Studien über den Geotropismus von *Paramäcium aurelia*.

Von

I. George Schaefer, Buesum (Nordsee).

Mit 8 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. März 1922.)

Inhalt:

- I. Teil (S. 227)
 - a) Einleitung und Problemstellung (S. 227)
 - b) Methodik (S. 228)
- II. Teil (S. 229)
 - a) Interferenz des Geotropismus mit andern Tropismen (S. 229)
 - b) Umstimmungsfaktoren und ihr Einfluß auf die Schwimgeschwindigkeit (S. 231)
- III. Teil (S. 238)
 - a) Zur Theorie des Geotropismus (S. 238)
 - b) Zusammenfassung und Schluß (S. 243)

Einleitung.

Mit den geotropischen Richtungsbewegungen der Protisten beschäftigten sich als erste im Zusammenhange die Untersuchungen *Jensens*¹⁾. Er wies bei *Paramäci*en den negativen Geotropismus nach. Bald darauf machte *Sosnowski*²⁾ die Beobachtung, daß unter bestimmten Bedingungen auch positiv geotropische Erscheinungen bei *Paramäci*en zustande kommen können. Es gelang ihm, durch Erschütterung negativ geotropischer Ansammlungen, also durch mechanische Reizung eine Umwandlung des negativen in den positiven Geotropismus zu erzielen. Dasselbe erreichte er durch Einwirkung hoher „Temperaturen“. Genauere Temperaturangaben fehlen jedoch. Auch der Einfluß verschiedener chemischer Stoffe führte eine Umstimmung herbei. Da *Sosnowski* bestrebt war, bei seinen Versuchen Interferenzwirkung anderer richtender Reize möglichst auszuschalten, so glaubte er bewiesen zu haben, daß unter den angegebenen Bedingungen tatsächlich eine Umstimmung des negativen Geotropismus vorliege. 1903 beschäftigte sich *Anne Moore*³⁾ anscheinend unabhängig von den Beobachtungen

¹⁾ *P. Jensen*, Über den Geotropismus niederer Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **53**. 1893.

²⁾ *I. Sosnowski*, Studya nad zmiennością geotropizmu u *Paramäcium aurelia* Bull. internat. de l'acad. des sciences de Cracovie. Mars. 1899.

³⁾ *Anne Moore*, Some facts concerning geotropic gatherings of *Paramecia*. Americ. Journ. of physiol. **9**. 1903.

Sosnowskis mit den Umstimmungsfaktoren. Sie stellte fest, daß der negative Geotropismus bei einer Temperatur von 26—28° bestehen bleibt, die geotropische Ansammlung sogar beschleunigt wird. Eine Umstimmung erreichte sie dagegen durch Temperaturerniedrigung bis 1° und durch mechanische Reize, die aber sehr schnell vorüberging.

Problemstellung. Es lag nun nahe, zu untersuchen, ob wirklich bei Paramäcien unter den angegebenen Bedingungen ein positiver Geotropismus, also die aktive Bewegung in der Richtung der Schwerkraft zum Erdmittelpunkt hin zustande kommt, oder ob diese Faktoren den lokomotorischen Wimperapparat so beeinflussen (erregend oder lähmend?), daß ein negativer Geotropismus unmöglich wird. *Jensen* streifte diese Frage nach den Veränderungen, die das Zustandekommen des negativen Geotropismus vereiteln könnten, indem er schrieb¹⁾: ... so könnte etwa eine herabgesetzte Energie der Wimperbewegung, bei welcher die Tiere auf die Dauer ihre Körperschwere nicht zu überwinden vermöchten, ein langsames Absinken zur Folge haben.“ Diese von *Jensen* angedeutete Möglichkeit könnte bei Umstimmungsfaktoren realisiert sein. In diesem Falle gäbe es nur eine scheinbare Umstimmung. Wie verhält sich also die Energie der Flimmerbewegung zu den Erscheinungen des Geotropismus?

Die vorliegende Arbeit wurde im Jahre 1918/19 im Physiologischen Institut Bonn ausgeführt. Ich möchte es nicht unterlassen auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Max Verworn für die Anregung zu diesem Problem sowie für seine Ratschläge sowohl methodischer wie wissenschaftlicher Art, die erst die Ausführung der Arbeit sowie deren Resultate ermöglichten, meinen Dank auszusprechen.

Methodik.

Um die Intensität der Cilienbewegung hinsichtlich ihres locomotorischen Effekts quantitativ festzustellen, wurde die galvanotaktische Schwimgeschwindigkeit bestimmt. Dieser Methode bediente sich *Nagai*²⁾ in seiner Untersuchung über die erregende und lähmende Wirkung der Narkotica auf Paramäcien. *Nagai* brachte ein einzelnes Paramäcium in ein schmales Objektträgerkästchen für galvanische Reizung, an dessen Seite, parallel der Schwimmbahn des Tieres, eine Millimeterskala angebracht war. Er verfolgte das Infusor mit der Lupe und stellte die Schwimgeschwindigkeit nach den Schlägen eines Metronoms fest, das halbe Sekunden angab. Im Prinzip benutzte ich diese Methode, die Einzelheiten jedoch mit einigen Variationen.

Die Paramäcien wurden in einem *Verworn*schen Objektträgerkästchen, dessen Länge 2 cm, dessen Breite $\frac{1}{2}$ cm betrug, mikroskopisch beobachtet. Benutzt wurde Zeiss Okular 2 und Objektiv A, dessen untere Linse abgeschraubt war. Die Vergrößerung war so gewählt, daß das Gesichtsfeld gerade 4 mm Durchmesser hatte. Alle Zeitbestimmungen beziehen sich auf einen Weg von 4 mm. In den Strom-

¹⁾ *Jensen*, l. c. S. 440.

²⁾ *Nagai*, H. Der Einfluß verschiedener Narkotica, Gase und Salze auf die Schwimgeschwindigkeit von Paramäcien. *Zeitschr. f. allg. Physiol.* 6. 1907.

kreis von drei Akkumulatorenzellen waren eingeschaltet eine *Pohlsche Wippe*, ein Widerstand, ein Quecksilberschlüssel und ein paar unpolarisierbare Pinsel-electroden mit Durchspülung. Letztere Maßnahme war notwendig, da bei einer längeren Versuchsreihe immer Spuren von Zinksulfat in die Pinsel diffundieren, gegen die *Paramäcien* sehr empfindlich sind und die daher bei der Schwimmgeschwindigkeitsbestimmung zu Fehlerquellen Anlaß geben. Auch der Gebrauch von Elektroden angebracht, die einen konstanten Widerstand gewährleisteten. Aus der Kombination der ursprünglichen Tonstiefelektrode mit der Pinselelektrode erhielt ich eine verhältnismäßig brauchbare Form (Abb. 1).

