Zur Lehre von den Reaktionen der Organismen auf äufsere Reize.

Von **Friedrich Alverdes**, Halle a. S.

Von dem Umstande, daß die Protozoen zufolge ihrer Einzelligkeit an den Anfang des zoologischen Systems gestellt werden, ging für viele Untersucher die Suggestion aus, die von diesen auf äußere Reize hin zur Schau getragenen Reaktionen als möglichst einfache zu deuten. So kommt auch Jennings, dem wir an sich einen so außerordentlichen Fortschritt unserer Kenntnisse verdanken, nicht über die Auffassung hinaus, *Paramaecium caudatum* reagiere auf thermische, chemische und taktische Reize wie ein „isolierter Muskel". Diese Auffassung ist grundfalsch; nach meinen Feststellungen steht den Paramäcien eine ebenso große Zahl von Reaktionsmöglichkeiten zu Gebote wie vielen anderen („höheren") Organismen auch. Da die Jenningssche Anschauung in zahlreiche zusammenfassende Darstellungen und Lehrbücher überging, so scheint es mir geboten, ihr energisch entgegenzutreten (vgl. auch F. Alverdes, 1922: Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung).

Bringen wir zu dem Infusorienwasser, in welchem Paramäcien sich befinden, einen Tropfen 0,5—1 %iger Kochsalzlösung, und warten wir kurze Zeit, bis sich ein Konzentrationsgefälle hergestellt hat, so läßt sich konstatieren, daß an unserem Objekt nicht nur die von Jennings beschriebenen Flucht- und Suchbewegungen vorkommen, sondern auch noch viele andere Reaktionen, welche in die Schemata dieses Autors nicht hineinpassen. Man kann alle diese Erscheinungen sowohl auf dem Objektträger wie auch im Uhrschälchen beobachten; im letzteren Falle vermag der Einwand nicht erhoben zu werden, wie er im ersteren denkbar ist, daß die Paramäcien nämlich auf zwei Seiten durch eine Fläche behindert würden und deshalb die normale Bewegungsform nicht zur richtigen Entfaltung käme.

Vielfach vermeiden die Paramäcien die Salzlösung nicht durch eine Fluchtreaktion (bestehend aus einem Zurückprallen, einer Dorsalwendung und erneutem Vorwärtsschwimmen), sondern durch ein Bogenschwimmen. (Zur näheren Erläuterung muß ich auf die Abb. 44 a—d und 45 a—f meiner ausführlichen Arbeit verweisen.) Diese Vermeidungsbogen können unter Rotation um die Achse des Tieres oder unrotiert erfolgen. Der letztgenannte Fall, daß das Tier im Bogen ohne Rotation schwimmt und so der Reizquelle ausweicht, vermag zur Not im Sinne der Tropismentheorie Loebs und sogar in dem einer Theorie der lokalen Wirkung gedeutet zu werden. Bei Beschreibung der Bogenbahn ohne Rotation kann das Tier nach jeder beliebigen Körperseite eine Abweichung zeigen, also nach der Dorsal- oder Ventralseite, nach rechts oder links.

Die letztgenannten beiden Erklärungsprinzipien versagen jedoch sofort, wenn ein Tier seinen Vermeidungsbogen unter Rotation um die eigene Achse ausführt. Damit ein solcher Bogen zustande kommt, müssen immer die Cilien derjenigen Körperseite, welche vom Mittelpunkt der Kreisbahn abgewandt liegt, stärker schlagen als die übrigen. Da das Tier sich um sich selbst dreht, kommt in jedem Augenblick eine andere Cilienpartie in Frage; es kreist also an der Oberfläche des Tieres, entgegengesetzt der Rotationsrichtung, ein Impuls zu verstärkter Flimmerbewegung. Wo sind da die symmetrischen Sinnesflächen, welche ungleichartig gereizt werden, und wo die symmetrischen Körperseiten, welche entsprechend in ungleichförmige Tätigkeit verfallen? (Ich sehe ganz davon ab, daß der Körper von *Paramaecium* an sich schon durchaus asymmetrisch gebaut ist; denn irgendein Anhänger von Loeb könnte vielleicht auf den Gedanken kommen, *Paramaecium* sei zwar morphologisch, aber nicht physiologisch und funktionell asymmetrisch gestaltet!) Meines Erachtens handelt es sich hier garnicht um eine gleichzeitige verschiedene Reizung symmetrischer Sinnesflächen, sondern um eine Reizung, welche das ganze vorhandene Sinnesfeld betrifft, wie ja auch Jennings solche Vorgänge auffaßt. Dann aber handelt es sich nicht um einen Tropismus, sondern um eine Unterschiedsempfindlichkeit.

