

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

# Versuche zur Geotaxis von *Paramecium*.

Von

**Hugo Merton.**

---

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Die Gewichtsverteilung im <i>Paramecium</i> körper . .	33
a) Einleitung . . . . .	33
b) Eigene Versuche . . . . .	35
2. Die geotaktischen Reaktionen . . . . .	41
a) Natürliche negative Geotaxis . . . . .	41
b) Versuche mit Kohlensäure . . . . .	43
c) Versuche mit Essigsäure . . . . .	46
3. Besprechung der Ergebnisse. . . . .	50
a) Die Gewichtsverteilung . . . . .	50
b) Die geotaktischen Reaktionen . . . . .	52
4. Zusammenfassung . . . . .	58
5. Literaturverzeichnis . . . . .	60

---

## 1. Die Gewichtsverteilung im *Paramecium*körper.

### a) Einleitung.

Die negative Geotaxis der Paramäcien ist seit langem bekannt. Eine Unzahl von Forschern hat sich bemüht, für diese interessante Erscheinung eine Erklärung zu finden und zu geben. In den letzten 12 Jahren haben sich vor allem KOEHLER und DEMBOWSKI sehr eingehend mit diesem Gebiet beschäftigt, sind aber verschiedener Meinung über die letzten Ursachen, die die Geotaxis auslösen<sup>1)</sup>. Eine

---

<sup>1)</sup> Ich beschränke mich hier absichtlich nur auf die letzten Veröffentlichungen über negative Geotaxis. Wer sich ein Bild über die verschiedenen Theorien über negative Geotaxis bei *Paramecium* machen will, sei auf die im Literaturverzeichnis zitierten letzten Arbeiten von KOEHLER und von DEMBOWSKI verwiesen.

große Rolle spielt in ihren Ausführungen die Frage der Gewichts- und Massenverteilung in Paramäcienkörper und überraschenderweise kommen sie in dieser Hinsicht zu sehr verschiedenen Ergebnissen, während man annehmen möchte, daß über diesem Ausgangspunkt für ihre Überlegungen und Schlußfolgerungen eine einheitliche objektive Feststellung möglich sein sollte.

KOEHLER (1922) hat die Paramäcien in Kapillaren zentrifugiert. Tiere mit dem Vorderende nach außen und solche mit dem Hinterende nach außen hielten sich etwa das Gleichgewicht. KOEHLER kam daher zunächst zu dem Ergebnis, daß jedenfalls das Hinterende nicht als das ausnahmslos schwerere zu betrachten sei und bestätigt in neueren Untersuchungen (1930), daß zwar durch vermehrte Kristallanhäufungen in einem Körperteil der Schwerpunkt nach vorn, bzw. nach hinten verschoben wird, daß aber für den Paramäcienkörper im allgemeinen ein indifferentes Gleichgewicht angenommen werden muß. Ob aus Absinkversuchen mit Plastolinmodellen von *Paramaccium* in viskosem Medium auf das Fallen von Paramäcien mit mikroskopischen Dimensionen Rückschlüsse gezogen werden können, bezweifelt KOEHLER. Schließlich bemüht er sich, das freie Absinken fixierter Paramäcien zu beobachten; hier operiert er aber mit Individuen, deren Körpergestalt, wie er selbst sagt, nicht einwandfrei war, kommt jedoch in Übereinstimmung mit fast sämtlichen früheren Autoren zu dem Ergebnis, daß abgetötete Paramäcien in jeder beliebigen Raumlage absinken und drehungsfrei ihre Ausgangslage beibehalten. Diese letzte Feststellung werden wir vor allem mit Rücksicht auf eigene Versuche nachzuprüfen haben.

DEMBOWSKI kommt demgegenüber auf Grund von Versuchen und Beobachtungen zu anderen Ergebnissen. Seine Beweisführung ist kurz folgende: „Wenn das spezifische Gewicht des Infusors in allen Punkten des Körpers gleichmäßig ist, so muß das Hinterende schwerer sein“, denn die Vorderhälfte besitzt die ausgeprägte Peristombucht und hat infolgedessen ein geringeres Volumen als die auch schon an sich stets dickere, hintere Hälfte. Für DEMBOWSKI ist die Hinterlastigkeit die Voraussetzung für die negative Geotaxis der Paramäcien. Dieser Schwereunterschied ist sehr geringfügig und ist bei normaler Cilientätigkeit nicht zu erkennen; für die Paramäcien stellt „das Überwiegen des Hinterendes nur ein feines Mittel dar zur Unterscheidung von oben und unten“. Es genügt aber eine kurz andauernde Verlangsamung der Flimmertätigkeit, um eine Körperdrehung und damit eine Geotaxis auszulösen. Ein anderes Mittel ist die Mehrbelastung des Hinterendes oder die Verwendung der Zentrifugalkraft. Ersteres konnte an Paramäcien, deren Hinterende mit Chrombarium beschwert war, gezeigt werden; Hinterlastigkeit sei auch an solchen Paramäcien zu beobachten, die an der Glaswand des Kulturgefäßes 1—2 Sekunden ihre Bewegungen einstellen und dann mit dem Hinterende absinken. Schließlich konnte er Hinterlastigkeit an den in Glycerin absinkenden Plastolinmodellen feststellen.

Bemerkenswert sind noch die Ergebnisse DEMBOWSKI's über das freie Absinken fixierter Paramäcien. Er verwandte das GELER'sche Fixierungsgemisch in verdünnter Form. Die Gestalt der Paramäcien wurde dabei gut erhalten. Bei Absinkversuchen, die wenige Minuten nach der Fixierung ausgeführt wurden, waren 54,4 Proz. hinterlastig, 26,5 Proz. vorderlastig und 19,1 Proz. sanken horizontal ab. Da die Fallgeschwindigkeit zu bedeutend war, wurden die Paramäcien über Alkohol in Glycerinalkohol übergeführt, dann einige Minuten zentrifugiert und das Ergebnis war, daß dann etwa 90 Proz. der Tiere mit dem Hinterende nach unten gerichtet waren.

## b) Eigene Versuche.

Um ein möglichst objektives Urteil über die Gewichtsverteilung im Körper der Paramäcien abgeben zu können, ob durch die Fixierung keine wesentlichen Massenverschiebungen und Gestaltsveränderungen hervorgerufen werden, ist es wichtig, sich durch den Augenschein davon zu überzeugen, wie die Paramäcien aussehen, die man fixieren will. Im hiesigen zoologischen Institut werden Kulturen von *P. caudatum* schon seit einer Reihe von Jahren mit Stückchen von Erdkohlrabi angesetzt <sup>1)</sup>. Die sich reichlich darin entwickelnden Bakterien dienen den Paramäcien als Futter. In einer jungen Kultur sammeln sich die Paramäcien an der Wand des Kulturgefäßes ziemlich nahe der Oberfläche in einem bald auffallenden weißlichen Kranz, eine Erscheinung, die jedem bekannt ist, der Paramäcien gezüchtet hat. In einer älteren Kultur verteilen sich die Paramäcien mehr über das ganze Medium, finden sich aber auch hier in einigen Teilen in dichterem Ansammlung. Auffallend ist aber der Unterschied in dem Verhalten der Paramäcien, die am Grunde sitzen, und jener, die frei herumschwimmen. Auf dem Boden des Kulturgefäßes befindet sich ein Sediment von Pilzen, Bakterien und zerfallenem Pflanzengewebe. Die Paramäcien, die sich in diesem Gewirr aufhalten, bewegen sich wenig, schwimmen ruckweise von einem Detritushaufen zum nächsten und wechseln dauernd die Richtung; sie bewegen sich nicht immer rotierend, sondern oft gleitend vorwärts. Viele sind längere Zeit thigmotaktisch an einem Detritusballen festgeheftet. Der Ernährungszustand dieser Paramäcien ist ein guter, sie sind mit Nahrungsvakuolen angefüllt, und bei vielen ist die hintere Körperhälfte stärker als die vordere und verjüngt sich nach dem Hinterende zu ziemlich plötzlich. Anders die Paramäcien, die unter der Oberfläche und überhaupt in der oberen Hälfte der Kulturflüssigkeit frei herumschwimmen. Lebhaft rotierend schwimmen sie rasch vorwärts und legen lange Strecken zurück, ohne ihre Fortbewegungsrichtung zu ändern. Ihr Körper erscheint viel schlanker als der der Bodenparamäcien, die hintere Körperhälfte ist meist schmaler und läuft lang und spitz aus; die Zahl der Nahrungsvakuolen ist auf 5—10 beschränkt.

Wenn wir diese beiden Paramäcientypen, die wir als Bodenparamäcien und Oberflächenparamäcien unterscheiden wollen (bei einer jungen Kultur besteht dieser Unterschied nicht), auf ihre

<sup>1)</sup> Außerdem wurden auf Empfehlung von Prof. TSCHACHOTIN mit gutem Erfolg Kulturen mit Karotten- und Kartoffelstückchen angesetzt.

Massenverteilung abschätzen, dann werden wir ohne Bedenken die Bodentiere als hinterlastig, die Oberflächentiere aber vorderlastig oder im Gleichgewichtszustand befindlich betrachten. Daß wir damit ziemlich das richtige getroffen haben, zeigen Absinkversuche mit fixierten Paramäcien beider Typen, auf die wir gleich zu sprechen kommen.

Vor 2 Jahren habe ich eine Methode ausfindig gemacht, mit der es gelingt, nach Vorbehandlung mit Kupfersalzen Paramäcien so abzutöten, daß ihre Gestalt dabei nahezu unverändert erhalten bleibt. Sie übertrifft wohl noch die Fixierungsmethode von v. GELEI mit Osmiumsäure-Formol, was vor allem an der vorzüglichen Erhaltung der Peristommelde zum Ausdruck kommt. Ein besonderer Vorzug meines Fixierungsverfahrens war es, daß ein Teil der Paramäcien auf dem Objektträger festklebte, und sie nun wie Schnitte weiter behandelt werden konnten. Für die hier in Frage kommenden Absinkversuche war diese Seite des Verfahrens nicht erwünscht. Nachdem ich mich daher davon überzeugt hatte, daß die Absinkergebnisse mit nach meiner Methode fixierten und der nach v. GELEI fixierten übereinstimmten, zog ich es vor, letztere Methode ausschließlich zu verwenden; vor allem, weil man dabei sicher ist, daß alle Paramäcien durchschnittlich gut fixiert werden, während bei Verwendung meiner Methode einige vorzüglich fixiert werden, andere aber weniger gut. Das Fixierungsgemisch wurde in der Verdünnung, wie es DEMBOWSKI verwandt hat, benutzt. Das bot noch den Vorteil, daß es dadurch möglich war, seine Absinkversuche mit den meinigen zu vergleichen. Die Fixierung nach GELEI-DEMBOWSKI gestaltet sich folgendermaßen: Zu 5 ccm Paramäcien enthaltender Kulturflüssigkeit wird 1 ccm Fixierungsgemisch, bestehend aus zehn Teilen 1 proz. Osmiumsäure und einem Teil Formol, zugesetzt. Ich fixierte 2—5 Minuten, dann wurde durch Übertragen mittels der Pipette mehrmals mit destilliertem Wasser ausgewaschen und die Absinkversuche auch in destilliertem Wasser vorgenommen. Absichtlich wurde vermieden mit der Zentrifuge zu arbeiten, um jegliche nachträgliche Verlagerung schwerer Inhaltkörper (Kristalle) zu vermeiden.