In ein Glasrohr *A* von etwa 6 cm Länge und $1\frac{1}{4}$ cm Durchmesser wird oben, wie gewöhnlich, durch einen Korken ein Zinkstab mit Klemme gesteckt. Unten war mit Paraffin eine Tonleiste *t* eingekittet, so daß sie mit einem Ende in der Glasröhre sich befand, mit dem anderen aus dem Paraffinpfropf herausragte. Die Elektrode wird

Abb. 1.

mit Zinksulfatlösung, in der Gelatine aufgelöst ist, gefüllt. Dann wird *A* in ein zweites, passendes Glasrohr geschoben, an dem seitlich ein Zufluß und Abfluß angebracht und in dessen sich verjüngendes Ende ein Pinsel eingeklemmt ist (*B*). Die Füllung und Durchspülung von *B* geschieht mit Wasser oder physiologischer NaCl-Lösung.

Bei Nichtgebrauch entfernte ich die Flüssigkeit aus *B* und drehte die Elektrode um, so daß die Tonleiste nach oben kam. Die Elektroden werden mit einer Klemme an den Stativen für unpolarisierbare Elektroden angebracht.

Eine genauere Zeitbestimmung suchte ich zu erreichen auf dem Kymographion durch Registration mittels eines *Jaquetschen Chronographen* und einer Stimmgabel mit 50 Schwingungen. Es wurden immer mehrere *Paramäcien* in das Tonkästchen gebracht und von mehreren Individuen hintereinander die Schwimmgeschwindigkeit bestimmt. Trat ein Tier in das Gesichtsfeld, so markierte ich den Augenblick mit einem *Deprezschen Signal* über der Zeitschreibung auf dem Kymographion. Der Stromkreis des Signals blieb so lange geschlossen, bis das Tier die 4 mm lange Strecke durchschwommen hatte. Dann wurde die Wippe mehrmals umgelegt, und die Zeiten verglichen.

II. Teil.

a) Interferenz des Geotropismus mit anderen Tropismen.

Als Faktoren, die bei *Paramäcien* einen positiven Geotropismus vortäuschen können, kommen der *Chemotropismus* und *Thermotropismus* in Betracht. Eine scharf begrenzte Ansammlung am Boden (wie überhaupt im Reagenzglas) ist verdächtig und typisch für den Chemotropismus. Ich stellte die Schwimmgeschwindigkeit von *Paramäcien*

aus einem Reagensglase mit scheinbar positiv geotropischer Ansammlung fest; sie war normal. (Die normale Geschwindigkeit beträgt nach ungefähr 50 graphisch ausgeführten Bestimmungen bei den angegebenen Versuchsbedingungen 2,56 Sekunden für 4 mm.) Dann brachte ich negativ geotropische Paramäcien aus einem anderen Glase hinzu. Nach einer halben Stunde hatten sich die vorher negativ geotropischen zu den übrigen Tieren am Boden angesammelt, infolge der chemotropischen Wirkung der Kulturflüssigkeit, die wohl hauptsächlich durch die von den Paramäcien ausgeschiedene Kohlensäure bedingt ist. Durch abwechselndes Übersichten der Kulturflüssigkeit mit kohlensäurehaltigem Wasser kann man künstlich die oft spontan eintretenden Ansammlungen hervorrufen. Eine weitere Erscheinung des Chemotropismus kann man beobachten, wenn in einem Glasrohr auf die Kulturflüssigkeit vorsichtig Wasser geschichtet wird, so daß eine möglichst scharfe Grenze entsteht. Infolge der großen Konzentrationsdifferenz bleibt der negative Geotropismus lange Zeit aus, bis eine Diffusion eingetreten ist. Spirostomum ist nach *Jensen* negativ geotropisch. Aber dieses Infusor hält sich vorwiegend am Boden auf, im Schlamm verkrochen. *Jensen* schrieb diese Vernichtung des geotropischen Effekts dem Chemotropismus (Trophotropismus) nach Bakterien und Algen zu, die sich am Boden aufhalten. *Pütters*¹⁾ Untersuchungen haben gezeigt, daß schon der Sauerstoffgehalt der Luft schädlich auf Spirostomum einwirkt. Der interferierende Reiz wäre also ein negativer Chemotropismus gegen Sauerstoff, infolgedessen sich diese Infusorien immer am Boden befinden, der also den negativen Geotropismus aufhebt.

Analogen haben wir bei der interferierenden Wirkung des Thermotropismus. Gegen Temperaturen bis 28° verhalten sich Paramäcien positiv thermotropisch [*Mendelssohn*²⁾]. Besteht nun am Boden des Reagensglases eine um wenige Grade höhere Temperatur, so sammeln sich die Paramäcien dort an. Stellt man die Schwimmggeschwindigkeit fest, so bekommt man einen normalen Wert oder einen größeren infolge der Erregbarkeitserhöhung durch die Wärme.

Für manche Protozoen kommt als interferierender Faktor noch der Heliotropismus in Betracht. Z. B. bei der flagellaten Alge *Euglena* kommt der negative Geotropismus nur zustande bei einer Lichtintensität, bei welcher sie nicht mehr heliotropisch gereizt wird.

Aus den mannigfachen Interferenzwirkungen, die das Bild des Geotropismus verwischen, scheint hervorzugehen, daß der Schwerkraftreiz nur sehr schwach auf die niederen Organismen einwirkt.

¹⁾ A. Pütter, Die Wirkung erhöhter Sauerstoffspannung auf die lebendige Substanz. Zeitschr. f. allg. Physiol. **3**. 1904.

²⁾ M. Mendelssohn, Über den Thermotropismus einzelliger Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **60**. 1895.

b) Umstimmungsfaktoren und ihr Einfluß auf die Schwimgeschwindigkeit.

Die Umstimmung des negativen Geotropismus wurde von den in der Einleitung erwähnten Autoren erreicht durch Temperaturänderung und mechanische Reize. Was die Anwendung hoher Temperaturen (*Sosnowski*) anbetrifft, so wird man hierbei von vornherein vermuten dürfen, daß es sich um eine Wärmelähmung der Cilien handelt. Eine Nachprüfung durch Schwimgeschwindigkeitsbestimmungen konnte nicht ausgeführt werden, da *Sosnowski*, wie schon erwähnt, keine Temperaturangaben macht. Sicher ist, daß eine Temperatur bis 30° den negativen Geotropismus nicht beeinflusst. Erst bei 38° konnte ich bei meinen Versuchen eine Wärmelähmung und eine Ansammlung am Boden des Reagensglases beobachten.

