(Aus dem physiologischen Institut der Universität Jena.)

Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen.

Von

M. Mendelssohn

in St. Petersburg.

Mit 7 Textfiguren.

Die Wirkung der richtenden Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen ist dank den zahlreichen Arbeiten der letzten Zeit ein wichtiges Kapitel der vergleichenden Physiologie geworden. Namentlich sind die Reizbewegungen von Protisten, die zuerst von den Botanikern studirt wurden, in den letzten Jahren auch in das Arbeitsgebiet der Thierphysiologen übergegangen und von denselben in vielen Punkten vervollständigt worden.

Die neueren Arbeiten von M. Verworn liefern eine gute Orientirung auf diesem weiten Untersuchungsgebiet und geben nicht nur eine klare Vorstellung des gegenwärtigen Standes dieser umfassenden Probleme, an deren Behandlung er selbst einen grossen Antheil genommen hat, sondern sie deuten auch diejenigen Fragen an, deren Lösung von Wichtigkeit zu sein scheint.

Von allen Reizen, die eine richtende Wirkung auf die Bewegung der Elementarorganismen ausüben, ist die Wärme am wenigsten, ja eigentlich fast gar nicht untersucht worden. Seit den grundlegenden Versuchen von Kühne¹⁾ hat man sich mehrmals bestrebt, die Wirkung der Wärme auf die Lebenserscheinungen insbesondere der niedersten Organismen zu untersuchen. Man hat mit grosser Genauigkeit die Grenzen der Temperatur aufgestellt, in welchen Leben und die Bewegung des Protoplasmas möglich ist, man hat aber nur wenig seine Aufmerksamkeit darauf ge-

1) W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig 1864.

lenkt, in wie weit die Richtung der Bewegung durch Temperaturdifferenzen beeinflusst wird. Während der bewegungsrichtende Einfluss anderer Reize, wie des Lichtes, des galvanischen Stromes, chemischer Agentien, des Druckes etc. als Helio-Galvano-Chemo-Geotropismus schon in ausgedehntem Maasse untersucht worden ist, hat der Thermotropismus, d. h. die Beeinflussung der Bewegungsrichtung durch Temperaturdifferenzen, noch wenig den Gegenstand eingehender Untersuchung gebildet. In der Literatur findet man nur wenig Angaben in Bezug auf diese Frage.

Stahl¹⁾ hat eine richtende Wirkung der Wärme bei Myxomyceten beobachtet. Die Anordnung der Versuche war folgende. Ein Streifen Fliesspapier, auf dem sich ein Plasmodium von *Aethalium septicum* befand, wurde über zwei dicht nebeneinander stehende Bechergläser gehängt. Die Gläser waren mit Wasser, und zwar eines mit Wasser von 7°, das zweite mit Wasser von 30° gefüllt. In jeden von diesen Bechern wurde ein Ende des wasserdurchtränkten Papierstreifens eingetaucht, so dass die eine Hälfte des *Aethalium* in das kühle Wasser, sein übriger Theil in das warme Wasser eingetaucht war. Schon nach kurzer Zeit sah man, dass der in das kalte Wasser eingetauchte Rand des Streifens anfang, sich zu entleeren und das Plasmodium sich nach dem warmen Wasser hinüberzog. Diese Kriechrichtung des Plasmodiums nach dem wärmeren Medium ist nichts anderes als positiver Thermotropismus der Myxomyceten. Es ist nach Stahl zu erwarten, dass Erwärmung des Wassers über das Bewegungsoptimum ebenfalls eine Wanderung des Plasmodiums und zwar nach dem minder erwärmten Medium verursacht, mit anderen Worten, dass sich unter diesen Umständen ein negativer Thermotropismus kundgibt.

Eine genauere Präcisirung des Thermotropismus gibt M. Verworn in seinen Protisten-Studien²⁾. Er hat sich kleinerer Objecte bedient als der von Stahl untersuchten Myxomyceten, deren ziemlich grosse Plasmodien für solche Versuche besonders geeignet sind. Verworn konnte die richtende Wirkung der Wärme auch bei Amöben constatiren. Um bei so kleinen

1) Stahl, Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung 1884.

2) M. Verworn, Psycho-physiologische Protisten-Studien. Jena 1889. p. 61.

Objecten wie *Amoeba limax* auf beiden entgegengesetzten und doch sehr nahe liegenden Enden des Körpers eine Temperaturdifferenz hervorzurufen, wurde die strahlende Wärme des Sonnenlichtes, mit möglichster Ausschaltung der Lichtwirkung, benutzt. Verworn konnte sich dabei überzeugen, dass die Wärme eine richtende Wirkung auf die Amöben ausübt und zwar im Sinne eines negativen Thermotropismus. Einen positiven Thermotropismus bei niedrigen Temperaturen konnte er in diesem Falle nicht finden. Gegen niedrigere Temperaturen verhielten sich die Amöben vielmehr ganz indifferent. Mit derselben Methode wurden Versuche über eine richtende Wirkung der Wärme bei freischwimmenden Stentoren und *Opalina* angestellt, ohne dass sich dabei ein sicheres Resultat ergeben hätte.

Sehr wichtig für die uns interessirende Frage ist ein Versuch von Verworn, der von ihm erst nach Veröffentlichung der Protisten-Studien angestellt wurde. Er ist nach mündlichen Mittheilungen Verworn's von Jensen in seiner Arbeit über Geotropismus veröffentlicht worden. Der Versuch wurde in folgender Weise angestellt: Auf einem Objectträger innerhalb des Abstandes von 8 cm wurde paramaecienhaltiges Wasser ausgebreitet. Der Objectträger wurde der Länge nach auf ein 50 cm langes eisernes Lineal gelegt, welches an einem Ende entweder abgekühlt oder erhitzt wurde. Auf diese Weise liessen sich für die von einander entferntesten Punkte des Wassers Temperaturdifferenzen von etwa 2—4° C. erzielen. Es hat sich herausgestellt, dass die Paramaecien bis zu einer Temperatur von etwa 23° C. positiv thermotropisch sind. Bis dahin suchen sie bei noch wahrnehmbaren Temperaturdifferenzen die Punkte höherer Temperatur im Wasser auf; jenseits der genannten Grenze ist das Verhalten ein umgekehrtes, die Protisten sind negativ thermotropisch. Dieses Experiment Verworn's bildet den Ausgangspunkt der folgenden Versuche.

P. Jensen ¹⁾ hat im hiesigen Laboratorium die thermotropischen Eigenschaften einzelliger Organismen nur beiläufig untersucht, insofern dieselben den Geotropismus verhindern, d. h. nicht zur Geltung kommen lassen. Er suchte bei seinen Untersuchungen über den Geotropismus die thermotropischen Eigenschaften der Protisten aus-

1) Paul Jensen, Ueber den Geotropismus niederer Organismen. Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 53. 1892.

zuschalten und da dieselben noch bis jetzt nicht untersucht waren, musste er dieselben schlechterdings, wenn auch nur nebenbei, der Untersuchung unterwerfen. Er beobachtete, dass sich in senkrecht stehenden Röhren und Gefässen an sehr heissen Tagen stets fast alle Thiere im unteren Abschnitte des Gefässes ansammelten, während sonst bei gleicher Versuchsanordnung und zwar zufolge der geotropischen Eigenschaften immer eine typische Ansammlung der Thiere am oberen Röhrenende stattfand. Diese Erscheinung bezieht Jensen auf negativen Thermotropismus, erklärt sie, gestützt auf die Untersuchungen von Verworn folgendermassen: „Das in die Röhre gebrachte Wasser, welches die Zimmertemperatur noch nicht erreicht hatte, beginnt sich an der Peripherie zu erwärmen^s und steigt allseitig nach oben, während das kältere Wasser nach unten sinkt und daselbst stets eine geringer temperirte Säule bildet. Sobald nun in den höheren Schichten die Temperatur 23° C. überschritten hatte, so verharteten die Paramaecien zum Theil unten, zum Theil begaben sie sich nach den Orten geringerer Wärme; doch lief dieser Vorgang sehr allmählich ab, was sehr begreiflich erscheint, wenn man bedenkt, dass die Temperaturdifferenzen sehr geringe waren; in einem Abstand von 15 cm mochten sie kaum 1° betragen. Trotz dieser geringen Differenzen halte ich die Zurückführung dieser Erscheinungen des Abwärtsschwimmens auf negativen Thermotropismus für gerechtfertigt.“