Zu den Versuchen wurde eine hohe, schmale Cuvette verwandt, deren Innenraum eine quadratische Grundfläche von 5 mm Seitenlänge besaß; die Höhe betrug 50 mm. Da ein *Paramaecium* eine durchschnittliche Länge von 200—300  $\mu$  besitzt, so war die Gefahr, daß die fixierten Tiere beim Absinken infolge Anstoßens an die Wand ihre ursprüngliche Orientierung veränderten, relativ gering. Die Beobachtung der Paramäcien erfolgte mit einem in Augenhöhe horizontal umgeklappten Binokular, dessen Vergrößerung so gewählt war, daß die Cuvette in ganzer Breite ohne seitliche Verschiebung übersehen werden konnte. Ein am Binokular angebrachter Kreuztisch ermöglichte es, ohne Erschütterung die absinkenden Paramäcien auf eine größere Strecke hin zu verfolgen. Da die Cuvette nicht ganz bis zum Rande gefüllt war, so betrug die Fallhöhe durchschnittlich 4,5 cm. Bei der Beobachtung zeigte sich bald, daß die mittels einer Pipette übertragenen Paramäcien in den obersten 2 cm ihre Einstellung noch verschiedentlich ändern können, daß aber solche Lageveränderungen in den unteren 2 $\frac{1}{2}$  cm selten sind und nie 90° überschreiten, es sei denn, daß die Paramäcienkörper durch Anstoßen vorübergehend stärker ihre Einstellung verändern. Solche blieben bei allen Zählungen unberücksichtigt.

Bevor die Ergebnisse der einzelnen Absinkversuche miteinander verglichen werden, sollen zunächst zwei Vorfragen erledigt werden,

deren befriedigende Beantwortung uns erst das Recht gibt, aus den Absinkversuchen bestimmte Schlüsse zu ziehen. 1. Daß bei der hier angewandten Fixierung keine maßgebenden Gestaltsveränderungen auftreten, ist schon oben dargelegt worden. Es könnte aber sein, daß infolge der Fixierung in der Gewichtsverteilung im *Paramecium*-Körper so starke Veränderungen auftreten, daß aus den Absinkergebnissen keinerlei Schlüsse über die Gewichtsverteilung im lebenden *Paramecium* gezogen werden dürfen. Da aber das Absinkergebnis einer bestimmten Zahl abgetöteter Paramäcien, die aus der gleichen Tiefe in einer Kultur stammen, immer etwa das gleiche ist, aber auch bemerkenswert verschieden von dem Absinkergebnis mit Paramäcien aus höher oder tiefer gelegenen Stellen der gleichen Kultur, so ergibt sich daraus folgendes: sollte durch die Fixierung in der Gewichtsverteilung im *Paramecium*-Körper eine gewisse Veränderung auftreten, so muß diese Verschiebung für alle Paramäcien eine gleichsinnige sein. Es sind aber bisher keinerlei Anzeichen bekannt, die für eine wesentliche durch die Fixierung bedingte Massenverschiebung im Innern des *Paramecium*-Körpers sprächen, wenn keine Gestaltsveränderung damit verbunden ist.

2. Die zweite Vorfrage, die wir auch bereits gestreift haben, und auf die eine Antwort gefunden werden muß, ist, ob gut fixierte Paramäcien in jeder beliebigen Raumlage absinken, und also der Zufall entscheidend ist für ihre Einstellung? Daß dem nicht so ist, läßt sich sehr einfach zeigen. Läßt man ein und dasselbe abgetötete Tier mehrmals hintereinander in destilliertem Wasser absinken, so müßte, wenn der Zufall dabei mitspielte, die Lagerung des *Parameciums* im Raum jedesmal eine andere sein. Das ist aber, von Abweichungen abgesehen, meist nicht der Fall, vielmehr stellt sich jedes Individuum, das bereits 2 cm abgesunken ist, in einer Weise ein, die für das betreffende Exemplar charakteristisch ist, und die es in den allermeisten Fällen beibehält, bis es den Boden des Versuchsgefäßes erreicht. Daß die Paramäcien in dem oberen Teil des Versuchsgefäßes ihre Lage noch mehrfach wechseln, ist darauf zurückzuführen, daß durch die Pipette, mit der sie übertragen werden, Strömungen entstehen und damit ihre Lage zunächst eine rein zufällige ist. Erst nachdem der Körper eine gewisse Strecke abgesunken ist, sind die Momente, die zu Beginn von Einfluß sein können, nicht mehr wirksam; jetzt erst kommt die Gewichtsverteilung im *Paramecium*-Körper zur Auswirkung und findet in einer spezifischen Einstellung jedes Individuums seinen Ausdruck. Die anders lautenden Befunde KOEHLER'S (s. S. 33) und anderer Autoren

sind wohl so zu erklären, daß hier die Versuche mit wenig gut fixiertem Material angestellt wurden. Auch sind Absinkversuche mit einzelnen Paramäcien in der Weise, wie das hier geschehen ist, bisher nicht vorgenommen worden.

Es kommt selten vor, daß bei einem nach GELEI-DEMBOWSKI fixierten *Paramaecium* Vorder- und Hinterende bei schwacher Vergrößerung nicht unterschieden werden können; solche Exemplare wurden nicht berücksichtigt. Fast immer ist das stumpfere Vorderende an seiner Abrundung, das Hinterende an seiner Zuspitzung zu erkennen. Um ein klares Bild über die Einstellung der einzelnen Paramäcien zu erhalten, erwies es sich als zweckmäßig, fünf verschiedene Stellungen zu unterscheiden, die mit folgenden Buchstaben bezeichnet wurden: v, vho, ho, hohi, hi. Hierbei bedeutet v, das *Paramaecium* sinkt mit dem Vorderende nach unten ab, vho in einer Mittellage zwischen Vorderlastigkeit und horizontaler Stellung usw.

Tabelle 1.

Einstellung einzelner abgetöteter Paramäcien, die dreimal hintereinander in der Cuvette absanken.

	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	P <sub>5</sub>	P <sub>6</sub>	P <sub>7</sub>	P <sub>8</sub>	P <sub>9</sub>	P <sub>10</sub>	P <sub>11</sub>	P <sub>12</sub>
1. Mal	hi	v	v	vho	ho	hi	hi	hi	ho	ho	ho	hohi
2. "	hi	v*)	v	v	v	hi	hi	hi	ho	ho	ho	hohi
3. "	ho	v	v	v	v	hi	hohi	hi	hohi	ho	ho	hohi

Bei *Paramaecium* P<sub>1</sub> und P<sub>5</sub> kam es je einmal zu einer Abweichung von 90°  
 " " P<sub>4</sub>, P<sub>7</sub>, P<sub>9</sub> " " " " " " " " " " 45°

\*) Stellte sich vorübergehend horizontal ein, da es gegen die Wand stieß, um dann wieder das Vorderende nach unten zu richten.

Zunächst seien einige Beispiele gebracht über Einzelparamäcien, deren Absinken dreimal hintereinander beobachtet wurde. Es ergibt sich aus Tabelle 1, daß sich die Mehrzahl der Paramäcien bei dreimaligem Absinken immer in der gleichen Weise einstellt. Ja, der Prozentsatz der sich gleichmäßig einstellenden Paramäcien ist noch größer als aus der Tabelle hervorgeht. Es sollten aber in dieser Zusammenstellung die verschiedenen Abweichungen gebracht werden, die überhaupt beobachtet wurden. Die Abweichungen wurden immer nur in je einem Absinkversuch unter dreien festgestellt; sie betragen in der Regel nicht mehr als 45°, seltener 90°, aber nie darüber. Ein *Paramaecium*, das z. B. das erstemal mit dem Vorderende nach unten absank, zeigte im Wiederholungsfalle nie ein Überwiegen des Hinterendes. Aus diesen Ab-

sinkversuchen mit Einzelparamäcien, die mehrmals wiederholt wurden, ergibt sich, daß diese Fehlergrenze auch in den folgenden Versuchen vorhanden sein muß, daß aber ihre Berücksichtigung keine ins Gewicht fallende Veränderung im Gesamtergebnis zur Folge haben kann. Die allermeisten Paramäcien zeigen das Bestreben, eine für sie charakteristische Stellung einzunehmen. Am deutlichsten zeigt sich dies bei den Horizontalabsinkenden, wo bei Wiederholungen am häufigsten eine Abweichung nach entgegengesetzten Richtungen zu erwarten gewesen wäre.

Es wurde oben auf das verschiedene Aussehen der Paramäcien ein und derselben Kultur hingewiesen, je nachdem sie sich mehr in den oberen Schichten oder am Grunde aufhielten. Exemplare beider Typen wurden nach GELEI-DEMBOWSKI fixiert, in destilliertem Wasser ausgewaschen und dann Absinkversuche mit ihnen im gleichen Medium angestellt. Es wurden dabei zunächst Paramäcien einer mehrere Monate alten Kultur verwandt mit nicht sehr reichlicher Bakterienflora (I); nachdem die gleiche Kultur durch Zusatz von Rübenstückchen wieder ergiebiger geworden war, wurden 5 Tage später wiederum Oberflächen- und Bodentiere fixiert (II). Ferner wurden die abgetöteten Paramäcien einer 3 Wochen alten Kultur geprüft (III); schließlich Oberflächenparamäcien untersucht, deren Medium stark verdünnt worden war (30 ccm aq. dest. + 1 ccm Kulturwasser): IV a nach 6 stündiger, IV b nach 48 stündiger Einwirkungszeit. Die Ergebnisse dieser Absinkversuche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Abkürzungen: OP. bedeutet Oberflächenparamäcien, BP. bedeutet Bodenparamäcien.

Tabelle 2.

Gewichtsverteilung fixierter Paramäcien verschiedener Herkunft.

Angaben in Prozenten				v	vho	ho	hohi	hi
I a	alte Kultur, nahrungsarm,	OP.		76	7	10	6	—
II a	„ „ aufgefrischt,	OP.		43	3	27	7	20
I b	alte Kultur, nahrungsarm,	BP.		26	13	26	17	17
II b	„ „ aufgefrischt,	BP.		7	7	10	20	56
III a	jüngere Kultur	OP. *)		37	5	18	3	37
III b	„ „	BP.		12	2	26	12	48
IV a	stark verd. Kultur, 6 Std.	OP.		93	4	3	—	—
IV b	„ „ „ 48 „	OP.		7	3	40	10	40

\*) Diese Paramäcien saßen an der Glaswand. Übrige Erklärungen siehe Text.

