

(M. NENCKI-Institut für experimentelle Biologie Warschau.)

Die Vertikalbewegungen von *Paramecium caudatum*.

III. Polemisches und Experimentelles.

Von

Jan Dembowski.

(Hierzu 6 Textfiguren.)

In zwei Publikationen (1929) verteidigte ich die Ansicht, daß Paramäcien hinterlastig sind und ich suchte darauf deren vertikale Bewegungen zurückzuführen. An vergrößerten homogenen *Paramecium*-Modellen aus Plastilin, deren Absinken beobachtet wurde, habe ich nachgewiesen, daß der üblichen Schleudermethode in sich verengenden Röhrchen wichtige Fehlerquellen anhaften, welche sie zur Entscheidung über die Lage des Gleichgewichtszentrums im Körper des Infusors ungeeignet machen.

Ferner fütterte ich die Tiere mit schwerem BaCrO_4 und schleuderte sie in breiteren Röhren. Bei den sofort darauf fixierten Infusorien waren die Ba-Vakuolen vorwiegend (bei 91,7 Proz. aller Tiere) im Hinterende gesammelt, was beweist, daß dieses Ende während des Schleuderns nach außen gerichtet war. Solche Tiere mit künstlich beschwerten Hinterenden zeigten eine auffallend einheitliche und energische gerichtete Bewegung nach oben. Die wenigen dagegen (3,5 Proz.), bei welchen das Zentrifugieren zur Belastung des vorderen Körperendes führte, schwammen vorwiegend nach unten.

Starke Kühlung (-1°) bedingt eine bedeutende Kontraktion des Zelleibes, wobei das Vorderende oft keulenförmig aufgetrieben erscheint. Die Tiere werden auch nach solcher Behandlung vor-

wiegend mit den Vorderenden nach außen abgeschleudert. Ähnliche Resultate lieferten die Lösungen von NaOH, in welchen sich das Hinterende verschmälert (Zipfelbildung). Das Schleudern drängt alsdann die Ba-Vakuolen nach vorn. Das Zeichen der Reaktion ändert sich den Formveränderungen parallel, was zugunsten der mechanischen Theorie (VERWORN) spricht.

Die Erscheinung der „Zentrotaxis“ (KOEHLER) vermochte ich nicht zu beobachten. Vielmehr waren meine Tiere nach dem starken Zentrifugieren stets bestrebt nach oben zu schwimmen bzw. sich gleichmäßig zu zerstreuen und ihre tatsächliche Schwimmrichtung hängt wesentlich davon ab, welcher Weg ihnen offen steht.

Die Voraussetzung der mechanischen Theorie ist in der Hinterlastigkeit von *Paramecium* gegeben. Die Theorie gilt jedoch nur für spezielle künstliche Bedingungen, aber für ein normales Tier „stellt das Überwiegen des Hinterendes nur ein feines Mittel der Unterscheidung zwischen oben und unten dar“ (1929, p. 128). Die Gravitation ist an sich unvermögend dem Infusor, sofern es sich um normale Bedingungen handelt, eine gerichtete Bewegung aufzuzwingen. Der Geotropismus, als eine Zwangsbewegung, ist auch bei einem solchen Tier nicht vorhanden.

In einer vor kurzem erschienenen interessanten Arbeit wendet sich KOEHLER (1930) gegen die Beweiskraft meiner Argumente. Er erhält seine früheren Resultate aufrecht und er vertritt die Ansicht, daß die Statocystentheorie die beste Erklärung der Vertikalbewegungen von *Paramecium* liefert.

Ich habe nun die wichtigsten meiner Versuche wiederholt und ich muß sagen, daß ich an meiner Formulierung der Schlüsse nichts wesentliches zu ändern habe. Indem zugleich die Untersuchungsmethode vielfach vervollkommnet wurde, habe ich einige interessante neue Resultate zu verzeichnen. Die ganze theoretisch wie experimentell so schwierige Frage nach den Ursachen der geotropischen Bewegung bietet ein großes wissenschaftliches Interesse und es dürfte, wie ich glaube, von einigem Nutzen sein die alten Kontroversen im neuen Zusammenhange zu besprechen.

Nur noch eine Bemerkung. Ich muß gestehen, daß ich trotz der anscheinend gegenteiligen Meinung KOEHLER'S keinen triftigen Grund sehe „Geotaxis“ statt „Geotropismus“ zu schreiben. Die zoologische Nomenklatur bleibt von der botanischen unabhängig und zudem haben wir auf diesem Gebiete die klassische Tropismentheorie. Wenn sich die moderne Kritik fast durchweg gegen die LOEB'SCHE Auffassung wendet, so darf dabei nicht vergessen werden,

daß die Kritik lediglich den ungenügenden Erklärungswert der Tropismenlehre, nicht aber das Nicht-Vorhandensein der zwangsmäßigen, auf physikalisch-chemischer Grundlage ablaufenden Bewegungsreaktionen feststellt. Die LOEB'schen Tropismen wirken in den Organismen und sie erklären uns einen guten Teil ihres Verhaltens. Es ist zugleich ganz klar, daß neben den Tropismen viele andere und zum Teil bedeutend wichtigere Ursachen an dem Zustandekommen gerichteter Reaktionen mitspielen. Indem ich das Wort eben im klassischen Sinne anwende, möchte ich auch die klassische Terminologie beibehalten. Übrigens ist eine Verständigung darüber noch lange nicht erreicht worden.

Ich beginne mit den Beweisen KOEHLER'S zugunsten der Statocystentheorie. In der Hauptsache sind es deren zwei: die „Zentrotaxis“ und das Verhalten der Tiere im magnetischen Kraftfelde.

Die „Zentrotaxis“.

Unter diesem Namen beschrieb KOEHLER bekanntlich eine eigentümliche Reaktion. Nach einer kurzen und starken Zentrifugierung wandern die Paramäcien in der Richtung der Zentrifugenachse, und zwar ganz unabhängig davon, welche Lage im Raum das Zentrifugeröhrchen einnimmt. Im senkrechten Rohr wandern die Tiere nach oben, im verkehrt senkrechten nach unten, im horizontalen horizontal zentralwärts. Diese Bewegung ist streng gerichtet und sie erfolgt mit vergrößerter Geschwindigkeit, ist aber von kurzer Dauer. Bald weicht die „zentrotaktische“ Reaktion der gewöhnlichen geotropischen. Die Erscheinung bildet den Hauptbeweis der Statocystentheorie.

In seiner neueren Schrift erklärt KOEHLER (1930) meine abweichenden Resultate durch ein ungenügend rasches Manipulieren beim Abnehmen des Röhrchens von der Zentrifuge, durch Verwendung weniger dichter Kulturen sowie durch ungenügende Tourenzahl. Tatsächlich erhielt er unter Beibehaltung eben dieser Bedingungen auch meine Resultate.

Die Versuche habe ich von neuem aufgenommen. Die Methode KOEHLER'S habe ich im Sinne seiner Empfehlungen noch weiterhin vervollkommenet, indem ich die Zentrifuge horizontal befestigte und in vertikaler Ebene drehte, was sich ganz einfach durch Anbringung derselben an der ausgezogenen Schublade des Arbeitstisches erzielen läßt. Es wird dann möglich das Röhrchen zur Beobachtung in allen kritischen Stellungen: senkrecht, verkehrt senkrecht und

horizontal, an Ort und Stelle zu belassen, ohne dasselbe abnehmen zu müssen. Meine Versuchsanordnung war im einzelnen die folgende.

Die Tiere stammten aus einer dichten auf Heuaufguß gezüchteten Kultur. Zu Versuchszwecken wurden sie mit einer Pipette von dem Adhäsionsring, welcher sich stets in der Nähe der Flüssigkeitsoberfläche im Kulturgefäß bildete, genommen und verschieden lange Zeit vor dem eigentlichen Versuch (5 Minuten bis 24 Stunden) in Ruhe belassen. Die Zentrifugeröhrchen waren 5 cm lang, deren Innenweite betrug 2,6 mm. An einem Ende waren sie zugeschmolzen, am anderen offen. Die Röhrchen befestigte ich an einem Hämatokriten. Der Radius desselben betrug 77 mm, der Abstand der Zentrifugenachse von dem zentralen Rohrende 27 mm. Die Tourenanzahl meiner Handzentrifuge konnte bis 6000 in der Minute betragen, jedoch wurden die meisten Versuche bei 3000 in der Minute ausgeführt. Die Dauer des Schleuderns betrug meist 1 Minute. Nach dem Schleudern wurden die Röhrchen möglichst rasch in gewünschter Lage aufgehoben und an Ort und Stelle untersucht.

Das Ergebnis der mehrmals wiederholten Versuche war stets das gleiche. Nach dem Anhalten der Zentrifuge sieht man tatsächlich dichte Paramäcienscharen, welche sich zentralwärts begeben, und zwar in sämtlichen Lagen des Röhrchens. Diese „zentrotaktische“ Bewegung ist von kurzer Dauer. Im verkehrt senkrechten Rohr erfolgt schon nach 8—10 Sekunden eine Umkehr und die Tiere richten sich allmählich nach oben. Nur ganz vereinzelt Exemplare erreichen das untere (zentrale) Rohrende. Im senkrechten Rohr bilden sie eine dichte negative Ansammlung. In dem horizontalen erreichen nur wenige Tiere das zentrale Ende und nachdem dieses geschehen ist, sind die Infusorien im ganzen Röhrchen gleichmäßig zerstreut.

Die Anfangsreaktion dürfte somit der Erscheinung entsprechen, welche KOEHLER als „Zentrotaxis“ bezeichnete. Nimmt man jedoch das Mikroskop zur Hand, so erscheint die ganze Reaktion im neuen Lichte. Mit Hilfe eines horizontal gestellten Binokulars läßt sich bei etwa 30facher Vergrößerung die Bewegung in allen Einzelheiten studieren.

a) Senkrecht es Rohr. Nach dem Anhalten des Hämatokriten erfolgt eine streng gerichtete Bewegung nach oben: die Tiere schwimmen geradlinig, ohne an die Rohrwände anzustoßen. Das ist eine typische negativ geotropische Reaktion. Das Zentrifugieren hatte bei den Tieren die schweren Einschlußkörper nach

hinten befördert und das nunmehr stark belastete Hinterende bedingte eine vertikale Einstellung der Paramäcien. Das Vorhandensein einer „Zentrotaxis“ ist in diesem Falle unbewiesen.

b) Verkehrt senkrecht Rohr. Die Tiere begeben sich nach dem Anhalten der Zentrifuge in einer dichten Schar nach unten, aber ihre Bahn ist niemals eine geradlinige. Vielmehr ist die Schwimmrichtung eine schwankende, was sich allmählich verstärkt. Schließlich drehen die Protozoen um und sie begeben sich nach oben. Das geschieht höchstens nach 10 Sekunden, die in dieser Zeit zurückgelegte Wegstrecke beträgt etwa 20 mm. Nur ganz vereinzelte Exemplare schwimmen weiter nach unten. Vom Standpunkte der mechanischen Theorie ist dieses Verhalten nicht nur verständlich, sondern geradezu notwendig. Das Zentrifugieren bedeutet einen starken mechanischen Reiz, welcher von den Tieren durch rasche Bewegungen beantwortet wird. Nur der Weg nach unten bleibt offen und er wird auch eingeschlagen. Denn wohin sonst sollten sich ja die Tiere begeben? Die an einem Rohrpunkte zwangsweise gesammelten Infusorien zerstreuen sich einfach. Dabei tritt aber sofort die Hinterlastigkeit ins Spiel. Indem das Hinterende schwerer ist, befindet sich der Körper eines nach unten eilenden *Paramecium* im Zustande des labilen Gleichgewichtes. Hieraus ergibt sich die schwankende Schwimmrichtung. Nach 10 Sekunden aber ist die Nachwirkung des mechanischen Reizes teilweise abgeklungen, die Bewegung wird nachgewiesenermaßen langsamer und das stark überwiegende Hinterende bewirkt eine Drehung des Zelleibes mit dem Hinterende nach unten. Wenn einzelne Individuen doch nach unten gelangen, so habe ich doch früher beschrieben und mit Zahlen belegt (1929, p. 112 ff.), daß während des Zentrifugierens einzelne Infusorien, wahrscheinlich zwischen anderen gepreßt, sich nicht der Gewichtsverteilung gemäß umdrehen können. Bei solchen Tieren gelangen die schweren Einschlußkörper in das Vorderende, wodurch die Tiere vorderlastig werden.