So verdienstvoll die Bestrebung Jensens, die thermotropischen Erscheinungen ins Licht zu bringen auch ist, so glaube ich doch nicht, dass es sich in diesem Fall wirklich um eine thermotropische Wirkung handelte. Bei meinen Versuchen konnte ich, wie weiter unten zu zeigen sein wird, keine deutlichen thermotropischen Richtungsbewegungen der Paramaecien beobachten, wenn der Temperaturunterschied nur einen Grad auf eine Länge von 15 cm betrug. Nur bei einer Temperaturdifferenz von $2-4^{\circ}$, bei einer Länge des Gefässes von 10 cm fingen die thermotropischen Richtungsbewegungen an sich zu äussern, wenigstens objectiv wahrnehmbar zu sein, obwohl die Bewegungen unter diesen Verhältnissen noch sehr langsam waren. Ueberhaupt ist nach meinen Untersuchungen bei 23° C. (bis gegen 28° hin) nur positiver Thermotropismus zu constatiren; der negative kommt erst bei höheren Temperaturen zum Vorschein. Ich will nicht sagen,

dass eine Temperaturdifferenz von 1° C. auf eine Strecke von 15 cm überhaupt nicht von den Paramaecien empfunden wurde; im Gegentheil, ich bin vielmehr geneigt zu glauben, dass das ausserordentlich reizbare Protoplasma schon für ganz geringe Temperaturunterschiede empfindlich ist, aber diese Empfindlichkeit äussert sich nur dann in wahrnehmbarer Weise durch Richtungsbewegungen, wenn die Temperatur-Unterschiede nicht unter gewisse Grenzen hinabgehen.

Daher scheint Jensen im Recht zu sein, wenn er ungeachtet der Zurückführung des Abwärtsschwimmens auf negativen Thermotropismus auch noch andere Umstände dabei in Betracht zieht. Er denkt an die Möglichkeit, „dass die Paramaecien durch die höhere Temperatur überhaupt Veränderungen erlitten haben können, welche das Zustandekommen des negativen Geotropismus vereiteln; so könnte etwa eine herabgesetzte Energie der Wimperbewegungen, bei welcher die Thiere auf die Dauer ihre Körperschwere nicht zu überwinden vermochten, ein langsames Absinken zur Folge haben.“ Aber auch dieser Vorstellung kann ich nicht beistimmen, da nach meinen Untersuchungen eine T° von 23° noch keinen schädlichen Einfluss auf die Energie und Lebhaftigkeit der Wimperbewegungen ausübt. Ein solcher hemmender, die Energie der Bewegungen vermindender Einfluss fängt erst an sich bei $32-34^{\circ}$ geltend zu machen. Bis dahin von ungefähr $20-22^{\circ}$ an steigt die Energie der Bewegungen sogar mit zunehmender Temperatur.

Bei den Temperaturen, bei welchen Jensen seine Versuche anstellte, wäre daher eher ein positiver Thermotropismus d. h. ein Aufsteigen der Infusorien zu erwarten gewesen, da in diesen Grenzen die Thiere eher eine Neigung haben, sich einer höheren Temperatur zu nähern. Aber auch hierfür war der Temperaturunterschied so klein, dass überhaupt von thermotropischen Erscheinungen kaum die Rede sein kann. Jensen hat übrigens auch selbst durch ein experimentum crucis die eventuelle Mitwirkung eines positiven Thermotropismus beim gewöhnlichen Aufsteigen der Infusorien ausgeschlossen; dasselbe ist rein geotropischer Natur.

Ich kann also den schönen Untersuchungen von Jensen in diesem einen Punkte nicht beistimmen, denn ich bin der Meinung, dass unter den Temperaturverhältnissen, unter welchen Jensen gearbeitet hat, keine sicher wahrnehmbaren thermotropischen Erscheinungen eintreten. Bei 23° C. und bei einer Temperaturdiffe-

renz von 1° können die Paramaecien nicht eine Strecke von 15 cm Länge durchlaufen, um die Temperatur von 22° C. aufzusuchen. Die sonst vortrefflichen Untersuchungen von Jensen zeigen zwar zur Evidenz das Vorhandensein eines Geotropismus, aber man kann aus ihnen nicht die Existenz eines Thermotropismus erschliessen. Das Herabsinken der Thiere unter den erwähnten Umständen muss daher von anderen noch unbekannten Momenten abhängen.

Aus diesem kurzen Ueberblick geht deutlich hervor, dass die Frage des Thermotropismus noch kaum berührt worden ist. Weder die richtende Wirkung der Wärme an sich ist bisher Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen, noch auch ihr Zusammenhang mit der richtenden Wirkung anderer Reize, bei denen der Thermotropismus als complicirendes Moment hervortreten kann. Ausgehend von dem oben citirten Versuche Verworn's habe ich es nun unternommen, die richtende Wirkung des Wärmereizes einer eingehenderen Untersuchung zu unterwerfen und habe in Folge dessen eine Reihe von Experimenten im Sommersemester dieses Jahres im physiologischen Laboratorium in Jena angestellt.

Ich möchte nicht versäumen, Herrn Professor Biedermann, der mir in liberalster Weise die Mittel seines Laboratoriums zur Verfügung stellte, wie auch Herrn Dr. Max Verworn, dessen Erfahrung mir von vielem Nutzen war, meinen verbindlichsten Dank für ihre ausserordentliche Liebenswürdigkeit auszusprechen.

Methodik.

Zum Zustandekommen einer einseitig gerichteten Bewegung der Organismen durch Reizwirkung ist es bekanntlich Vorbedingung, dass die Intensität des Reizes nach einer Reizquelle hin allmählich zu- resp. von der Reizquelle her abnimmt. Und wenn die Intensität des Reizes an zwei von der Reizquelle verschieden weit entfernten Punkten des Zellkörpers eine verschiedene ist, kann ein Chemotropismus, Heliotropismus, Geotropismus etc. eintreten. Um daher eine thermotropische Reizwirkung zu erzielen ist es nothwendig von einer Seite her einen continuirlich fortschreitenden Temperaturabfall herbeizuführen, so dass zwischen zwei verschiedenen Stellen der Versuchsobjecte eine Temperaturdifferenz besteht. Zu diesem Zweck wurde nach meinen Angaben von

Herrn Z i m m e r m a n n, Präcisions-Mechaniker in Leipzig, ein Apparat construiert, der in Fig. 1 dargestellt ist und im Wesentlichen im Folgenden besteht.

Fig. 1.

Eine 20 cm lange, 6 cm breite und 4 mm dicke Messingplatte ist auf 2 verticale Stative aufgesetzt und auf ihrer unteren Fläche mit 2 an den beiden Enden befestigten Heizröhren versehen. Die Platte wird einseitig erwärmt, durch heisses Wasser, welches durch ein Heizrohr beständig durchfliesst. Das Wasser kommt von einem höher gestellten Reservoir, in welchem es zur beliebigen Temperatur durch eine unten sich befindende Gas- oder Spirituslampe erwärmt wird; es fliesst in das eine Ende des Heizrohrs ein und fliesst aus dem anderen Ende heraus. Die Ausflussöffnung wird breiter oder schmaler gemacht, je nachdem man das Durchfliessen resp. die Erwärmung der Platte langsamer oder schneller erreichen will. Durch einen in das Abflussende des Heizrohrs eingeführten Kautschukpfropfen mit mehr oder weniger verspitzztem Glasrohr wird dieser Zweck leicht erzielt. Mittels eines continuirlich durchfliessenden Stromes von heissem Wasser erreicht man eine constante Temperaturhöhe, die sich leicht reguliren lässt. Während nun das heisse

Wasser das eine Heizrohr durchläuft und das entsprechende Ende der Messingplatte erwärmt, kann man durch das zweite Heizrohr am anderen Ende des Apparats Eiswasser hindurchlaufen lassen und indem man die Temperaturen an beiden Enden der Messingplatte variirt, kann man eine continuirliche Reihe von Uebergangstemperaturen über die ganze Länge der Platte erzielen. In der Mitte zwischen den beiden Heizrohren wurde zu bestimmten Zwecken noch ein drittes Heizrohr angebracht, das in gleicher Weise fungirte.

