

(Aus dem physiologischen Institut zu Jena.)

Untersuchungen über den Galvanotropismus.

Von

Karl Ludloff.

Hierzu Tafel VII.

Einleitung

Im Jahre 1889 wurde von Verworn in seiner ersten Mittheilung über „die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom“ ein eigenthümliches Verhalten der Wimperinfusoriengattung *Paramecium* gegenüber dem galvanischen Strom beschrieben, das sich nach der Schilderung Verworn's in folgender Erscheinung äussert¹⁾: „Bringt man auf den Objektträger zwischen die Leistenelektroden einen Tropfen der von *Paramecien* milchig getrübbten Flüssigkeit, so sind die Protisten in derselben gleichmässig vertheilt und schwimmen nach allen Richtungen wild durcheinander. Schliesst man jetzt den konstanten Strom, so zeigt sich folgende Erscheinung: Im Moment der Schliessung drehen sich sämmtliche *Paramecien* wie auf Kommando mit dem vorderen Körperpol nach der negativen Elektrode, und der ganze Haufen schwimmt mit gleichmässiger Geschwindigkeit auf dieselbe zu. In ganz kurzer Zeit ist die Anodenseite des Tropfens vollständig frei von *Paramecien*, nicht ein einziges ist mehr zurückgeblieben, dagegen ist der ganze Haufen jetzt in dichtem Gedränge an der Kathode versammelt. Solange der Strom geschlossen bleibt, verharren die Protisten hier, wird der Strom aber geöffnet, so wenden sich sofort alle *Paramecien* wieder mit ihrem vorderen Körperende nach der Anode zu und schwimmen in der Richtung auf dieselbe los. Wieder nach kurzer Zeit ist die Kathode vollständig verlassen und der grösste Theil hat sich an der Anode angesammelt. Die Ansammlung wird jedoch jetzt

1) E. Pflüger, Archiv f. Physiol. Bd. XLV. S. 27.

keine so vollständige wie nach der Schliessung an der Kathode, sondern die Paramaecien beginnen bald wieder nach allen möglichen Richtungen hin durcheinander zu schwimmen, und es dauert nicht lange, so ist die gleichmässige Vertheilung im Tropfen wieder hergestellt. So oft man den Strom wieder schliesst, tritt dieselbe Erscheinung mit derselben Präcision wieder ein.“ Dass es sich bei dieser Wendung der Paramaecien vom positiven nach dem negativen Pole nicht um eine kataphorische Wirkung des Stromes handelte, konnte Verworn bereits in seiner ersten Arbeit nachweisen durch die Thatsache, dass einerseits narkotisirte oder abgetötete Paramaecien sich bei den angewandten Stromintensitäten überhaupt nicht von der Stelle bewegten und dass andererseits ein passiver Transport viel kleinerer Theilchen bedeutend langsamer und erst bei sehr viel höheren Intensitäten erfolgte. Durch die spätere Entdeckung, dass gewisse andere Infusorienformen sich nach Schliessung des Stromes gerade in entgegengesetzter Richtung bewegten und sich in jeder Beziehung umgekehrt verhielten wie Paramaecium, war übrigens jeder Gedanke an eine kataphorische Wirkung von selbst ausgeschlossen. Offenbar lag hier also eine analoge Wirkung des galvanischen Reizes vor, wie sie der Lichtreiz im Heliotropismus, der chemische Reiz im Chemotropismus etc. zu Stande bringt und wie sie bereits Hermann an Kaulquappen als Wirkung des galvanischen Stromes beobachtet hatte, so dass Verworn das Verhalten der Paramaecien passender Weise als „Galvanotropismus“ bezeichnete.