Der Unterschied im Bewegungscharakter der Paramäcien im senkrechten und im verkehrt senkrechten Rohre ist so deutlich, daß er keine Zweifel aufkommen läßt. Die Reaktion des Sich-Zerstreuens sowie die gesteigerte Schwimmggeschwindigkeit sind den beiden Röhren gemeinsam, aber im senkrechten Rohr summiert sich diese Wirkung mit der Wirkung der Hinterlastigkeit, wogegen im verkehrt senkrechten Rohr sich die beiden Wirkungen entgegenarbeiten. Auch in diesem Falle bleibt die „Zentrotaxis“ unbewiesen.

c) Horizontales Rohr. Auch hier schwimmt eine dichte Infusorienmasse zentralwärts. Wenn wir jedoch das Rohr nicht von oben, sondern in horizontaler Richtung beobachten, so ist es leicht zu bemerken, daß die Tiere niemals geradlinig schwimmen. Wie von mir früher angegeben, beschreiben sie ziemlich regelmäßige Bogenkurven, indem sie wiederholt an die obere Wand des Rohres anprallen. Und nochmals könnte vom Standpunkte der mechanischen Theorie die Bewegung keine andere sein. Das stark gereizte Tier begibt sich in horizontaler Richtung, weil ihm nur dieser Weg offen steht. Aus rein mechanischen Gründen muß in diesem Falle die Hinterlastigkeit viel wirksamer sein, als im Falle des vertikalen Schwimmens. Das Hinterende überwiegt und es bedingt eine Drehung des Körpers mit dem Hinterende nach unten. Das Tier wendet sich nach oben, doch bevor die vertikale Einstellung erfolgen konnte, stößt es an die obere Wand des Röhrchens. Es erfolgt eine Reflexion, *Paramaecium* schwimmt eine kurze Strecke schief nach unten, und wiederum krümmt sich dessen Bahn nach oben aus, wodurch ein zweiter Zusammenstoß eintritt usw. Es ist klar, daß das Tier nicht eine „zentrotaktische“, sondern eine geotropische Bewegung ausführt, nur wird es an derselben von der oberen Rohrwand behindert.

Nach KOEHLER ist es aber unter Beibehaltung seiner Versuchsbedingungen keine Rede vom Bogenschwimmen, „vielmehr rasten sie geradlinig und parallel ohne Wandberührung die wagerechte Rohrlänge entlang bzw. die verkehrt senkrechte hinab“ (1930, p. 300). Ich glaube der Widerspruch erklärt sich dadurch, daß KOEHLER zu viele Tiere nahm. Wenn die wandernde Schar zu dicht ist und wenn sich die Tiere gegenseitig verdecken, wird es sehr schwer, die Bahn des Einzeltieres zu verfolgen. Man sieht gewissermaßen eine Resultante der allgemeinen Bewegung, welche die Geradlinigkeit vortäuscht. Sobald man aber ein bestimmtes Infusor im Auge behält, sieht man die Bögen mit aller Klarheit.

In meiner früheren Arbeit habe ich geschrieben: „Hätte die Rohrwand am Punkte, wo das *Paramaecium* dieselbe berührt, eine nach oben führende Öffnung, so würde sich das Tier selbstverständlich nach oben begeben, also eine negativ geotropische Reaktion ausführen“ (1929, p. 122). Diesen Versuch habe ich nunmehr tatsächlich vorgenommen. Ein Glasrohr von 8 mm Innenweite und 67 mm Länge war an beiden Enden zugeschmolzen. In der Nähe des einen Endes war es mit einem kurzen Stück eines engeren Rohres (6 mm Innenweite) rechtwinklig verbunden, wie es die Fig. 1 anzeigt. Das

ganze füllte ich mit dichter Paramäcienkultur bis zum oberen Rande des Seitenrohres. Der Apparat wurde auf der horizontalen Drehschreibe einer elektrischen Zentrifuge befestigt, und zwar so, daß das weitere Rohr horizontal in der Richtung des Drehradius lag, das kleinere aber vertikal nach oben weiste und sich an dem der Peripherie näheren Ende des größeren Rohres befand. Während des Schleuderns muß man das kleinere Rohr mit einem Stöpsel verschließen, um das Verspritzen der Flüssigkeit zu vermeiden. Nach dem Schleudern nahm ich den Stöpsel heraus, was übrigens für das Ergebnis belanglos ist. Nach 1 Minute des Schleuderns (2000 Touren in der Minute) sah ich stets, wie die Infusorien, welche in die kurze Sackgasse des weiteren Rohres abgedrängt waren, sich in dichter Masse in das

vertikale Röhrchen begaben, um an der freien Flüssigkeitsoberfläche eine dichte negative Ansammlung zu bilden. Nur ganz vereinzelt Exemplare schwammen dem weiten Rohre entlang. Es ist noch dazu zu bemerken, daß die meisten Tiere einen regelmäßigen Bogen beschrieben und in das vertikale Rohr gelangten, ohne an die Rohrwände anzustoßen.

Hier hatten die Tiere zwischen einer „zentrotaktischen“ und einer geotropischen Schwimmrichtung zu wählen, und sie haben praktisch alle die geotropische gewählt! Vom Standpunkte der mechanischen Theorie ließe sich dieses Verhalten einfach voraussagen, und tatsächlich wurde es von mir während der Konstruktion des Apparates vorausgesagt. Der Statocystentheorie dagegen bietet der Fall eine kaum zu überwindende Schwierigkeit. Für dieselbe bildet doch das kleinere vertikale Rohr gar keine Änderung der Einwirkung der Zentrifugalkraft auf die Statoliten. Sie werden nach außen abgedrängt und das Protoplasma müßte in einer entgegengesetzten Richtung reagieren, also eine Parallelbewegung dem größeren Rohre entlang bewirken. Ein ganz nebensächlicher Umstand: das Vorhandensein des vertikalen Rohres, vernichtet die „zentrotaktische“ Bewegung.

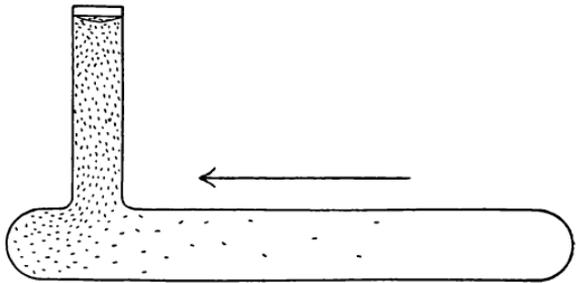


Fig. 1. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und dem Geotropismus. 20 Sekunden nach dem Anhalten der Zentrifuge. Der Pfeil gibt die Richtung der Zentrifugalkraft an. Natürliche Größe.

Auf eine analoge Weise läßt sich die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und der Reaktion des Sich-Zerstreuens demonstrieren. Ein Rohr von 6 mm Innenweite wird an einem Ende zugeschmolzen und gebogen, wie auf der Fig. 2. An der Ecke befindet sich eine kleine Ausbuchtung, die den beiden Rohrschenkeln gegenüber symmetrisch ist. Der Winkel zwischen den Schenkeln beträgt ca. 60° . Das Rohr wird auf der Zentrifugenscheibe horizontal in radialer Richtung befestigt, das gebogene Ende ist nach außen gerichtet. Der kürzere Seitenschenkel liegt ebenfalls horizontal. Das Ganze wird mit *Paramecium*-Kultur gefüllt, 1 Minute lang zentrifugiert (2000 Touren Min.) und dann an Ort und Stelle beobachtet. Welches Verhalten sollten hier die Infusorien nach der Statocystentheorie zeigen? Alle Paramäcien werden dabei abgeschleudert und sie sammeln sich in der Ausbuchtung bei a. Diejenigen Tiere, welche

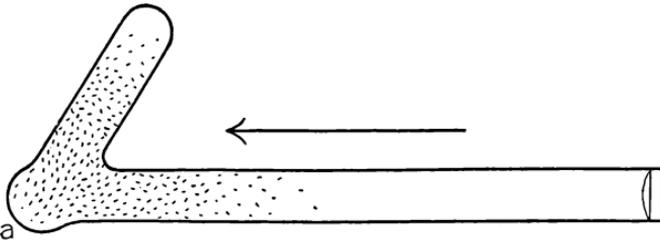


Fig. 2. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und der Reaktion des Sich-Zerstreuens. Das Bild 20 Sek. nach dem Anhalten der Zentrifuge. Ansicht von oben.

aus dem langen Schenkel gekommen sind, sollten eine „zentrotaktische“ Bewegung ausführen, somit in das längere Rohr zurückkehren. Die Tiere aus dem kürzeren Schenkel waren zunächst an die Außenwand desselben unter einem Winkel von ca. 30° gepreßt, dann glitten sie aus und gelangten ebenfalls in die Ausbuchtung. Ihre Statoliten waren genau in derselben Richtung beeinflußt, wie die Statoliten der Tiere aus dem langen Schenkel, um so mehr, als das Ausgleiten nur wenige Sekunden dauert. Von da ab befanden sich aber diese Infusorien unter der Einwirkung derselben Kraft und an demselben Orte. Kurz, wäre es zu erwarten, daß sämtliche Tiere zentralwärts dem längeren Rohrschenkel entlang schwimmen werden.

Das tatsächliche Verhalten war jedoch ein ganz anderes. Von der Ausbuchtung begaben sich die Tiere ganz wahllos in die beiden Röhren. Vielleicht kommen doch die Paramäcien aus dem langen Schenkel in denselben zurück, wogegen die Tiere des kürzeren Schenkels sich in diesen letzteren richten? Hierzu aber die folgende Berechnung. Vor dem Schleudern waren die Protozoen im ganzen Apparat gleichmäßig zerstreut. Folglich mußte die Anzahl der

Tiere in beiden Schenkeln der Länge derselben direkt proportional sein. Das längere Rohr maß 78 mm, das kürzere 31 mm, somit 2,6 mal weniger. Nun habe ich nach dem Schleudern ca. 40 Sekunden gewartet, bis alle Tiere die Ausbuchtung verlassen hatten, dann zog ich mit einer Pipette die Flüssigkeit aus dem längeren Schenkel aus, bis zur infusorienfreien Ausbuchtung. In dieser Portion zählte ich die Tiere. Dann zählte ich auch diejenigen, welche im Apparate noch geblieben sind. Die Methode des Absaugens ist freilich ziemlich ungenau und die erhaltenen Zahlen können nur als Schätzungen betrachtet werden. Immerhin sind sie charakteristisch genug. In einem Falle erhielt ich 224 Tiere im langen Schenkel und 317 im kurzen; im zweiten Falle waren es 445 im langen und 396 im kurzen. Insgesamt erhielt ich somit 669 im langen Rohrschenkel und 713 im kurzen. Es ist nicht darüber zu zweifeln, daß sich die Tiere nach dem Schleudern einfach zerstreuen, wobei sie ganz wahllos jede Richtung einschlagen, welche ihnen offen steht. Hätte man den längeren Schenkel nach dem Schleudern in der Richtung der Zentrifugalkraft verlängert, würden sich die Tiere auch zentrifugalwärts begeben. Leider ist das nicht so leicht experimentell zu machen.

Das Vorhandensein einer „Zentrotaxis“ bleibt unbewiesen und ist sehr wenig wahrscheinlich. Die gewöhnliche gerichtete geotropische Reaktion, sowie das Sich-Zerstreuen der durch das Schleudern an einem Orte gesammelten Tiere genügen, um sämtliche in diesem Kapitel erwähnte Erscheinungen in allen Einzelheiten zu erklären. Die Erklärung bleibt mit der mechanischen Theorie in strengster Übereinstimmung.

Das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfelde.

Die Idee HARPER'S aufnehmend, fütterte KOELLER Paramäcien mit Eisenpulver (verriebenes ferrum reductum) und beobachtete ihre Bewegung im Kraftfelde eines starken Elektromagneten. Die Hauptresultate waren die folgenden. a) Das Beobachtungsröhrchen steht senkrecht, der wirkende Pol des Magneten befindet sich unmittelbar unter dem Röhrchen. Es kommt eine rasch eintretende negative Ansammlung am oberen Rohrteile zustande, wobei die Reaktion merklich rascher verläuft, als in der ebenso gefütterten, aber magnetferner Kontrollportion. In der ersten Zeit nach der Fütterung sind die Eisenvakuolen am hinteren Körperende gesammelt, dann zerstreuen sie sich ganz gleichmäßig im ganzen Zelleibe.