Mäßige Temperaturerhöhung bewirkt, daß durch die Schwimgeschwindigkeitssteigerung der negative Geotropismus beschleunigt wird. Nach Messung betrug diese 1,5 · 1,8 · 2. *Moore*¹⁾ beschreibt folgende Beobachtung, die ich allerdings bei meinen Versuchen nicht bestätigt fand. „... Einige Röhrchen ließ man 3 Stunden lang in einem Thermostaten bei einer Temperatur von 26–28°. Die Paramäcien sammelten sich oben in dichten Haufen. Als man aus dem Thermostaten wieder auf Zimmertemperatur brachte, strömten sie sofort nach dem Boden hin. Sie wurden wieder in den Brutschrank gebracht und blieben dort über Nacht. Am nächsten Morgen fand man sie oben am Rand, als sie aber herausgenommen wurden, schwammen sie wieder nach unten . . . (in Übersetzung). Wie gesagt, bleibt die negativ geotropische Ansammlung bestehen, wenn die Reagensgläschen vorsichtig herausgenommen werden und man Erschütterungen vermeidet. Der Wechsel der Temperatur ist hierbei ganz ohne Einfluß. Daß durch eine Erschütterung die geotropische Ansammlung verwischt wird, ist ohne weiteres verständlich. Aber durch solch einen mechanischen Reiz eine länger anhaltende positiv geotropische Erscheinung herbeizuführen, gelang mir nicht. Daß Paramäcien sich an höhere Temperaturen gewöhnen, bemerkte *Mendelssohn*²⁾. In seiner Versuchsanordnung (Ebonitwanne, in der sich durch Heizröhren ein Temperaturgefälle herstellen läßt, das eine Differenz von 24–36° aufweist) sammeln sich die Paramäcien infolge ihres Thermotropismus an einer Stelle an, wo die Temperatur 24–28° beträgt, diese entspricht ihrem Optimum. Bringt man darauf die Versuchstiere 4–6 Stunden in eine Temperatur von 36–38°, so kann man sehen, wenn sie wieder wie vorhin in ein Temperaturgefälle von 24–36° gebracht werden, daß die Paramäcien sich nicht bei ihrem ursprünglichen Temperaturoptimum (24–28°) ansammeln, sondern

¹⁾ l. c.

²⁾ *Mendelssohn*, Über den Thermotropismus einzelliger Organismen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **60**. 1895.

„es sammelt sich der Teil, der sich auf der kühleren Seite befindet, an einer Stelle, die etwa der Temperatur von $30-32^{\circ}$ entspricht, diejenigen Individuen aber, die in dem Ende waren, wo die Temperatur 36° beträgt, bleiben dort und zeigen keinen Thermotropismus. Die Temperatur von 36° liegt für sie jetzt *in den Grenzen des Optimums*“.

„Dieser Versuch zeigt mit großer Klarheit den Einfluß der Anpassungsfähigkeit auf den Thermotropismus der Paramäcien. Dieselben können sich an gewisse Temperaturen so gut gewöhnen, daß das Optimum verschoben wird“ (Abb. 2).

Im Anschluß daran fand *Mendelssohn*, daß die Geschwindigkeit des Temperaturanstieges von Bedeutung ist. Es ist wichtig, ob die Paramäcien plötzlich oder langsam erwärmt werden. Die Wirkungen bezüglich der Verschiebung des Optimums sind in beiden Fällen nicht dieselben. „Das Optimum kann nämlich bei sehr langsamer Erwärmung im gegebenen Falle höher liegen als bei schneller

Abb. 2. Paramäcien in Mendelssohnscher Versuchsanordnung.
a) Vor Erwärmen auf 36°C , b) nach Erwärmen.

Erwärmung, weil sich im ersten Fall bereits eine Gewöhnung an die höhere Temperatur bemerkbar macht.“

Ich erwähne diese Beobachtungen, die streng genommen nichts mit den Tropismen zu tun haben, nur, weil *Thörner*¹⁾ im hiesigen Laboratorium Analoges beim Kaltblüternerven gefunden hat. Es entwickelt sich unter dem Einfluß hoher Temperaturen beim Nerven eine Anpassung an dieselbe. „Läßt man mehrere Erwärmungen mit eingeschalteten Abkühlungszeiten zwecks Erholung hintereinander folgen, so sieht man, daß jede folgende Wärmelähmung bei einer etwas höheren Temperatur eintritt. Und zwar ist der Temperaturunterschied zwischen erster und zweiter Wärmelähmung größer als der zwischen zweiter und dritter, und nimmt mit jeder folgenden weiter ab. Daraus ergibt sich schon, daß dieser Erscheinung eine Grenze gesetzt ist. In günstigsten Fällen läßt sich durch vier bis sechs aufeinanderfolgende Erwärmungen die Temperatur für den Leitfähigkeitsverlust um 3° empordrücken. Es muß jedoch eine hohe Temperatur gewählt werden und ein bestimmter tiefer Grad der Wärmelähmung entstanden sein, damit eine Gewöhnung deutlich resultiert. Am geeignetsten ist daher die Temperatur, die zwischen reversibler Wärmelähmung und irreversibler Wärmelähmung, dem Wärmetod, liegt. Ganz ebenso, wie bei der *Mendelssohnschen* Beobachtung

¹⁾ *W. Thörner*, Untersuchungen über Wärmeerregung und Wärmelähmung in dem Erscheinungskomplex der Gewöhnung bei der letzteren. Zeitschr. f. allg. Physiol. 18. 1918.

an der einzelnen Zelle, ist beim Nerven die Schnelligkeit des Temperaturanstieges von Bedeutung, wie *Thörner* zeigte. Schwache Frösche, besonders Frühjahrsfrösche, die eine relativ geringe Erregbarkeit aufweisen, sind gegen höhere Temperaturen wenig widerstandsfähig. Ihre Nerven verlieren die Leitfähigkeit bei langsamer Erwärmung, 1° in 2—3 Minuten, schon bei einer etwa $\frac{1}{2}$ — 1° niedrigeren Temperatur, als bei einem schnelleren Temperaturanstieg von 1° in $\frac{1}{2}$ —1 Minute. Dies erscheint durchaus verständlich, da in dem ersten Falle die hohe Temperatur längere Zeit einwirkt. Anders verhalten sich die kräftigeren Herbst- und Winterkaltfrösche. Ihre Nerven verhalten sich umgekehrt, sie verlieren ihre Leitfähigkeit bei langsamer Erwärmung erst bei einer höheren Temperatur als bei schnellerer. Der Grund hierfür liegt eben darin, daß sich im widerstandsfähigen Nerven bei langsamer Erwärmung bereits eine Gewöhnung an die hohe Temperatur bemerkbar macht, und daher der Leitfähigkeitsverlust später eintritt. Vor kurzem gelang es mir, auch bei Medusen ein ganz analoges Verhalten festzustellen¹⁾.