In der Mitte der Platte in gleicher Entfernung von beiden Enden findet sich eine Vertiefung 10 cm lang, 2 cm breit und circa 2 mm tief. In diese Vertiefung wird eine Glas- oder Ebonit-Wanne von 3 mm Höhe gestellt. Die Ebonit-Wanne, die leichter anzufertigen ist, wurde bei fast allen Versuchen angewendet, weil sich auf ihrem schwarzen Grunde die kleinen weissen Versuchsobjecte besser abheben. In dieser Wanne wird das Wasser mit den freibeweglichen Versuchsobjecten gebracht, deren Bewegungen und Ortsveränderungen schon mit dem blossen Auge wahrnehmbar sind.

Um sich in jedem Augenblicke Rechenschaft ablegen zu können über die Temperatur der protistenhaltigen Flüssigkeit an verschiedenen Punkten der Wanne wurden speciell dazu angefertigte Thermometer von grosser Feinheit und absoluter Präcision von Herrn Mechaniker Haak in Jena verwendet. Jedes Thermometer ist unten rechtwinklig zu queren Windungen umgebogen und besitzt auf diese Weise einen kleinen Fuss, dessen Länge genau der Breite der Ebonitwanne entspricht. So nimmt der Thermometerfuss, wenn er in die Flüssigkeit eintaucht, nur sehr wenig Platz ein und hat keine störende Wirkung auf den Gang des Versuchs. In ihrem oberen Theil sind die Thermometer durch einen zu diesem Zwecke verfertigten und auf einem besonderen Stativ befindlichen Thermometerhalter befestigt und zwar auf die Weise, dass der Thermometerhalter sich beliebig um eine horizontale Axe drehen lässt, so dass das Thermometer in jedem beliebigen Moment aus der Wanne herausgezogen und wieder hineingesetzt werden kann. Der Thermometerhalter hat mehrere Griffe, sodass man gleichzeitig mehrere Thermometer in verschiedenen Stellen der Wanne eintauchen kann.

Durch zahlreiche Messungen konnte ich mich überzeugen, dass

beim Erwärmen die Temperatur an beiden Enden des Apparates resp. der Wanne immer in bestimmter Proportion wächst, so dass man aus der Temperatur des einen Endes an sich schon auf die des anderen wie auch auf die der Mitte oder einer beliebigen Stelle der Wanne schliessen kann. Uebrigens wurde noch ein zweiter Apparat in etwas grösserem Format angefertigt, dessen Wanne dieselbe Breite bei 20 cm Länge besass und der mit mehreren (5) Heizröhren versehen war.

Um eine exacte Uebersicht über das Verhältniss der Temperatur an den verschiedenen Stellen der Wanne beim Durchfliessen des heissen Wassers zu geben, diene die folgende Tabelle, in welcher die Temperatur der beiden Enden und der Mitte der 20 cm langen Wanne bei Durchströmung mit dem (im Reservoir) 75—80 ° C. heissen Wasser durch ein Heizrohr angegeben sind.

T a b e l l e I.

T° des dem Heizrohr naheliegenden Ende der Wanne.	T° der Mitte der Wanne.	T° des entgegenge- setzten Endes der Wanne.
24	21	20
26	22	20
28	22,5	20,5
30	23	20,5
32	24	20,75
34	25	21
36	26	21,5
38	27	22
39	28	22
40	28,5	22,5
41	29	23
42	30	23,5
44	31,5	24
48	32	25

Für die Länge einer Wanne von 10 cm, die ich bei den meisten meiner Versuche benutzte, bedeuteten die Zahlen der mittleren Columnne die Temperatur des anderen d. h. des dem durchströmten Heizrohr entgegengesetzten Endes.

Ich muss noch hinzufügen, dass man die Heizung bei dem längern Format des Apparats auch direct durch eine unter der Platte befindliche Gas- oder Spiritus-Lampe erreichen kann; doch

habe ich mich bei meinen Versuchen dieser weniger zweckmässigen, wenn auch einfacheren Heizmethode nicht bedient.

Was das Versuchsobject betrifft, so wurde hauptsächlich und fast ausschliesslich das *Paramecium Aurelia* benutzt. Dieses ciliate Infusor, das ein ausgezeichnetes Object für die verschiedenartigsten cellularphysiologischen Versuche liefert, kommt oft in ausserordentlich grosser Menge in den Kulturgefässen vor. Das ist ein wichtiger Umstand, weil zu meinen Versuchen immer eine grosse Individuenzahl nöthig war. Man kann die Versuche auch kaum unter dem Mikroskop machen, da hier das Gesichtsfeld zu klein ist, und von dem einzelnen Individuum zu schnell durchlaufen wird. Die Paramecien sind aber so gross, dass man ihre Bewegungen und Ortsveränderungen sehr gut mit blossem Auge oder bei Lupenvergrösserung sehen kann. Immerhin ist es dabei vortheilhaft, eine möglichst grosse Zahl von Individuen beobachten zu können, die dann in dichtem Gewimmel bei einseitig gerichteter Schwimm-Bewegung als geschlossene Colonne vorrücken. Je mehr Individuen man bei einem Versuch verwenden kann, um so deutlicher wird das Experiment, um so schöner und präciser das Resultat. — Es kommt also bei den thermotropischen Versuchen nicht bloss auf die Art des Objectes, sondern namentlich auch darauf an, dass man die betreffende Infusorienform in genügender Individuenzahl zur Verfügung hat. Diese Bedingung erfüllt grade das *Paramecium Aurelia* und es ist dies auch der Grund, weshalb ich mich zunächst nur auf diese eine Infusorienform beschränkt habe. Nur einige Experimente wurden auch mit *Euglena viridis* gemacht; aber bei der geringen Individuenzahl des verfügbaren Materials sind die Ergebnisse nicht so befriedigend, um sie hier mitzutheilen.

Nur einige der wesentlicheren Punkte in Bezug auf Form und Bau des Parameciums seien hier erwähnt, ohne selbstverständlich auf morphologische Einzelheiten näher einzugehen, die für den vorliegenden Zweck kein besonderes Interesse haben.

Das *Paramecium Aurelia* (Fig. 2) ist wie alle Infusorien ein einzelliger Organismus, bis 0,25 mm lang, im Durchschnitt etwa 0,05 mm breit. Es besitzt eine ungefähr cylindrische Form, langgestreckt-oval, und ist an beiden Enden etwas abgerundet, vorn stumpfer, hinten spitzer. Etwa gegen die Mitte hin liegt die Mundöffnung, die das Ende einer langen schräghinziehen-

den Furche bildet. In der Mitte des Protóplasmakörpers liegt ein grosser Zellkern (Makronucleus) mit zwei kleinen Nebenkernen (Mikronucleus), während sich an beiden Enden je eine contractile Vacuole befindet. Der ganze Körper ist eingeschlossen von einer

Fig. 2.

resistenteren membranartigen Schicht, der „Pellicula“, und auf der ganzen Oberfläche mit Wimperhaaren besetzt. Die Bewegungen der Wimperhaare sind sehr schnell und dienen dem Infusor dazu, um sich im Wasser fortzubewegen. Die Bewegungsrichtung des Infusors ist in ungestörtem Zustande immer dem vorderen stumpferen Körperpol voran.