Die Axeneinstellung des Paramaecienkörpers in die Stromesrichtung, welche die nothwendige Vorbedingung des Galvanotropismus ist, führte Verworn bereits in seiner ersten Mittheilung auf die Erregung wenigstens eines Körperpols zurück, wie sie auch im Heliotropismus, Chemotropismus etc. durch den einseitig einwirkenden Reiz erzeugt wird. Allein erst in seiner zweiten Arbeit konnte Verworn durch Anwendung stärkerer Reize aus den Contractionerscheinungen des Körpers nachweisen, welcher Körperpol der erregte war. Es stellte sich dabei heraus, dass bei den nach der Kathode schwimmenden Infusorienformen der anodische Körperpol bei starken Stömen contrahirt und bei übermaximalen sogar zerstört wurde. Damit war zwar die eine bedeutsame Frage entschieden, aber es ergiebt sich nunmehr eine Anzahl weiterer wichtiger Probleme, von denen Verworn bereits im Laufe seiner

weiteren Untersuchungen auf einige hingewiesen hat. Zunächst war es Verworn gerade bei *Paramecium*, das den Ausgangspunkt für die Untersuchung gebildet hatte und als Paradigma für den Galvanotropismus gelten kann, wegen der festeren Beschaffenheit des Körperplasmas nicht gelungen, Zerfallerscheinungen am anodischen Körperpol hervorzubringen. Vor allem aber fehlte noch vollständig eine Vorstellung darüber, wie durch die polare Erregung eine galvanotropische Axeneinstellung hervorgebracht werde. Dazu kam, dass auch Verworn schon einige Beobachtungen darüber machte, dass die galvanotropische Bewegung bei *Paramecium* und anderen Infusorien je nach der Stromstärke gewisse Modificationen zeigt, für die sich noch keine genügende Erklärung ergab. So machte z. B. Verworn folgende Beobachtung¹⁾: „Wird der Strom geschlossen, so ist die gewöhnliche Wirkung die, dass die vorher schnell durch das Wasser taumelnden Ciliaten sofort eine geringere Schwimgeschwindigkeit annehmen und in ziemlich gerader Richtung mit dem Vordertheil voran auf die Kathode losschwimmen. Die Abnahme der Geschwindigkeit beruht darauf, dass durch den galvanischen Strom die Wimperbewegung in der Weise beeinflusst wird, dass die Wimpern in geringerer Amplitude um eine andere Mittellage zu schwingen beginnen, eine Erscheinung, die bei vielen Ciliaten als Folge der galvanischen Reizung auftritt.“ An anderer Stelle²⁾: Nun kommen häufig gewisse Abweichungen von dem obigen Verhalten vor, deren Ursache bis jetzt noch nicht ergründet werden konnte. Bisweilen nämlich geschieht es, dass bei Schliessung des Stromes alle oder die Mehrzahl der Individuen eines Tropfens zwar sofort ihre Axe einstellen, so dass der vordere Körperpol nach der Kathode gerichtet ist, dass sie aber trotzdem langsam rückwärts nach der Anode schwimmen. Dieses Verhalten macht einen ganz typischen Eindruck: „Es sieht aus, als ob die Protisten ihren Körper rückwärts mit vieler Mühe nach der Anode hin zu bewegen strebten und dabei gegen grossen Widerstand anzukämpfen hätten“³⁾. „Welches aber die Ursachen für das verschiedene Verhalten des Wimperschlages sind, habe ich nicht ermitteln können. Vielleicht spielt hierbei die Intensität des Stromes

1) E. Pflüger, Archiv f. Physiol. Bd. XLVI. S. 278.

2) ibid. S. 278.

3) ibid. S. 279.

eine Rolle, obgleich mir darauf hingerichtete Versuche keine Resultate lieferten; vielleicht sind auch innere Zustände die Ursache dieser Verschiedenheiten.“

Unter diesen Umständen lag es nahe, die Untersuchungen über die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom besonders an *Paramaecium aurelia* wieder aufzunehmen und zu beobachten, in welcher Weise die verschiedenen Stromesintensitäten galvanotropisch wirksam sind. Besonders aber schien es interessant, den Mechanismus der Axeneinstellung bei einer so günstigen Infusorienform wie *Paramaecium aurelia* etwas genauer zu analysiren, da bei der vollkommenen Analogie des Galvanotropismus mit den richtenden Wirkungen anderer Reize später aus diesen Untersuchungen einmal Licht auch auf jene Erscheinungen fallen dürfte.

Methode der Untersuchung. Makroskopische und mikroskopische Beobachtungen.