Diese Erscheinungen zeigen deutlich die Anpassungsfähigkeit der lebendigen Substanz an die Wärme, wenn auch *Mendelssohn* nicht die absolute Anpassungsfähigkeit der Paramäcien, sondern nur den Zusammenhang von Anpassung und Thermotropismus untersuchte. Er versuchte keine Erklärung seiner Beobachtung. *Thörner* führt die Gewöhnung auf eine der während Wärmelähmung entstehende und nachher bestehende bleibende Herabsetzung des Sauerstoffbedürfnisses im Nerven zurück.

Dagegen tritt die Wirkung der Temperaturerniedrigung beim negativen Geotropismus sehr prompt ein. Mehrere Reagensgläser mit stark negativ geotropischen Paramäcien wurden in eine Einmischung von 1° gestellt. In wenigen Minuten hatten die Tiere sich am Boden der Röhren angesammelt. Dort blieben sie so lange, bis sie wieder in Zimmertemperatur gebracht wurden. Erniedrigte ich die Temperatur noch mehr, ungefähr bis zu -15° und ließ die Paramäcien teilweise einfrieren, so beobachtete ich nach Auftauen bei Zimmertemperatur 2 Ansammlungen, eine negativ geotropische und eine am Boden des Glases. Auffallend ist die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte und Einfrieren bei Paramäcien. Als Temperatur, die nötig war, um eben noch eine Ansammlung am Boden zu veranlassen, fand ich $4\frac{1}{2}^{\circ}$ bei einer Stunde Wirkungs-dauer, während bei 3° nur 15—20 Minuten, bei 2° 10 Minuten, bei 1° 8, höchstens 10 Minuten, bei -2° 3 Minuten, bei 0° 5 Minuten erforderlich waren. Es stellt sich die Abhängigkeit des Geotropismus von der Temperatur nicht in Form einer geraden, sondern einer logarithmischen Kurve dar (Abb. 3).

Diese Beobachtung illustriert die Beziehung zwischen Dauer und Intensität des Reizes, der in unserem Falle durch Lähmung (wie wir später sehen) den negativen Geotropismus zum Verschwinden bringt. Wird die Intensität herabgesetzt, so muß die Dauer der Einwirkung entsprechend verlängert werden, damit stets das gleiche Produkt entsteht, d. h. die gleiche Kältemenge, die eben gerade die Schwimmggeschwindigkeit so beeinflusst, daß ein positiv geotropischer Effekt resultiert.

¹⁾ *I. G. Schaefer*, Untersuchungen an Medusen. I. Teil. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 188. 1921.

Sie bildet den Schwellenreiz für den positiven Geotropismus. Mathematisch dargestellt, ist dieses Verhältnis von Reizintensität und Reizdauer, wenn in ein Ko-

Abb. 3.

ordinatensystem die Zeitdauer als Ordinaten, die Intensität als Abszisse eingetragen wird, eine Kurve von der Form ($xy = \text{konstant}$, eine Hyperbel). Dieses von Froeschel¹⁾ formulierte Hyperbelgesetz: „Gleiche Energiemengen rufen gleiche

Abb. 4.

Erregungen hervor“, ist zuerst von diesem an tropistischen Reizen geprüft worden. Er zeigte an der heliotrophischen Krümmung des Stengelgliedes von *Lepidium sativum*, daß das Produkt aus Lichtintensität und Belichtungsdauer konstant ist. Bach²⁾ bestätigte dieses Gesetz für das Produkt der Werte von Intensität und Dauer der Zentrifugalkraft, die zur Erzeugung der gleichen geotropischen Krümmung bei der Pflanze erforderlich war. Die Kurve, wie sie die Abhängigkeit des positiven Geotropismus von Kältemenge und Einwirkungs-dauer ergibt, ist folgendermaßen (Abb. 4).

Wie schon gesagt, werden die Paramäcien bei normaler Temperatur wieder negativ geotropisch, bei höherer desto schneller. Die Versuche,

¹⁾ Paul Froeschel, Über allgemeine, im Tier- und Pflanzenreich geltende Gesetze der Reizphysiologie. Zeitschr. f. allg. Physiol. **11**. 1910.

²⁾ H. Bach, Jahresber. f. wissenschaftl. Botanik **44**. 1907.

in denen ich festzustellen versuchte, ob die Zeit, welche zum Zustandekommen des negativen Geotropismus hierbei nötig ist, in einem ähnlichen Verhältnis zur Temperaturerhöhung steht, wie sie bei der Umstimmung zur Temperaturniedrigung sich verhält, führten zu keinem eindeutigen Ergebnis. Jedoch halte ich diese Annahme für wahrscheinlich. Nach vorheriger Abkühlung ist die Empfindlichkeit für thermotropische Reize sehr gesteigert.

Als ich die Schwimmgeschwindigkeit der durch Kälte umgestimmten Paramäcien feststellte, ergab sich, daß diese enorm verlangsamt war und zwar je nach dem Grade der Abkühlung: 3, 4, 4,5, 5 Sekunden. Fanden sich in einem Reagensglase zwei entgegengesetzt geotropische Ansammlungen, so war die Schwimmgeschwindigkeit der negativ geotropischen größer als die der anderen, niemals langsamer als 3 Sekunden. Der Objektträger wurde während der Schwimmgeschwindigkeitsbestimmungen in eine kleine Schale gestellt, die mit Einmischung gefüllt war, um die Temperatur beim Versuche konstant zu halten.

Durch mechanische Reizung (Schütteln usw.) konnte ich keine Umstimmung erzielen. Zentrifugieren bewirkt, daß die geotropische Reaktion (negative) um so schneller eintritt. Bei zentrifugierten Paramäcien konnte ich durchweg eine Schwimmgeschwindigkeitserhöhung konstatieren, sie betrug 1,8, 2, 2,2. Unmittelbar nach dem Zentrifugieren kann man sehr deutlich die Achsenrichtung der Tiere beim Aufwärtsschwimmen und ihre Orientierung in Richtung der Schwerkraft beobachten. Trotzdem kam *A. Moore*¹⁾ zu der unverständlichen Annahme: „... the gathering at the top seemed not always to be the direct effect of an orientation ...“

Einen weiteren Umstimmungsfaktor fand *Moore* in der Entziehung der Nahrung. Sie ließ Paramäcien mehrere Tage in destilliertem Wasser stehen und beobachtete regelmäßig eine Ansammlung am Boden des Reagensglases. Sie schloß hieraus, daß the sense of geotropism differs in Paramecia, when deprived of food and when food is supplied in abundance. Die natürliche Annahme, daß durch den Hunger der Organismus geschädigt wird und so die Flimmerkraft zu gering ist, analog der Kältelähmung, ließ sich leicht bestätigen. Die Schwimmgeschwindigkeit betrug je nach dem Inanitionszustande 3,5, 4, 4,5, 4,8, 5, 5,5.