Das Ergebnis dieser Absinkversuche ist durchaus eindeutig. Es zeigt sich ganz allgemein, daß die Einstellung der Paramäcien beim

Absinken durchaus keine zufällige ist, wie das bisher von den allermeisten Forschern angenommen wurde, und daß im besonderen der Ernährungszustand der Paramäcien mitbestimmend ist für ihre Gewichtsverteilung. OP. waren in den hier zusammengestellten Ergebnissen durchschnittlich schlechter ernährt als BP., wie ein Vergleich zwischen I, II, IIIa und b ergibt. Bei reichlicherer Ernährung nimmt sowohl bei O- als auch bei BP. die Zahl der vorderlastigen Tiere ab und die der hinterlastigen entsprechend zu, wobei auch die Zahl der horizontal Absinkenden stark ansteigen kann. Ja, man kann direkt bei einem Vergleich von Ia mit IIa und von Ib mit IIb feststellen, wie die Gewichtsverteilung von ursprünglich vorherrschender Vorderlastigkeit über den Gleichgewichtszustand (ho) sich in Hinterlastigkeit umwandelt. Und daß der Ernährungszustand mit einer Verlagerung des Übergewichts von vorn nach hinten oder in umgekehrter Richtung Hand in Hand geht, zeigen deutlich die Paramäcien, die 6 Stunden in stark verdünntem Kulturwasser gelebt hatten (IV a), wo für mehr als 90 Proz. Vorderlastigkeit festgestellt werden konnte. Das anders lautende Ergebnis von IV b dürfte darauf zurückzuführen sein, daß hier die Paramäcien infolge 48stündigen Aufenthalts in nahezu destilliertem Wasser etwas gequollen waren. Selbst wenn die Ergebnisse nicht genau den wirklichen Verhältnissen entsprechen sollten, und es durch die Fixierung zu einer Verlagerung des Schwerezentrums weiter nach vorn kommen sollte, so bleibt doch der Unterschied zwischen den beiden Paramäcientypen bestehen.

Wir können daher auf Grund unserer Versuchsergebnisse KOEHLER recht geben, daß die hintere Hälfte der Paramäcien keinesfalls als die ausnahmslos schwerere zu betrachten sei, können ihm aber nicht zustimmen, wenn er annimmt, daß der Paramäcienkörper sich im allgemeinen in einem indifferenten Gleichgewichtszustand befinde. Die Gewichtsverteilung kann vielmehr je nach den zum Versuch verwandten Paramäcien eine prozentual sehr verschiedene sein. Wenn DEMBOWSKI einmal bis zu 90 Proz. hinterlastige Paramäcien in einer Kultur feststellen konnte, so handelt es sich hier um Tiere in besonders gutem Futterzustand. Man kann jedenfalls nicht behaupten, daß Hinterlastigkeit bei Paramäcien die Regel sei. Eine andere Frage ist es, ob hinterlastige Paramäcien eine ausgesprochenere negative Geotaxis zeigen als solche, die sich im Gleichgewichtszustand befinden oder vorderlastig sind. Diese Frage soll uns im folgenden Abschnitt beschäftigen.

## 2. Die geotaktischen Reaktionen.

### a) Natürliche negative Geotaxis.

Um diese Mitteilung nicht zu umfangreich werden zu lassen — über negative Geotaxis ist schon sehr viel und oft viel zu ausführlich geschrieben worden —, soll sogleich über die eigenen Versuchsergebnisse berichtet werden, um sodann diese mit den Ergebnissen früherer Untersuchungen zu vergleichen.

Es muß bei *Paramecium* zwischen einer natürlichen und einer künstlichen negativen Geotaxis unterschieden werden. Wenn Paramäcien in einem Kulturglas unter möglichst natürlichen Bedingungen unter der Oberfläche schwimmen, und andere sich am Boden des Kulturgefäßes aufhalten, so ist damit noch nicht ausgemacht, daß erstere dies tun, weil sie negativ geotaktisch reagieren. Es können vielmehr die verschiedensten Einflüsse ihr Verhalten bestimmen. Je künstlicher die Bedingungen sind, die wir schaffen, um so eindeutiger werden die geotaktischen Reaktionen sein, die wir erzielen können. Als „natürliche Bedingungen“ sind hier solche gemeint, bei denen keine physikalischen oder chemischen Eingriffe wie Zentrifugieren oder Ansäuern der Kulturflüssigkeit vorgenommen worden sind, um geotaktische Reaktionen auszulösen.

Wir haben oben bei einer alten Kultur zwischen Boden- und Oberflächenparamäcien einen Unterschied gemacht und gesehen, daß sich beide in der Art ihrer Vorwärtsbewegung verschieden verhalten. In einer solchen Kultur werden wahrscheinlich dauernd BP. den Grund des Kulturgefäßes verlassen und OP. die Tiefe aufsuchen, um eine Zeitlang dort zu verweilen. Ferner ist die Bewegungsweise der BP. nur so lange für sie charakteristisch, als sie sich im Bodensatz aufhalten; werden die gröberen Partikel durch Filtrieren der Kulturlösung durch Müllergaze beseitigt, so schwimmen die BP. wie Oberflächentiere herum, wozu sie auch durch kräftiges Pipettieren vorübergehend veranlaßt werden können. Bringen wir nun OP., die wir dem obersten Zentimeter der alten Kultur entnehmen, in eine senkrecht stehende Glasröhre von 2 oder 3 mm lichter Weite, die unten in ein Plastilinpolster eingedrückt und oben offen ist, so verteilen sich die OP. zunächst gleichmäßig in der ganzen Röhre, dann aber kommt es entweder zu einer stärkeren Ansammlung am Grunde der Röhre, oder die Individuen sind, abgesehen von den obersten Millimetern, die von Paramäcien gemieden werden, weiterhin ziemlich gleichmäßig in der Röhre verteilt. Dies ist im Laufe von 1—2 Stunden zu beobachten. Ganz anders verhalten sich die BP. in entsprechenden

Röhren. Nach 50 Minuten bilden viele Paramäcien am oberen Ende eine dichte Ansammlung und nach im ganzen 2 Stunden ist die untere Hälfte der Wassersäule frei von Paramäcien. (Befinden sich viele organische Reste im Kulturwasser, so ist es ratsam, diese durch Filtration durch feinste Müllergaze zu entfernen, da sonst die Paramäcien durch diese Inhaltskörper stark abgelenkt werden und die Reaktion dann unterbleiben kann.) Je nach dem Zustand der Kultur ist die Anhäufung der Paramäcien am oberen Ende eine ganz verschiedene. So können diese auch auf die ganze Röhre verteilt bleiben; immer aber wird bei BP. die obere Hälfte eine größere Dichte aufweisen. Das Verhalten der Paramäcien in der senkrechten Röhre ist daher in den hier beschriebenen Versuchen genau entgegengesetzt zu ihrem Verhalten im Kulturgefäß: BP. werden zu OP., und OP. verteilen sich zum mindesten gleichmäßig in dem Medium. An dieser verschiedenen Reaktionsweise ändert sich prinzipiell nichts, wenn die Paramäcien in oben blind geschlossenen Röhren aufgestellt werden, und nachträgliches Aufsteigen von Luftblasen vermieden wird. Bei geringerer Individuenzahl verteilen sich aber die negativ geotaktischen Paramäcien in der oben blind geschlossenen Röhre auf mehrere Zentimeter in dem oberen Abschnitt und bilden keine ausgesprochene obere Ansammlung. Bei hoher Individuenzahl ist kein Unterschied in der Reaktion in offener oder oben geschlossener Röhre festzustellen. — Der bemerkenswerte Wechsel im Verhalten der beiden Paramäciotypen dürfte so zu erklären sein: wir wissen aus den Absinkversuchen, daß unter den BP. die hinterlastigen in der Regel überwiegen. Diese aber werden eben infolge ihrer Hinterlastigkeit den obersten Teil einer Wassersäule aufsuchen. (Das zeigen auch sehr deutlich DEMBOWSKI'S Versuche mit Paramäcien, die mit Chrombarium gefüttert und dadurch stark hinterlastig geworden waren; sie reagierten ausgesprochen negativ geotaktisch.) Die übrigen Paramäcien aber werden, wenn sie auf ihren Wanderungen in den oberen Teil der Röhre gelangen, von den dort schon versammelten hinterlastigen Paramäcien, bzw. der dort herrschenden Kohlensäurespannung oder auch durch andere Stoffwechselprodukte, die wie eine Falle wirken, festgehalten. Unter den OP. ist dagegen der Prozentsatz mit schwererer, hinterer Körperhälfte nur gering, es kommt hinzu, daß der Ernährungszustand dieser Paramäcien kein so guter ist als bei den BP.; infolgedessen sammeln sich die OP. dort an, wo die Ernährungsbedingungen für sie am günstigsten sind, und das kann innerhalb von 2 Stunden die untere Hälfte sein, da die organischen Stoffe und die an ihnen haftenden Bakterien allmählich

nach unten sinken. Daher ist die Reaktion der OP. immer viel weniger charakteristisch. Noch einem Einwand muß begegnet werden: die Individuendichte ist für das Gelingen der Reaktion von Einfluß, aber nicht ausschlaggebend; bei schwacher Besiedlung können Stunden vergehen, bis aus der Verteilung der Paramäcien ein Schluß gezogen werden kann. Die Reaktion wird vielleicht auch dann noch wenig ausgesprochen sein. Entsprechend kann man abgestufte positive Ergebnisse erhalten, wenn man eine dichte Kultur mit 1—4 Teilen von filtriertem Kulturwasser oder Leitungswasser verdünnt, was beides versucht wurde und dann die einzelnen verschieden verdünnten Kulturen in senkrechten Röhren aufstellt. Es ist dann in der Regel nur eine Frage der Zeit, wann eine klare Reaktion auftritt, und die Unterschiede bestehen vor allem darin, ob auf eine starke obere Ansammlung von BP. eine schnelle Abnahme der Paramäcien in der oberen Röhrenhälfte folgt, oder ob nur eine zunehmende Verringerung der Individuenzahl in der ganzen Röhrenlänge festgestellt werden kann. Werden ganz wenige Paramäcien zu einem Versuch verwandt, so kann das Ergebnis zweifelhaft bleiben.

Ist die Kultur, der die Paramäcien entnommen werden, nicht mehr auf der Höhe, und die Individuenzahl schon in Abnahme begriffen, so können dann unter Umständen auch die BP. nicht mehr die charakteristische Ansammlung zeigen. Ebenso wenig besteht in jungen Kulturen (die 10—30 Tage alt sind) ein ausgesprochener Unterschied zwischen OP. und BP. Er kann vor allem dann noch nicht vorhanden sein, wenn die Ernährungsbedingungen unter der Oberfläche noch günstiger sind als in der Tiefe. So konnte in einer 10 Tage alten Kultur nur insofern zwischen zwei Typen ein Unterschied gemacht werden, als die OP., die im Laufe einer Stunde auf die obere Röhrenhälfte beschränkt blieben, infolge ausgesprochener positiver Thigmotaxis keine obere Ansammlung bildeten, während das bei den BP. der Fall war. Paramäcien, die mit Eidotter kultiviert werden, sammeln sich in größerer Dichte regelmäßig in den oberen Schichten des Kulturgefäßes und konzentrieren sich, in senkrecht aufgestellte Röhren gebracht, auf die zwei obersten Zentimeter der Wassersäule, da der Eidotter, wie schon KOEHLER (I) festgestellt hat, spezifisch leichter als Plasma ist. Trotzdem kann auch bei ihnen ein Unterschied zwischen OP. und BP. vorkommen, wie Essigsäureversuche zeigten. Alle diese Umstände und Möglichkeiten müssen bei Versuchen über natürliche negative Geotaxis berücksichtigt werden.