Der Beschreibung der einzelnen Versuche seien schliesslich noch einige Worte über den allgemeinen Gang derselben und über einige zum Gelingen nothwendige Vorbedingungen vorausgeschickt. Da der Gang bei allen Experimenten im wesentlichen der gleiche war, können Wiederholungen vermieden werden und sollen einzelne Veränderungen und Abweichungen in jedem besonderen Falle angegeben werden.

Der Gang jedes Versuchs war ungefähr der folgende: Die Wanne wurde mit paramaeciumhaltigem Wasser gefüllt und in die Vertiefung der Platte gesetzt. Vor Beginn der Heizung wurde dafür gesorgt, dass die Paramaecien im Gefäss gleichmässig vertheilt waren, oder in speciellen Fällen sich in grösserer Individuenzahl an der Reizstelle resp. Erwärmungs- oder Abkühlungsstelle sammelten. Dies Letztere wurde leicht dadurch erzielt, dass an der betreffenden Stelle ein oder mehrere Tropfen einer Paramaecien in möglichst grosser Menge enthaltenden Flüssigkeit zugesetzt wurden. Das Wasser wurde im Reservoir bis zum beliebigen Grade vorgewärmt resp. abgekühlt und dann durch das Heizrohr geleitet. Um eine richtige Vorstellung von der Aenderung der Temperatur an den verschiedenen Punkten der Flüssigkeit in der Wanne zu gewinnen, wurden die oben beschriebenen Thermometer in das Gefäss eingetaucht, so dass man in jedem Momente des Versuches

die Temperatur genau ablesen konnte. In manchen Fällen wurde nur ein Thermometer und zwar in der Nähe der Reizstelle eingetaucht, denn von der Temperatur an dieser Stelle konnte man nach der oben angegebenen Tabelle leicht auf die Temperatur des entgegengesetzten Endes der Wanne schliessen. Vom Beginn der Erwärmung oder Abkühlung der Platte resp. des Wanneinhalts wurde die Bewegung der Paramaecien, ihre Ortsänderung und Schwimm-Richtung fortdauernd beobachtet. Es lässt sich dann schon mit blossen Auge oder mit einer Lupe genau erkennen, wie die Paramaecien, die auf dem schwarzen Grund der Ebonitwanne als weisse Pünktchen im Wasser erscheinen, sich in einer gewissen Richtung bewegen und sehr bald an gewissen Stellen ein immer dichteres und dichteres Gewimmel bildeten.

Alle denkbaren Vorsichtsmassregeln wurden befolgt, um Fehlerquellen zu vermeiden, und alle Versuche soweit wie möglich unter möglichst gleichen, äusseren Bedingungen angestellt. Die Temperatur des Zimmers in der Umgebung des Experimentirtisches schwankte in den heissen Sommermonaten zwischen 17—20° C. Es wurde ferner namentlich auch auf den eventuellen Einfluss der Beleuchtungsintensität geachtet. Das helle directe Sonnenlicht wurde stets vermieden. Die Versuche wurden in einer Entfernung von etwa 1 Meter vom Fenster angestellt, meistens zu einer Zeit, wo auf dieser Seite Schatten war. Andernfalls wurde ein grauer Vorhang vor das Fenster gehängt, da bei zu grellem Licht der Reflexe wegen leicht eine Infusorienansammlung übersehen werden kann. Auch jede Erschütterung der Messingplatte wurde ferner vorsichtig vermieden, da durch jeden Stoss die Ansammlungen der Paramaecien passiv verändert werden. Schliesslich wurde kein Experiment allzulange ausgedehnt, denn im Laufe eines jeden Experiments tritt nach und nach eine Verdunstung des paramaecienhaltigen Wassers ein, die schon nach einigen Stunden unter Umständen die Versuchsbedingungen stören kann.

Ich habe diese Einzelheiten etwas genauer besprochen, da nur bei Beobachtung aller dieser Vorsichtsmaassregeln das Resultat des Versuchs wirklich deutlich und überzeugend ausfällt.

Versuche.

Das erste Bestreben bei meinen Versuchen war, so genau wie möglich die Temperaturgrenzen festzustellen, innerhalb deren sich

thermotropische Wirkungen äussern. Der Grundversuch, welcher als Ausgangspunkt für alle anderen diente, bestand in folgendem: Die Wanne wurde mit reichlich paramaecienhaltigem Wasser gefüllt. Ich überzeugte mich mit dem blossen Auge oder mit der Lupe, dass die Infusorien in der ganzen Wassermasse ungefähr gleichartig vertheilt waren, und dass ihre Bewegungen keine bestimmte Richtung hatten. Sie bewegten sich vielmehr in den unregelmässigsten Bahnen durcheinander, ohne in der einen oder anderen Richtung weite Strecken zu durchlaufen. Nunmehr wurde durch das rechte Heizrohr heisses Wasser durchgeleitet, und damit die Platte, resp. der rechte Theil der Wanne bis zu einer gewissen Temperatur erwärmt. Sehr bald war dann zu bemerken, wie das rechte Ende der Wanne sich von den Paramaecien allmählich zu entleeren begann. In dem Maasse, wie die Erwärmung der Platte fortschreitet, und die Temperatur der rechten Wannenhälfte steigt, sieht man jetzt auch die Paramaecien als dichten Schwarm zum anderen kühleren Ende der Wanne eilen. Man beobachtet dann, wie sich hier die Paramaecien immer mehr und mehr ansammeln und ein immer dichteres Gewimmel bilden. Nach 10–12 Minuten vom Anfang der Heizung zeigt das Thermometer im rechten Ende der Wanne 38°C. , im linken 26° ; in diesem Moment sind schon alle Paramaecien in dem linken Ende der Wanne versammelt und bilden ein dichtes Gewimmel, welches ungefähr das linke Drittel der Wanne erfüllt. Der übrige Theil der Wanne bis zum rechten Ende ist vollkommen von Paramaecien frei.

Wird jetzt das rechte Heizrohr abgesperrt und durch das linke heisses Wasser durchgelassen, so dass im Verlaufe von einigen Minuten die Temperatur links bis $36\text{--}38^{\circ}\text{C.}$ erhoben wird, während sie rechts auf $27\text{--}25^{\circ}$ sinkt, so sieht man sofort das Gewimmel sich zerstreuen. Die Paramaecien eilen wie auf Kommando als dichter Schwarm nach dem rechten Ende der Wanne, das jetzt das kühlere ist, hinüber. In einigen Minuten hat sich rechts eine Ansammlung gebildet, während die linke Hälfte der Wanne ganz frei von Paramaecien geworden ist. Wenn man nun endlich die Heizung unterbricht, so dass sich die Temperatur der Platte resp. der Wanne ausgleicht, so sieht man die Paramaecien sich allmählich in der Wanne vertheilen, wie vor dem Heizungsversuch. Sie bewegen sich jetzt wieder in allen Richtungen durcheinander, ohne dass eine Neigung nachder einen oder anderen Seite bestände.

Dieser Versuch ist sehr demonstrativ, von absoluter Exaktheit und gelingt immer bei Beobachtung der oben erwähnten Vorsichtsmaassregeln. Er ist auf der beistehenden Figur (3) dargestellt, welche der Wanne mit dem paramaecienhaltigen Wasser entspricht. In *a* sieht man bei gleichen Temperaturen in beiden Enden (19°) die Paramaecien in der ganzen Wanne gleichmässig vertheilt; in *b* hat sich links ein Gewimmel bei 26° C. gebildet, während sich rechts bei 38° gar keine Paramaecien mehr finden; in *c* dagegen sind die Paramaecien vom kälteren linken Ende der Wanne (10°) zum rechten wärmeren (25°) übergegangen.

Fig. 3.

Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, dass dieses Vorrücken der Paramaecien von Stellen höherer Temperatur nach Stellen von niedriger Temperatur als thermotropische Erscheinung zu betrachten ist. Die hohe Wärme wirkt von einer Seite her als Reiz, der eine richtende Wirkung auf die Ortsänderung der Paramaecien ausübt. Dieselben begeben sich daher von

Orten höherer Temperaturen zu Orten niedriger Temperaturen und sind demnach negativ thermotropisch.