Um gleichsam die Probe darauf zu machen, daß mit verminderter Wimpertätigkeit auch der negative Geotropismus sich verliert, wurde die Flimmerbewegung durch Narkotica beeinflusst. Am geeignetsten hierzu ist Alkohol (Äther und Chloroform lassen sich wegen der geringen Löslichkeit in Wasser schlecht anwenden). Erst in einer 3proz. alkoholischen Lösung sammelten die Paramäcien sich in 15 Minuten am

¹⁾ l. c., S. 238.

Boden an, während die Konzentrationen, die *Nagai* zur Beschleunigung der Wimpertätigkeit angab, keinen Einfluß auf den negativen Geotropismus hatten. Die Schwimgeschwindigkeit betrug bei einer Konzentration von 3% 3,5, 4, 4,8, 5, 5,8, 6,0. Diese Umstimmung ist bei einer nicht letalen Konzentration sofort reversibel. Da die positiv geotropischen Paramäcien sich am Boden des Reagensglases befinden, kann man leicht mit der Pipette die obenstehende alkoholhaltige Flüssigkeit abnehmen und neues Wasser oder filtrierte Kulturflüssigkeit zugießen. In kurzer Zeit bilden die Tiere wieder eine negativ geotropische Ansammlung.

Auch bei der Alkoholnarkose läßt sich dieselbe Beziehung zwischen Reizintensität und Reizdauer feststellen wie bei der Kältelähmung. In bezug auf die Muskelfaser ist es *Verzar*¹⁾ gelungen, das Verhältnis von Konzentration des Narkoticums und der Zeit der Einwirkung zahlenmäßig zu belegen. In einfach normalem Alkohol verliert ein Froschmuskel seine Erregbarkeit in 15 Minuten. Dasselbe erreicht man mit wenig schwächerem $\frac{3}{4}$ n-Äthylalkohol erst in 2 Stunden. In $\frac{1}{2}$ n-Äthylalkohol erhält sich die Erregbarkeit über 14 Stunden, in $\frac{1}{4}$ n-, $\frac{1}{8}$ n-, $\frac{1}{18}$ n-Konzentration 24–36 Stunden.

An Paramäcien stellte *Nagai*²⁾ fest, daß die durch Alkohol hervorgerufene Lähmung mit der Steigerung der Konzentration nicht gleichen Schritt hält. Bis zu einem gewissen Stadium geschieht dies sehr langsam dann tritt plötzlich eine hochgradige Lähmung ein.

Aus dem zweiten Teil unserer Untersuchung ergibt sich, daß ein enges Verhältnis besteht zwischen dem Geotropismus und dem Erregbarkeitszustande der Paramäcien, so daß die Behauptung *A. Moores*, die geotropische Reaktion sei *independent of active swimming*³⁾ abzulehnen ist. Das aktive swimming ist die erste Bedingung für das Zustandekommen des negativen Geotropismus. Im folgenden sind die Schwimgeschwindigkeiten nochmal zu einer Tabelle (S. 327) zusammengestellt. Welche Faktoren auch immer den Erregbarkeitszustand, dessen Ausdruck die Schwimgeschwindigkeit ist, beeinflussen mögen, sie wirken gleich auf die Richtung des Geotropismus, wenn sie an Intensität übereinstimmen.

Wird die Schwimgeschwindigkeit kleiner, so muß folglich, da der Reibungswiderstand gleich bleibt, die absolute Kraft des Paramäciums kleiner werden, sie wird durch die Umstimmungsfaktoren reduziert. Die absolute Kraft hat *Jensen*⁴⁾ zu 0,00158 mg berechnet. Er hatte

¹⁾ *F. Verzar*, Über die Wirkung von Methyl und Äthylalkohol auf die Muskelfaser. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **128**. 1909.

²⁾ *H. Nagai*, Der Einfluß verschiedener Narkotica, Gase und Salze auf die Schwimgeschwindigkeit von Paramäcien. Zeitschr. f. allg. Physiol. **6**. 1907.

³⁾ l. c., S. 239.

⁴⁾ *P. Jensen*, Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **54**. 1893.

mit Hilfe der Zentrifugalmaschine die von dem Wimperapparat zu bewegendende Last soweit gesteigert, bis die Steigerung der lokomotorischen Kraft das Gleichgewicht hielt. Denn infolge des Zentrotropismus (welcher dem negativen Geotropismus identisch ist) haben die Paramäcien

		Negativ geotropisch				Positiv geotropisch			
1	1 normal		2 ¹⁾	2,5	2,8	3			
Erregung	2 mechan. Reiz.		1,8						
	3 Wärmereiz	1,5	1,8	2				4,5	5 5,5 6
Lähmung	4 Narkose		1,8 ²⁾				3,5	4	4,8 5 5,8 6
	5 Kältereiz					3	3,5	4 4,5	4,8 5 5,5
	6 Inanition						3,5	4 4,5	4,8 5 5,5
	7 chem. Reiz. (Veratrin usw.)						3,5	4 4,5	5 6

das Bestreben, der Zentrifugalkraft (Schwerkraft) entgegenzuschwimmen. Ist diese Kraft gering, so gelangen die Tiere mit Hilfe ihrer lokomotorischen Kraft zum Zentrum, ist sie groß, so werden sie passiv zur Peripherie der Zentrifugalscheibe geschleudert. Kompensieren sich dagegen lokomotorische und Zentrifugalkraft, so bleiben die Paramäcien in der Mitte des Gläschens. Die erforderliche Zentrifugalkraft entspricht der absoluten Kraft, die jener das Gleichgewicht hält. Durch Berechnung dieser Kraft nach der Formel

$$k = \frac{4^2 \cdot r \cdot p}{g \cdot T^2}$$

ergab sich als Resultat

$$k' = \frac{4 \cdot 3,14^2 \cdot 80 \cdot 0,000175}{9810 \cdot 0,2^2} = 0,00141 \text{ mg} + 0,00017$$

(Addition des nach Archimedes Prinzip reduzierten Gewichtes des Paramäcienkörpers) = 0,00158 mg. Dieser Wert scheint zu ungenau zu sein, da p , das Gewicht des Paramäciums schwer zu bestimmen ist. Das spezifische Gewicht ist mit 1,25 zu hoch angeschlagen. Die Methoden dieser Bestimmung sind unzuverlässig, da durch die Abtötung nicht unerhebliche Veränderungen im Organismus vorgehen können (Wasserentziehung), die das spezifische Gewicht beeinflussen. Benutzt man lebende Paramäcien in Gelatine und Gummi arabicum-Lösungen, so wirkt die Veränderung des Reibungswiderstandes störend. Setzt man in die *Jensensche* Berechnung statt $0,0007 \cdot (1,25 - 1) = 0,000175$ mg

¹⁾ Nach Angaben von *Nagai*.