#### b) Versuche mit Kohlensäure.

Wenn man Paramäcien enthaltendes Kulturwasser 2 Minuten lang in einem Reagenzglas mit Kohlensäure durchgast ( $p_H$  5,9), so bildet sich, sei es im Reagenzglas oder nach Überführung in eine Röhre, zunächst eine sehr stark abgesetzte negativ geotaktische Ansammlung. Sind OP. und BP. getrennt behandelt worden, so

breiten sich die OP. schneller wieder in dem oberen Teil der Röhre aus als die BP.

Bei allen Versuchen mit Kohlensäureeinwirkung ist zu berücksichtigen, daß die Kohlensäure nicht dauernd gleichmäßig in senkrecht gestellten, offenen Röhren verteilt bleibt, da Kohlensäure an der freien Oberfläche entweichen wird. Außerdem wird hier Sauerstoff in das Kulturwasser eindringen. Bei einem Vergleich einer oben offenen und oben geschlossenen Röhre, die mit einer Mischung von Kultur-Leitungswasser zu gleichen Teilen gefüllt ist und zuvor 2 Minuten lang mit Kohlensäure durchgast wurde ( $p_H$  5,7), bildet sich am oberen Ende der offenen Röhre eine scharf abgesetzte Ansammlung; in der oben geschlossenen Röhre wandern die Paramäcien in den oberen Teil der Röhre, verteilen sich aber hier auf einen größeren Abschnitt. Es ist dabei noch zu berücksichtigen, daß die Paramäcien in die offene Röhre eingesaugt worden sind, während sie in die einseitig geschlossene Röhre einpipettiert werden mußten, wobei die Kulturflüssigkeit wohl noch etwas Kohlensäure abgegeben hat.

Dreht man die 13 cm lange Röhre nach Bildung der negativen Ansammlung um  $180^\circ$ , so bildet sich in der einseitig geschlossenen Röhre nach 2—3 Stunden eine starke Ansammlung an dem jetzt oberen, offenen Ende (dies ist möglich, da sich die Kohlensäurespannung nur an diesem Ende der Wassersäule verringert hat), dagegen gelingt es den Paramäcien der beiderseits offenen Röhre nicht, das jetzt obere Ende zu erreichen; es bleibt eine untere Ansammlung, die hauptsächlich von den schon vor der Umkehr thigmotaktisch festsetzenden Paramäcien gebildet wird<sup>1)</sup>. Die übrigen, etwa gleichmäßig über die Wassersäule verteilt, haben alle das Bestreben, das obere Röhrenende zu erreichen, was ihnen aber nicht gelingt. Unter der Einwirkung der Kohlensäure wird die Vorwärts-

<sup>1)</sup> KOEHLER beschreibt folgenden Versuch: In einer senkrecht aufgestellten Röhre kommt es zu einer negativ geotaktischen Ansammlung. Bei vorsichtiger Umdrehung blieben die Paramäcien an dem jetzt unteren Ende, da sie an der Grenze der erhöhten  $CO_2$ -Spannung — die Kohlensäure war von den Paramäcien angeschieden worden — zurückschreckten. Es zeigt sich somit, daß die Paramäcien sowohl durch ein Milieu, das sich von dem angrenzenden durch höheres als auch durch ein niedrigeres  $p_H$  unterscheidet, an einer geotaktischen Reaktion verhindert werden können. — Interessant sind die Feststellungen des gleichen Autors mit Einzelparamäcien. In einer beiderseits geschlossenen Kapillarröhre mit kohlensäurehaltigem Wasser, suchte das *Paramaecium* bei jeder Drehung das obere Ende auf, wobei sich jedesmal die Bewegung verlangsamte, bis es schließlich starb. Hier war die  $CO_2$ -Spannung in allen Teilen der Röhre gleich geblieben.

bewegung der Paramäcien immer mehr gehemmt; bei längerer Einwirkungsdauer werden sie gelähmt. Infolgedessen heften sie sich in der oberen Hälfte der Röhre größtenteils an die Glaswand und zwar in senkrechter Stellung, das Vorderende nach oben gerichtet. In obigem Versuch sanken sie nach 5 Stunden tot zu Boden. Verwendet man zu den Umkehrversuchen BP., die, wie oben bemerkt wurde, noch ausgesprochener reagieren, dann wird von den allermeisten der Versuch unternommen, dieses Konzentrationsgefälle zu überwinden, diesmal ausgelöst durch die Hinterlastigkeit der Paramäcien, die damit ihre Unterschiedsempfindlichkeit, die sie sonst davon abhält, aufwärts zu steigen, noch übertönt. Diese Aufwärtswanderung wird aber auch hier den allermeisten Paramäcien zum Verhängnis. Nur ganz wenige erreichen das obere Ende, die allermeisten sterben unterwegs und bleiben entweder an der Glaswand haften oder sinken nach unten.

Wiederholen wir den gleichen Umkehrversuch mit einer beiderseits offenen Röhre, bei einem  $p_H$  von 5,9 (die oben verwandte Lösung hatte ein  $p_H$  von 5,7), dann löst sich die Ansammlung am bisher oberen Ende nach der Umkehr innerhalb kurzer Zeit auf, und schon nach 40 Minuten sind bedeutend mehr Paramäcien an dem jetzt oberen Ende als an dem unteren.

Eine Mischung von einem Teil Kulturwasser und 29 Teilen Aq. dest. darf nur etwa 7 Sekunden lang mit Kohlensäure durchgast werden ( $p_H$  5,6), wenn die Paramäcien nicht weitgehend geschädigt werden sollen. Schon eine Einwirkungsdauer von 15 Sekunden wirkt innerhalb ganz kurzer Zeit letal. Paramäcien, die schon 24 Stunden in obiger Verdünnung gehalten und nun 7 Sekunden mit Kohlensäure durchgast wurden, bildeten nach 30 Minuten eine deutliche negative Ansammlung, obwohl 42 % der Paramäcien — wie Absinkversuche zeigten — vorderlastig waren. Nach vierstündiger Einwirkungsdauer saßen die meisten Paramäcien an der Röhrenwand, das Vorderende nach oben gerichtet, ein Zeichen, daß sie, obwohl geschädigt, noch immer negativ geotaktisch reagierten. In einem weiteren Versuch mit kohlenensäurehaltigem dest. Wasser betrug das  $p_H$  5,5. Von den fixierten Paramäcien waren nur 12 % hinterlastig oder horizontalhinterlastig. Die übrigen — in einer Zweimillimeterröhre aufgestellt — zeigten negative Geotaxis. Nach Umdrehung der beiderseits offenen Röhre blieben die Paramäcien wiederum an dem unteren Ende.

Es ergibt sich aus diesen gleichlautenden Versuchen, daß die Paramäcien ganz unabhängig von ihrer Gewichtsverteilung in einem

kohlensäurehaltigen Medium negativ geotaktisch reagieren, dies aber nach der Umkehrung nicht mehr mit Erfolg tun, wenn das  $p_H$  unter 5,9 liegt, und sie sich an einer Stelle der Wassersäule befinden, deren Kohlensäuregehalt sich bereits verringert hat.

Wenn man die Bewegungen der mit Kohlensäure behandelten Paramäcien in den senkrechten Glasröhren beobachtet, so fällt immer wieder auf, daß sie sich mit einem gewissen Widerstand in die Höhe arbeiten. Man gewinnt dabei durchaus den Eindruck, daß dieses Aufwärtssteigen zwangsmäßig erfolgt; dazwischen schwimmen die Paramäcien auch streckenweise horizontal, vielleicht gelingt es ihnen auch etwas abwärts zu schwimmen, dann aber müssen sie wieder nach oben umbiegen. Erst wenn sie den obersten  $\frac{1}{2}$  cm der Wassersäule erreicht haben, der sich nach einiger Zeit auf 2 cm erweitern kann, können sie nach Belieben in diesem oberen Raum auf- und abwärts schwimmen. In diesem obersten Abschnitt bewegen sie sich wieder viel schneller vorwärts. Nach einiger Zeit des Herumschwimmens setzen sie sich dann thigmotaktisch fest, sei es an der Wandung oder an einem Partikel. Sinkt dann ein ganzer freischwebender Klumpen thigmotaktischer Paramäcien etwas nach unten, dann löst er sich auf, die Paramäcien nehmen ihre Bewegung wieder auf, um sich erneut festzusetzen.

### c) Versuche mit Essigsäure.

Bei diesen Versuchen wurde das Kulturwasser entweder unverdünnt verwandt oder in bestimmten Prozentsätzen mit Leitungswasser verdünnt, aber nie stärker als im Verhältnis von 1:1; bei schwächeren Verdünnungen betrug das Verhältnis von Kultur- zu Leitungswasser 3:2 oder 4:1. Dem verdünnten oder unverdünnten Kulturwasser wurden 0,01—0,02 ccm der 1proz. Essigsäurelösung (die durch entsprechende Verdünnung aus Eisessig hergestellt worden war) pro Kubikzentimeter unter stetem Umrühren zugesetzt. Man hat es damit in der Hand, dem Medium eine bestimmte Wasserstoffionenkonzentration zwischen 6,4 und 4,9 zu geben. Andere  $p_H$ -Werte kommen nicht in Frage, da in Lösungen mit niedrigerem  $p_H$  die Paramäcien innerhalb weniger Minuten sterben, und in solchem mit höherem  $p_H$  kein auffallender Unterschied zu dem Verhalten der Paramäcien in unverdünntem Kulturwasser ohne Essigsäurezusatz festgestellt werden kann. Die  $p_H$ -Werte wurden mit dem BRESLAU'schen Hydriometer ermittelt.

Es ist nicht ganz leicht aus den vielen Versuchsreihen, die durchgeführt wurden, ein einheitliches Resultat herauszulesen. Das kommt daher, daß der Zustand einer Paramäcienkultur sich schon innerhalb einer Woche verändern kann, außerdem die Reaktionen je nach dem  $p_H$  anders ausfallen, und es dabei wichtig sein kann, ob OP. oder BP. zu dem Versuch verwandt wurden; ferner kann je nach der Individuendichte der Effekt erst nach verschieden langer

Zeit deutlich werden. Wichtig ist noch, daß die Paramäcien sehr bald nach Herstellung des Gemisches in senkrechten Röhren aufgestellt werden, da sie durch längeres Verweilen in einer offenen Schale, wie wir noch sehen werden, schneller geschädigt werden können. Ob im einzelnen Versuch spezifische Wirkungen vorliegen, kann erst durch einen Vergleich mit der Kontrolle, die entsprechend mit Leitungswasser verdünnt worden ist, entschieden werden. In den Versuchen wurden die Paramäcien in Röhren von 2 und 3 mm lichter Weite, die senkrecht aufgestellt wurden, beobachtet. In beiderseits offene Röhren konnten sie eingesaugt werden, in einseitig geschlossene mußten sie mit lang ausgezogenen Pipetten unter Vermeidung von Luftblasen einpipettiert werden. In oben geschlossenen Röhren war ganz allgemein unter sonst gleichen Voraussetzungen die Reaktion nie so ausgesprochen oder von kürzerer Dauer als in den oben offenen Röhren.