Um zunächst im Ganzen einen Ueberblick über die Wirkung verschiedener Stromesintensitäten zu erhalten, wurde zuerst makroskopisch das Verhalten der *Paramaecien* beobachtet, indem mit der Uhr die Zeit festgestellt wurde, die verstrich, ehe die Infusorien von der einen Seite a der von Verworn angegebenen Electroden nach der andern a_1 gelangten. Diese Electroden bestehen im Wesentlichen aus zwei, parallel zu einander auf einem grösseren Objectträger aufgeklebten Leisten von porösem Thon, a und a_1 , deren Enden durch zwei parallele Wälle von nichtleitendem Wachs-Colophoniumkitt b und b_1 mit einander verbunden sind (vergl. Fig. 1). Bei den makroskopischen Versuchen wurde die Zeit gerechnet vom Moment des Schliessens, Wendens oder Oeffnens bis zu dem Zeitpunkte, an dem die Hauptmasse der Infusorien am Ziele angelangt war. Da bei gewissen Stromesintensitäten viele Nachzügler vorkommen, so muss natürlich eine gewisse Willkürlichkeit, in einem bestimmten Moment den Abschluss der Bewegung anzunehmen, mit in Betracht gezogen werden. Daher sind die angegebenen Zahlen Mittelwerthe aus sehr vielen derartigen Versuchen, so dass die Fehlerquelle bis zu gewissen Grenzen vermindert ist.

Da es sich bei den makroskopischen Beobachtungen oft empfiehlt, recht viele *Paramaecien* auf einem Raum zusammen-

gedrängt zu haben, so wurde zur Erreichung dieses Zweckes folgendes Verfahren angewandt. Mit der Pipette wurden die *Parameecien* mit ihrer Nährflüssigkeit den Kulturgefässen entnommen, dann in verschiedene, lange und möglichst enge Reagensgläser überführt und diese bis oben gefüllt. Infolge ihres negativen Geotropismus¹⁾ sammeln sich in kurzer Zeit fast sämtliche darin enthaltenen *Parameecien* nahe der Oberfläche an und verharren hier auf einem kleinen Raum zusammengedrängt oft tagelang. Entnimmt man aus dieser oberen Schicht dann einen Tropfen mit der Pipette, so hat man oft die 10—20fache Anzahl gegen sonst in einem Tropfen. Dieses Verfahren hat ausserdem noch den Vortheil, dass man dadurch den Transport störender Körper, wie Schlammartikel, Halmstücken ins Beobachtungsfeld vermeidet.

Die weiteren Vorbereitungen zu den beabsichtigten Versuchen bestanden in Folgendem: Als Stromquelle dienten zwei kleine, je 30 Paar Zink- und Kohlencylinder enthaltende Chromsäure-Tauchbatterien. Als Electroden wurden die auch von *Verworn* angewandten unpolarisirbaren Pinselelectroden benutzt, die an die Thonleisten des Objectträgers angelegt wurden. Das Kästchen des Objectträgers selbst war von quadratischer Grundfläche, von 9 mm Seitenlänge (Fig. 1). In den Stromkreis war ein Multiplicator, ein Stöpselrheostat, eine *Pohl'sche* Wippe und ein Quecksilberschlüssel eingeschaltet. Die Anordnungen waren so getroffen, dass ein Grad des Multiplicatorausschlages bei einem Nebenschluss von 29 S. E. einer Stromstärke von 0,06 M. A. entsprach.

Einfluss der verschiedenen Stromesintensitäten auf die Axeneinstellung und die Schwimgeschwindigkeit.

Nach diesen Vorbereitungen wurden in das Kästchen ein paar Tropfen der von *Parameecien* milchig getrübbten Flüssigkeit gebracht. Auf der dunkeln Unterlage war die ganze Fläche gleichmässig bedeckt mit weissen Pünktchen, die sich hurtig durcheinander bewegten.

Jetzt wurde der Strom von 0,06 M. A. geschlossen. Im Allgemeinen war eine gewisse Bewegung nach der Kathode zu sehen,

1) Paul Jensen, Ueber den Geotropismus niederer Organismen, E. Pflüger, Archiv f. Physiologie. Bd. 53. S. 428 u. folg.

viele Individuen schwammen aber auch nach der entgegengesetzten Seite oder in schiefer Richtung zum Strom, nach circa 20 Sekunden war das anodische Drittel der Flüssigkeitsmasse fast vollständig verlassen, während die Infusorien sich in der Mitte und an der Kathode lebhaft durcheinander bewegten. Nach Umlegen der Wippe war nach 20 Secunden dieselbe Ansammlung in umgekehrter Richtung eingetreten. Nach dem Oeffnen war bald wieder die vor der Reizung beobachtete Vertheilung zu erkennen.