Nachdem durch zahlreiche Versuche dieser Art der negative Thermotropismus bei den Paramaecien festgestellt worden war, musste die nächste Frage sein, ob diese Infusorien bei anderen Temperaturen auch positiv thermotropisch sind, d. h. ob sie sich bei gewissen Unterschieden der Wärmeintensitäten von Orten niedriger zu solchen höherer Temperatur begeben.

Zu diesem Zwecke wurde folgender Versuch angestellt. An beiden Enden der mit paramaecienhaltigem Wasser gefüllten Wanne wurde durch je ein Heizrohr Wasser durchgeleitet und zwar durch das rechte leicht erwärmtes, durch das linke dagegen mit Eis abgekühltes Wasser. Das rechts fließende Wasser war im Reservoir grade so weit erwärmt, dass die normale Temperatur des rechten Endes der Wanne ($18-19^{\circ}$) um $7-8^{\circ}$ C. erhöht war, während das linke Ende der Wanne durch das Eiswasser auf eine Temperatur von $8-10^{\circ}$ C. abgekühlt wurde. In dem Maasse nun, wie die beiden Endtemperaturen (d. h. die Temperaturen an beiden Enden der Wanne) divergiren, war mehr und mehr eine Wanderung der Paramaecien von links nach rechts zu beobachten. In dicht geschlossener Colonne zogen die Infusorien nach rechts hinüber, und während sich rechts eine Temperatur von $25-26^{\circ}$, links von $10-8^{\circ}$ entwickelte, wurde das linke Ende der Wanne ganz frei von Paramaecien, bis sich zuletzt fast alle in dichtem Gewimmel am rechten Ende angesammelt hatten. Ich sage „fast alle“, da doch manche in der Mitte blieben, wo eine Temperatur von $18-20^{\circ}$, also eine relativ warme Zone, bestand. Wurde jetzt wieder die rechte Seite bis 10° abgekühlt und die linke auf 25° erwärmt, so zogen die Paramaecien, obwohl viel langsamer, wieder zum linken wärmeren Ende der Wanne hinüber.

Dieser Versuch zeigt mit voller Klarheit, dass auch die Kälte auf die Bewegung der Paramaecien eine richtende Wirkung ausübt, infolge deren sich diese Infusorien von einer kälteren Zone in eine wärmere begeben. Die Paramaecien sind also innerhalb gewisser Temperaturgrenzen positiv thermotropisch.

Es handelte sich demgemäss darum, genau festzustellen, innerhalb welcher Grenzen von Temperaturunterschieden der positive

Thermotropismus zum Vorschein kommt, und innerhalb welcher sich der negative Thermotropismus geltend macht. Diese Frage fand ihre Lösung in Versuchen folgender Art. Die Temperatur des rechten Endes der Wanne wurde auf 36° gebracht, die des linken Endes auf 12° , und es wurde dafür gesorgt, dass diese terminalen Temperaturen constant bleiben. Unter diesen Umständen bekam man etwa in der Mitte der Wanne eine Zone von Uebergangstemperaturen zwischen 20 und 30° . Diese Bedingungen sind namentlich leicht zu erfüllen bei der längeren Wanne von 20 cm. Nun wurde die Wanne mit paramaecienhaltigem Wasser gefüllt und es wurde dafür gesorgt, dass die Thiere möglichst gleichmässig im Gefäss vertheilt waren. Schon 3—5 Minuten, nachdem das oben angegebene Temperaturverhältniss sich eingestellt hatte, sah man wie die beiden Enden der Wanne sich zu entleeren be-

Fig. 4.

gannen, indem die Paramaecien von beiden Enden wegwanderten und sich in der mittleren gemässigten Zone (20 — 30°) ansammelten. Nach 10 — 15 Minuten waren schon die meisten an einer begrenzten Stelle versammelt, wo sie ein dichtes Gewimmel bildeten. Es entsprach dies dem Orte, wo eine Temperatur von 24 — 28° herrschte. Einzelne Paramaecien schwammen auch in der Umgebung umher, ohne jedoch grosse Excursionen zu machen, denn sie bleiben immer innerhalb der Zone von 20 — 30° ; die meisten aber sammelten sich, wie gesagt, in der Zone an, die eine Temperatur von 24 — 28° C.

hat. Wurde jetzt durch das mittlere Heizrohr der Platte, welches etwa der Lage der Infusorienansammlung entspricht, Eiswasser hindurchgeleitet und so die Temperatur des Wassers an dieser Stelle schnell auf 12° erniedrigt, während gleichzeitig dafür Sorge getragen wurde, dass die Temperatur an beiden Enden der Wanne auf derselben Höhe blieb, so begaben sich alle Paramaecien rasch nach rechts; aber indem sie auf der linken Seite der Kälte auswichen, vermieden sie es doch, sich rechts der heissen Wand zu nähern und sammelten sich so an einer Stelle der rechten Wannehälfte an, wo die Temperatur $24-28^{\circ}$ erreichte. Dieses sehr charakteristische Verhalten ist durch Figur 4 versinnlicht. In *a* haben die Paramaecien ihren positiven resp. negativen thermotropischen Eigenschaften zufolge die beiden Enden der Wanne verlassen und sich in der Mitte, bei $24-28^{\circ}$ gesammelt. In *b* haben die Paramaecien auch die Mitte der Wanne, deren Temperatur auf 12° sinkt, verlassen und sich mehr rechts, in eine Stelle, die wieder $24-28^{\circ}$ C. erreichte, begeben.

Die Temperatur von $24-28^{\circ}$ ist also diejenige, zu welcher sich die Paramaecien von beiden Seiten hin begeben in Folge des thermotropischen Effektes einer Wärme- resp. Kälteeinwirkung. Diese Temperaturgrenzen ($24-28^{\circ}$ C.) bilden daher das Temperatur-Optimum für die Paramaecien, dem sie immer zustreben, wenn sie extremen Temperaturen ausgesetzt werden. Zahlreiche Versuche haben dann auch gezeigt, dass in einer Reihe von Temperaturdifferenzen zwischen 1 und 40° C., welchen die Paramaecien unterworfen wurden, die niedrige Temperaturen und zwar bis 24° ausnahmslos positiven Thermotropismus hervorrufen; bis dahin suchten die Infusorien bei überhaupt noch wirksamen Temperaturdifferenzen die Punkte höherer Temperatur im Wasser auf; von $24-28^{\circ}$ ist eine mehr indifferente Zone, innerhalb deren thermotropische Wirkungen nur undeutlich oder gar nicht zu Stande kommen, wenigstens sind sie in diesen Grenzen durch unsere Mittel nicht wahrnehmbar; jenseits der genannten Grenze, also von $27-40^{\circ}$ tritt der negative Thermotropismus in die Erscheinung: die Paramaecien suchen die Punkte niederer Temperatur im Wasser auf.

Von den zahlreichen Versuchen, aus denen diese Thatsache zur Evidenz hervorgeht, mögen hier nur eine kleine Reihe in der folgenden Tabelle der Uebersicht wegen zusammengestellt sein.

Die Zahlen der linken Columne entsprechen den mannigfach variirten Temperaturen an beiden Enden der Wanne, die Zahlen der rechten Columne die Temperaturen der Stellen, an denen die Ansammlung sich bildete.

Tabelle II.

Nr. des Versuchs.	End-Temperaturen.	Temperaturen der Ansamlungsstelle.
I.	8—38°	24—28°
II.	15—38	24—28
III.	17—34	24—28
IV.	20—32	24—26
V.	20—30	25
VI.	12—16	16
VII.	15—18	18
VIII.	15—20	20
IX.	18—25	25
X.	28—34	28
XI.	30—38	30
XII.	33—38	33

Aus dieser Tabelle ergibt sich, dass das Optimum d. h. diejenige Stelle, an welcher sich Paramaecien bei einem stetigen Temperaturabfall ansammeln zwischen 24 und 28° C. liegt. Zu dieser Temperatur führt die Paramaecien von jeder unter 24° gelegener Temperatur ihr positiver, von jeder oberhalb 28° gelegener Temperatur ihr negativer Thermotropismus hin. Selbstverständlich wird, wenn die beiden Endtemperaturen also die ganze Temperaturdifferenz unter 24° sich befinden, die höhere Endtemperatur, die 24° näher liegt, die Ansamlungsstelle für die Paramaecien bilden (Tab. II. Nr. VI. VII. VIII. IX.). Wenn aber die beiden Endtemperaturen über 28° liegen, so wird die niedrigere 28° näher liegende Endtemperatur die Ansamlungsstelle für die Infusorien sein (Tab. II. Nr. X. XI. XII).