Bei den Versuchen mit Essigsäure bin ich zu folgenden Ergebnissen gekommen: durch ein Medium mit einem  $p_H$  von 4,9—5,05 werden die Paramäcien so schnell geschädigt, daß es ihnen nicht mehr gelingt, mit ihrem etwas gequollenen Körper und bei geschwächter Flimmerkraft die obere Hälfte der Wassersäule aufzusuchen. Es kommt daher nur zu einer Ansammlung am unteren Ende der Röhre und in der Regel im Laufe von 30 Minuten zu einer Anhäufung der *Paramecium*-Leichen. In Kulturwasser mit einem  $p_H$  von 5,1 und 5,2 war das Resultat nicht immer gleichförmig. In senkrecht gestellten Röhren bildete sich zunächst auch wiederum eine stärkere Ansammlung am unteren Ende und nur gelegentlich im Laufe von 75 Minuten eine obere, die dann weiterhin immer mehr das Übergewicht bekam. Die ausgesprochenste negative Geotaxis wurde mit Kulturen mit einem  $p_H$  von 5,3—5,5 erzielt. 20 Minuten nach Versuchsbeginn war die Ansammlung am oberen Ende der Wassersäule ausgesprochen und erreichte ihren Höhepunkt nach 40 Minuten, wobei die überwiegende Masse auf die obersten Millimeter bis 2 cm konzentriert war. Verwendet man Kulturwasser mit einem  $p_H$  von 5,8—5,9, dann sind die einzelnen Phasen der Reaktion durch eine viel allmählicher ansteigende Kurve gekennzeichnet. 25 Minuten nach Versuchsbeginn ist die Verteilung der Paramäcien in der Röhre nicht mehr gleichmäßig; es kann dann schon eine Zunahme nach oben festgestellt werden. Der größte Unterschied war nach 75 Minuten vorhanden, der sich später wieder verwischte. Bei einem  $p_H$  von 6,15—6,35 war die negative Geotaxis noch viel weniger ausgesprochen; nach 30 Minuten war eine

Differenz zwischen oben und unten vorhanden, die aber bald wieder verschwand.

Die Paramäcien können sich je nach ihrer Herkunft bei gleichem  $p_H$  bei Wiederholung der Versuche immer wieder etwas anders verhalten. Die Abweichungen sind um so häufiger, wenn die Reaktion erst nach einiger Zeit und in wenig ausgesprochener Form zum Ausdruck kommt, also bei den höheren  $p_H$ -Werten, sie ist um so einförmiger und schärfer ausgeprägt, je mehr wir uns dem unteren Grenzwert, bei dem es überhaupt noch zu einer negativen Geotaxis kommt, nähern; sie nimmt dann immermehr den Charakter einer Zwangsreaktion an. Hierbei ist dann noch folgende interessante Beobachtung zu machen: ist die negative Geotaxis so ausgesprochen, daß die Paramäcien sich auf die obersten Millimeter der Wassersäule konzentrieren, dann drängen sie sich, soweit Platz vorhanden ist, dicht nebeneinander an die Oberfläche, schwimmen auch noch an der Glaswand herauf, soweit der Meniskus reicht und verharren hier in vollkommener thigmotaktischer Bewegungslosigkeit. Die Paramäcienkörper sitzen dann so eng nebeneinander, daß es aussieht, als ob die Flüssigkeitssäule oben von einer Wachsschicht bedeckt wäre. Diejenigen, die hier keinen Platz gefunden haben, sitzen in dichten Massen an der Glaswand unmittelbar unter der Oberflächenschicht. Erst nach etwa 20 Minuten bis 1 Stunde beginnt immer ein Teil der Paramäcien wieder herumzuschwimmen, und von diesem Zeitpunkt an verbreitert sich die Ansammlung zunächst auf 5 mm, späterhin auf 1—2 cm, wobei immer noch eine größere Anzahl an der Glaswand festsitzt. Es liegt nahe, die hier beschriebenen Beobachtungen so zu deuten, daß durch ausgesprochenste negative Geotaxis zwangsläufig die thigmotaktische Festheftung der Paramäcien unmittelbar unter der Oberflächenschicht ausgelöst wird. Allerdings muß dabei die Berührung mit der Luft eine Rolle spielen, denn in einer oben blind geschlossenen Röhre war die Thigmotaxis nie so ausgesprochen oder von kürzerer Dauer. Ist das  $p_H$  schon gerade so niedrig, daß die Paramäcien wohl versuchen, nach oben zu schwimmen, ohne die Oberfläche zu erreichen, dann heften sie sich etwa an dem höchst erreichten Punkt an die Röhrenwand und bleiben hier sitzen, das Vorderende nach oben gerichtet; in diesem Zustand sterben sie, nachdem sie zuvor ihre Trichocysten ausgestoßen haben und bleiben auch vielfach nach ihrem Tode an der Wand kleben.

Wie schon oben bemerkt, ist es auch bei diesen Versuchen mit Essigsäurezusatz nicht gleichgültig, ob Oberflächen- oder Bodenparamäcien verwandt werden, falls in der Kultur, der das Material entnommen wurde, ein Unterschied zwischen

diesen beiden Typen vorhanden war. In diesem Fall zeigte sich, daß die BP., die im Uhrschildchen aufgestellt wurden, z. B. bei einem niedrigen  $p_H$ -Wert von 5,3 nicht geschädigt wurden, während die OP. bald darin starben. Dieses verschiedene Ergebnis dürfte so zu erklären sein, daß das Oberflächenwasser weniger Karbonate enthielt und die Paramäcien durch die hier zum Teil noch vorhandene freie Essigsäure stärker geschädigt wurden, als dies durch die freigewordene Kohlensäure möglich war. Das verschiedene Verhalten der beiden Paramäciotypen war auch deutlich zu erkennen, wenn sie alsbald nach Herstellung der Mischung in senkrechten Röhren aufgestellt wurden. Während in der BP.-Röhre sich erst nach 30 Minuten eine obere Ansammlung zu bilden begann, war diese in der OP.-Röhre bereits nach 15 Minuten ausgesprochen. Nach einer Stunde waren die OP. in der Röhre etwas gequollen und nach im ganzen 5 Stunden waren sie alle tot und entweder abgesunken oder klebten an der Röhrenwand. Die BP. lebten dagegen noch unverändert am folgenden Tage. (Nach 20 Stunden war das  $p_H$  des Wassers von 5,3 auf 6,5 gestiegen!)

Wenn man die Uhrschildchen- und Röhrenversuche mit Paramäcien vergleicht, so fällt auf, daß ganz unabhängig von dem dabei verwandten Paramäciotyp die Schädigung im Uhrschildchen bei einem bestimmten  $p_H$ -Wert schneller erfolgt, als in einer engen Röhre. Ohne Zweifel spielt dabei das Verhältnis der freien Oberfläche des Gefäßes zur verwandten Kulturwassermenge eine wichtige Rolle. M. a. W. je größer die Sauerstoffmenge, die pro Volumeneinheit innerhalb eines bestimmten Zeitabschnitts in das Kulturwasser mit einem  $p_H$  von 5,3 hineindiffundiert, um so größer die Schädigung der darin enthaltenen Paramäcien, wobei es von Wichtigkeit ist, ob in der Flüssigkeit freie Essigsäure enthalten ist. An den Paramäcien im Uhrschildchen waren während eines Versuchs folgende Veränderungen zu beobachten: zunächst verlangsamte sich ihre Fortbewegungsgeschwindigkeit, und die Strecken, in der sie sich in gleicher Richtung vorwärts bewegen, werden kürzer; bei jeder Drehung wird das Vorderende gehoben und dreht sich um das Hinterende, dann schwimmt das *Paramecium* in einer neuen Richtung weiter. Bald erfolgt das Hochgehen des Vorderendes, das man auch als ein „Aufbäumen“ bezeichnen kann, wiederholt, während das *Paramecium* noch in gleicher Richtung vorwärts schwimmt, und schließlich schwimmt es nur noch in dieser Schrägstellung rotierend vorwärts, ohne zunächst dabei die Oberfläche zu berühren, was aber später der Fall ist; in diesem Stadium erfolgt die Rotation bei einzelnen Paramäcien von links nach rechts, also umgekehrt wie im normalen Zustand. Während dieser einzelnen Phasen nimmt das Volumen der Paramäcien immer mehr zu; mit dieser Vergrößerung des Zelleibs geht eine weitere Verlangsamung der Vorwärtsbewegung Hand in Hand. Schließlich kommen die Paramäcien fast zum Stillstand, sinken zu Boden und sterben. Ihr Volumen hat dann mindestens um das Doppelte zugenommen. Diese verschiedenen Veränderungen folgen rasch aufeinander; bei einem  $p_H$ -Wert von 5,3 waren die meisten Tiere nach längstens 45—75 Minuten tot. Die Paramäcien in der 2 mm-Röhre bildeten dagegen währenddem, wie oben beschrieben, eine negative geotaktische Ansammlung, und nur diejenigen, die innerhalb der ersten Stunde die Oberfläche nicht erreichen konnten, sanken tot zu Boden.

In diesem Zusammenhang ist es von Interesse, auf frühere Beobachtungen von PÜTTER hinzuweisen. PÜTTER hat *Spirostomum* im Uhrschildchen und in Röhren gehalten und fand, daß erstere am nächsten Tag schwer beschädigt waren, und daß sie infolge Sauerstoffvergiftung Lähmungserscheinungen zeigten. Er erklärt diese Schädigung damit, daß infolge veränderter Reaktionsmöglichkeiten der lebenden Substanz, diese Verbindungen eingeht, die sonst nicht in solcher Menge auftreten. Wenn

wir die Schädigung der Paramäcien, wie wir das oben taten, auf die Wirkung der erhöhten Sauerstoffspannung zurückführen wollen, so kommt in unserem Falle noch hinzu, daß sich die Paramäcien durch den niederen  $p_H$ -Wert schon nahe der Schädigungsgrenze befanden, und deshalb schon eine kurze Einwirkungsdauer vermehrten Sauerstoffs genügte, um sie in kürzerer Zeit weitgehend zu schädigen. In auffallendem Widerspruch zu dieser Erklärungsmöglichkeit steht die Feststellung, daß die Paramäcien in Röhren mit Kulturwasser bei einem  $p_H$  von 5,3 innerhalb der ersten Stunde eine dichte thigmotaktische Ansammlung unmittelbar unter der Oberfläche bilden. Vielleicht wird durch diesen bewegungslosen Zustand mit stark herabgesetztem Energieverbrauch, eine Schädigung der Paramäcien vermieden; damit würde dieser Zustand für sie zu einer Art von Schutzreaktion.