0,12 M.A. Es waren schon deutlichere Richtungserscheinungen wahrzunehmen, wenn auch immer noch einige Infusorien in entgegengesetzter Richtung schwammen. Nach 20 Secunden war das kathodische Drittel der Flüssigkeitsmasse besetzt, der übrige Raum frei von *Paramaecien*. Nach der Wendung war nach 20 Secunden dieselbe Ansammlung in umgekehrter Richtung vollendet. Nach dem Oeffnen sah man sämtliche *Paramaecien* nach der entgegengesetzten Seite eilen und nach 20 Secunden war die anfängliche, vor der Reizung beobachtete Raumvertheilung wieder hergestellt.

0,30 M.A. Nach 18 Secunden waren alle *Paramaecien* an der Kathode, keine im übrigen Raum, nach der Wendung nach 18 Secunden alle an der neuen Kathode angesammelt. Nach dem Oeffnen schwammen alle in entgegengesetzter Richtung, und nach 20 Secunden war wieder die frühere Zerstreuung eingetreten.

0,36 M.A. Nach 14 Secunden waren alle an der Kathode versammelt, der übrige Raum vollständig verlassen, nach der Wendung waren nach 14 Secunden alle an der neuen Kathode. Nach dem Oeffnen schwammen alle in entgegengesetzter Richtung, und nach 20 Secunden war wieder die frühere Zerstreuung eingetreten.

0,42 M.A. Hierbei waren fast ganz dieselben Verhältnisse vorhanden als bei 0,36 M.-A.

0,60 M.A. Nach der Schliessung und Wendung war die Ansammlung an der Kathode nach 25 Secunden beendet. Nach dem Oeffnen schwammen alle in entgegengesetzter Richtung und nach 20 Secunden war wieder die frühere Zerstreuung eingetreten.

0,90 M.A. Nach Schliessung und Wendung war nach 40 Secunden die Ansammlung an der Kathode beendet. Nach dem Oeffnen schwammen alle in entgegengesetzter Richtung, und nach 20 Secunden war wieder die frühere Zerstreuung eingetreten.

1,20 M.A. Nach Schliessung und Wendung trat nach 60 Se-

cunden die Ansammlung an der Kathode ein. Beim Oeffnen schwammen alle nach der entgegengesetzten Richtung und nach 20 Secunden war die frühere Zerstreuung wieder eingetreten. Jetzt kamen schon viele Nachzügler vor, und es liess sich hier der Moment der Ankunft schon nicht mehr genau feststellen. Während bei 0,36 und 0,42 M.A. die Paramaecien in dichtem Geschwader ankamen und an der Kathode wie eine Schaar Staare im Röhricht einfielen, so dass man ganz genau angeben konnte: in diesem Moment ist die Bewegung abgeschlossen, waren jetzt die Paramaecien über die ganze Fläche zerstreut und kamen allmählich und einzeln an.

1,5 M.A. Es war keine Zeit mehr genau anzugeben, die Infusorien schienen gegen ein Hinderniss zu kämpfen, viele blieben zurück, andere wurden ein ganzes Stück zurückgetragen. Nach dem Oeffnen nach 20 Secunden war wieder die alte Zerstreuung vorhanden.

Ueberblicken wir die Versuchsreihe, so fällt uns auf,

1. dass oberhalb des Schwellenwerthes von 0,06 M.A. in allen Fällen eine Richtung nach der Kathode hin besteht, wenn sie auch bei den schwächsten Strömen weniger deutlich ausgesprochen ist;

2. dass die Fortbewegungsgeschwindigkeit der Paramaecien nicht proportional der Stromstärke wächst. Während sie anfangs allmählich ansteigt, bis sie bei 0,36–0,42 M.A. ihr Maximum erreicht hat, wird sie von hier an sehr bald geringer und zuletzt von 1,2 M.A. an ausserordentlich verlangsamt;

3. dass die Geschwindigkeit nach dem Oeffnen immer die gleiche ist, gleichgültig, ob sie während der Stromdauer verlangsamt oder beschleunigt war.