Jedoch bleibt die Bewegung im Magnetfelde von dieser verschiedenen Verteilung der Eisenvakuolen unabhängig. Stets wirkt der Pol abstoßend. Die beobachtete Beschleunigung der geotropischen Reaktion läßt sich, nach KOEHLER, mit der mechanischen Theorie nicht vereinbaren. b) Das Rohr liegt horizontal, der Magnetpol wirkt von der Seite, wobei die Kraftlinien das Rohr entlang durchsetzen. Es kommt wiederum eine Ansammlung am polfernen Rohrende zustande. c) Das Rohr steht verkehrt senkrecht, der Magnetpol wirkt von oben. Niemals entsteht dabei eine negative Ansammlung. In einigen Fällen hatte KOEHLER sogar eine Ansammlung am unteren, polfernen Rohrende beobachtet. In Versuchen mit Einzeltieren stellte es sich heraus, daß deren Bewegung im Kapillarrohre stets ungerichtet war und mit einer gesteigerten Geschwindigkeit erfolgte. Diese Verhältnisse seien vom Standpunkte der mechanischen Theorie unverständlich. Das polferne Wandern der Infusorien bei jeder Verteilung der Eisenvakuolen im Zellkörper lasse sich mit derselben nicht vereinbaren. Auch die Beschleunigung der Bewegung bliebe mechanisch unerklärt.

Es will mir scheinen, daß diese Ergebnisse unvermögend sind, die mechanische Theorie irgendwie zu erschüttern. Wenn es sich um Tiere handelt, die nur eine kurze Zeit mit Eisen gefüttert waren, so befinden sich bei ihnen die Eisenvakuolen vorwiegend im Hinterende des Körpers. Das polferne Wandern solcher Tiere ist vom Standpunkte der mechanischen Theorie notwendig. Das Hinterende wird vom Pole angezogen und das Tier stellt sich in der Richtung der Kraftlinien ein, mit dem Hinterende polwärts. Dann muß es vom Pole wegschwimmen, falls es die magnetische Anziehung überwinden kann. Dieses Wandern bleibt von der Lage des Röhrchens im Raume unabhängig, vorausgesetzt, daß die magnetische Anziehung groß genug ist. Nehmen wir jedoch den Fall, wo die Eisenvakuolen gleichmäßig zerstreut sind. KOEHLER bemerkt (1930 p. 289 Fußnote), daß bei Fütterung mit Chrombarium schon in der ersten Stunde ein guter Teil der Tiere die Nahrungsvakuolen vorwiegend in der hinteren Körperhälfte enthält. Die Fütterungsdauer in den Eisenversuchen betrug bei KOEHLER in einigen Fällen 5 Minuten, in anderen 20—60 Minuten. Am Anfang der Fütterung liegen die Vakuolen hinten. Nach einer gewissen Zeit beginnt das Tier diese Vakuolen abzustoßen und dann sammeln sie sich wiederum hinten. Wenn also der Augenblick des Magnetversuches etwas unvorsichtig gewählt wird, so erhält man Tiere mit künstlich beschwertem Hinterende, woraus sich das Verhalten im Magnetfelde der mechanischen

Theorie gemäß unmittelbar ergibt. Wollen wir nun annehmen, daß die Eisenvakuolen tatsächlich vollkommen gleichmäßig im ganzen Zelleibe verteilt sind. Dies läßt sich übrigens sicher erzielen. Aber auch in solchem Falle bleibt die mechanische Theorie unanfechtbar. Ihre Voraussetzung ist, daß die Paramäcien hinterlastig sind, und zwar auf Grund ihrer Körperform. Das beweisen meine Modellversuche, welche auch KOEHLER bestätigte. Wenn das spezifische Gewicht in allen Körperteilen des Infusors ungefähr dasselbe ist, muß das Tier hinterlastig sein. Die hintere Körperhälfte ist voluminöser, sie enthält mehr Entoplasma. Bei vollkommen gleichmäßiger Vakuolenverteilung muß daher die hintere Hälfte mehr Eisenvakuolen enthalten. Die anziehende Kraft des Magneten wirkt nur auf das verschlungene Eisen. Wenn wir nun ein *Paramecium* mit Eisen ganz ausfüllen, so erhalten wir eine Art „*Paramecium*-Modell“ aus Eisen. Dieses wird selbstverständlich dem Magneten gegenüber ebenso hinterlastig sein, wie ein Plastilinmodell sich der Erdschwere gegenüber als hinterlastig erweist. Es ist das genau dasselbe Problem und für die mechanische Theorie erhellen hieraus gar keine Schwierigkeiten.

Was die erhöhte Schwimgeschwindigkeit im Magnetfelde anbelangt, so bildet dieselbe eine komplizierte Frage. Solange es sich um qualitative Angaben handelt, kann die Frage diskutiert werden. Aber mit Messungen im Magnetfeld muß man sehr vorsichtig sein. KOEHLER gibt die Messungsmethode nicht näher an und man erfährt nicht, an welcher Strecke die Bewegungsgeschwindigkeit gemessen wurde, sowie ob sich diese Strecke polnahe oder polfern befand. Im magnetischen Kraftfeld herrscht ein sehr starkes Gefälle der Intensität, dessen Berechnung eine der schwierigsten physikalischen Aufgaben bildet. Sollte es sich herausstellen, daß die Erhöhung der Schwimgeschwindigkeit in allen Rohrteilen dieselbe war, so würde das sicher keine Stütze der Statocystentheorie bilden. Bei so bedeutenden Schwankungen der Intensität der vermeintlichen Ursache (Anziehungskraft) sollte man unbedingt Schwankungen der Folge (Bewegungsgeschwindigkeit) erwarten. Das war aber nicht untersucht worden. Eine weitere Schwierigkeit bildet der Umstand, daß sich das fein verriebene ferrum reductum im Wasser oder in der Kulturflüssigkeit sehr rasch oxydiert, wobei es einen guten Teil seiner magnetischen Aktivität verliert und zugleich chemisch aktiv wird¹⁾. Es entstehen dadurch ganz

¹⁾ Insbesondere als die Reaktion des Inhaltes einer Nahrungsvakuole anfangs ausgesprochen sauer ist.

unberechenbare Schwankungen der Anziehungskraft und zugleich wird ein chemischer Reiz von unbekannter Intensität eingeführt. Bei solchen Umständen ist es wirklich schwer etwas Bestimmtes über die Bedeutung der von KOEHLER festgestellten Steigerung der Bewegungsgeschwindigkeit auszusagen. Wenn diese Erscheinung in Gegenwart eines stromlosen Magneten nicht auftrat, so schafft die magnetische Kraft, welche auf das fein verteilte Eisen einwirkt, so komplizierte Verhältnisse, daß das Wesen des hierbei wirksamen Reizes kaum ermittelt werden kann.

Lassen wir aber diese Schwierigkeiten beiseite. Etwas anderes ist hier von Wichtigkeit. Sowohl die Statocysten- wie die mechanische Theorie haben die gemeinsame Aufgabe die Bewegungsrichtung, nicht aber die Bewegungsintensität zu erklären. Wenn Eisenteilchen auf das Protoplasma drücken und das Tier reizen, so werden sie dadurch noch nicht zu Statolithen. Sie bilden höchstens eine sehr allgemeine Ursache der Bewegungsintensität, in welcher die Richtung der Bewegung gar nicht enthalten ist. Daher glaube ich, daß die erhöhte Schwimgeschwindigkeit der Eisentiere mit dem uns hier interessierenden Problem nach den Ursachen des Geotropismus eigentlich nicht viel zu tun hat.

Zusammenfassend möchte ich feststellen, daß die Bewegungsrichtung der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld mit der mechanischen Theorie genauestens übereinstimmt. Aus diesem Grunde habe ich es unterlassen die Experimente KOEHLER'S nachzumachen.

Somit sind aber die beiden Beweise KOEHLER'S zugunsten der Statocystentheorie als nicht entscheidend zu betrachten.

Beobachtung während des Schleuderns.

Als einen möglichen Einwand gegen meine zwecks Bestimmung der Lage des Gleichgewichtszentrums ausgeführten Schleuderversuche habe ich das aktive Sich-Einstellen der Tiere während des Zentrifugierens erwähnt. Am Beginn des Schleuderns gibt es eine Periode der schwachen Zentrifugalkraft, welche die Infusorien zum Einstellen des Körpers peripherwärts ausnutzen könnten. In diesem Falle würde die Tatsache, daß bei der überaus größten Mehrzahl der zentrifugierten Ba-Tiere die Nahrungsvakuolen nach hinten abgedrängt werden, die Hinterlastigkeit nicht notwendigerweise beweisen.

Dieser Einwand wurde von KOEHLER aufgenommen, wobei er meinen Versuch mit allmählich anwachsender Zentrifugalkraft (1929

p. 117) übergeht, indem er denselben als ungenau in der Angabe über die Reizstärke bezeichnet. Es handelt sich jedoch hier nicht um die Reizstärke, sondern darum, daß bei einer sofortigen raschen Zentrifugierung noch 86,9 Proz. der Tiere ihre Ba-Vakuolen im Hinterende enthielten. Die hierbei angewandte Zentrifugalkraft betrug ca. 578 Gravitationseinheiten, welche Kraft das aktive Sich-Einstellen absolut ausschließt. Auch war hier die Periode der schwachen Schleuderkraft am Beginn des Zentrifugierens mit Bruchteilen einer Sekunde zu messen und während dieser Zeit könnten sich die Paramäcien unmöglich einstellen. Die unmittelbare Beobachtung sowohl im unbeweglichen, wie im geschleuderten Rohr, worüber weiter unten die Rede sein wird, zeigt, daß die Tiere zu einer geotropischen bzw. zentrifugalen Orientierung zumindestens mehrere Sekunden brauchen.

Ferner habe ich ausgeführt, daß eine aktive gerichtete Bewegung zentralwärts eigentlich gar nicht zu erwarten ist. „Es läßt sich . . . mit größter Wahrscheinlichkeit sagen, daß bei einer schwachen Zentrifugierung die im Zentrifugenröhrchen enthaltenen Tiere dasselbe Bild zeigen werden, das sie in demselben Rohr, welches ohne jede Zentrifugierung senkrecht steht zeigen. In diesem letzteren Falle ist aber von einer Massensorientierung der Paramäcien mit dem Hinterende nach unten keine Rede“ (1929 p. 124). Demgegenüber nimmt KOEHLER das gerichtete Schwimmen auch während des Schleuderns an. „DEMBOWSKI dürfte mit seiner Annahme ungerichteten Schwimmens während des Schleuderns wohl ziemlich allein stehen“ (1930 p. 291).

Ich bin nunmehr in der Lage positive Beweise zugunsten meiner Auffassung beizubringen und auch jetzt bin ich nicht genötigt in meiner früheren Darstellung auch nur ein Wort zu ändern. Wohl aber vieles hinzuzufügen.

Es wird ganz allgemein anerkannt, daß die Wirkung der Zentrifugalkraft derjenigen der Schwerkraft wesensgleich ist. Physikalisch ist das aber ganz unrichtig und das Übersehen des Unterschiedes zwischen beiden erschwert uns das Verständnis vieler Erscheinungen. Im Schleuderröhrchen haben wir nämlich ein starkes Gefälle der Zentrifugalkraft, wogegen die Erdschwere für unsere Verhältnisse eine konstante Größe hat. Bei konstanter Tourenanzahl ist die Zentrifugalkraft dem jeweiligen Drehradius direkt proportional. Unter solchen Verhältnissen wird sich das Infusor ganz verschieden benehmen, je nach dessen Entfernung von dem Drehzentrum.

Zunächst habe ich orientierende Versuche angestellt um festzustellen, wie sich die Paramäcien bei verschiedener Schleuderkraft verhalten werden. Zu diesem Zwecke nahm ich einseitig zugeschmolzene Röhrchen von 2 mm Innenweite und 7 cm Länge. Solche mit dichter Infusorienkultur gefüllte Röhrchen befestigte ich in radialer Lage auf der horizontalen Scheibe der elektrischen Zentrifuge. Das zentrale offene Ende des Röhrchens war stets 2 cm von dem Drehzentrum entfernt. In jedem einzelnen Versuch wurden die Tiere 3 Minuten lang mit konstanter Geschwindigkeit geschleudert, nach dem raschen Anhalten wurde alsdann deren Lage im Rohr bestimmt. Versuche habe ich mehrmals wiederholt und sehr gut übereinstimmende Zahlen erhalten.