### 3. Besprechung der Versuchsergebnisse.

#### a) Die Gewichtsverteilung.

Es scheint, daß bisher alle Versuche über negative Geotaxis mit Kulturparamäcien, wie sie gerade zur Verfügung standen, ausgeführt wurden, und man sich nicht klar machte, daß ihr Ernährungszustand nicht nur weitgehend ihre Gestalt verändert, sondern auch eine Verlagerung des Schwerpunkts damit verbunden ist. Es ist daher nicht überraschend, daß die einzelnen Autoren hinsichtlich der Gewichtsverteilung bisher zu verschiedenen Ergebnissen gelangt sind. Die älteren Autoren hielten die Paramäcien für vorwiegend vorderlastig, nach KOEHLER befinden sie sich in der Regel im „angenehert indifferenten Gleichgewicht“, DEMBOWSKI hält ein leichtes Überwiegen der hinteren Körperhälfte für erwiesen. Jeder, der sich die Mühe gibt, die Umrisse gut und schlecht ernährter Paramäcien mit Hilfe eines Zeichenapparates nachzuziehen, kann feststellen, daß bei Paramäcien mit wenigen Nahrungsvakuolen sich der Körper nach hinten spitz kegelförmig verjüngt, und bei gut ernährten die hintere Körperhälfte schön abgerundet ist, und nur das hinterste Ende spitz ausläuft. Dieser Unterschied drängt sich auf, wenn man die Paramäcien von der Oberfläche und vom Grunde einer Kultur, die längere Zeit sich selbst überlassen war, miteinander vergleicht. Werden diese Boden- und Oberflächenparamäcien getrennt für sich fixiert, so kommt man bei Absinkversuchen, wie nicht anders zu erwarten, zu sehr verschiedenen Ergebnissen. Ebenso ist es möglich, magere Paramäcien innerhalb weniger Tage so gut zu füttern, daß sie sich bei Absinkversuchen von gut gefütterten nicht mehr unterscheiden und die Hinterlastigen den größten Prozentsatz für sich beanspruchen. Andererseits gelingt es, den Prozentsatz der Vorderlastigen durch starke Verdünnung des Kulturwassers in kurzer Zeit zu steigern. Wenn man diese beiden Paramäcientypen in Absinkversuchen mit-

einander vergleicht, dann findet man, daß die Paramäcien im einen Fall vorwiegend mit dem Hinterende nach unten oder in horizontaler Einstellung absinken, im anderen Fall, daß neben horizontaler Einstellung das Vorderende häufiger nach unten gerichtet ist.

Geben nun die Absinkversuche ein objektiv richtiges Bild von der Gewichtsverteilung im Paramäcienkörper? Nach vergleichenden Versuchen mit verschiedenen Fixierungsgemischen erwies sich die von DEMBOWSKI verwandte modifizierte GELER'sche Methode für den hier in Frage kommenden Fall am geeignetsten. Wird auch die Gestalt der Paramäcien dabei nicht ganz naturgetreu erhalten, so sind doch alle gleichmäßig lang gestreckt und Vorder- und Hinterende deutlich voneinander zu unterscheiden. Es ist aber bezweifelt worden (KOEHLER), ob sich überhaupt aus den Absinkversuchen irgendwelche Schlüsse ziehen lassen, da die Einstellung der Paramäcien eine rein zufällige sei. Diese Zweifel sind berechtigt für Tiere, die sich durch die Fixierung sehr verändert haben. Diese Annahme trifft aber nicht zu bei gut fixiertem Material. Das läßt sich zeigen, wenn man mit einzelnen Paramäcien Versuche anstellt und ein und dasselbe Exemplar mehrmals hintereinander absinken läßt; jedes Individuum stellt sich immer wieder, abgesehen von einer gewissen Fehlergrenze, in gleicher Weise während des Absinkens ein. Ein anderes berechtigtes Bedenken (DEMBOWSKI) gegen die Auswertung der Absinkversuche, sowie sie vorgenommen wurden, kann darin gesehen werden, daß sich das spezifische Gewicht der Paramäcien durch die Abtötung verändert habe und infolgedessen auch das Medium, in dem die Absinkversuche vorgenommen werden, eine höhere Viskosität besitzen müssen. Aber auch die Versuche DEMBOWSKI's, der Paramäcien in Glycerin überführt hat (siehe Einleitung), geben keine Gewähr, daß zwischen fixierten Tieren und Medium das natürliche Verhältnis wieder hergestellt worden ist, zumal durch die gesteigerte Gravitationswirkung beim Zentrifugieren ein neuer Unsicherheitsfaktor in den Versuch hineingetragen wird. Es kann daher bei DEMBOWSKI's Versuch nicht ausgeschlossen werden, daß hier für die Einstellung der Paramäcienkörper ihr Formwiderstand mitbestimmend gewesen ist. Bei größerer Dichte des Mediums würden vielleicht auch in unseren Versuchen die Unterschiede zwischen OP. und BP. weniger auffallend sein. Es ist auch anzunehmen, daß dem Formwiderstand (vor allem das spitz zulaufende Hinterende, allenfalls auch die Einsenkung der Peristommulde) je nach der Dichte des Mediums eine gewisse Bedeutung zufällt; diese Momente sind aber nicht ausschlaggebend. Ein Unterschied zwischen vorwiegend

4\*

vorderlastigen und vorwiegend hinterlastigen Paramäcien ist zweifellos vorhanden und würde auch weiter bestehen, selbst wenn sich ergeben sollte, daß infolge Nichtbeachtung gewisser Faktoren alle Zahlen beispielsweise um 20 Proz. in Richtung Hinterlastigkeit verschoben werden müßten.

Es darf hier nicht übergangen werden, daß die SCHEWIAKOFF'schen Phosphatkristalle bei ungleichmäßiger Verteilung in Zellkörper für die Gewichtsverteilung ausschlaggebend werden können. In der Regel sind sie im Körper zerstreut, vielfach auch an beiden Körperenden etwas gehäuft. Da sie spezifisch schwerer sind als das Körperplasma, werden sie bei starkem Zentrifugieren durch den ganzen Zelleib getrieben und sammeln sich an dem nach außen gerichteten Ende, was von KOEHLER und DEMBOWSKI beschrieben wird. Sie verwandten diese Methode, um über die Gewichtsverteilung im Paramäcienkörper Aufschluß zu bekommen, da das schwerere Körperende beim Zentrifugieren nach außen zu liegen kommt. In diesem Teil wurden dann auch die Kristalle zentrifugiert, was sich nachher durch Auszählen der einzelnen Individuen feststellen ließ. Die beiden Autoren gelangten hierbei, worauf schon oben hingewiesen wurde, zu entgegengesetzten Ergebnissen hinsichtlich der ursprünglichen Gewichtsverteilung im Paramäcienkörper, die meines Erachtens darauf zurückzuführen sind, daß zu den Versuchen Tiere von sehr verschiedenem Ernährungszustand verwandt wurden; bei zerstreuter Verteilung der Kristalle, die die Regel darstellt, fallen diese dabei nicht ins „Gewicht“. Die beiden hier wiederholt genannten Forscher haben mit großem Scharfsinn in zahlreichen, mühevollen Versuchen Beweise für ihre Ansicht vorgebracht. Sie haben es aber versäumt, Absinkversuche mit abgetöteten Paramäcien verschiedener Herkunft anzustellen. Sie hätten sonst zu der Überzeugung kommen müssen, daß sie einen Streit um des Kaisers Bart führen.

### b) Die geotaktischen Reaktionen.

Durch die zahlreichen Untersuchungen über Geotaxis bei *Paramecium* sind so viele Methoden bekannt geworden, die es ermöglichen, eine negativ geotaktische Reaktion auszulösen, daß keine Veranlassung vorlag, neue Wege zu beschreiten. Es schien vielmehr wichtiger, bekannte Methoden nachzuprüfen und dabei die Grenzen ihres Geltungsbereichs zu ermitteln; außerdem wurde versucht, neben der experimentellen Geotaxis über die natürliche einiges in Erfahrung zu bringen. Mit Hilfe der Ergebnisse dieser Untersuchungen mußte es möglich sein, zu den beiden Theorien, die als Erklärung für die Erscheinung der Geotaxis in Frage kommen, Stellung zu nehmen: der Statocystentheorie (KOEHLER) und der mechanischen Theorie (DEMBOWSKI). Beide Autoren haben zahlreiche Beweise bekanntgegeben, die für die Richtigkeit ihrer Anschauung sprechen und eine andere Erklärungsweise ausschließen.

Es ist bekannt, daß die Paramäcien in senkrechten Röhren negativ geotaktische Ansammlungen bilden können. DEMBOWSKI

weist darauf hin, daß schon eine schwache mechanische Reizung, wie die Übertragung der Paramäcien aus dem Kulturgefäß in das senkrechte Rohr, genügen kann, um eine vorübergehende Ansammlung am oberen Röhrenende zu bilden. Andererseits können sich die Tiere im Einzelfall sehr verschieden verhalten, da die Schwerkraftreaktion nur sichtbar wird, wenn keine anderen Reize außer ihr wirksam sind, was aber sehr leicht der Fall sein kann; dann aber ist die Schwerkraftwirkung nicht zu erkennen. Hierauf haben schon JENSEN und JENNINGS hingewiesen. Daß der Massenverteilung im Paramäcienkörper eine wichtige Rolle zukommt, kam bei einem Vergleich von OP. und BP. deutlich zum Ausdruck. Erstere zeigten in unseren Versuchen innerhalb der beiden ersten Stunden keine negative Geotaxis, während die BP. in der gleichen Zeit zum mindesten eine Dichtezunahme von unten nach oben zeigten, die in ausgesprochenen Fällen zu einer stärkeren Ansammlung am oberen Röhrenende führte, mit Abnahme der Individuendichte nach unten, wobei die untere Hälfte der 14 cm hohen Wassersäule vollkommen frei von Paramäcien blieb. Die Reaktion war je nach der Individuenzahl mehr oder weniger ausgesprochen; die Versuche verliefen ebenso, wenn das obere Ende blind geschlossen war. Die freie Oberfläche und der Luftsauerstoff, die beide auf das Verweilen der Paramäcien am oberen Röhrenende von Einfluß sind, waren also nicht die Veranlassung zur Bildung der oberen Ansammlung.

Auf experimentellem Wege kann, wie verschiedene Forscher gezeigt haben, durch Behandlung mit Kohlensäure eine ausgesprochene negative Geotaxis bei *Paramecium* erzielt werden. Sie werden, wie sich leicht beobachten läßt, durch die Kohlensäure bald geschädigt ( $p_H$  5,7), ihre Bewegungen werden langsamer und in mit Kohlensäure gesättigtem Kulturwasser sterben sie bald. Ist die Röhre, in der sie aufgestellt sind, oben offen, so entweicht hier Kohlensäure und die Kohlensäurespannung verringert sich zunächst an diesem Ende. Wird die Röhre dann um  $180^\circ$  umgedreht, so müssen sie, wenn ihr Verhalten durch negative Geotaxis bestimmt wird, dem Konzentrationsgefälle entgegen aufwärts steigen. Sie verhalten sich, wie ich fand, verschieden. OP. blieben bei einem  $p_H$ -Wert von 5,7 etwa zur Hälfte am jetzt unteren Ende, die übrigen suchten nach oben zu steigen, waren aber zu stark geschädigt, um das obere Röhrenende zu erreichen und starben nach im ganzen 5 Stunden. Bei Verwendung von BP. verließen die allermeisten nach der Um-drehung das jetzt untere Ende, aber nur ganz wenige erreichten das Ziel. Wie in diesem Versuch wurde noch verschiedentlich für

BP. eine ausgesprochenere Reaktion festgestellt (was im speziellen Teil nachzulesen ist). Bei einem  $p_H$  von 5,5 gab das Konzentrationsgefälle nach der Umdrehung den Ausschlag und die geotaktische Reaktion wurde hierbei unterdrückt.