Diese letzte Thatsache können wir übrigens verwenden zur Bestimmung der ursprünglichen Fortbewegungsgeschwindigkeit der unbeeinflussten Paramaecien, die sonst schwer zu ermitteln ist. Es wurden allerdings Versuche mit dem Ocularmikrometer gemacht, aber einerseits erwies die Grösse der Paramaecien bei der Kleinheit des Gesichtsfeldes sich sehr störend, andererseits liess die oft gebrochene und gekrümmte Schwimmbahn des Infusoriums einen Maassstab nicht anlegen. Zur Ermittlung der normalen Fortbewegungsgeschwindigkeit kommt uns noch folgende Thatsache zu Hülfe. Hat man eben durch die Pohl'sche Wippe

den Strom gewendet und schwimmen die *Paramaecien* nun eben wieder in der Richtung auf die neue Kathode, und man öffnet jetzt den Strom, so behalten die *Paramaecien* ihre eingeschlagene Richtung bei und schwimmen ruhig in der Richtung auf die Thonleiste weiter, die soeben noch Kathode war.

Bei einer Stromesintensität von 0,30 M.A. ist bei diesem Verfahren keine Abnahme oder Zunahme der Geschwindigkeit wahrzunehmen, hat man dagegen eben einen Strom von 1,50 M.A. angewandt, so scheinen die *Paramaecien* vom Moment des Oeffnens an eilig auf ihr Ziel loszuschiessen, während sie sich soeben noch mit vieler Mühe nach der Kathode hin durchkämpften. Da also die *Paramaecien* nach dem Oeffnen stets in gleicher Geschwindigkeit zunächst noch eine Strecke in gerader Richtung weiter schwimmen, ehe sie sich wieder zerstreuen, so können wir hierbei ihre gewöhnliche Schwimgeschwindigkeit am besten bestimmen und erhalten so die Geschwindigkeit von 18 Sec. zur Durchmessung einer Strecke von 9 mm als die normale Fortbewegungsgeschwindigkeit. Haben wir nun bei einer Stromesintensität von ca. 0,4 M.A. das Maximum der Geschwindigkeit von 14 Sec. gesehen, so wird es klar, dass die Steigerung der Geschwindigkeit durch den galvanischen Strom nur eine geringe ist. Zum Vergleich wurde ein anderer Reiz angewendet. Erwärmt man die Flüssigkeit, in der die *Paramaecien* leben, auf 32° Celsius, eine Temperatur, in der dieses Infusorium noch gut existieren kann, so sehen wir unter dem Mikroskop die *Paramaecien* viel schneller kreuz und quer umherschwimmen.

Wir sehen also einerseits, dass die Schwimgeschwindigkeit nicht proportional der Stromesintensität wächst und andererseits, dass sie innerhalb der Intensitätsgrenzen, wo sie überhaupt wächst, nur eine ziemlich geringe Steigerung erfährt.

Während der bisherigen Beobachtungen war es mehrmals aufgefallen, dass die *Paramaecien* an der Kathode versammelt blieben, selbst wenn der Strom oft recht lange geschlossen blieb, eine Erscheinung, [die in einem gewissen Gegensatz mit den Erfahrungen über die Wirkung der Stromesdauer auf den Muskel steht. Es wurden daher einige Versuche mit verschiedenen starken Strömen gemacht. Bei verschiedenen Strömen von 0,18—0,60 M.A. blieben die *Paramaecien* über eine Stunde an der Kathode versammelt

dann wurde gewendet, worauf sie ebenso prompt reagierten wie sonst. Bei Strömen von über 2,0 M.A. waren nach 10 Minuten einige an der Kathode angesammelt, andere noch mitten auf der Fläche scheinbar auf dem Wege nach der Kathode begriffen. Beim Wenden trat kein sichtbarer Erfolg ein. Unter dem Mikroskop zeigte sich aber, dass jetzt der grösste Theil der *Paramaecien* vernichtet war, die andern zwar noch lebten, aber körperlich so verändert waren, dass sie sich kaum von der Stelle bewegen konnten. Die Beobachtung schien interessant genug, um sie hier mit anzuführen.