Das sind die Grunderscheinungen des Thermotropismus. Allein ausser diesen Thatsachen waren doch noch einige Punkte zu berücksichtigen, über die im Folgenden kurz berichtet werden soll.

Da die einzelligen Organismen vielfach eine grosse Anpassungsfähigkeit an extreme Temperaturen besitzen, so musste nämlich zunächst die Frage entstehen, ob sich etwa durch Anpassung

der Infusorien an höhere Temperaturen die Höhenlage des Optimums veränderte. Diese Frage war gerechtfertigt durch Unregelmässigkeiten, die ich in manchen namentlich etwas länger dauernden Versuchen beobachtet habe.

Wie gross im Allgemeinen die Fähigkeit mancher Protisten ist, sich hohen Temperaturen anzupassen, folgt schon aus einer Beobachtung Ehrenberg's¹⁾, der in den heissen Quellen auf Ischia bei einer Temperatur von 81—85° C. zwischen Filzen von Oscillarien ciliate Infusorien lebend sah. Verworn²⁾, der diese Thatsache citirt, fügt hinzu, dass es an der Richtigkeit dieser Angabe wohl um so weniger zu zweifeln ist, als ja bekannt ist, dass die endogenen Sporen mancher Bakterien, wie z. B. von *Bacillus subtilis*, noch bei längerer Erhitzung bis über 100° keimfähig bleiben.

Die Paramaecien sind jedenfalls nicht mit so grosser Anpassungsfähigkeit für Wärme begabt; sie sterben schon bei 45° C., oder präziser bei 42—46° C. In diesen Grenzen findet die Gerinnung ihres Protoplasma statt. Ich untersuchte aber eigentlich nicht die absolute Anpassungsfähigkeit der Paramaecien an die Wärme; mich interessirte hauptsächlich die Frage über den Zusammenhang der Anpassung mit den thermotropischen Wirkungen, d. h. die Frage, ob durch Gewöhnung der Paramaecien an abnorme Temperaturen auch das Optimum für ihre Ansammlung verschoben wird, oder ob es stets zwischen 24 und 28° C. liegen bleibt.

Wird eine mit paramaecienhaltigem Wasser gefüllte Wanne zwischen zwei Endtemperaturen von 36° und 24° gebracht, so begeben sich alle Paramaecien nach dem Ende der Wanne, wo das Wasser eine Temperatur von 24—28° hat. Werden aber die vor dem Versuch in der Wanne gleich vertheilte Paramaecien eine längere Zeit circa 4—6 Stunden einer Temperatur von 36—38° C. ausgesetzt und dann unter eine Temperaturdifferenz von 36° und 24° gebracht, so begeben sie sich nicht zum gewöhnlichen Optimum 24—28°, sondern es sammelt sich der Theil, welcher sich auf der kühleren Seite befindet an einer Stelle, die etwa der Temperatur von 30—32° entspricht, diejenigen Individuen aber, die in dem Ende waren, wo die Temperatur 36° beträgt, bleiben dort und

1) Ehrenberg in Monatsber. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1859. p. 493.

2) M. Verworn, l. c. p. 73.

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 Paramaecien. Dieselben können sich an gewisse Temperaturen so gut gewöhnen, dass das Optimum verschoben wird und die thermotropischen Erscheinungen ausbleiben bei Temperaturdifferenzen, bei welchen sie sonst ganz deutlich zur Beobachtung kommen. Das gilt hauptsächlich für höhere über dem Optimum gelegene Temperaturen. Man muss daher dieser Thatsache namentlich bei langdauernden Versuchen mit hohen Temperaturen Rechnung tragen, wenn man Fehlerquellen vermeiden will.

Aus demselben Grunde ist es auch wichtig, ob die Paramaecien plötzlich oder langsam bei den thermotropischen Versuchen bis auf die gewünschte Temperatur erwärmt werden. Die thermotropischen Wirkungen wie auch das Optimum sind dann unter Umständen in beiden Fällen nicht dieselben. Das Optimum kann nämlich bei sehr langsamer Erwärmung im gegebenen Falle höher liegen als bei schneller Erwärmung, weil sich im ersteren Fall bereits eine Gewöhnung an die höhere Temperatur bemerkbar macht. Um daher genaue vergleichbare Resultate zu gewinnen muss man in allen Versuchen die Temperatur mit gleicher Geschwindigkeit steigen lassen, was mit unserem Apparat nicht schwer zu erzielen ist.

Von grosser Bedeutung für das Zustandekommen der thermotropischen Erscheinungen ist die Grösse der Temperaturdifferenz, welche zwischen zwei Punkten von bestimmter Entfernung herrscht. Es ist nämlich nicht nur nothwendig, dass von einem Punkte zum anderen ein Temperaturabfall besteht, sondern der Temperaturabfall muss auch eine bestimmte Grösse haben, wenn die Differenz an beiden Körperpolen eines Paramaeciums gross genug sein soll, um von dem Infusor empfunden zu werden. Nur wenn die Temperaturdifferenz an zwei gegenüberliegenden Polen des Paramaecienkörpers eine bestimmte Grösse überschreitet, treten thermotropische Erscheinungen ein. Es hat sich herausgestellt, dass bei einer Länge der Wanne von 10 cm an beiden Enden wenigstens eine Temperaturdifferenz von 3° C. nothwendig ist, um eine thermotropische Wirkung hervorzurufen. Das würde auf die Entfernung der beiden Körperpole eines Paramaeciums bei einer

Länge desselben von 0,02—0,025 mm eine Temperaturdifferenz von circa 0,01° C. ergeben. Die Zahl, welche zwischen 0,005—0,02° C. oscillirt, muss als minimale Temperaturdifferenz betrachtet werden, die noch auf das Paramaecium einen Reiz ausübt und thermotropische Bewegungen hervorruft.

Ein weiterer Gegenstand der Untersuchung war die Geschwindigkeit und Art der durch die Temperaturdifferenz erzeugten thermotropischen Bewegung.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die thermotropisch gewordenen Paramaecien von einem Ende der Wanne auf das andere übergehen, ist nicht constant; im Mittel brauchen sie 8—10 Minuten um die 10 cm lange Wanne bei grösseren Temperaturdifferenzen durchzulaufen. Oft aber laufen sie diese Strecke durch in 5—6 Minuten und in andern Fällen brauchen sie 10—15 Minuten und mehr um die gleiche Strecke zurückzulegen. Im Allgemeinen ist die Geschwindigkeit von der Höhe der Temperaturen abhängig, die auf die Paramaecien gewirkt haben. Die Bewegung ist verlangsamt bei den Individuen, welche von sehr niedrigen (6—12° C.) oder von sehr hohen Temperaturen (35—38° C.) kommen. Bei 20—30° sind die Bewegungen am regsten und bei diesen Temperaturdifferenzen brauchen die Paramaecien nur 6—8 Minuten, um die 10 cm lange Wanne zu durchlaufen. Da aber bei derartigen Versuchen wie die unserigen die Paramaecien auf ihrer Wanderung von einem Ende der Wanne zum andern verschiedene Temperaturen durchlaufen müssen, so war auch die Geschwindigkeit derselben an verschiedenen Stellen ihres Weges eine verschiedene.

Ebenso hat die Höhe der Temperatur auch einen Einfluss auf die Art der Bewegungen der Paramaecien. Wir werden aber in diese Einzelheiten hier nicht eingehen, da die höchst interessante Frage über den Einfluss der Wärme auf die Bewegungen der einzelligen Organismen von uns noch weiter untersucht und zum Gegenstand einer besonderen Mittheilung gemacht werden soll.

