современной биологии. Berlin.
- (1927): L'immunité comme la réaction de défense chez les invertébrés. Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 13.
- (1925): Contribution a l'étude de l'immunité chez les invertébrés. Ann. Inst. Pasteur T. 40 No. 9.
- MILLS, S. M. (1931): The effect of the Hydrogen-ion concentration on Protozoa. Journ. exper. Zool. (British.) Vol. 8 No. 1.
- MYERS, E. C. (1927): Density of population in *Paramecium*. Journ. exp. Zool. Vol. 49 No. 1.
- OEHLE, R. (1919): Flagellaten und Ciliatenzucht auf reinem Boden. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 Heft 1.
- (1920): Gereinigte Ciliatenzuchten. Ibid. Bd. 41 Heft 1.
- (1924): Weitere Mitteilungen über gereinigte Amöben und Ciliaten. Ibid. Bd. 49 Heft 1.
- PHILLIPS, R. L. (1922): The growth of *Paramecium* in infusions of known bacterial content. Journ. exp. Zool. Vol. 36.
- PETERS, A. W. (1907): Some chemico-biological relations in liquid culture media. Am. Physiol. Vol. 18.
- (1920—1921): Nutrition of the Protozoa. Journ. Physiol. Vol. 53, 54.
- PLAVILSCHTSCHIKOV, N. N. (1928): Observations sur l'excitabilité des infusoires. Arch. Russ. Protistenk. T. 7 No. 1—2.

- POPOFF, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.
- RICHARDS, O. W. and DAWSON, J. A. (1927): The analysis of division rates of ciliates. Journ. Gen. Physiol. Vol. 10 No. 6.
- SCHAEFFER, A. A. (1910): Selection of food in *Stentor coeruleus*. Journ. exp. Zool. Vol. 8.
- (1916): On the feeding habits of *Ameba*. Ibid. Vol. 20.
- (1917): Choice of food in *Ameba*. Journ. Anim. Behaviour Vol. 7.
- STRELNIKOV, I. D. (1924): Au problème de l'immunité chez les infusoires. Bull. Inst. Sci. Lesshaft T. 10.
- (1929): L'adsorption des colorants basiques par *Paramecium caudatum*. C. R. Soc. Biol. T. 100 p. 1004 No. 12.
- SEVERTZOVA, L. B. (1928): The food requirement of soil *Amoebae* with reference to their interrelation with soil Bacteria and soil Fungi. Zentralbl. f. Bakt. Bd. 73.
- SKADOVSKY, S. N. (1915): Изменение реакции среды в культурах простейших. Mem. Sci. Chaniavsky Univ. Moskou. T. 1. (in russian).
- WLADIMIRSKY, A. P. (1916): Are the Infusoria capable of „learning“ to select their food? Russ. Journ. Zool. Vol. 1.
- WOODRUFF, L. L. (1911): The effects of excretion products of *Paramecium* on the rate of reproduction. Journ. exp. Zool. Vol. 10.
- (1913): The effect of excretion products of infusoria on the same and on different species, with special reference to the protozoan sequence in infusions. Ibid. Vol. 14 No. 4.
- (1912): A summary of the results of certain physiological studies on a pedigreed race of *Paramecium*. Biochem. Bull. Vol. 1 No. 3.
- (1917a): Rhythms and endomixis in various races of *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 33 No. 1.
- (1917b): The influence of general environmental conditions on the periodicity of endomixis in *Paramecium aurelia*. Ibid. No. 6.
- WOODRUFF, L. L. and BAITSELL, G. A. (1911): Rhythms in the reproductive activity of Infusoria. Journ. exp. Zool. Vol. 2.
- WOODRUFF, L. L. and ERDMANN, RH. (1914): A normal periodic reorganization process without cell fusion in *Paramecium*. Ibid. Vol. 17 No. 4.
- YOUNG, R. T. (1917): Experimental induction of endomixis in *Paramecium aurelia*. Ibid. Vol. 24.
- (1918): The relation of rhythms and endomixis, their periodicity and synchronism in *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 35.
-