Einfluss der verschiedenen Stromesintensitäten auf die Gestalt der Schwimmbahn.

Das oben schon angedeutete Phänomen des Kämpfens gegen einen Widerstand, des ruckweisen Schwimmens verlangte zur weiteren Untersuchung nothwendig die Benutzung des Mikroskops. Es wurden daher weitere Versuche unter dem Mikroskop, und da es sich um den Gebrauch eines möglich grossen Gesichtsfeldes handelte, zunächst mit schwacher Vergrösserung Objectiv AA + Ocular 2 (Zeiss) angestellt. Auf dem Objecttisch befand sich das *Paramaecien*kästchen mit demselben Flüssigkeitsquantum und denselben Pinselelektroden.

Bei dieser Vergrösserung betrachtet, erscheinen die *Paramaecien* als langgestreckte, ungefähr walzenförmige Körper, die ungefähr 4–5 mal so lang als breit sind. Während der mittlere Theil des Körpers ziemlich cylindrisch ist, erscheint der beim Schwimmen vorangekehrte stumpf abgerundet und in einer Richtung etwas flachgedrückt, und dieses verflachte Stück in einem kleinen Winkel um seine Längsaxe gedreht, so dass sich von vorn bis zur Mitte ein Stück Schraubenlinie hinzuziehen scheint, die als Rinne zur Mundbucht führt. Der hintere Körperpol endet in einer stumpfen Spitze. Bei stärkerer Vergrösserung sehen wir noch ausserdem, dass der Körper auf allen Seiten mit Wimpern bedeckt ist und dass das Infusorium durch fortwährenden Wimperschlag wie ein Boot durch seine Ruder fortbewegt wird. In der Mitte dieses einzelligen Organismus befindet sich ein ovaler Kern, an beiden Enden je eine ziemlich grosse pulsirende Vacuole, oder an deren Stelle mehrere kleine, im übrigen ist der ganze Körper mit kleinen Körnchen erfüllt (Fig. 2).

Solche Organismen schwammen zahlreich im Gesichtsfeld umher, rastlos, ohne jemals still zu liegen, kreuz und quer in jeder beliebigen Richtung, immer mit dem breiteren, stumpfen Pol voraus, die Spitze nach hinten gekehrt. Verfolgte man die Schwimmbewegung eines einzelnen näher, so sah man, dass es nicht in einer geradlinigen Bahn schwimmt, sondern dass es sich fortwährend um seine Längsaxe drehend in einer sehr langgestreckten Schraubenlinie durch das Wasser fortbewegt (Fig. 3a), wenn es irgendwo anstösst zurückzuckend oder durch eine Körperbiegung ausweichend.

Jetzt wurde ein Strom von 0,06 M.A. durch das Kästchen geleitet. Eine Wirkung war kaum wahrzunehmen, zwar schwammen verschiedene *Paramaecien* nach der Kathode hin, aber andere schwammen auch in schiefer und viele andere sogar in entgegengesetzter Richtung zum Strom. Der Strom wurde gewendet, und das Bild veränderte sich nicht wesentlich, ebenso wenig nach dem Oeffnen. Die Geschwindigkeit und die Form der Schwimmbahn schienen ganz dieselbe zu sein wie vor der Schliessung. Bei 0,12 M.A. schwammen entschieden mehr Infusorien nach der Kathode zu, beim Wenden in umgekehrter Richtung wie vorher, beim Oeffnen zurückkehrend. Die Geschwindigkeit und die Form der Schwimmbahn schienen dieselbe zu sein.

Bei 0,30 M.A. stellten sich alle Infusorien mit dem Vorderpol nach der Kathode ein, im geschlossenen Haufen durch das Gesichtsfeld schwimmend. Wurde jetzt der Strom nach der Wendung geöffnet, während sie mitten im Gesichtsfeld waren, so war gar kein Unterschied weder in der Richtung noch in der Geschwindigkeit wahrzunehmen.