1. Geschwindigkeit von 120 Umdrehungen in der Minute. Nach 3 Minuten sind die Infusorien im ganzen Röhrchen ziemlich gleichmäßig zerstreut, in der Nähe des zentralen Rohrendes sieht man ein sehr schwaches Überwiegen der Paramäcienanzahl.

2. 160 Touren in der Minute. Ein ähnliches Bild, doch ist das Überwiegen des Zentralendes etwas deutlicher.

3. 200 Touren in der Minute. Ein klares Überwiegen der ganzen Zentralhälfte des Rohres, am peripheren Rohrende nur wenige Infusorien vorhanden.

4. 240 Umdrehungen in der Minute. Eine ziemlich dichte Ansammlung am zentralen Rohrende, an der Peripherie nur ganz vereinzelte Tiere.

5. 300 Touren in der Minute. Wendepunkt der Reaktion. Sowohl am zentralen wie am peripheren Rohrende befindet sich eine dichte Ansammlung. Die beiden Ansammlungen unterscheiden sich dadurch, daß die Grenzen der peripheren viel schärfere sind und die ganze Ansammlung weniger Raum einnimmt. Die Infusorienzahl in beiden Ansammlungen ist schätzungsweise dieselbe. Rohrmitte fast infusorienfrei.

6. 400 Umdrehungen in der Minute. Die allermeisten Tiere befinden sich an der Peripherie, am Zentralende ist die Ansammlung viel weniger dicht. Rohrmitte fast infusorienfrei.

7. 500 Umdrehungen in der Minute. Praktisch alle Tiere abgeschleudert. Am Zentralende bleiben höchstens 20 Individuen. Rohrmitte infusorienfrei.

8. 600 Touren in der Minute. Nur ganz vereinzelte Tiere zentralwärts, die übrigen glatt abgeschleudert.

9. 700 Touren in der Minute. Glattes Abzentrifugieren.

Um ein übersichtliches Bild der gewonnenen Resultate zu erzielen, stelle ich dieselben tabellarisch zusammen, wobei neben der Tourenanzahl auch die Größe der jeweiligen Zentrifugalkraft in Gravitationseinheiten (d. h. normale Schwerkraft gleich 1 gesetzt) für drei Punkte des Röhrchens: zentrales Ende (Drehradius 2 cm), Rohrmitte (Radius 5 cm) und peripheres Ende (Radius 9 cm) angeführt wird. Die Zentrifugalkraft berechnete ich nach der Formel: $R \left(\frac{N}{300} \right)^2$, wo R-Radiuslänge in Zentimeter, N-Tourenanzahl pro Minute bedeuten.

Tabelle 1.

ZK-Zentrifugalkraft in Gravitationseinheiten.

Touren Min.	Radius 2 cm		Radius 5 cm		Radius 9 cm	
	ZK	Infusorien	ZK	Infusorien	ZK	Infusorien
120	0,3	zerstreut	0,8	zerstreut	1,4	zerstreut
160	0,6	zerstreut	1,4	zerstreut	2,6	zerstreut
200	0,9	schw. Ansammlung	2,2	zerstreut	4,0	wenige
240	1,3	Ansammlung	3,2	wenige	5,8	vereinzelt
300	2,0	Ansammlung	5,0	vereinzelt	9,0	Ansammlung
400	3,6	schw. Ansammlung	8,9	vereinzelt	16,0	dichte Ansammlung
500	5,6	vereinzelt	13,9	abwesend	25,0	dichte Ansammlung
600	8,0	Einzeltiere	20,0	abwesend	36,0	dichte Ansammlung
700	10,9	abwesend	27,2	abwesend	49,0	dichte Ansammlung

Aus der Tabelle ergibt sich unmittelbar, daß sich die Paramäcien einer Zentrifugalkraft von 8—9 Gravitationseinheiten nicht zu widersetzen vermögen und von derselben passiv abgedrängt werden. Bei 300 Touren in der Minute wirkt in der peripheren Hälfte des Rohres eine Zentrifugalkraft dieser Größenordnung und daher werden die daselbst vorhandenen Infusorien zentrifugal abgeworfen. In der zentralen Hälfte dagegen ist diese Kraft eine viel geringere und die Paramäcien schwimmen derselben entgegen, somit versammeln sich zentralwärts. Zugleich ersehen wir aus der Tabelle, daß eine Zentrifugalkraft von zumindestens 2,6 Gravitationseinheiten noch nicht genügt, um den Tieren eine gerichtete Schwimmreaktion aufzuzwingen.

Genauere Daten liefert die Beobachtung der Bewegungen während des Schleuderns. Zu diesem Zwecke habe ich eine ziemlich komplizierte Versuchsanordnung treffen müssen. Eine horizontale Scheibe von 18 cm Durchmesser ist mit einem Elektromotor verbunden, welcher gestattet bis 3000 Umdrehungen der Scheibe in

der Minute zu erzielen. Über dieser Scheibe, an deren Oberfläche das Beobachtungsröhrchen befestigt wird, befindet sich eine zweite horizontale Scheibe von demselben Durchmesser, welche mit derselben Achse verbunden ist. Die Entfernung zwischen beiden Scheiben betrug bei mir 1,5 cm. Die obere Scheibe besitzt einen radialen Schlitz von 0,4 mm Breite. Der Schlitz liegt genau über dem Beobachtungsröhrchen und diesem parallel, in einer Entfernung von 7 mm von der oberen Rohrwand. Die beiden Scheiben rotieren

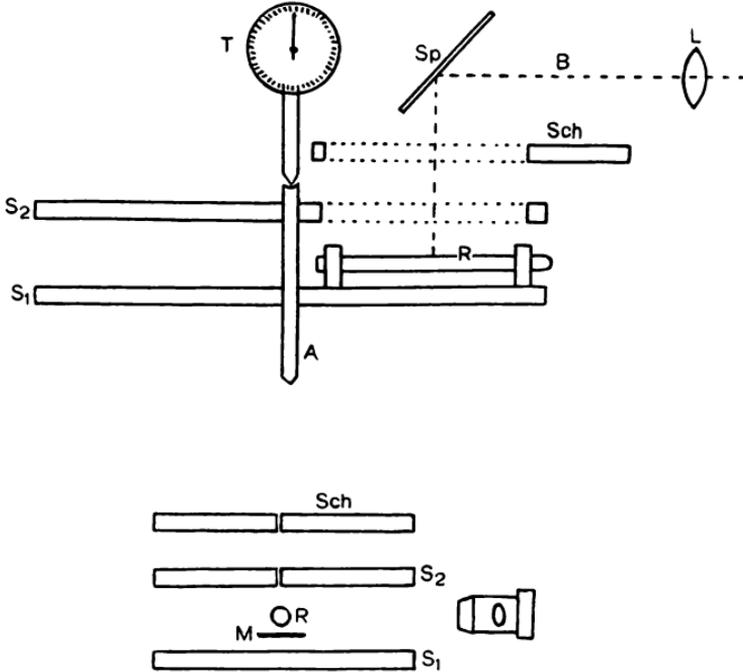


Fig. 3. Schema der Anordnung zur Beobachtung während des Schleuderns. Oben radialer Schnitt, unten tangentialer Schnitt des Apparates. S_1 untere, S_2 obere Drehscheibe, Sch der unbewegliche Schirm mit Schlitz, A die gemeinsame Achse, Sp der obere Spiegel, R das Beobachtungsröhrchen, L Frontallinse der ZEISS' Punktlichtlampe, B Lichtstrahl, T Tourenzähler, M der untere Spiegel, O Objektiv des Horizontalmikroskopes.

zusammen. Zirka 8 mm über der oberen Scheibe befindet sich ein unbeweglicher horizontaler Schirm, welcher einen zweiten Schlitz von 0,4 mm Breite trägt. Bei entsprechender Einstellung der beiden Drehscheiben liegt der obere Schlitz in derselben vertikalen Ebene wie der untere und dem letzteren parallel. Noch weiter oben befindet sich ein um 45° geneigter Spiegel, welcher die Strahlen einer ZEISS' Punktlichtlampe vertikal auf den oberen Schlitz wirft. Dreht man die Scheiben, so wird das Röhrchen nur in demjenigen

Momente beleuchtet, in welchem sich die beiden Schlitze in derselben vertikalen Ebene befinden. Bei der angegebenen Scheibengröße kann der in dieser Zeit beschriebene Bogen in erster Annäherung als eine Gerade betrachtet werden. Das Röhrchen beobachtete ich mit Hilfe eines Horizontalbinokulars (die sog. Fernrohrlupe von SEIBERT) bei etwa 10facher Vergrößerung. Das Mikroskop wurde so aufgestellt, daß dessen optische Achse und die während der Beleuchtungszeit beschriebene Gerade (Bogen) sich auf derselben Geraden befanden, d. h. die Infusorien wurden in der Richtung ihrer Drehbewegung beobachtet. Die Genauigkeit der Anordnung ließe sich freilich wesentlich erhöhen durch Anwendung engerer Schlitze sowie entsprechend stärkerer Beleuchtung. Doch genügt für unsere Zwecke auch die beschriebene Anordnung.

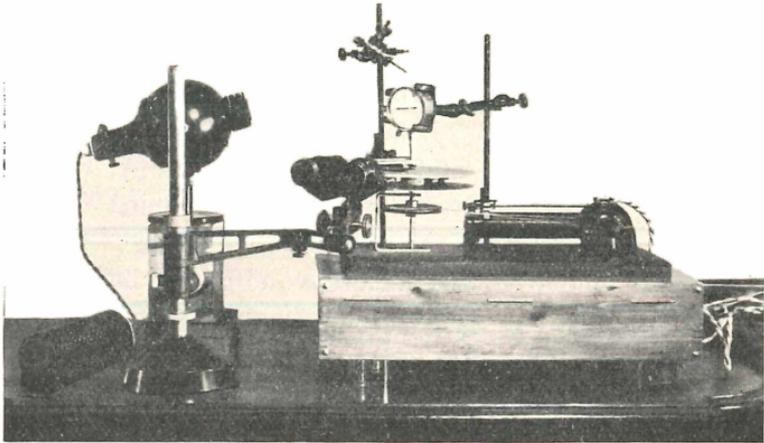


Fig. 4. Anordnung zur Beobachtung während des Schleuderns. Übersichtsbild.

Bei der Enge der Schlitze treffen die Lichtstrahlen nur den zentralen Teil des Röhrchendurchmessers. Um die ganze Rohrweite zu beleuchten und zugleich den Schlitz nicht breiter zu nehmen, was eine Verminderung der Sehschärfe bedeuten würde, habe ich unter dem Röhrchen einen horizontalen Spiegel befestigt, welcher die einfallenden Strahlen etwas zerstreut und so das ganze Röhrchen von unten beleuchtet. Schließlich war mit der Drehachse der Tourenzähler der Firma HASLER (Bern) verbunden.

Das Beobachtungsrohr selbst war 7 cm lang, seine Innenweite betrug 2 mm.

Bei dieser Anordnung lassen sich die Bewegungen der Infusorien während des Schleuderns bequem beobachten. Ihr besonderer Vorteil besteht in der strengen Synchronisierung der Bewegung des

Rohres und des beleuchtenden Schlitzes, welche auf derselben Achse rotieren. Die Synchronie bleibt selbstverständlich von der Schleudergeschwindigkeit unabhängig. Allerdings erscheinen dabei die Konturen der Paramäcien nicht ganz scharf, aber man findet keine Schwierigkeit, richtige Aufstellung des Mikroskopes vorausgesetzt, die Bahn und die Einstellung eines Einzeltieres während einer gewissen Zeit zu sehen.

Nun folgen die Beobachtungsergebnisse. Zunächst qualitativ.