²⁾ Die Zahlen bezeichnen die Zeit, die für den Weg von 4 mm von den Paramäcien gebraucht wurde.

das von *Platt*¹⁾ gefundene spezifische Gewicht 1,017 ein, so erhält man folgenden Wert: $\text{Volum} = 0,0007 \text{ cbm} \cdot (1,017 - 1) = 0,000119$

$$\frac{4 \cdot 3,14^2 \cdot 80 \cdot 1,19 \cdot 10^{-4}}{9810 \cdot 0,2^2} = 0,00096 \text{ mg.}$$

Dazu kommt noch das Gewicht

$$0,00096 + 0,000119 \text{ mg} = 0,001079 \text{ mg.}$$

Da das Zentrifugieren eine Steigerung der Wimpertätigkeit bewirkt, so bedeutet dieser Wert das Maximum an absoluter Kraft. Dieser entspräche eine Schwimgeschwindigkeit von 2,2 mm für die Sekunde, während die normale Schwimgeschwindigkeit 1,6 mm/sec. beträgt. Unverändert bleibt in der *Jensenschen* Berechnung, daß die absolute Kraft das 9fache des Gewichts der Paramäcienzelle darstellt, das der Wimperapparat zu heben hat. $0,000119 \cdot 9 = 0,00107$.

Wir sehen also, daß mit Verringerung der absoluten Kraft über ein gewisses Maß hinaus der negative Geotropismus verschwindet. Die Faktoren, die diese Umstimmung herbeiführen, bedingen ausnahmslos eine Lähmung. Weichen diese wieder normalen Bedingungen, so kommt auch der negative Geotropismus zur Geltung.

III. Teil.

a) Zur Theorie des Geotropismus.

Wie löst nun die Schwerkraft die geotropische Reizwirkung aus? Mit der Frage nach dem Mechanismus der geotropischen Richtungs- bewegung beschäftigten sich zuerst *Aderhold*²⁾ und *Massart*³⁾. Beide verneinten die Annahme einer Orientierung infolge passiver Achsen- einstellung aus physikalischen Gründen. Es wäre denkbar, daß bei den negativ geotropischen Protisten, z. B. Paramäcien das Hinterende größer und deshalb schwerer ist. Dadurch ist die Spitze immer nach oben gerichtet und so die Schwimmrichtung im Sinne der Schwerkraft vorgeschrieben. Bei einigen Organismen, z. B. *Daphnia pulex* und *Culex pipiens* ist diese Art von mechanischer Orientierung realisiert. Für die Protozoen wies *Jensen* nach, daß der Schwerpunkt von vielen Infusorien nicht im Hinterende liegt. Er tötete sie ab und beobachtete die Achseneinstellung der fallenden Tiere. Die meisten fielen ohne bestimmte Achseneinstellung. In bezug auf Paramäcien habe ich diese Versuche wiederholt und dasselbe beobachtet. Bei *Euglena* liegt der Schwerpunkt gerade im Vorderteil. Kann auch eine Orientierung aus

¹⁾ *Julia B. Platt*, On the specific gravity of Spirostomum, Paramaecium and the Tadpole in relation to the problem of geotaxis. The Americ. naturalist **33**, 31. 1899.

²⁾ *Aderhold*, Beiträge zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Bewegungen niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **22**. 1888.

³⁾ *Massart*, Recherches sur les organismes inférieurs. Bull. de l'acad. roy. de méd. de Belgique 3^{me} Sér., T. 22, Nr. 8. 1891.

mechanischen Gründen nicht abgestritten werden, so beweist das Vorkommen des negativen Geotropismus bei Organismen, deren Form einer passiven Achseneinstellung aus physikalischen Ursachen gerade zuwider läuft (*Euglena*) die *Perzeptionsfähigkeit der lebendigen Substanz für den Schwerkraftreiz*.

Jensen entwickelte eine Theorie, die sich auf die Annahme stützte, daß Intensitätsdifferenzen im Verlauf der richtenden Kräfte den wirkenden Faktor darstellen. Er nimmt an, daß der Geotropismus eine durch den hydrostatischen Druck des Wassers hervorgerufene Reizwirkung sei. Da die Druckgröße in bestimmter Richtung variiert, stellen die Druckdifferenzen richtende Kräfte dar, die die geotropische Orientierung in bestimmter Richtung bedingen. Negativ geotropische Organismen haben das Bestreben, sich von Orten höheren hydrostatischen Druckes nach solchen von geringerem hydrostatischen Drucke zu begeben. Der Mechanismus ist nach *Jensen* hierbei folgendermaßen (s. Abb. 5): Ein *Paramecium* befinde sich in der in Abb. 4 angegebenen Lage im Wasser. Da der Vorderpol nach unten, also dem größeren Drucke zugewendet ist, werden dessen Wimpern stärker erregt, ebenso die ganze untere Seite. Der

Abb. 5 (nach *Jensen*). Der Pfeil bedeutet die Richtung der Wendung des Vorderpols. Die Dicke der Wimpern soll die verschiedene Schlagintensität derselben ausdrücken.

Vorderpol wendet sich infolge des stärkeren Cilienschlages nach oben, und zwar so lange, bis die senkrechte Stellung erreicht ist. Jetzt werden die Wimpern auf beiden Seiten gleichmäßig erregt, das Infusor muß also nach oben schwimmen.