Außer dem Beschreiben einer Bogenbahn kommt eine weitere Vermeidungsreaktion bei *Paramaecium caudatum* vor, nämlich ein Abwenden auf der Stelle. Hierbei liegt der Drehpunkt entweder am Hinterende des Tieres oder innerhalb der hinteren Körperhälfte. Das Abwenden kann nach jeder beliebigen Körperseite erfolgen, also nach rechts oder links, dorsal- oder ventralwärts. Es ist immer dadurch charakterisiert, daß das Tier dabei nicht um seine eigene Achse rotiert, wie dies regelmäßig bei den abgekürzten Suchbewegungen geschieht. Jennings erkennt direkte Abwendungen nicht als vorhanden an; er irrt aber, wenn er die Meinung äußert, bei ungenauer Beobachtung könne man leicht die abgekürzten Suchbewegungen für direkte Abwendungen halten. Dies trifft nicht zu, sondern es handelt sich um zwei verschiedene, wohlcharakterisierte Reaktionen. Abwendungen, Vermeidungsbogen und Fluchtbewegungen rückwärts (welch letztere unter Rotation oder unrotiert vor sich gehen), können in der mannigfachsten Weise zu komplizierten Bewegungen miteinander verquickt werden; auch mehr oder weniger abgekürzte Suchbewegungen sind eventuell eingeschaltet.

Während *Paramaecium caudatum* und *aurelia* Formen sind, welche sich hauptsächlich schwimmend dahinbewegen, bevorzugt *Paramaecium bursaria* im allgemeinen das Kriechen auf einer Unterlage; nur nach einer Reizung erhebt sich diese Form vom Boden und schwimmt eine Strecke weit in spiraliger Bahn. Beim Kriechen ist das Peristomfeld stets der Unterlage zugewandt. Bei dieser Fortbewegungsweise kann *Paramaecium bursaria* nach Reizung durch Licht nicht nur ein

Zurückprallen ohne jede Rotation, sondern auch ein Beschreiben von Bogen und ein direktes Abwenden nach links oder rechts zeigen, wobei das Tier den festen Boden nicht verläßt.

Bekanntlich entstehen nach Jennings bei *Paramaecium caudatum* alle positiven Reaktionen indirekt aus negativen. Es gelang mir, gerade bei dieser Art nicht nur direkte Abwendungen von einer Reizquelle, sondern auch ein direktes Hinwenden zu einer solchen nachzuweisen. In den Vorstadien der Konjugation, während des „Liebesspiels", bei welchem die Partner ein beständiges Bestreben an den Tag legen, vermittels thigmotaktisch starr gehaltener Cilien miteinander in Berührung zu bleiben, müssen sie unausgesetzt außerordentlich präzise Wendungen ausführen; die „Versuchs- und Irrtumsmethode" würde hier völlig versagen. Andererseits konnte ich bei Paramäcien, welche bis zu 11 Tage gehungert hatten, in gelungenen Fällen ein direktes Hinwandern auf Bakterien nachweisen. Geleitet wurden sie dabei ohne Zweifel durch die Stoffwechselprodukte der letzteren, und zwar kann man nur annehmen, daß ein Konzentrationsgefälle sie zur Reizquelle hinführte; wenn ein Tier einmal allzusehr von der geraden Bahn abwich, so daß für dasselbe die Konzentration nicht mehr anstieg, dann korrigierte es sich jedesmal sehr bald selbst durch Zurückweichen und eine entsprechende Wendung. Auf das Gelingen dieser Versuche war kein großer Verlaß, denn vielerlei Umstände konnten sie zum Scheitern bringen; wenn z. B. dem Bakterienwasser irgendwelche abstoßenden Bestandteile beigemengt waren, kam keine positive Reaktion der Paramäcien, sondern nur eine negative zustande. In anderen Fällen geschah es aber, daß alle Individuen in derjenigen Zone, in welche die „Witterung" der Bakterien gelangt war, geradlinig auf dieselben zustrebten; kein Tier schwamm dort in anderer Richtung. Wer je lebende Paramäcien beobachtet hat, wird zugeben, daß ein solches Vorkommnis kein zufälliges sein kann: denn sonst schwimmen die Tiere stets ohne jede Ordnung kreuz und quer im Wasser umher.