Bei einer geringen Umdrehungszahl sieht man sehr deutlich eine völlig ungerichtete Bewegung der Infusorien. Die Tiere schwimmen durcheinander, genau so, wie sie das im gewöhnlichen vertikalen Rohr ohne jede Zentrifugierung tun. Steigert man allmählich die Tourenzahl, so beginnen sich die Tiere mit ihren Vorderenden zentralwärts einzustellen, zunächst einige, dann die allermeisten. Sie überwinden die Zentrifugalkraft und schwimmen zentralwärts. Bei noch größerer Geschwindigkeit gibt es ein Moment, in welchem die „absolute Kraft“ der Paramäcien derjenigen Kraft, mit welcher sie das Zentrifugieren abdrängt, gleich wird. Dann bleiben sie in bezug auf die Rohrwände unbeweglich. Wir steigern die Schleudergeschwindigkeit. Paramäcien arbeiten anscheinend mit der ganzen Kraft ihres Cilienkleides, aber die von ihnen erreichte eigene Schwimgeschwindigkeit ist geringer als die Geschwindigkeit, mit welcher sie abgeworfen werden. Infolgedessen bewegen sie sich langsam peripheriewärts mit ihren Hinterenden voran. Neben solchen regelmäßig nach außen abgedrängten Tieren gibt es auch solche, die von der Zentrifugalkraft hingerissen und durcheinander geworfen werden. Bei noch größerer Schleudergeschwindigkeit werden die Infusorien meist nicht allmählich, sondern ruckweise abgeworfen. Von Zeit zu Zeit bleiben sie unbeweglich, dann schnellen sie einige Millimeter peripheriewärts, um sich wiederum anzuhalten. Offenbar suchen sich die Tiere an den Rohrwänden festzuhaften, aber sie werden immer wieder fortgerissen. Schließlich wird das Gesichtsfeld infusorienfrei.

Von großem Interesse ist die quantitative Betrachtung der Erscheinung. Zur Beobachtung habe ich zwei Punkte am Rohre gewählt: einer davon war 3,2 cm, der andere 7,0 cm vom Drehzentrum entfernt. Für beide Punkte habe ich die Größe der Zentrifugalkraft bestimmt, welche die Tiere eben abzudrängen beginnt. Die Erfassung des richtigen Momentes, in welchem die Umdrehungsgeschwindigkeit am Tourenzähler abgelesen wird, ist etwas schwer, indem sich die Tiere recht verschieden individuell

verhalten. Es gehört eine gewisse Übung dazu, um im jeden Versuch annähernd dasselbe Stadium des Abdrängens zu bestimmen. Es ist auch mit einem Fehler von etwa 10 Proz. zu rechnen. In fünf Versuchen habe ich gefunden:

Tabelle 2.

Radius 3,2 cm		Radius 7 cm	
Touren	ZK	Touren	ZK
580	12,2	340	9,0
550	10,8	380	11,2
570	11,6	330	8,5
550	10,8	340	9,0
540	10,4	375	10,9
558	11,2	353	9,7

Zu jedem einzelnen Bestimmungsversuch wurde das Röhrchen von neuem mit Paramäcien gefüllt, wobei die Tiere derselben Kultur entnommen worden sind. Die erhaltene „absolute Kraft“ des *Paramecium* stimmt mit JENSEN'S Angaben gut überein.

In einer weiteren Versuchsserie habe ich in jedem einzelnen Schleuderversuch zwei Zahlen ermittelt: die Zentrifugalkraft, bei welcher das erste einigermaßen deutliche Einstellen der Tiere gegen die Wirkung derselben erfolgt und die Kraft, welche sie abzudrängen beginnt.

Tabelle 3.

E das erste Sich-Einstellen der Tiere, A das Abdrängen derselben.

Radius 3,2 cm				Radius 7 cm			
E		A		E		A	
Touren	ZK	Touren	ZK	Touren	ZK	Touren	ZK
240	2,1	540	10,4	230	4,1	340	9,0
330	3,9	460	7,6	230	4,1	340	9,0
330	3,9	515	9,5	240	4,5	330	8,5
270	2,6	520	9,7	210	3,4	320	8,0
280	2,8	460	7,6	220	3,8	300	7,0
290	3,1	499	9,0	226	4,0	326	8,3

Die Tabelle 3 zeigt etwas niedrigere Werte für diese zweite Größe als die Tabelle 2, was sich dadurch erklärt, daß in diesem Versuch Infusorien einer anderen Kultur untersucht worden sind.

Schließlich umfaßt die Tabelle 4 die Resultate noch einer Versuchsserie, in welcher wiederum die Zentrifugalkraft bei dem ersten Sich-Einstellen bestimmt wurde.

Tabelle 4.

Radius 3,2 cm		Radius 7 cm	
Touren	ZK	Touren	ZK
300	3,2	210	3,4
270	2,6	230	4,1
280	2,8	210	3,4
270	2,6	240	4,5
300	3,2	200	3,1
320	3,6	220	3,8
280	2,8	220	3,8
290	3,0	230	4,1
310	3,4	210	3,4
290	3,0	240	4,5
291	3,0	221	3,8

Wenn wir für sämtliche Bestimmungen den Mittelwert nehmen, so ergibt sich, daß bei einer Zentrifugalkraft gleich 3,48 Gravitations-einheiten das erste Einstellen erfolgt, wogegen bei 9,55 die Infusorien abgedrängt werden. Also durchschnittlich bis zu 3,48 Gravitations-einheiten bleibt die Bewegung der Paramäcien völlig ungerichtet. Dabei ist zu bemerken, daß sich diese Zahl auf das erste Einstellen bezieht. Der entsprechende Wert für das Einstellen der Mehrzahl der Tiere eines Rohres würde wesentlich höher ausfallen.

Dieses Ergebnis spricht sehr deutlich zugunsten der mechanischen Theorie, denn gerade vom Standpunkte derselben lassen sich alle Einzelheiten der Bewegung geschleuderter Tiere leicht verstehen. Das Tier ist hinterlastig. Jedoch ist der Schwereunterschied der beiden Körperhälften ein geringer und bei normaler Tätigkeit der Cilien kommt derselbe überhaupt nicht zum Vorschein. Für die Größenordnung eines *Paramaecium* ist das ganz natürlich. Im gewöhnlichen Erdschwereversuch läßt sich das vertikale Einstellen erzwingen, sobald durch irgendwelche Einflüsse die Cilienarbeit stark verlangsamt wird. Ein anderes Mittel hierzu besteht in der künstlichen Vergrößerung des bestehenden Schwereunterschiedes, sei es durch Mehrbelastung des Hinterendes, sei es durch Anwendung einer der Erdschwere bedeutend überlegenen Zentrifugalkraft. Wird die letztere ca. 3,5 mal größer als die Gravitation, so vermögen die Infusorien ihren Körper in unsymmetrischer Lage in bezug auf die

wirkende Schleuderkraft nicht zu erhalten und sie stellen sich zentralwärts ein. Jetzt schwimmen sie gegen die Zentrifugalkraft. Erreicht aber die letztere eine Größe von ca. 9,6 Gravitations-einheiten, so übertrifft die Geschwindigkeit des Abdrängens die eigene Schwimgeschwindigkeit der Protozoen, welche auch mit den Hinterenden voran peripheriewärts abgedrängt werden. Die stets wirkende Erdschwere können wir im Zentrifugierungsexperiment vernachlässigen, indem ihre Intensität zu gering ist, um dem Tiere eine gerichtete Bewegung aufzuzwingen.

So einfach und klar gestalten sich die Verhältnisse. Für die Statocystentheorie bestehen aber hier große Schwierigkeiten. Die unmittelbare Beobachtung zeigt, daß normal schwimmende Tiere erst bei einer Zentrifugalkraft von 3,5 Einheiten zur Ausführung gerichteter Bewegung gezwungen sind. Wenn somit die Statoliten erst von dieser Kraft ab zu wirken imstande sind, so bleibt es ganz unverständlich, wieso eine Einrichtung vorhanden sein kann, welche unter Bedingungen arbeitet, die in der Natur niemals vorkommen! Wieso können die Statoliten dem Tiere verhelfen im normalen Gravitationsfelde eine vertikale Lage anzunehmen, wenn die dazu notwendige Kraft fehlt? Für die mechanische Theorie besteht diese Schwierigkeit nicht. In der Natur genügt eine kurz andauernde Verlangsamung der Cilienbewegung, um dank der Hinterlastigkeit eine Körperdrehung zu erreichen. Auf der Zentrifuge braucht man eine größere Kraft, weil die Tiere lebhaft schwimmen und die Hinterlastigkeit sich viel schwerer auswirken kann.

Wie erwähnt, besteht ein anderes Mittel die Hinterlastigkeit hervortreten zu lassen in der künstlichen Mehrbeschwerung des Hinterendes. Die mit Chrombarium gefütterten und stark zentri-fugierten Tiere zeigen alle diejenigen Erscheinungen, welche man auch bei normalen Infusorien beobachtet, jedoch sind diese Erscheinungen bedeutend intensiver. Werden solche Tiere in das Röhrchen des Schleuderapparates gebracht, so läßt es sich bestimmen, daß sie sich bei einer erheblich geringeren Zentrifugalkraft einstellen, wie das übrigens mechanisch zu erwarten war. Aus mehreren Bestimmungen erhielt ich die dazu erforderliche Zentrifugalkraft gleich 1,2 Gravitationseinheiten. Eine interessante Einzelheit kommt hinzu. Es tritt nämlich eine Zusammenwirkung der Zentrifugalkraft und der Gravitation klar hervor, indem die Tiere zentralwärts und zugleich der oberen Rohrwand entlang schwimmen. Die Protozoen sind offenbar bemüht eine Resultantenrichtung ein-

zuschlagen, werden aber daran durch die obere Rohrwand behindert. Der viel bedeutendere Schwereunterschied der beiden Körperhälften der Ba-Tiere, sowie die erheblich geringere Zentrifugalkraft erklären die Erscheinung, welche mit den Erwartungen der mechanischen Theorie genauestens übereinstimmt.

Die Ergebnisse der Beobachtung geschleuderter Tiere sprechen somit zugunsten der mechanischen und gegen die Statocysten-theorie.

Das freie Absinken.

Es wurde von mir angegeben (1929, p. 125), daß bei der Beobachtung sehr langsam schwimmender Tiere mit Hilfe eines

Horizontalmikroskopes das Überwiegen des Hinterendes unmittelbar festgestellt werden kann. Es kommt nämlich vor, daß das Infusor für einige Sekunden die Tätigkeit seiner Cilien stark verlangsamt, wobei das Hinterende passiv abzusinken beginnt. Wird jedoch die Cilienarbeit wieder aufgenommen, so hört sofort das Absinken auf. Diese Beobachtung konnte KOEHLER nicht bestätigen. Er sagt mit Recht, daß aus der Nichtbeobachtbarkeit der Cilienbewegung auf deren tatsächliches Fehlen nicht geschlossen werden darf. Er ver-

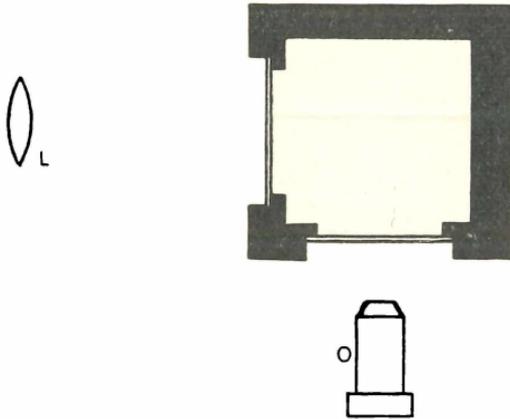


Fig. 5. Einrichtung zur Beobachtung des freien Absinkens, im Querschnitt. L Frontallinse der ZEISS' Punktlichtlampe, O Objektiv des Horizontalmikroskopes.

mochte auch das Einstellen der Cilienarbeit nie, selbst für den kürzesten Augenblick mit Sicherheit festzustellen. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß bei eingestellter Cilientätigkeit eine Bewegung der im Grunde des Cytostoms gelegenen Cilien bestehen könnte, die vielleicht steuernd wirkt. Die von mir mitgeteilte Beobachtung wäre somit nicht beweisend.