Bei 0,36 M.A. stellten sich alle wieder mit dem Vorderpol in der Richtung nach der Kathode ein. Die Körperaxen parallel zu einander, schwammen sie in geschlossenem Haufen daher, beim Wenden wie auf Commando sich umkehrend. Die Schwimmbahn hatte dieselbe Gestalt wie bei den ungereizten *Paramaecien*, die Geschwindigkeit aber war etwas gesteigert. Letzters war besonders wahrzunehmen, wenn man die Infusorien nach der Wendung bis in die Mitte des Gesichtsfeldes kommen liess und dann öffnete, wobei die eingeschlagene Richtung bestehen blieb, die Geschwindigkeit aber etwas abnahm. Noch deutlicher war übrigens das Phänomen, wenn man einmal die *Paramaecien* bei gewendetem Strom in geschlossenen Haufen vorbeipassiren liess, das andere Mal den

gewendeten Strom unterbrach, bevor sie in's Gesichtsfeld eingetreten waren. Dann wurde es augenfälliger, dass bei geschlossenem Strom die Geschwindigkeit etwas grösser ist.

Bei 0,42 M.A. zeigten sich dieselben Verhältnisse. Bei 0,60 M.A. fiel vor allem die Veränderung der Schwimmbahn auf. Während bisher die *Paramaecien* in sehr gestreckter Schraubenlinie sich fortbewegten, waren jetzt die einzelnen Windungen mehr an einander gedrängt. Noch deutlicher war das bei 0,90 M.A. zu sehen, wo die Abweichungen der einzelnen Windungen von der Längsaxe der Schraubenbahn noch bedeutender waren (Fig. 3b und c). Besonders trat das hervor, wenn man nach der Wendung, sobald der Hauptzug mitten im Gesichtsfeld war, öffnete. Während sie eben noch kreuz und quer gerichtet ankamen, flogen sie sofort nach der Oeffnung scheinbar ganz geradlinig ihrem Ziele zu (Fig. 4, die Linie a b bezeichnet den Moment der Oeffnung). Dabei war auch die Körpergestalt etwas verändert, indem die *Paramaecien* gedrungenener und kürzer zu sein schienen.

Bei 1,20 M. A. war die Schwimmbahn und die Körpergestalt des *Paramaeciums* noch mehr verändert. Die Gestaltveränderung war besonders dadurch bedingt, dass das Hinterende schlanker und das Vorderende verdickt erschien, so dass der Körper mehr einer Keule glich. Die seitlichen Abweichungen von der Längsaxe der Schraubenbahn waren nicht mehr so bedeutend als vorhin. Sie schienen hauptsächlich zu Stande zu kommen durch Drehungen des Infusoriums um seinen Körpermittelpunkt nach rechts und links, nach oben und unten (Fig. 5). Merkwürdig war ferner das fortwährende Zurückzucken der Infusorien nach der Anode zu.

Bei 1,50 M.A. fiel vor allem wieder die grosse Gestaltveränderung auf. Die Infusorien glichen in Bezug auf den äusseren Contour mehr einer Rothweinflasche oder einem Flaschenkürbis. Das Hinterende war stark verjüngt, das Vorderende verbreitert, ja manchmal sogar kugelförmig gestaltet. Diese Körper waren mit dem breiten Vorderpol nach der Kathode gerichtet und bewegten sich langsam auf die Kathode zu, oft schienen sie geradezu still zu stehen und trotz der grössten Anstrengung nicht vorwärts zu kommen, oft schnellten sie in dieser Axeneinstellung ein Stück nach der Anode zurück, um sich dann wieder vorwärts zu bewegen. Zeitweilig kämpften sie sich mit Mühe nach der Kathode hin durch.

Fassen wir diese Beobachtungen zusammen, so kommen zu

den im vorigen Abschnitt geschilderten Erscheinungen noch einige neue hinzu: die Verschiedenheit der Form der Schwimmbahn der *Paramaecien* je nach der Stromstärke und die Ungleichförmigkeit der Bewegung bei starken Stömen von 1,20—1,50 M.A. sowie die eigenthümliche Veränderung der Körpergestalt.

Gelatinemethode.