Die galvanotropischen Reaktionen der Infusorien sind nach meiner Auffassung keine direkten Hinwendungen nach der einen Elektrode, wohl aber direkte Abwendungen von der anderen; betreff der Deutung, welche ich diesen Erscheinungen gegeben habe, muß ich auf meine ausführliche Arbeit verweisen.

Niemals werden nach meiner Auffassung die Tiere geleitet durch einen Tropismus, sondern stets durch eine Unterschiedsempfindlichkeit. Es gibt bei den Organismen eine solche für ein Nebeneinander und für ein Nacheinander. Bei den Infusorien ist bisher mit Sicherheit nur die letztere nachgewiesen worden. Denn auch, wenn ein Protist sich in Richtung der Lichtstrahlen einzustellen vermag, so muß es nicht mit Notwendigkeit von der ersteren, sondern kann auch von der letzteren geleitet werden (betreff solcher Einstellungen siehe vor allem die Arbeit von Buder). Sehr schön läßt sich die

Unterschiedsempfindlichkeit für ein Nacheinander an *Paramaecium* demonstrieren, wenn man auf dem Objektträger eine Wasserprobe, in welcher sich eine Anzahl dieser Tiere befindet, vorsichtig erwärmt. Dann führen sie eine Fluchtreaktion nach der anderen aus, obwohl das frühere Milieu garnicht mehr existiert. Das Gleiche gilt, wenn man die Tiere in ein reizendes chemisches Agens überführt. Sie reagieren dann durch Fluchtbewegungen; nur eine Unterschiedsempfindlichkeit für zwei nacheinander einwirkende Lebenslagen kann sie hierzu veranlassen.

Bei den höheren Organismen gibt es neben der Unterschiedsempfindlichkeit für ein Nacheinander auch eine solche für ein Nebeneinander. Ich erinnere an die Augen der Metazoen. Möglicherweise ist allerdings bei den einfachst gebauten Augenformen nur die erstere vorhanden; bei den komplizierteren besteht dagegen mit Sicherheit neben der ersteren auch die letztere. Und zwar befindet sich dann bereits jedes einzelne Auge allein im Dienste einer Unterschiedsempfindlichkeit für ein Nebeneinander; dieselbe kommt nicht etwa bloß dann zustande, wenn symmetrisch gelegene Augenpaare vorhanden sind.

Wenn nun ein Untersucher zu einer ablehnenden Haltung der Tropismentheorie gegenüber gelangt, so darf man nicht glauben, daß er damit zugleich die „Zwangsmäßigkeit“ der biologischen Vorgänge leugnen will (wie auch v. Buddenbrock neuerdings ausgeführt hat). Absolut „zwangsmäßig“ verläuft für mich alles Naturgeschehen, also auch dasjenige in der belebten Welt, mögen nun die betreffenden Vorgänge einfach oder (für uns) unübersehbar kompliziert sein.