Tatsächlich war meine Mitteilung zu kurz gefaßt. Ich möchte nun die Methode und die Resultate ausführlicher beschreiben. Die Beobachtungen waren im Dunkelfeld ausgeführt. Aus einem Paraffinblock schnitt ich ein Gefäß von 10 cm Höhe, je 3 cm breit und lang. In zwei benachbarten Wänden schnitt ich im oberen Teile

des Behälters zwei rechteckige Fenster aus, in welche ich zwei Deckgläser 21 auf 26 mm eingekittet habe. Die beiden Fenster befanden sich auf derselben Höhe und die Ebenen der Deckgläser standen rechtwinklig zueinander. Das linke Glas diente zur Beleuchtung: ein nahezu paralleler Strahlenbündel einer ZEISS' Punktlichtlampe fiel dort ein. Das frontale Glas diente zur Beobachtung. Ich bediente mich eines horizontalen Binokulares (Fernrohrlupe von SEIBERT) bei etwa 30facher Vergrößerung. Im dunklen Felde sieht man bei richtiger Aufstellung der Lampe und des Mikroskopes die grell beleuchteten Infusorien mit außerordentlicher Klarheit. Es ist ratsam den ganzen Behälter von außen schwarz zu bestreichen. Notwendig ist dabei die einfallenden Strahlen zwecks Kühlung durch eine Schicht Wasser zu leiten, denn sonst werden die Tiere gereizt, und zudem entstehen in der Flüssigkeit Konvektionsströmungen, welche die Beobachtung ganz vereiteln können. Die Infusorien entnahm ich einer dichten Kultur, wobei sich ein schonendes Manipulieren empfiehlt. In einer solchen direkt von einer Kultur stammenden Flüssigkeit sind reichlich Teilchen des Detritus, Stücke der Bakterienhaut u. dgl. vorhanden. Alles das schwebt fast unbeweglich, Strömungen sind nach einiger Zeit nicht zu verzeichnen.

Und nun die Beobachtungen. Wenn ein langsam schwimmendes Tier mit seinem Vorderende an ein größeres schwebendes Teilchen anstoßt, so bleibt es oft an demselben haften, wobei der Cilien-schlag sehr stark verlangsamt wird. Dessen Sichtbarkeit ist allerdings unsicher, aber die Abschwächung folgt einfach daraus, daß sich das Infusor nicht vom Fleck rührt. Dabei sinkt das Hinterende ab und die Lage des Zellkörpers wird fast vertikal. Streng genommen, beweist das die Hinterlastigkeit nicht, weil das spezifische Gewicht eines unbeweglich schwebenden Teilchens demjenigen der Kulturflüssigkeit ungefähr gleich sein muß, wogegen das Infusor bedeutend schwerer ist. Durch Verbindung des Vorderendes mit dem Teilchen wird dieses Ende erleichtert und das Hinterende sinkt ab.

Es sind jedoch oft genug Tiere zu sehen, die ganz frei sind und sich äußerst langsam fortbewegen, fast schweben. Solche Tiere haben nahezu ausnahmslos das Hinterende etwas schief nach unten gerichtet. Bei der hier angewandten Beleuchtung sieht man deutlich jedes kleinste Teilchen und es ist ganz ausgeschlossen, daß auch in diesem Falle das vordere Körperende durch Anhaften an irgendeinem leichteren Körperchen in seinem Absinken aufgehalten wäre.

Die Lage verdankt das Tier seiner Hinterlastigkeit. Diese Beobachtung gelingt sehr leicht.

Während der ganzen Beobachtungszeit (ca. 2 Stunden) haben die Paramácien im Gefäß keine negative Ansammlung gebildet, es ist also keine Rede vom gerichteten Schwimmen. Doch zeigt die überwiegende Mehrheit der langsam schwimmenden Tiere jene schiefe Orientierung. Das Verhalten der einzelnen Infusorien erklärt uns, warum die Tiere trotzdem nicht nach oben kommen. Das Tier schwimmt eine kurze Strecke horizontal, dann krümmt sich seine Bahn allmählich nach oben bis die Lage fast vertikal wird. Plötzlich macht das Tier eine energische Ruckbewegung („Schreckreaktion“), ändert die Körperlage und begibt sich schief nach unten. Aber fast sofort krümmt sich seine Bahn wiederum nach oben, wo-



Fig. 6. Schematische Bahn eines langsam schwimmenden Normaltieres, in seitlicher Ansicht.

nach eine zweite Ruckbewegung erfolgt usw. Diese Ruckbewegungen desselben Tieres erfolgen auf verschiedenen Höhen des Gefäßes, auch ist die nach unten durchschwommene Strecke sehr verschieden lang. Die Gesamtdauer der Bewegung nach unten ist geringer als diejenige der Bewegung nach oben, woraus folgt, daß man das Infusor öfter mit dem Hinterende nach unten als nach oben orientiert antreffen muß. Die typische Bahn des Einzeltieres ist auf Fig. 6 dargestellt worden.

Das Vorhandensein unsichtbarer Steuermechanismen ist durchaus möglich, aber das bildet gegen die Hinterlastigkeit sicher keinen Einwand. Um sich nach unten zu begeben, muß das *Paramaecium* eine Anstrengung machen, es muß eben durch Steuermechanismen seine Bahn aktiv und plötzlich ändern. Die Bewegung nach oben verlangt aber keine Anstrengung, indem die Hinterlastigkeit eine ganz allmähliche Krümmung der Bahn nach oben bewirkt. Auch dieses Verhalten entspricht genauestens den Anforderungen der mechanischen Theorie, vorausgesetzt freilich, daß es sich um sehr langsam schwimmende Tiere handelt.

„Daß tote Tiere, die man mit den verschiedensten Reagentien fixiert hatte, in jeder beliebigen Raumlage absinken, haben ungefähr sämtliche Autoren ausnahmslos übereinstimmend angegeben, zuletzt

wohl SCHAEFER. Ich kann es aus alter und vielfach erneuter eigener Erfahrung bestätigen“ (KOEHLER, 1930, p. 292). Dieses Resultat erhält man tatsächlich, wenn die physikalischen Bedingungen des Absinkens nicht genügend berücksichtigt werden. Wie das KOEHLER richtig bemerkt, bedingen die üblichen Fixierungsmittel eine Deformation und folglich eine Änderung der Schwereverteilung. Andererseits ist dabei das Absinken zu rasch, um eine ausgiebige Wirkung der Hinterlastigkeit zu ermöglichen. Beides kann vermieden werden. Die Mischung von GELEI erhält ganz ausgezeichnet die normale *Paramecium*-Form, man glaubt wirklich lebende Tiere vor sich zu haben. Es ist jedoch günstig, eine schwächere Lösung derselben zu gebrauchen, als von GELEI angegeben. Ich nehme für 5 ccm Kulturflüssigkeit 1 ccm der Mischung (zehn Teile einer 1 proz. Osmiumsäure und ein Teil 40 Proz. Formol). Die Mischung muß frisch bereitet werden. Wenn man einige Minuten nach der Fixierung das Rohr schüttelt und das freie Absinken der Infusorien beobachtet, so ergibt sich eine deutliche, wenn auch nicht besonders starke Wirkung der Hinterlastigkeit. In einem solchen Versuch habe ich gezählt: 413 Tiere sanken mit den Hinterenden voran (54,4 Proz.), 201 mit den Vorderenden voran (26,5 Proz.) und 145 in der horizontalen Lage (19,1 Proz.). Unter den angegebenen Bedingungen kann sich die Hinterlastigkeit nur schwer auswirken, weil die Fallgeschwindigkeit ziemlich bedeutend ist. Doch ist hier die Zahl der mit dem Hinterende voran absinkenden Tiere größer, als die Zahl aller übrigen zusammen.

Eine andere Methode erlaubt genauere Daten zu gewinnen. Nach der angegebenen Fixierung werden die Infusorien sukzessiv und sehr vorsichtig in Alkohole von 7, 15, 30, 50, 70, 90 und 95 Proz. überführt. Das macht man am besten auf der Zentrifuge. Dann saugt man den 95 proz. Alkohol mit einer Pipette ab, bis im Zentrifugenröhrchen etwa $\frac{1}{2}$ ccm desselben geblieben sind. Jetzt schüttelt man das Rohr und sofort, noch bevor die Tiere abgesunken sind, gießt man etwa 2 ccm dickes Glycerin hinein. Es bildet sich eine dickere Schicht Glycerin unten und eine dünnere Schicht Alkohol mit Paramäcien oben. Das Ganze kommt auf die Zentrifuge und wird einige Minuten lang stark geschleudert. Das Absinken der Infusorien im Glycerin ist sehr langsam und es muß tüchtig zentrifugiert werden. Es ist unschwer den Moment zu erfassen, wo die Infusorien unterwegs zum Rohrboden mitten im Glycerin schweben. Unter einem Horizontalmikroskop sieht man dann, das etwa 90 Proz. aller Tiere ihre Hinterenden nach außen (unten) richten.

Ich möchte dieses Resultat nicht als entscheidend betrachten, weil die Fixierung, trotz ihrer äußeren Vollkommenheit, sicherlich verschiedene Kontraktionen und innere Verschiebungen bedingt hatte. Auch wird dabei das spezifische Gewicht des Tieres verändert. Immerhin gibt es zu denken, daß bei so unendlich mannigfaltigen Versuchsaufstellungen immer wieder hartnäckig dasselbe Resultat herauskommt: *Paramaecium* ist hinterlastig. Vielleicht haften den einzelnen Versuchen verschiedene Fehlerquellen an, jedoch alle zusammen können nicht auf bloßem Zufall beruhen.

Was die geschleuderten Ba-Tiere anbelangt, so ist bei ihnen die Hinterlastigkeit so deutlich, daß sie keiner Diskussion unterliegen kann.

Allgemeiner Teil.

Auf Grund sämtlicher bekannter Tatsachen wird es möglich, eine Entscheidung zwischen der Statocystentheorie und der mechanischen Theorie zu treffen. KOEHLER wirft mir vor, ich habe übersehen, daß die Frage nicht rein alternativ entschieden werden darf. *Paramaecium* kann sehr gut hinterlastig sein, aber das schließt die Statocystentheorie nicht aus. Ich habe jedoch nirgends gesagt, daß sich die beiden Ansichten ausschließen. Es handelt sich nur darum, welche von den beiden besser begründet ist und welche die Tatsachen besser erklärt. Nur diesen Standpunkt möchte ich vertreten. Sobald es sich herausstellt, daß eine davon genügt, um alle Erscheinungen zu erklären, wogegen die andere auf beträchtliche Schwierigkeiten stößt, wird dadurch für einen Naturforscher die Entscheidung zwingend.

Daß die tatsächlichen Grundlagen der Statocystentheorie durchaus hypothetischer Natur sind, erkennt auch KOEHLER an. Die Ansicht gründet sich auf mehrere Annahmen.

Die erste Annahme lautet, daß im *Paramaecium*-Körper Statoliten, d. h. Einschlüsse von größerem spezifischen Gewicht als das umgebende Protoplasma, enthalten sind. Das ist allerdings sicher. Verschiedene schwere Einschlüsse, vor allem die Phosphatkrystalle, sind in jedem *Paramaecium* vorhanden.

Die zweite Annahme ist, daß diese Statoliten im Körper frei beweglich sind, wobei sie ihre Lage unter dem Einfluß der Schwerkraft zu verändern vermögen. Sonst wären sie ja keine Statoliten. Nun ist diese Annahme nicht nur unbewiesen, sondern außerordentlich unwahrscheinlich. Teilchen von der Größenordnung eines SCHEWIAKOFF-Kristalles, welche sich in einem so zähen Medium, wie

das Protoplasma unseres Infusors befinden, können unmöglich durch die bloße Einwirkung der Erdschwere verlagert werden. Jedenfalls würde eine solche Verlagerung eine sehr lange Zeit beanspruchen. Nach FETTER werden Teilchen von ferrum reductum im *Paramecium*-Körper erst nach 2,5 Minuten dauernder Zentrifugierung mit einer Kraft von über 700 Gravitationseinheiten abgeworfen. Die Verf. berechnet hieraus die Viskosität des Protoplasmas, welche 8726 Male größer als diejenige des Wassers sein soll! Das sind die Verhältnisse, mit welchen die Statocystentheorie zu arbeiten hat. Ja, noch mehr. Nach VAN HERWERDEN erfolgt in einer 0,01 Proz. Essigsäure eine Gelatinisierung des Protoplasmas. Eine abgebrochene Glasnadel bleibt in solchem Protoplasma, wie in einem festen Körper stecken. Hier ist die freie Beweglichkeit der Einschlüsse ganz ausgeschlossen. Zugleich aber zeigen die Paramäcien gerade in solchen Lösungen (Kohlensäure, Essigsäure) eine wunderbar einheitliche negativ geotropische Reaktion. Wenn KOEHLER Bedenken darüber äußert, ob sich ein Körper von *Paramecium*-Größe unter dem Einfluß der Erdschwere vertikal einzustellen vermag, so sind diese Bedenken unvergleichlich mehr berechtigt, wenn es sich um die freie Beweglichkeit um so vieles kleinerer Körper handelt, zumal sich dieselben in einem um so vieles visköserem Medium befinden.