Einige dieser Versuche wurden mit Paramäcien ausgeführt, die 24 Stunden vor der Behandlung mit Kohlensäure in einer Mischung aus 1 Teil Kulturwasser und 29 Teilen Aq. dest. gehalten worden waren. Ein Teil wurde fixiert und im Senkversuch festgestellt, daß mindestens 42 Proz., in anderen Versuchen etwa 60 Proz. vorderlastig waren, wobei nochmals 20—25 Proz. im Durchschnitt horizontal abgesunken waren. Es ist also hier ein Material zu den Versuchen verwandt worden, bei dem nur bei relativ wenigen Individuen die hintere Körperhälfte das Übergewicht hatte, und doch war die negative Geotaxis ausgesprochen!

Wenn man das Aufsteigen der Paramäcien in der Röhre genauer verfolgt, so sieht man deutlich, wie sie sich mit einem gewissen Widerstand in die Höhe schrauben; diese Aufwärtsbewegung kann durch horizontale und etwas abwärts gerichtete Kurven unterbrochen werden, dann aber wird wieder erneut der Kurs nach oben aufgenommen, wobei es auch vorkommt, daß die Paramäcien sich an die Wand des Glasrohrs heften, um nicht abzusinken. Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß die Paramäcien in kohlensäurehaltigem Wasser allmählich gelähmt werden, was sich darin äußert, daß ihre Flimmerkraft nachläßt. Solange ein *Paramecium* unter normalen Bedingungen sich frei im Wasser bewegt und nirgendwo Halt sucht, steht es niemals still, sonst würde es absinken. In kohlensäurehaltigem Wasser kann dieser Fall bei geschwächter Flimmerkraft schon früher eintreten. Dieses Versagen ist aber identisch mit einer Reizsetzung und löst sofort eine verstärkte Gegenaktion aus. Das geschwächte *Paramecium* ist hauptsächlich in einer Richtung, und das ist nach oben, in seiner Manövrierfähigkeit gehemmt. Durch diese Hemmung wird eine Bewegung ausgelöst, bei der alle verfügbaren Energien eingesetzt werden, um diesen Widerstand zu überwinden. Dadurch kommt es zum Aufwärtsschwimmen.

Schon KOEHLER hat festgestellt, daß die Paramäcien unter der Wirkung einer erhöhten Kohlensäurespannung ihre Bewegungen zunehmend verlangsamen; er sieht darin aber nur eine indirekte Wirkung, „die direkte Wirkung aber besteht darin, daß sie die notwendige Bedingung für das Zustandekommen einer jeden geotaktischen Reizbeantwortung überhaupt darstellt. Sie ist der Begleitreiz, bei dessen Fehlen der Hauptreiz der Schwere unwirksam ist“ (I, p. 36). Unterhalb einer gewissen Kohlensäurespannung erweist sich der Schwerereiz nach KOEHLER als gänz-

lich unwirksam. In diesem Fall ist aber auch die Fortbewegungsgeschwindigkeit nicht verlangsamt. Die Vorgänge der Verlangsamung und der Einstellung nach oben sind offenbar eng miteinander verknüpft, und so wird, da dem *Paramecium* bei langsamer Vorwärtsbewegung ein Absinken droht, eine Aufwärtsbewegung ausgelöst. Es kann also nach unserer Überzeugung neben der gehemmten Aufwärtsbewegung auch das Absinken als Reiz wirksam sein. Die Aufwärtsbewegung selbst können wir uns mit BOZLER etwa so vorstellen, daß in diesem Zeitpunkt der Unterseite mehr Erregungen zufließen als der Oberseite; infolgedessen werden die Wimpern der Unterseite stärker schlagen und das wird so lange der Fall sein, bis ein Erregungsgleichgewicht hergestellt ist. Von DEMBOWSKI's Versuchsergebnissen bei Kohlensäurebehandlung sei erwähnt, daß er feststellte, daß bei „wirklicher Sättigung der Flüssigkeit mit Kohlensäure die Geotaxis vernichtet wird“. Bei negativer Geotaxis nimmt er nur eine ganz vorübergehende Verlangsamung der Flimmerbewegung an, während der das schwerere Hinterende absinkt, und damit das *Paramecium* in die neu einzuschlagende Richtung eingestellt wird.

In Übereinstimmung mit DEMBOWSKI fand ich, kann negative Geotaxis bei Verwendung von Essigsäure noch mit niedrigerem  $p_H$  erzielt werden als nach Kohlensäuredurchgasung. Nur hinsichtlich des Maximums und Minimums, bei dem es noch zu einer deutlichen Reaktion kommt, decken sich unsere Ergebnisse nicht. DEMBOWSKI erzielte bei einem  $p_H$  von 5,0 innerhalb 30—60 Minuten eine scharf umgrenzte Ansammlung an der Flüssigkeitsoberfläche, während meine Paramäcien bei einem  $p_H$  von 5,1 und 5,2 höchstens die Kraft hatten, 6—7 cm senkrecht in die Höhe zu steigen. Dagegen fand ich, daß auch noch bei höheren  $p_H$ -Werten, die über das Optimum, das bei 5,3—5,5 liegt, hinausgehen, deutliche Reaktionen zu erhalten sind, wenn man die Beobachtungsdauer auf 1—2 Stunden ausdehnt. Der Ausfall der Reaktion unterliegt aber hier sowohl hinsichtlich der Intensität als auch der Zeit größeren Schwankungen. Je mehr wir uns dagegen dem Reaktionsoptimum nähern, um so kleiner wird der Spielraum für individuelle Unterschiede in dem Verhalten der einzelnen Tiere. Sowohl bei den Versuchen mit Essigsäure wie mit Kohlensäure fand ich, kommt es auch bei nicht thigmotaktisch disponierten Paramäcien bei ausgesprochenster negativer Geotaxis regelmäßig zu positiver Thigmotaxis, entweder unmittelbar an der Flüssigkeitsoberfläche oder, falls die Flimmerenergie nicht mehr ausreicht, an der Röhrenwandung. Nach längstens 1 Stunde beginnt die Reaktion an Stärke zu verlieren.

Daß im Laufe eines Versuchs Änderungen in der Art der Schwimmbewegungen und in der Gewichtsverteilung auftreten können, ist direkt zu beobachten, wenn man Paramäcien bei einem  $p_H$ -Wert von 5,3 (durch Zusatz von Essigsäure hervorgerufen) statt in einer Röhre

im Uhrschälchen aufstellt. Je kleiner das Flüssigkeitsquantum und je größer die freie Oberfläche, um so schneller, fand ich, werden die Paramäcien geschädigt. Es handelt sich hier, wenn wir die Erklärungshypothese von PÜTTER auf die sich hier abspielenden Vorgänge anwenden wollen, um eine Art Sauerstoffvergiftung, durch die der Prozeß der Lähmung, der Gelierung und schließlich des Absterbens der Paramäcien bedeutend beschleunigt wird. Was sich im Uhrschälchen innerhalb  $\frac{3}{4}$  Stunden ereignet, zeigt uns den Vorgang nur in groben Zügen. Alle feineren Reaktionen an den anfangs noch ziemlich schnell schwimmenden „Röhren“-Paramäcien bleiben uns verborgen; es ist aber anzunehmen, daß diese gleichen Erscheinungen, nämlich der Drehbewegungen nach oben und der Volumenveränderung, die wir dabei beobachten, auch bei der negativen Geotaxis der Paramäcien in der Röhre eine gewisse Rolle spielen.

Es sind noch eine Reihe von Möglichkeiten bekannt, durch die negative Geotaxis ausgelöst werden kann. So durch 2 Minuten langes starkes Schütteln; die nachfolgende negativ geotaktische Reaktion ist von viel kürzerer Dauer. Es kann sich auch in diesem Falle nur um eine Nachwirkung des Schüttelns handeln. Während desselben sind die Paramäcien in ihrer Eigenbewegung gehemmt. Der Körper wirkt während dieser Zeit relativ schwerer. Nach Beendigung des Schüttelns beantworten die Tiere den noch nachklingenden Reiz mit Aufwärtsschwimmen und suchen damit das Mehrgewicht zu kompensieren. Ähnlich dürfte das Verhalten der Paramäcien unmittelbar nach Beendigung des Zentrifugierens (KOEHLER's Zentrotaxis-Versuche) zu erklären sein, nämlich mit dem Bestreben, sich von der während des Zentrifugierens auferlegten Hemmung der Bewegung zu befreien. KOEHLER hat nach dem Vorgang HARPER's Paramäcien mit Eisen gefüttert; unter der Wirkung des Elektromagneten suchten die Paramäcien etwa in der Richtung der Kraftlinien — wobei die Bahnen der einzelnen Tiere scheinbar ungerichtet waren — mit Beschleunigung den magnetfernen Teil der Röhre auf, wenn diese senkrecht nach oben oder horizontal dem Magneten aufsaß. In verkehrt senkrechter Stellung unterblieb die Reaktion meist, da die Erdschwere entgegenwirkte. Dieser Versuch, der als Hauptbeweisstück für die Statocystentheorie angesehen wird, läßt sich zwanglos auch in anderer Weise deuten und verstehen. Erstens sind die Paramäcien schon durch die Fütterung mit dem spezifisch schwereren Eisen absolut schwerer geworden, reagieren also auch schon ohne Elektromagnetwirkung stärker negativ geotaktisch als nicht so gefütterte. Mit dem Augenblick aber, wo die Magnetwirkung hinzukommt, wird das Gewicht der Paramäcien relativ zur Flimmerkraft bedeutend schwerer; es droht ihnen ein Absinken, bzw. ein passives Heruntergezogenwerden zum Magnetpol. Durch intensivere Schwimmbewegungen suchen sie sich daher dem Wirkungsbereich des Magneten zu entziehen.