Bevor ich den thatsächlichen Theil dieser Arbeit schliesse und zur Besprechung der Schlussfolgerungen übergebe, will ich noch einige Bemerkungen vorausschicken, mit welchen ich einem Einwande begegnen möchte, der diesen Versuchen etwa gemacht werden könnte und dessen Beantwortung ich einer experimentellen Prüfung unterworfen habe.

Man könnte namentlich bei oberflächlicher Kenntniss der Erscheinungen zu der Vorstellung gelangen, dass die Richtungsbewegungen und Ansammlungen, die wir als thermotropischen Effect betrachten, direct durch Strömungen im Wasser verursacht seien. Bekanntlich werden ja durch solche Temperaturdifferenzen Strömungen im Wasser hervorgerufen. Man konnte sich also vorstellen, dass durch diese Strömungen die Versuchsobjecte passiv mit fortgerissen sind und verschiedenartig gruppirt würden. Das ganze Phänomen würde dann in die Kategorie der Erscheinungen gehören, die von Sachs¹⁾ an Oelemulsionen beobachtet worden ist. Dieser Forscher hat gefunden, dass gewisse von einigen Autoren beobachtete Gruppierungen der Schwärmsporen im Wasser, die man bis dahin ausschliesslich den Wirkungen des Lichtes zugeschrieben hatte, durch Strömungen innerhalb des Wassers hervorgerufen werden können. Bekanntlich besteht der Versuch von Sachs darin, dass in einer Emulsion aus Oel und einer Mischung von Alkohol und Wasser — vorausgesetzt, dass die Emulsion und die Alkoholmischung von gleichem specifischen Gewicht ist — im intensiven Sonnenlicht durch die Wärmeströmungen in der Flüssigkeit eine Gruppierung der Oeltropfen hervorgerufen wird, die derjenigen der Schwärmsporen ausserordentlich ähnlich ist.

Um diesem Einwande entgegen zu kommen, habe ich einen sehr einfachen Versuch aufgestellt, der in Folgendem besteht. Nachdem bei einer gewissen Zahl von Paramaecien ganz deutliche thermotropische Wirkungen in bestimmter Richtung bei bestimmter Temperaturdifferenz constatirt wurden, waren die Paramaecien durch hohe Temperatur getödtet und dann der Wirkung derselben Temperaturdifferenz unterworfen. Wenn die thermotropische Bewegung keine durch den Reiz hervorgerufene lebendige Erscheinung wäre, sondern durch Strömungen im Wasser verursachte Bewegungen, so müssten doch die getödteten und leicht im Wasser flottirenden Paramaecien auch durch die infolge der Temperaturdifferenz im Wasser hervorgerufenen Strömungen in Bewegung gebracht und zu Ansammlungen zusammengetrieben werden. Das war aber nicht der Fall, die Paramaecien waren unter unseren Versuchsbedingungen auch nach langer Erwärmung noch ebenso gleich-

1) Julius Sachs, Flora 1876. p. 241.

mässig im Wasser vertheilt wie vorher und zeigten an keinem Ende der Wanne eine Ansammlung.

Ausser mit abgetödteten Paramaecien wurde derselbe Controlversuch auch noch mit anderen fein vertheilten Objecten gemacht, die sehr leicht beweglich waren. Zu diesem Zwecke sind sehr geeignet die mikroskopischen weissen Kalkkryställchen, die sich in den Kalksäckchen der Frösche finden und so leicht sind, dass sie sogar sehr schön die Brown'sche Molekularbewegung zeigen. Diese kleinen Objecte wurden als feines Pulver gleichmässig im Wasser der Ebonitwanne vertheilt und konnten auf dem dunklen Grunde sehr leicht beobachtet werden. Aber auch hiermit ergab sich unter derselben Versuchsanordnung wie bei den thermotropischen Experimenten kein anderes Resultat, als mit den abgetödteten Paramaecien. Am kleinen Ende der Wanne wurde selbst bei sehr hohen Temperaturen eine Ansammlung bewirkt.

Es unterliegt also keinem Zweifel, dass wir in den von uns beobachteten Thatsachen eine an das Leben der betreffenden Objecte geknüpfte Erscheinung vor uns haben, und zwar einen wahren Thermotropismus.

Die Möglichkeit, dass in unseren Versuchen noch andere Reize in Wirkung kommen und Richtungsbewegungen hervorrufen könnten, kann sehr kurz erledigt werden. Von Heliotropismus kann nicht die Rede sein, da bis jetzt eine Wirkung des Lichtes auf Paramaecien überhaupt nicht nachgewiesen werden konnte. Aber selbst wenn eine solche vorhanden wäre, dann hätte keine der unserigen ähnliche Erscheinungen hervorgerufen werden können, da die Lichtstrahlen in allen unseren Versuchen quer gegen die Wanne einfielen. Es hatte also höchstens eine heliotropische Ansammlung an einer der Lichtseite zu- oder von ihr abgewendeten Längsseite der Wanne eintreten können und das war niemals der Fall. Geotropische Wirkungen aber können aus analogen Gründen ebensowenig bei unseren Erscheinungen im Spiele sein. Schliesslich könnte man noch an chemotropische Wirkungen denken. In der That scheint es auch, als ob diese in einzelnen Fällen die Versuche beeinflussten, denn es kam bisweilen vor, dass sich die Infusorien an gewissen Stellen sammelten, die nicht der thermotropischen Wirkung entsprachen. Aber diese Ansammlungen waren von der Erwärmung unabhängig und bleiben auch nach Fortfall der Temperaturdifferenz, während die wahren thermotropischen Er-

scheinungen nur durch bestimmte Temperaturdifferenzen hervorgerufen werden konnten und sich wieder zerstreuten, sobald sich die Temperatur ausglich. Nach alledem kann nicht der geringste Zweifel mehr bestehen, dass unsere Erscheinungen in der That thermotropische Wirkungen sind.

Schlussbemerkungen.

Ueberblicken wir zum Schluss noch einmal die Wirkungen der Wärme auf die Richtungsbewegungen der Paramaecien, so sehen wir, dass unter den vorstehenden Untersuchungen vor allem zwei Thatsachen von allgemeinem Interesse sind. Es besteht kein Zweifel darüber, dass der Thermotropismus eine Lebenserscheinung der einzelligen Organismen, also eine Eigenschaft der lebendigen Substanz ist. Dieser Satz führt zu der naheliegenden Annahme, welche auch aus unseren unmittelbaren Versuchen hervorgeht, dass das Protoplasma mit einer sehr feinen Reactionsfähigkeit auf Reize begabt ist. Die ausserordentlich grosse thermotropische Empfindlichkeit der Protoplasmasubstanz erhellt aus der oben angegebenen Thatsache, dass so minimale Temperaturdifferenzen wie etwa $0,01^{\circ}$ C. schon im Stande sind, eine lokomotorische Orientirung in der Richtung des Individuums hervorzurufen. In manchen Fällen wird an den Paramaecien schon von einer Intensitätsdifferenz von $0,005^{\circ}$ C. ein thermotropischer Effect ausgelöst. Derselbe ist aber viel bedeutender bei grösseren Temperaturunterschieden, bei welchen sich die Paramaecien energischer bewegen und schneller dem Optimum zuschwimmen. Es scheint also ein Verhältniss zwischen der Grösse der Reizintensität resp. Reizdifferenzgrösse und dem thermotropischen Effect zu existiren, obwohl es zunächst noch unmöglich ist, dieses Verhältniss näher zu bestimmen. Jedenfalls spricht die genannte Thatsache zu Gunsten der Annahme, dass allgemein ein bestimmtes Verhältniss zwischen Reizintensität und Protoplasmareaction existirt.