Die dritte Annahme der Statocystentheorie ist, daß die Bewegungen der Statoliten einen komplizierten und koordinierten Leitungsmechanismus in Gang setzen, wie wir einen solchen in den Statocysten höherer Tiere kennen. „Hinderlich ist nur“, sagt KOEHLER, „daß wir bei *Paramecium* die zur näheren Ausführung der Analogie erfordernten „Reflexoid“-Bögen nicht kennen und auf ihre Entdeckung wohl noch lange werden warten müssen (1930 p. 301). Hier ist alles bloße Analogie, die sehr leicht verführen kann. Die Statocysten von *Branchiomma* und *Convoluta* liefern nicht den geringsten Beweis, daß auch bei *Paramecium* Statocysten wirksam sind. Daß wir bei mehreren Vielzelligen die „Reflexoid“-Bögen nicht kennen und doch an der Auslösung der Kompensationsbewegungen durch die Statocysten nicht zweifeln, ist wohl nicht sehr überzeugend. Die Verdauung bei *Paramecium* zeigt mannigfaltige und tiefe Analogien zu derjenigen bei Vielzelligen, und doch besitzt das Infusor keinen Magen und keine Pancreas. Warum sollte es eine Statocyste darstellen? Auf Analogien können wir nicht bauen.

Im großen ganzen sind die tatsächlichen Grundlagen der Statocystentheorie einfach nicht gegeben. Das Vorhandensein schwerer Einschlüsse bildet an sich keine genügende Begründung.

Die Begründung der mechanischen Theorie ist eine unvergleichlich tiefere. Zunächst spricht dafür die normale Form des *Paramaecium*. Naturgetreue *Paramaecium*-Modelle sind sicher hinterlastig, was auch KOEHLER bestätigte. In Anbetracht der halbflüssigen Konsistenz des Entoplasmas, sowie der Rotation desselben sind keinerlei größere lokale Schwereunterschiede anzunehmen. Wenn die Kristalle nicht immer durch die Strömung mitgerissen werden, so liegen sie in den Fällen, wo sie nicht im ganzen Zellkörper gleichmäßig zerstreut sind, vorwiegend im Hinterende. Bei insgesamt 992 normalen Paramäcien habe ich gefunden, daß bei 520 die Kristalle zerstreut waren, bei 384 beschwerten sie das hintere Körperende und nur bei 88 lagen sie vorwiegend in der vorderen Hälfte (1929 p. 111). Somit verstärken eher die etwa vorhandenen Schwereunterschiede die Formhinterlastigkeit.

Die Zentrifugierung der Ba-Tiere drängt die schweren Vakuolen bei rund 92 Proz. aller Tiere nach hinten. Indem, wie oben ausgeführt, das aktive Sich-Einstellen dabei sicher keine große Rolle spielt, muß das Überwiegen des Hinterendes angenommen werden.

Bei Anschwellung des Vorderendes in den Kühlungsversuchen gelangen die Ba-Vakuolen zentrifugierter Tiere vorwiegend in das Vorderende. KOEHLER vermochte dabei keine besonders regelmäßige Formveränderung festzustellen, er übergeht jedoch meine NaOH-Versuche, in welchen das Hinterende verschmälert wird, und welche dasselbe Resultat wie die Kühlungsversuche zeitigten. Bei 77,8 Proz. der Tiere waren die Vakuolen vorn und nur bei 15,3 Proz. hinten gesammelt (1929 S. 118). Eine Verschiebung der plasmatischen Masse nach vorne hatte Vorderlastigkeit mit allen Konsequenzen derselben nach sich gezogen.

Schließlich sprechen die Beobachtungen des freien Absinkens sowohl lebender wie fixierter Tiere deutlich zugunsten der Hinterlastigkeit.

So gestaltet sich die Frage nach der Begründung. Wollen wir nunmehr untersuchen, welcher erklärende Wert den beiden Theorien zugemessen werden kann. KOEHLER fordert von der mechanischen Theorie eine Erklärung folgender Tatsachen:

1. Das Zustandekommen „scheinbar-ungerichteter“ Bewegung, welche doch im normalen Schwerefelde zur Bildung einer negativen Ansammlung führt. Die Erklärung habe ich aber im II. Teile meiner Untersuchungen gegeben (1929 p. 253). Es sind hier verschiedene Fälle zu unterscheiden. Wenn eine dichte *Paramaecium*-Kultur in ein vertikales Röhrchen möglichst schonend gesetzt wird,

wobei man jede Veränderung des Mediums vermeidet, so bleiben die Bewegungen der Tiere daselbst sehr langsam und in Masse ungerichtet. Es wird auch keine negative Ansammlung gebildet. Doch lehrt die genaue Beobachtung, daß sich hier die Hinterlastigkeit bis zu einem gewissen Grade auswirkt. Die schiefe Stellung der meisten Tiere sowie ihre Ruckbewegungen wurden schon oben beschrieben (S. 176). Das ganze Verhalten solcher Tiere stimmt mit der mechanischen Theorie überein. Einen zweiten Fall haben wir, wenn das Medium etwas verändert wird, z. B. durch geringen Zusatz von Leitungswasser oder durch unvorsichtiges Gießen in das Versuchsrohr, wobei Luft mitgerissen wird. Die Bewegungsgeschwindigkeit wird gesteigert, aber wenn der Reiz ein schwacher war, kommt es nicht zu der eigentlichen gerichteten Bewegung bzw. klingt dieselbe bald ab. In den mittleren Rohrteilen wird jetzt keine Schwimmrichtung sichtbar vor den anderen bevorzugt, es ist jedoch ein bedeutender Unterschied im Verhalten an den beiden Rohrenden zu bemerken. Unten prallt das Tier sofort von dem Boden ab, um sich gleich nach oben zu begeben, oben dagegen wird die Bewegung stark verlangsamt und das Infusor hält sich daselbst mehrere Sekunden auf. Das zeigen meine Zahlentabellen (1929, p. 221 ff.) ganz klar. Auf diese Weise kommt eine negative Ansammlung zustande. Wenn die Straßenpassanten in beiden Gehrichtungen gleichmäßig eilen, aber ein jeder von ihnen sich an einem Schaufenster 5 Sekunden lang aufhält, so bildet sich dort eine Ansammlung, in welcher die Individuen ständig abwechseln, die Ansammlung selbst aber bestehen bleibt. Auch diese Reaktion des *Paramecium* stellt keinen Geotropismus dar, indem die Bewegung ungerichtet ist. Es handelt sich vielmehr um irgendeinen anziehenden Einfluß der freien Flüssigkeitsoberfläche bzw. des Stöpsels, falls das Rohr mit einem solchen verschlossen war. Derartige Wirkungen kennen wir beim *Paramecium* zur Genüge. Einen dritten Fall bilden schließlich die stark gereizten Tiere, z. B. nach einem starken Schütteln mit Luft oder nach einer ausgiebigen Durchgasung der Kultur. Die Tiere stellen sich vertikal ein und es kommt zu einer sehr regelmäßigen gerichteten Bewegung. Erst jetzt erfolgt die geotropische Reaktion und erst jetzt braucht die mechanische Theorie einzugreifen. Dieselbe liefert auch eine einfache Erklärung des Verhaltens. Die dabei eintretende plötzliche Veränderung des Mediums bildet einen starken Reiz, welcher vom Infusor durch temporäre Verlangsamung der Cilienbewegung beantwortet wird, wobei die Hinterlastigkeit eine Drehung des Körpers

bedingt. Wir sehen auch in der Tat, daß die gerichtete Bewegung der Tiere niemals sofort nach dem Aufhören des Reizes einsetzt, es ist hierzu eine Pause von 5—10 Sekunden unbedingt notwendig. Dann nehmen die Cilien ihre normale Tätigkeit auf und die Rotationen sorgen für die Beibehaltung der eingenommenen vertikalen Stellung.

Es ist jedoch ganz interessant zu fragen, wie die Statocystentheorie dieselbe Erscheinung erklärt? Wird die Kultur mit Luft geschüttelt oder wird durch dieselbe ein starker Luftstrom geleitet, so wird der Inhalt des Rohres aufgewirbelt. Die Paramäcien werden dabei in allen erdenklichen Raumlagen hin- und hergeworfen. Nach dem Aufhören des Reizes wäre nach der Statocystentheorie ein vollkommenes Chaos zu erwarten. Jedoch gerade nach einer solchen Behandlung zeigen die Infusorien eine ganz besonders schöne gerichtete Bewegung! Die Tatsache bildet einen Prüfstein für die Statocystentheorie. Es helfen hier keine Zusatzhypothesen, wollen wir den Begriff der Statocyste nicht ganz entstellen, müssen wir anerkennen, daß derartige Erscheinungen mit der Statocystentheorie absolut unvereinbar sind.

2. „Wie erklärt ... die mechanische Theorie den Übergang zu gerichtetem Schwimmen im CO_2 -Rohre oder in BOZLER's Versuch?“ (KOEHLER, 1930, p. 302). Die Erklärung ist eine naheliegende. Die CO_2 -Lösung wirkt als Narkotikum, welches die Cilienbewegung stark verlangsamt. Bekanntlich sind die Schwimmbewegungen der Tiere in solchen Lösungen äußerst langsam. Unter diesen Bedingungen kann sich die Hinterlastigkeit sehr gut auswirken und eine vertikale Stellung des Tieres verursachen.

Betrachten wir aber zum Vergleich die Erklärung der Statocystentheorie. KOEHLER möchte in der CO_2 -Wirkung den notwendigen Begleitreiz jeder geotropischen Bewegung sehen. Dagegen sprechen wichtige Gründe. Um eine gerichtete Bewegung zu erzwingen, muß man die Kulturflüssigkeit mit CO_2 fast sättigen. Das p_{H} derselben betrug bei mir 5,3—5,5, wogegen ich bei voller Sättigung p_{H} gleich 5,2 fand. Ein solcher Aziditätsgrad wird in einer unbehandelten Kulturflüssigkeit, in welcher die Tiere normal leben, niemals auch annäherungsweise erreicht, obwohl die Tiere daselbst unter Umständen eine schöne geotropische Bewegung ausführen können. Die Menge der selbst in maximal verdichteter Kultur erzeugten CO_2 ist viel zu gering, um eine Sättigung des Mediums und somit eine gerichtete Bewegung zu erzwingen. Überträgt man die Tiere in reines Leitungswasser (p_{H} 7,2—7,3), so zeigen

sie eine stark ausgeprägte negativ geotropische Bewegung, obwohl die CO_2 -Menge daselbst eine minimale ist. Wenn man Paramäcien stark zentrifugiert oder stark schüttelt und dann im Röhrchen stehen läßt, so sammeln sie sich zunächst oben. Aber schon bald sinken sie ab und sie bilden am Boden einen dichten Niederschlag. In der nächsten Umgebung solcher auf engstem Raume zusammengepferchten Tiere muß eine hohe CO_2 -Spannung vorherrschen und dennoch bleiben die Infusorien mehrere Stunden lang am Boden, ohne auch die geringste Spur einer negativen Bewegung zu zeigen. Wenn man schließlich durch eine *Paramecium*-Kultur einen starken Strom kohlenstofffreier Luft oder von reinem Stickstoff bzw. Wasserstoff leitet, so erhält man wiederum eine scharf ausgeprägte negative Bewegung. Und doch ist hier die Reaktion mit einer nahezu restlosen Verdrängung der CO_2 verbunden. Dies alles zusammen liefert den endgültigen Beweis, daß die CO_2 keinen notwendigen Begleitreiz darstellt.

In ganz bestimmten hohen Konzentrationen derselben wird allerdings die gerichtete Bewegung beobachtet, wie das KOEHLER zuerst angegeben hatte. Deren Zustandekommen erklärt KOEHLER dadurch, daß die CO_2 sensibilisierend auf Paramäcien einwirkt und so die Reaktion des Protoplasmas auf den Druck oder Zug der Statoliten verstärkt. Die Hypothese bleibt unbewiesen und auch wenig wahrscheinlich. Einen sensibilisierenden Einfluß des Stickstoffes werden wir wohl nicht annehmen, und doch leistet der Stickstoff ungefähr dasselbe, indem er eine gerichtete Bewegung hervorruft. Mit dem Unterschied übrigens, daß diese Bewegung nach einer Stickstoffbehandlung sicher eintritt, wogegen im Falle der CO_2 „das Versuchsergebnis einigermaßen launisch sein kann“ (KOEHLER, 1930, p. 305).