Diese Theorie mutet der *Paramäcienzelle* eine überaus große Empfindlichkeit zu. Befinde sich etwa das Tier in der horizontalen Lage, so müßte, damit die untere Wimperreihe stärker erregt werde, die Druckdifferenz einer Wassersäule von ca. 0,06 mm Höhe (der Durchmesser des Querschnitts von *Paramäcium*) wahrgenommen werden. Man könnte noch die Empfindlichkeit auf einen so unglaublich schwachen Reiz zugeben, wenn dieser längere Zeit einwirken könnte. Aber bekanntlich haben die *Paramäcien* eine schraubenförmige, rotierende Bewegung, so daß jeden Augenblick andere Wimpern dem Reiz ausgesetzt sind. Wenn man immerhin der Empfindlichkeit der einzelnen Zelle alle nur möglichen Zugeständnisse macht (Wirkungen schwacher Konzentrationen chemischer Stoffe) erscheint diese Theorie etwas gewagt. Wohl ist es *a priori* denkbar, daß ein höherer hydrostatischer Druck erregend auf die Cilientätigkeit einwirkt. Wenn aber eine minimale Druckdifferenz

den lokomotorischen Apparat so beeinflusst, daß eine Achseneinstellung zustande kommt, so müßte doch eine absolute Druckerhöhung im allgemeinen erregend auf die Wimpern wirken. Beobachtet man in einer 2 cm langen Röhre die geotropische Aufwärtsbewegung, so müßte diese wenigstens im Anfang sehr beschleunigt sein, da zweifellos am Ende des Rohres ein großer hydrostatischer Druck herrscht. Eine allgemeine Erregung würde den geotropischen Effekt beschleunigen. *Davon ist aber gar keine Rede*; man sieht, daß die geotropische Ansammlung relativ zur selben Zeit beendet ist wie im Reagensglasversuch. *Jensen* sagt selbst¹⁾, da seine Versuche bezüglich der Einwirkung der künstlichen Variierung des hydrostatischen Druckes auf den Erregbarkeitszustand negativ ausfielen, daß die Paramäcien kein „absolutes Druckoptimum“ besitzen. Daß Paramäcien auf der Zentrifugalmaschine eine Erregbarkeitssteigerung erfahren, läßt sich auf ganz andere Weise erklären, als durch die Annahme, daß dies eine Folge des vorübergehend gesteigerten Druckes sei, wie wir gleich sehen werden. Die Wahrnehmung einer Veränderung des hydrostatischen Druckes von der Zelle kann nicht bezweifelt werden, wohl aber eine Erklärung der Achseneinstellung durch partielle Beeinflussung des Bewegungsapparates durch so minimale Druckdifferenzen aus ebengenannten Gründen.

*Lyon*²⁾ verwirft diese „pressure theory“ und betrachtet den Geotropismus im Zusammenhang mit den statischen Reflexen der höheren Tiere. Analog den Statocysten bei den Metazoen glaubt er im Protoplasma der Paramäcien *Richtungskörper* nachgewiesen zu haben, spezifisch schwerere Stoffe, die durch Zug und Druck im Innern des Paramäcienorganismus die Achseneinstellung besorgen. Den Differenzierungen im Protoplasma einer einzelnen Zelle eine otolithenähnliche Wirkung zuzuschreiben, ist zwar in theoretischer Beziehung aussichtsvoll, erscheint aber bei der mikroskopischen Betrachtung eines Infusors und besonders *Paramecium* wenig ermutigend. Auch dürfte der Druck oder Zug von spezifisch schwerem Entoplasma auf das leichtere Ektoplasma eine noch geringere Reizintensität darstellen als die Verschiedenheit des hydrostatischen Druckes. Von außen hinzutretende Faktoren beeinflussen die Wimpertätigkeit bedeutend mehr als dies von innen geschieht.

Ein solcher Faktor ist auch die Reibung im Wasser. Im folgenden werde ich versuchen, durch sie eine Erklärung für die geotropische Reaktion zu geben.

Daß der Reibungswiderstand sehr beträchtlich sein muß, geht daraus hervor, daß der abgetötete Paramäcienkörper, der im luftleeren Raume eine Beschleunigung von 9,8 m erführe, im Wasser beim Sinken nur mit

¹⁾ *Jensen*, l. c., S. 467.

²⁾ *Lyon*, On the theory of geotropism in *Paramecium*. *Americ. Journ. of physiol.* **14**. 1905.

einer Geschwindigkeit von 1 mm in der Sekunde fällt. Eine große Kraftmenge muß also zur Überwindung des Reibungswiderstandes aufgewandt werden. Berechnen wir diese Kraft nach der Gleichung: Absolute Kraft = Gewicht + die zur Überwindung der Reibung dienende Kraft.

Die letztere $x = 0,001079 - 0,000119 = 0,00096$ mg.

Wir sehen, daß die Kraft, die zur Überwindung des Wasserwiderstandes erforderlich ist, 0,00096 mg beträgt, während die gesamte absolute Kraft

Abb. 6.

Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 6—8. Die punktierten Linien bezeichnen die Stellen, wo die Reibung des fallenden Tieres mit dem Wasser am stärksten ist. Die verschiedene Dicke der Wimpern stellt die Schlagintensität dar. Die Pfeile geben die Richtung der Gravitation und der Kraft des lokomotorischen Wimperapparates an.

des *Parameciums* den Wert 0,001079 hat. Fast 90% der letzteren werden zur Bewältigung der Reibung im Wasser gebraucht.

Denken wir uns ein *Paramecium* ruhig im Wasser (siehe Abb. 6). Da es spezifisch schwerer wie Wasser ist, sinkt es in Richtung der Schwerkraft. Hierbei ist die Reibung der Wimpern am Wasser je nach der Lage an den verschiedenen Körperteilen sehr verschieden.

In Abb. 6 liegt der Vorderpol nach unten. Dort ist der mechanische Reiz durch die Reibung am größten (punktierte Reibungslinien). Die Wimpern des Vorderpols und in geringerem Maße auch der ganzen Unterseite schlagen stärker als die übrigen. Kommt also das Tier in die horizontale Lage, so schlagen die Wimpern der ganzen Unterseite gleich, aber stärker als oben, da die Reibung beim Sinken auf der Unterseite gleich groß ist (Abb. 7). Der Vorderpol richtet sich folglich so lange auf, bis die