Es würde zu weit führen, alle bisher ausgeführten Versuche, die zu einer negativen Geotaxis von *Paramecium* führten, hier zu besprechen. Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß es möglich ist, sowohl die Versuche DEMBOWSKI's, der eine immer vorhandene Überlast der hinteren Körperhälfte von *Paramecium* an-

nimmt, also auch jene von KOEHLER, der allen geotaktischen Reaktionen eine Statocystenwirkung zugrunde legt, gerecht zu werden, wenn man nicht nur Schwerereize an sich in irgendeiner Form zur Erklärung der Geotaxis heranzieht, sondern auf die Beziehungen achtet, die zwischen dem Körpergewicht bzw. der Masse eines *Parameciums* und der Leistungsfähigkeit seines Flimmerapparates bestehen. Hierbei können folgende Möglichkeiten gegeben sein: 1. nimmt das Volumen (reichliche Ernährung, Quellung) oder das spezifische Gewicht (Eisen, Chrombariumfütterung u. a. m.) eines *Parameciums* zu, so ist eine größere Flimmerkraft erforderlich, um seine vollkommene Bewegungsfreiheit aufrecht zu erhalten. In diesem Fall kann durch Hinterlastigkeit und Absinken des Hinterendes die Reaktion noch beschleunigt werden (natürliche Geotaxis). 2. Wird die Flimmerkraft eines *Parameciums* vorübergehend (Zentrifugieren, Schütteln) oder dauernd ( $\text{CO}_2$ , Essigsäure) geschwächt, so ist das gleichbedeutend mit einer relativen Zunahme des Körpergewichts. Der Flimmerapparat muß daher alle noch vorhandenen Energien aufbieten, um dieses Mißverhältnis auszugleichen (oft wird der Fall von 1 und 2 auch gleichzeitig gegeben sein, wie in den Versuchen mit Essigsäure und Kohlensäure<sup>1)</sup>). 3. kann durch erhöhte Tätigkeit des Flimmerapparates (Reizung durch Milieuwechsel, BOZLER'S Versuch mit Überführung in Teichwasser), ohne Veränderung im Zustand der Zelle, der Gleichgewichtszustand zwischen Körpergewicht und Bewegungsapparat gestört werden. Auch dieser Zustand kann zu einer vorübergehenden negativen Geotaxis führen. In diesem letzten Fall, aber auch nach Schütteln und nach  $\text{CO}_2$ -Behandlung kann es auch zu einer positiven Geotaxis kommen; welche Bedingungen dabei mitwirken, ist bisher nicht bekannt.

Die Reize, die die Paramäcien bestimmen, negativ geotaktisch zu reagieren, kommen nach unserer Überzeugung nicht aus dem Zellinnern, sondern werden von der Oberflächenschicht des Zellkörpers rezipiert und bestimmen die Tätigkeit des Flimmerapparats. Es handelt sich bei der negativen Geotaxis von *Paramecium* um ein ähnliches Verhalten wie bei der Rheotaxis, worauf schon JENNINGS hingewiesen hat. In beiden Fällen wird meines Erachtens eine Gegenbewegung ausgeführt, um einen Reizzustand zu beseitigen. Unterschieds-

---

<sup>1)</sup> Anmerk. b. d. Korrektur. Diese gleichen Veränderungen wie in Punkt 1 und 2 müssen auch für die geophobotaktischen Reaktionen von Teiltieren bestimmend sein, die sich nach KOEHLER wie ganze Tiere verhielten (vgl. O. KOEHLER, Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1934).

empfindlichkeit ist also auch in diesen Fällen Voraussetzung. Indem das *Paramecium* negativ geotaktisch reagiert, vollführt es ebenso wie das positiv rheotaktische eine Wendung in der Richtung, in der der Widerstand am größten ist. Wir müssen das Ankämpfen gegen diesen Widerstand als natürliche Abwehrreaktion des Tieres betrachten, wenn wir in der Behinderung der freien Bewegung, und bei der Geotaxis, insbesondere der gehemmten Aufwärtsbewegung, die Reizursache erblicken. Sehen wir aber die Einstellung der Paramäcien unter der Wirkung der Schwerkraft als das Wesentliche an, so können wir diese Reaktion im Sinne von ALVERDES als phobisch-topisch definieren, da die Abwendung von der Reizquelle zu einem Gleichgewichtszustand führt, so lange eine bestimmte Richtung eingehalten wird. Jedesmal handelt es sich, da der Reaktion ein negatives Vorzeichen zukommt, um den Versuch, die verlorene Bewegungsfreiheit wieder zu gewinnen, sei es, um trotz verringerter Flimmerkraft die Aufwärtsbewegung durchzusetzen oder mit erhöhter aufwärts zu schwimmen, sei es, um gegen die Gefahr des Absinkens anzukämpfen, wobei das Absinken durch verschiedene Umstände veranlaßt sein kann. Hinterlastigkeit ist hierbei, wie wir sahen, keinesfalls eine notwendige Voraussetzung zur Aufwärtsbewegung. Ebenso wenig haben wir Veranlassung, für jede Aufwärtsbewegung eine Statocystenwirkung vorauszusetzen. Jede Vakuole mit Inhaltkörper, aber auch jeder im Entoplasma gelegene Körper von anderem spezifischem Gewicht als das Plasma, soll nach der Statocystentheorie eine Sinnesorganfunktion übernehmen können. Voraussetzung ist also der Druck eines Körpers auf seine Umgebung in einer bestimmten Richtung. Für die im Entoplasma zirkulierenden Nahrungsvakuolen ist diese einseitige Reizwirkung schwer vorstellbar. Ebenso wenig aber für die nicht an der Cyklose beteiligten Kristalle, die in einem Plasma von hoher Viskosität sitzen, ganz abgesehen davon, daß es vollkommen im Dunkeln bleibt wie eine Erregung von irgendeiner Stelle im Zellkörper ausgehend, in bestimmter Weise eine Änderung in der Steuerung des Wimperapparats hervorrufen soll.

### Zusammenfassung.

1. Die Paramäcien sind weder ausnahmslos hinterlastig (DEMBOWSKI), noch befinden sie sich dauernd im Gleichgewichtszustand (KOEHLER). Ihre Gewichtsverteilung wird weitgehend durch ihren Ernährungszustand bestimmt. Gut ernährte Paramäcien sind vorwiegend hinterlastig, solche, die 6 Stunden in stark verdünntem

Kulturwasser gehalten wurden, hauptsächlich vorderlastig. Durch Fixierung mit Osmiumsäure-Formol bleibt ihre Körpergestalt gut erhalten. Es besteht keine Veranlassung zu der Annahme, daß durch die Abtötung wesentliche Gewichtsverschiebungen hervorgerufen werden. Die Einstellung abgetöteter Tiere beim Absinken ist keine rein zufällige. Bei dreimaligem Absinken hintereinander erhält jedes einzelne *Paramecium* — von Ausnahmen abgesehen — immer wieder die gleiche charakteristische Einstellung.

2. Paramäcien vom Grunde einer älteren Kultur und von gutem Ernährungszustand zeigen in einer senkrecht aufgestellten Röhre ausgesprochene negative Geotaxis, solche von schlankem Körperbau aus der Oberflächenschicht reagieren nicht in dieser Weise. Bei geringer Individuenzahl ist die negative Geotaxis weniger ausgesprochen. Bei Versuchen mit Kohlensäuredurchgasung oder Essigsäurezusatz bildeten sowohl Boden- wie Oberflächenparamäcien negativ geotaktische Ansammlungen; letztere verteilten sich aber wieder schneller auf den oberen Teil der Wassersäule. Wird eine Röhre, an deren oberem Ende sich die Paramäcien nach Behandlung mit  $\text{CO}_2$  angesammelt haben, um  $180^\circ$  gedreht, so unterbleibt die Aufwärtswanderung, wenn das  $p_{\text{H}}$  unter 5,7 liegt. An dem ursprünglich oberen Ende hat sich die Kohlensäurespannung verringert; an der Grenze dieses Bereichs schrecken die Paramäcien zurück. Die geotaktische Reaktion wird dann unterdrückt.

Bei Zusatz von Essigsäure wurde die ausgesprochenste negative Geotaxis bei einem  $p_{\text{H}}$  zwischen 5,3—5,5 erzielt; sie erreichte ihren Höhepunkt nach 20—40 Minuten. Bis zu einem  $p_{\text{H}}$  von 6,3 konnten noch Reaktionen beobachtet werden, die sich von den Kontrollen unterschieden. Bei ausgesprochener negativer Geotaxis kommt es regelmäßig zu positiver Thigmotaxis der Paramäcien unmittelbar unter der Oberfläche.

3. Unter der Einwirkung der Kohlensäure und Essigsäure wird die Vorwärtsbewegung der Paramäcien namentlich bei niederen  $p_{\text{H}}$ -Werten zunehmend gehemmt. Je mehr dies der Fall ist, wird ihre Vorwärtsbewegung zu einer ausgesprochenen Aufwärtsbewegung. Während sonst lokomotorische Kraft und Körpergewicht aufeinander abgestimmt sind, ist dieses Verhältnis jetzt gestört. Die Aufwärtsbewegung ist besonders erschwert, und die Gefahr des Absinkens vergrößert. Bei anderen Versuchen, bei denen eine Schädigung des lokomotorischen Apparats vermieden wird, kommt es durch Volumenzunahme oder Erhöhung des spezifischen Gewichts oder durch beides zu einer Störung dieser Relation; oder es genügt auch schon die

Hinterlastigkeit des Zelleibs. Alle diese Veränderungen bedeuten eine Hemmung der freien Bewegung, wirken als Reiz auf die Paramäcien und sind durch die Schwerkraft bedingt. Das negativ geotaktische Verhalten der Paramäcien ist daher als eine Reaktion zu betrachten, die dazu dient, durch Aufwärtsschwimmen einen reizlosen Zustand herbeizuführen und dadurch die Bewegungsfreiheit wiederzugewinnen.

---

### 5. Literaturverzeichnis.

- ALVERDES, F. (1923): Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. 64 p. Berlin.
- BOZLER, E. (1926): Reizphysiologische Untersuchungen an *Paramecium*. Verh. deutsche Zool. Ges. p. 124—129. Kiel.
- DEMBOWSKI, J. (1929): Die Vertikalbewegungen von *Paramecium caudatum*. Die Lage des Gleichgewichtszentrums im Körper des Infusors. Arch. f. Protistenk. Bd. 66 p. 104—132.
- (1929): Desgl. II. Einfluß einiger Außenfaktoren. Ibid. Bd. 68 p. 215—260.
- (1931): Desgl. III. Polemisches und Experimentelles. Ibid. Bd. 74 p. 153—187.
- v. GELEI, I. (1926): Cilienstruktur und Cilienbewegung. Verh. deutsche Zool. Ges. p. 202—213. Kiel.
- JENNINGS, H. S. (1910): Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Leipzig u. Berlin.
- JENSEN, P. (1893): Über den Geotropismus niederer Organismen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53 p. 428—480.
- KOEHLER, O. (1922): Über die Geotaxis von *Paramecium*. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 1—94.
- (1930): Desgl. II. Ibid. Bd. 70 p. 279—306.
- MERTON, H. (1932): Die Verwendung von Kupfersalzen zur Herstellung von *Paramecium*-Präparaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 76 p. 171—187.
- PÜTTER, A. (1900): Studien über Thigmotaxis bei Protisten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. Suppl.-Bd. p. 243—302.
- (1904): Die Reizbeantwortung der ciliaten Infusorien. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 3 p. 406—454.
- SCHAEFER, I. G. (1922): Studien über den Geotropismus bei *Paramecium aurelia*. Zeitschr. f. d. ges. Physiol. Bd. 195 p. 227—244.
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [85\\_1935](#)

Autor(en)/Author(s): Merton Hugo

Artikel/Article: [Versuche zur Geotaxis von Paramecium . 33-60](#)