3. Die Frage nach der „Zentrotaxis“ haben wir schon früher eingehend besprochen. In den „Zentrotaxis“-versuchen verhalten sich die Paramäcien genau der mechanischen Theorie gemäß. Die „Zentrotaxis“ führt sich auf die gewöhnliche geotropische Reaktion bzw. auf die Reaktion des Sich-Zerstreuens restlos zurück.

4. Die polferne Ansammlung der Paramäcien im Magnetfeld bildet dasselbe Problem, wie die gewöhnliche geotropische Reaktion. Wie auf S. 162 ff. dargestellt worden ist, werden die Erscheinungen von der mechanischen Theorie auf eine ganz analoge Weise erklärt.

5. Die erhebliche Beschleunigung der Bewegung nach einem starken Schleudern hat an sich weder mit der mechanischen noch mit der Statocystentheorie etwas zu tun. Während eines intensiven

Zentrifugieren werden die Tiere nach außen abgedrängt und an den Boden des Röhrchens mit einer Kraft gepreßt, welche z. B. in meinen „Zentrotaxis“-versuchen ca. 770 Gravitationseinheiten betrug. Unter einem so mächtigen Druck muß der Zelleib stark abgeflacht werden, jedenfalls bildet derselbe einen intensiven mechanischen Reiz. Es ist ganz natürlich, daß die Tiere einen solchen Reiz mit vergrößerter Schwimgeschwindigkeit beantworten. Berührt man das *Paramaecium* mit einer Glasnadel, wie in den Versuchen von ALVERDES oder preßt man gar dasselbe mit der Nadel gegen die Glaswand, so wird sofort die Schwimgeschwindigkeit vergrößert. Es ist nicht einzusehen, warum sich das Tier im Zentrifugierungsversuch anders verhalten sollte.

6. Die beschleunigte Bewegung der Eisentiere im magnetischen Kraftfelde stellt eine komplexe Erscheinung dar, deren Faktoren nicht genügend untersucht worden sind. Chemische Reize, dann das kolossale Gefälle der magnetischen Anziehungskraft erschweren die Interpretation in hohem Maße. Auch bildet die Erscheinung nicht das Arbeitsgebiet der mechanischen Theorie, deren Aufgabe in der Erklärung der Bewegungsrichtung besteht. Die vermehrte Bewegungsgeschwindigkeit bildet eine Folge einer allgemeinen Reizung, die nicht notwendigerweise gerichtet zu sein braucht.

Sämtliche von KOEHLER erwähnte Erscheinungen werden demnach auf Grund der mechanischen Theorie einfach und einheitlich erklärt. Andererseits genügt eine einzige Tatsache: das gerichtete Schwimmen nach einer Durchgasung bzw. nach dem Schütteln der Kultur, um die Unzulänglichkeit der Statocystentheorie ganz evident zu machen. Wenn der Reiz absolut ungerichtet, die Reaktion dagegen streng gerichtet ist, so kann deren Gerichtetwerden nicht auf einer „Nachwirkung“ des Reizes beruhen. Das scheint mir so klar, daß ich die Sache nicht weiter diskutieren möchte.

Es gibt aber außerdem noch eine ganze Reihe von Tatsachen, welche mit der Statocystentheorie unvereinbar sind. So das Bogenschwimmen der geschleuderten Tiere, die Tatsache, daß die Richtungsänderung bei Umkehrung des Rohres, in welchem eine gerichtete Bewegung stattfindet, erst nach 5—10 Sekunden eintritt, der schlagende Unterschied zwischen dem Schleuderresultat in sich verengenden Röhren und in breiteren Zentrifugenröhren, vor allem aber die große Mannigfaltigkeit der Einwirkungen, welche eine gerichtete Bewegung bedingen. Auch vermochte die Theorie nicht zu erklären, wieso die „scheinbar-ungerichtete“ Bewegung zur Bildung einer negativen Ansammlung führen kann. Alles Tatsachen,

deren Bestehen vom Standpunkte der mechanischen Theorie notwendig ist.

„Und doch, trotz alledem, ist die mechanische Theorie sicher unhaltbar“ habe ich geschrieben (1929, p. 128). Diese anscheinend paradoxe Äußerung möchte ich auch jetzt aufrecht erhalten. Es ist hier keine Rede davon etwa das Arbeitsfeld als Trümmerhaufen zu verlassen. Im Gegenteil, wir nähern uns dadurch einem Verständnis der so oft und mit so wechselndem Erfolg untersuchten und diskutierten Erscheinung.

Wenn ein *Paramecium* dank seiner Hinterlastigkeit Bojeneigenschaften besitzt, so braucht es dadurch noch nicht nur eine Boje zu sein. Dieses letztere hatte die klassische mechanische Theorie behauptet, und eben aus diesem Grunde ist sie sicher unhaltbar. Nicht nur, weil sie den Antrieb nicht berücksichtigte, wie das KOEHLER meint, sondern weil sie einem Organismus das Organische abgesprochen hatte. Daß bei dem vertikalen Sich-Einstellen Steuermechanismen mitwirken können, bin ich fest überzeugt. Gerade diese Frage darf nicht rein alternativ entschieden werden und das Vorhandensein von Steuermechanismen ist mit der Hinterlastigkeit auf keine Weise unvereinbar. Erst beide zusammen liefern eine wirkliche Erklärung des Benehmens. Wir haben ja gesehen, daß auch fixierte Tiere hinterlastig sind, zugleich aber daß bei denselben das vertikale Sich-Einstellen schwerer als bei lebenden Tieren eintritt. Zum Teil hängt dieser Unterschied wohl mit einer Kontraktion des Körpers sowie einer Verschiebung des Gleichgewichtszentrums nach vorn zusammen, aber die Tatsache ist auch dem Vorhandensein wirkender Steuermechanismen beim lebenden Infusor günstig.

Wenn sich die Paramäcien gerichtet nach oben begeben, so müssen sie Mittel haben, um oben von unten zu unterscheiden. Hierzu eben dient die Hinterlastigkeit, welche bei langsamer Eigenbewegung des Tieres eine entsprechende Drehung des Körpers bedingt. Diese Drehung braucht ganz gering, vielleicht kaum merklich zu sein, aber sie besitzt stets eine bestimmte Richtung und diese zeigt dem Infusor an, wo sich oben befindet. Um antropomorph zu sprechen, sobald sich das Tier nach oben begeben „will“, so verlangsamt es die Propagationsbewegung und aus der nunmehr eintretenden Körperdrehung „weiß“ es sofort, wo oben liegt. Dann setzen die Steuermechanismen ein und erst sie bewirken das Eintreten einer vollkommenen vertikalen Stellung. Das könnte man auch physiologisch umschreiben, jedoch hat die anthropomorphe Darstellung den Vorteil der Kürze und der Anschaulichkeit. Die Drehung

kann sehr gut mit einem Reiz verbunden sein und dadurch verliert die „mechanische“ Theorie ihren ausschließlich mechanischen Charakter. Sie behält freilich die mechanische Komponente, ebenso übrigens, wie die Bewegung der vermeintlichen Statoliten unter dem Einfluß der Schwer- bzw. Zentrifugalkraft mechanische Erscheinungen sind, aber das Prinzip der Erklärung bleibt für die beiden diskutierten Ansichten wesensgleich. Die beiden Theorien arbeiten mit Reizen und die Kontroverse bezieht sich lediglich auf die Natur der Mechanismen, welche den Reiz auslösen.

In extremen Fällen, wie z. B. nach energischer Zentrifugierung, nach einer plötzlichen Milieuänderung u. dgl., gewinnt gewiß die mechanische Komponente des Benehmens die Oberhand. Dann erfolgt eine gerichtete zwangsmäßige Bewegung, welche als Tropismus sensu stricto bezeichnet werden kann. Aber für ein normales unbehandeltes Tier bildet die Hinterlastigkeit nur ein „feines Mittel der Unterscheidung zwischen oben und unten“, sie stellt lediglich eine Reizquelle dar, nicht die unmittelbare Ursache der Bewegungsrichtung.

Ob der empfangene Reiz die Steuermechanismen in Gang setzt und in welcher Richtung, das hängt mit vielen und mannigfaltigen Bedingungen zusammen, die wir in ihrer Gesamtheit noch lange nicht kennen. Nur unter speziellen künstlichen Umständen beherrscht die Hinterlastigkeit das ganze Benehmen.

Zusammenfassung.

Den Einwänden von KOEHLER gegenüber werden die in zwei früheren Arbeiten mitgeteilten Resultate aufrechterhalten.

Die „Zentrotaxis“ ließ sich nicht bestätigen. Die Erscheinung führt sich teils auf den negativen Geotropismus, teils auf die Reaktion des Sich-Zerstreuens zurück.

Das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld entspricht den Erwartungen der mechanischen Theorie.

Es wird ein neuer Apparat zur Beobachtung der Tiere während des Schleuderns beschrieben. Bis zu einer Zentrifugalkraft von ca. 3,5 Gravitationseinheiten bleibt die Bewegung total ungerichtet. Künstlich stark hinterlastig gemachte Tiere stellen sich schon bei ca. 1,2 Gravitationseinheiten zentripetal ein. Das Verhalten stimmt mit der mechanischen Theorie überein und es widerspricht der Statocystentheorie.

Die Wirkung der Hinterlastigkeit beim freien Absinken wird erneut bestätigt.

Die Begründung der mechanischen Theorie ist unvergleichlich breiter, als diejenige der Statocystentheorie. Sie erklärt auch sämtliche in der Arbeit erwähnte Erscheinungen, insbesondere das Zustandekommen negativ geotropischer Ansammlungen normaler Tiere, den Übergang zum gerichteten Schwimmen in CO₂-Röhren, das Benehmen in den „Zentrotaxis“-versuchen, die polferne Ansammlung der Eisentiere im Kraftfelde eines Magneten.

Hinterlastigkeit schließt die Mitwirkung von Steuermechanismen nicht aus. Die mechanisch bedingte Drehung des Körpers kann mit einem Reiz verbunden sein. Die Kontroverse zwischen der mechanischen und der Statocystentheorie bezieht sich lediglich auf die Natur der Mechanismen, welche den Reiz auslösen.

Die modernisierte mechanische Theorie liefert zur Zeit die beste Erklärung der gerichteten Vertikalbewegungen von *Paramecium*.

Literaturverzeichnis.

- ALVERDES, F. (1922): Zur Lokalisation des chemischen und thermischen Sinnes bei *Paramecium* und *Stentor*. Zool. Anz. Bd. 55 p. 19.
- DEMBOWSKI, J. (1929): Die Vertikalbewegungen von *Paramecium caudatum*. I. Die Lage des Gleichgewichtszentrums im Körper des Infusors. Arch. f. Protistenk. Bd. 66 p. 104.
- (1929): II. Einfluß einiger Außenfaktoren. Ibid. Bd. 68 p. 215.
- FETTER, D. (1926): Determination of the protoplasmic viscosity of *paramecium* by the centrifuge method. Journ. Exp. Zool. Vol. 44 p. 279.
- v. GELEI, I. (1926): Cilienstruktur und Cilienbewegung. Zool. Anz. Suppl. Bd. 2 p. 202.
- HARPER, E. H. (1911): The geotropism of *Paramecium*. Journ. of Morphol. Vol. 22 p. 993.
- (1912): Magnetic control of the movements of *Paramecia* which have ingested iron. Sc. N. S. Vol. 35 p. 939.
- VAN HERWERDEN, M. A. (1926): Umkehrbare Gelbildung und Fixation. Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. Bd. 70 p. 245 (Holländisch).
- JENSEN, P. (1893): Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. PFLÜG. Arch. ges. Phys. Bd. 54 p. 537.
- KOEHLER, O. (1922): Über die Geotaxis von *Paramecium*. I. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 1.
- (1930): Über die Geotaxis von *Paramecium*. II. Ibid. Bd. 70 p. 279.
- VERWORN, M. (1889): Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [74_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Dembowski Jan

Artikel/Article: [Die Vertikalbewegungen von Paramecium caudatum. 153-187](#)