senkrechte Lage erreicht ist (Abb. 8). Dann ist die Reibung auf beiden Seiten gleich, die Wimpern haben gleichmäßig verteilte Arbeit mit dem Effekt, daß das Tier der Schwerkraft entgegen schwimmt. Tritt an Stelle der Gravitation, die den Paramäcienkörper zum Erdmittelpunkt zieht, die Zentrifugalkraft, welche vom Zentrum zur Peripherie wirkt, so entstehen dieselben Vorgänge. Der Zentropismus ist also mit dem Geotropismus identisch. Beim Zentrifugieren entsteht eine sehr große Reibung des Paramäcienkörpers mit dem Medium, die wenigstens im Anfang eine erhöhte Erregbarkeit bedingt. Daß diese unmittelbar nach dem Zentrifugieren größer ist und sich allmählich verliert, zeigt folgender Versuch. Ein Gläschen wurde in der Mitte mit einer Marke versehen. Darauf wurde es mit paramäcienhaltiger Kulturflüssigkeit gefüllt und zentrifugiert. Sofort nach dieser Manipulation wurde das Aufsteigen der Tiere beobachtet. Dabei zeigte sich, daß die Zeit, die die Tiere brauchten, um vom Ende bis zur Mitte zu schwimmen, kürzer war als diejenige, welche zur Aufwärtsbewegung von der Mitte bis oben erforderlich war. Daß die Cilien empfindlich gegen Reibungs- und Strömungsreize sind, beweisen die rheotropischen Erscheinungen, die *Jennings*¹⁾ an Infusorien (Paramäcien) beobachtet hat. Auch würde dafür eine noch unveröffentlichte Beobachtung *Verworn*s sprechen, daß nämlich Paramäcien auf Strömungsreize reagieren. Macht man mit einem Uhrschildchen, in dem sich paramäcienhaltige Kulturflüssigkeit befindet, einige rotierende Bewegungen (in einer Richtung), womöglich auf dunkler Unterlage, so kann man sehen, daß, sobald die der Kulturflüssigkeit mitgeteilte Bewegung nicht mehr stark genug ist, um die Tiere passiv mit sich zu führen, diese sich umdrehen und in umgekehrter Kreisrichtung weiterschwimmen.

Eine experimentelle Bestätigung dieser Ansicht versuchte ich, indem ich das Verhalten des Wimperschläges bei teilweiser Strömung beobachtete. Aber die großen technischen Schwierigkeiten ließen zu keinem Resultat kommen. Denn da eine Untersuchung der Cilien starke optische Systeme (Ölimmersion) erforderte, so war der Gebrauch von Deckgläsern vorgeschrieben und so die Herstellung einer Strömung an einer Seite des zufällig daliegenden Tieres sehr erschwert. Wäre es möglich, durch eine experimentell erzeugte Strömung an einer Wimperreihe (z. B. der Längsseite des Paramäciums) deren Beschleunigung wahrzunehmen, wäre damit unsere Theorie des Geotropismus gesichert. Nach dieser ist der Geotropismus zurückgeführt auf die Reizung der Wimpern durch Reibung. Er fällt in das Gebiet der mechanischen Reize, die teilweise zu tropischen Bewegungen führen, so der Tigmotropismus und Rheotropismus. Diesem letzteren wäre er am nächsten verwandt. Zentrotropismus ist ein künstlicher Geotropismus. Daß

¹⁾ *H. S. Jennings, Behavior of the lower Organism. New York 1901.*

durch den negativen Geotropismus eine Anpassung an den geringsten hydrostatischen Druck des umgebenden Mediums sich gebildet hat, und daß die Tiere eine Veränderung dieses Druckes wahrnehmen, soll nicht geleugnet werden. Man kann sich denken, daß ein etwa größerer hydrostatischer Druck den geotropischen Effekt beschleunigt, indem er als mechanischer Reiz die Frequenz der Cilienbewegung im allgemeinen erhöht, nicht aber im besonderen eine partielle Beeinflussung der Wimpern durch Druckdifferenzen bewirkt.

Um ein annähernd vollständiges Bild von den Anschauungen über den Mechanismus der geotropischen Reaktion zu bringen, sei noch *W. Ostwalds*¹⁾ Theorie erwähnt. Bei dem Versuch einer physikalischen Analyse der Schwimmbewegungen hebt er unter den hierbei in Frage kommenden Faktoren die „innere Reibung“ hervor. Die negativ geotropischen Infusorien suchen nach seiner Theorie das Optimum der inneren Reibung auf.

Der lokomotorische Apparat werde auf der Seite, die diesem Optimum zugewendet ist, stärker erregt. Bekanntlich aber hat die Steigerung der Wimperntätigkeit einer Seite den Effekt, daß das Infusor sich von dieser, also in unserem Falle weg vom Optimum wendet. Um diese Tatsache zu umgehen, macht *Ostwald* die Annahme, daß die Bewegung des Infusors bei einseitiger Bewegung der Schwimmgorgane in gleichem Sinne wie diese, also um die Ruderorgane als Zentrum, erfolge. Denn rudert man z. B. in einem sehr kleinen Boote mit einem unverhältnismäßig schweren Ruder, so rotiert das Boot, da der Formwiderstand des Ruders größer ist als der des zu bewegenden Körpers, um das Ruder als Zentrum herum. Wenn sich auch bei Fischen beobachten läßt, daß bei Winkelbewegungen die der gewählten Richtung entsprechenden Flossen in Tätigkeit treten, so lassen sich diese Verhältnisse nicht auf Infusorien übertragen, da zweifellos in unserem Falle der Formwiderstand des Paramäcienkörpers größer ist als der der Lokomotionsorgane, also der Cilien. Hiervon kann man sich überzeugen, wenn man den Cilienschlag eines sich drehenden Paramäciums beobachtet.

b) Zusammenfassung und Schluß.

Ausgangspunkt unserer Untersuchung war die Frage nach den Umstimmungsfaktoren. Wir erkannten in ihnen ausnahmslos Lähmungen. Die anscheinende Umstimmung bestand darin, daß der statische Mechanismus geschädigt wurde, so daß der geotropische Effekt nicht zustande kommen konnte. Es liegt hierbei gar kein positiver Geotropismus vor, sondern eine Lähmung des lokomotorischen

¹⁾ *W. Ostwald*, Zur Theorie der Richtungsbewegungen niederer schwimmender Organismen. I. u. II. Teil. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **95**. 1907; **111**. 1905.

Apparates. Es tritt eine Überkompensation ein zwischen absoluter Kraft des *Paramécium*s und der Schwerkraft zugunsten der letzteren. Dieses passive Absinken kann man nicht als positiven Geotropismus ansprechen. Es ist also nicht zweckmäßig, von einer Umkehr des Sinnes des Geotropismus (*Moore*) zu sprechen, wie auch schon *Ostwald*¹⁾ hervorhebt. Es tritt bei den geotropischen Richtungsbewegungen das Maschinenmäßige und die physikalische Grundlage, die nach unserer Theorie in der „äußeren Reibung“ besteht, so deutlich zutage, daß die Bezeichnung der erwähnten Experimente als Umkehr- oder Umstimmungsversuche unnütz erscheint.

¹⁾ *W. Ostwald*, Zur Theorie der Richtungsbewegungen niederer schwimmender Organismen. III. Teil. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **117**. 1907.