Die feine thermotropische Reizbarkeit des Protoplasmas muss dem anderen feinen Unterscheidungsvermögen derselben an die Seite gestellt werden, wie sie im Helio-, Chemo- und Geotropismus zum Ausdrucke kommt. Jensen hat in seiner oben citirten Arbeit festgestellt, dass kleine Protisten noch Druckdifferenzen wahrnehmen können, welche der Höhe einer Wassersäule von etwa 0,01 mm entsprechen.

Was die speciellen Ursachen der richtenden Wirkung der Wärme auf niedere Organismen anbelangt, so müssen wir wie alle bewegungsrichtenden Wirkungen der Reize auch die thermotropischen Erscheinungen nur allein als eine Folge der Intensitätsdifferenzen betrachten. Das geht aus den zahlreichen Beobachtungen hervor, die wir im Verlauf unserer Versuche angestellt haben, besonders deutlich aber aus einem eigens daraufhin angestellten Versuch.

Wenn man in der ganzen Ausdehnung der Wanne, die mit paramaecienhaltigem Wasser gefüllt ist, eine constante und gleichhohe Temperatur herstellt, was leicht zu machen ist, so kann man sich überzeugen, dass bei dieser überall gleichen Temperatur die Paramaecien keine bestimmt gerichtete Bewegung äussern. Man bemerkt nur unregelmässig gerichtete, mehr oder wenig lebhaft, von der Höhe der Temperatur abhängende Bewegungen, ohne dass eine Orientirung zu bemerken ist, wenn auch die Temperatur der ganzen Wanne in der Region der Temperaturdifferenzen liegt, welche gewöhnlich energische thermotropische Bewegungen hervorrufen. Es genügt aber, plötzlich die Temperatur auf einem Ende der Wanne zu erniedrigen resp. zu erhöhen, um sofort durch so entstandene Temperaturdifferenz positiven oder negativen Thermotropismus hervorzurufen. Dieser Versuch zeigte mit voller Klarheit, dass die thermotropischen Erscheinungen bei niederen Organismen durch Wirkung von Reizdifferenzen zu Stande kommen. Zweifellos wirken die absoluten Temperaturgrößen auch auf die Bewegungen der Protisten, die überhaupt nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen sich bewegen können, aber Richtungsbewegungen können nur durch Reizdifferenzen hervorgerufen werden. Ein durch eine bestimmte Temperaturdifferenz orientirtes Paramaecium durchläuft die ganze Länge der Wanne; auf jedem Punkte derselben findet es die betreffende Reizdifferenz, die ihre richtende Wirkung ausübt, und eine entsprechende Axeneinstellung unterhält. Selbst wenn durch irgend eine andere Ursache das Protist einmal seine Axeneinstellung verlassen würde, so würde es doch immer wieder zurückgezwungen werden durch die Wirkung der Temperaturdifferenz.

Es ist also ohne Weiteres klar, dass die locomotorische Orientirung in der Richtung direkt durch Intensitätsdifferenzen des thermischen Reizes bestimmt ist; der Wärmereiz an sich wirkt

nur als Kraft, die motorische Wirkungen auslösen kann, dieselbe aber nicht zu orientiren im Stande ist. Wenn also der Effect des Reizes als Wirkung der Intensitätsdifferenzen aufzufassen ist, so muss die grosse thermotropische Reactionsfähigkeit des Protoplasma als eine sehr feine Unterschiedsempfindlichkeit betrachtet werden, und es wäre interessant, die Gesetzmässigkeit derselben im Sinne der Psychophysik zu bestimmen, ein Gegenstand, auf den wir in einer späteren Arbeit zurückzukommen hoffen.

Durch die positiv thermotropischen Wirkungen niedriger Temperaturen wird die Vorstellung nahe gelegt, dass die Kälte in analoger Weise als Reiz wirken und zwar Erregung erzeugen könne, wie es von der Wärme bekannt ist. Die Thatsache des positiven Thermotropismus scheint uns daher ein sehr wichtiger Beitrag zur Physiologie des Temperatursinnes zu sein.

Bis jetzt ist ja die Frage nach der erregenden Wirkung der Kälte noch immer nicht in genügender Weise untersucht worden. Manche Physiologen bestreiten bekanntlich, dass die Kälte ein Reiz mit erregender Wirkung sei. So gelangt Pflüger¹⁾ z. B. auf Grund seiner Vorstellungen über das Wesen des Lebensprocesses zu der Ansicht, dass nur steigende Temperatur eine Erregung erzeugen könne, während mit sinkender Temperatur die Lebensprocesse an Intensität abnehmen. Diese Vorstellung, die zweifellos von vornherein viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, ist aber nur schwer mit gewissen Thatsachen zu vereinigen, und so hat Pflüger selbst die reflectorischen Erregungswirkungen der Kälte am Körper der Warmblüter nur mit Hilfe einer Hypothese in Einklang mit seiner allgemeinen Vorstellung von der Wirkung sinkender Temperaturen zu bringen vermocht. Die Erscheinungen des positiven Thermotropismus liefern eine neue Thatsache, die auf Grund der allgemeinen Vorstellung, dass die Lebensprocesse mit sinkender Temperatur abnehmen, paradox erscheinen muss, weil es sich hier anscheinend um eine ganz analoge Wirkung niedriger Temperaturen handelt, wie wir sie beim negativen Thermotropismus von höheren Temperaturen sehen. Wenn wir eine Wanne mit paramaecienhaltigem Wasser mit dem einen Ende auf Eis setzen

1) Pflüger, Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. In diesem Archiv Bd. X. 1875.

2) Pflüger, Ueber Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. *ibid.* Bd. XVIII. 1878.

und das andere schwach erwärmen, so gehen die Paramaecien mit grosser Geschwindigkeit von der kälteren Seite fort und genau derselbe Vorgang wird umgekehrt durch die Wärme erzeugt, sobald wir das eine Ende der Wanne über das Optimum erwärmen, während das andere etwas kühler bleibt. In einem Falle werden die Paramaecien durch die Kälte, im andern durch die Wärme vertrieben. Es ist daher etwa sich vorzustellen, dass der negative Thermotropismus auf einer erregenden Wirkung der Wärme beruhen, während der positive Thermotropismus durch eine lähmende Wirkung der Kälte zu Stande kommen sollte. Indessen vielleicht lässt sich auch dieses scheinbare Paradoxon einmal in Einklang bringen mit der allgemeinen Vorstellung von der Beeinflussung der Lebensprocesse durch die Temperatur.

Zum Schluss mögen noch der biologischen Bedeutung des Thermotropismus einige Worte gewidmet werden. Die Erwähnung dieses Punktes ist um so wichtiger, als der Thermotropismus nur ein specieller Fall der allgemeinen Reizbarkeit des Protoplasmas ist, das auf verschiedene Reizqualitäten ebenso wie auf Wärmereize durch eine locomotorische Orientirung reagirt. Wenn man die richtende Wirkung der Wärme auf die Bewegungen der Infusorien näher betrachtet, so findet man in denselben eine ausgesprochene Zweckmässigkeit, die es den winzig kleinen Organismen ermöglicht, diejenigen Temperaturverhältnisse aufzusuchen, die für die Erhaltung des individuellen Lebens am günstigsten sind. Das Leben der niedrigen Organismen liefert uns zahlreiche Beispiele dafür, dass die Thiere schädlichen Temperaturen ausweichen, und günstige aufsuchen, dass sie den ganzen Winter in den tieferen und wärmeren Schichten der von ihnen bewohnten Medien (wie *Aethalium* in der Lohe) verbringen und im Frühling wieder zu den oberflächlichen erwärmten Schichten zurückkehren. Diese für die Erhaltung der Art äusserst zweckmässige Wanderung der Organismen wird vor allem durch die thermotropischen Eigenschaften des Protoplasmas ermöglicht. Wenn man aber in Betracht zieht, dass die Wärme überhaupt eine grosse Bedeutung für die lebendige Substanz hat und dass der Wärmereiz ohne Zweifel zu den Reizen gehört, mit welchen die einzelligen Organismen im normalen Leben am meisten in Berührung kommen, so liegt es auf der Hand, welche bedeutende Rolle dem Thermotropismus im Leben der niederen Organismen zukommt.