Von Seiten der Botaniker wurden neuerdings besonders durch Oltmanns Bedenken gegen die Jenningssche Auffassung über die Reaktionen der Infusorien erhoben. Er studierte die Phototaxis von *Euglena* und fand, daß der Lichtreiz nur dann sofort eine scharfe Reaktion auslöst, wenn der Übergang ein schroffer ist; bei minder scharfer Abgrenzung handelt es sich um Wirkungen und Nachwirkungen, deren Häufung erst zur Reaktion führt. Je geringer das Lichtgefälle, desto kleiner wird der von *Euglena* gezeigte „Schreck“; je weitergehend die Abstufungen, desto tiefer schwimmen die Euglenen z. B. ins Halbdunkel hinein, kehren nach einigen Wendungen, die nicht übermäßig rasch sind, in die hellen Zonen zurück, überschreiten diese und gelangen in noch hellere Gebiete, kehren dann wieder gemächlich um und kommen in eine Region von mittlerer Helligkeit, in welcher sie sich dauernd hin und her bewegen. Je weiter *Euglena* vom Optimum entfernt ist, umso stärker der Reiz und umso geradliniger die Bahn, die sie auf dieses zu einschlägt; je näher sie aber an dasselbe herankommt, umso größer werden die Abweichungen von der geraden Bahn und umso ausgiebiger die Suchbewegungen. Oltmanns glaubt nicht, daß ein Zufall die Euglenen in das Hellfeld führt. Denn unmittelbar nach Erhellung des Präparates

durch das Spaltbild beginnt von allen Seiten eine Wanderung gegen den hellen Bezirk; sie werden nach ihm durch das Licht angelockt, nicht aber durch die Dunkelheit abgestoßen. Auch nach Buder führt *Euglena* in vielen Fällen keine „Fluchtreaktion" aus, sie macht dann keine „Versuche" und „probiert" die günstigste Lage aus, sondern lenkt in einem sauberen Bogen in die neue Lichtrichtung ein. Ja, in günstigen Fällen ist der Bogen so kurz und scharf, daß er schon eher als Wendung zu bezeichnen sein soll. *Volvox* zeigt im Lichtgefälle nach Oltmanns ebenfalls keine „Schreck"- oder Fluchtbewegung, sondern eine ruhige Umkehr und steuert in einem mehr oder weniger großen Bogen zurück. Nach Oltmanns und Buder kommen also bei Protisten die positiven Reaktionen nicht immer bloß indirekt durch lauter negative zustande, sondern diese Autoren kennen rein positive, und Oltmanns hofft, „die apobatischen Theorien werden nun selber eine Apobasis antreten". Bei manchen Reaktionen liegt meines Erachtens oftmals eine unlösbare Kombination einer positiven und negativen Komponente vor, und dies ist vielleicht auch nicht selten bei *Euglena* der Fall.

Maßgebend für die von den Organismen ausgeführten Bewegungen ist auch nach Oltmanns nicht ein Tropismus, sondern eine Unterschiedsempfindlichkeit. Und zwar wird nach ihm entweder auf örtliche oder zeitliche Differenzen reagiert. Ich sage statt dessen, es besteht bei den Organismen eine Unterschiedsempfindlichkeit für ein Nebeneinander oder für ein Nacheinander. Diese Ausdrucksweise deckt sich nicht ganz mit der Oltmannsschen; denn örtliche Differenzen können entweder gleichzeitig oder nacheinander wahrgenommen werden. So glaube ich, mit meiner Bezeichnung mehr vom Standpunkt des reagierenden Lebewesens aus zu sprechen.

Literatur.

(Weitere Angaben siehe bei Jennings, Loeb und in meiner ausführlichen Arbeit.)

Alverdes, F., Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. a. d. Geb. d. exper. Biol. Herausg. v. J. Schaxel. H. 3. Berlin 1922.

Buddenbrock, W. v., Die Handlungstypen der niederen Tiere und ihre tierpsychologische Bewertung. Berl. klin. Wochenschr. 1921.

Buder, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 58. 1917.

Jennings, H. S., Das Verhalten der niederen Organismen. Übers. von O. Mangold, Leipzig u. Berlin 1910.

Loeb, J., Die Tropismen. Winterstein s Handbuch. Bd. 4, 1913.

Oltmanns, F., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 9, 1917.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 42

Autor(en)/Author(s): Alverdes Friedrich

Artikel/Article: Zur Lehre von den Reaktionen der Organismen auf äußere Reize. 218-222