Da wir von vornherein annehmen müssen, dass die hervorgehobenen Veränderungen der Geschwindigkeit und Richtung nothwendig ihre Ursache in verschiedenen Veränderungen am Körper des *Paramaeciums* selbst haben und da wir in Bezug auf die Körperform schon Veränderungen soeben gesehen haben, so wird es nunmehr unsere Aufgabe sein, den Körper selbst einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Wie aus der veränderten Schwimgeschwindigkeit hervorgeht, wird die Wimperthätigkeit durch den Strom beeinflusst. Wir werden also zuerst den Wimpern unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Am vortheilhaftesten für die Beobachtung der Wimperbewegung stellte sich die durch das Objectiv C und Ocular 4 (Zeiss) gegebene Vergrößerung heraus. Leider aber verschwinden die durch den galvanischen Strom gereizten Infusorien so schnell aus dem Gesichtsfeld, dass wir kaum etwas Genaueres sehen können. Wir würden also schwerlich zu einer sicheren Beobachtung kommen können, wenn wir nicht ein Mittel hätten, die Fortbewegungsgeschwindigkeit der *Paramaecien* zu vermindern, ohne die regelmässige Wimperthätigkeit zu schädigen, und das Infusorium in diesem Zustande im Gesichtsfelde festzuhalten. Dieses Verfahren besteht darin, die *Paramaecien* in ein anderes weniger flüssiges Medium zu versetzen, nämlich in eine Gelatinelösung. Eine Methode, die von Jensen angewendet und bereits ausführlicher im biologischen Centralblatt Bd. XII, No. 18 u. 19, S. 556 u. folg. beschrieben worden ist. In unserem Falle wurden einige Tropfen mit recht viel *Paramaecien* in ein Reagensglas übergeführt, dann ebenso viel Tropfen einer leicht erwärmten 3% Stammgelatinelösung hinzugethan, umgeschüttelt und mit Hülfe einer Pipette ein Tropfen zur Beobachtung unter das Mikroskop gebracht.

War die Gelatine zu steif, dann wurden nach und nach immer mehr *Paramaecien* in ihrem gewöhnlichen Medium der Lösung im Reagensglase zugesetzt, bis der richtige Grad erreicht war. Die Gelatine muss ungefähr eine 0,8—1% Lösung darstellen. Darauf zu achten ist ferner, dass die Gelatine mit filtrirtem *Paramaecien*wasser angemacht wird, nicht mit destillirtem, weil sonst die *Paramaecien* sehr bald zu Grunde gehen. Es bedarf oft sehr vieler Versuche und häufigen Probierens, ehe man die richtige Consistenz der Lösung gefunden hat. Ist die Masse zu leichtflüssig, so bewegen sich die Infusorien fast eben so schnell wie in ihrem gewohnten Medium; ist sie nur um ein geringes zu steif, so schwimmen sie nicht mehr ruhig einher, sondern wenden sich bald rechts, bald links, zucken zurück und schnellen wieder vor. Ist die Lösung noch etwas steifer, so können sie sich allerdings durch Wimperschlag kaum von der Stelle bewegen, krümmen und winden sich aber in der Gelatine herum, so dass kein Moment der Ruhe eintritt. Dabei verlieren sie ihre normale Gestalt und vom regelmässigen Wimperspiel ist nichts mehr zu sehen. Hat man dagegen endlich den richtigen Consistenzgrad erreicht, so schwimmen sie ruhig und gleichmässig langsam durch das Gesichtsfeld, so dass man ihnen bequem mit den Augen folgen kann, und die Gestalt ist gegen früher unverändert. Dieser Consistenzgrad ist umso schwerer zu treffen, als schon die geringste Veränderung der Zimmertemperatur, ja die längere Beleuchtung mit dem Hohlspiegel des Mikroskops bei hellem Sonnenschein, der Lösung unter dem Deckglas eine andere Consistenz verleiht und so die aufgewandte Mühe zu nichte macht.

Eine andere Schwierigkeit zeigte sich weiter darin, ein *Paramaecium* in der Gelatinelösung mit dem constanten Strom so zu reizen, dass man von vornherein über die Richtung des Stromes in der Flüssigkeit orientirt war. Es musste also die Gelatinelösung parallel durchströmt werden. Da wir mit stärkeren Vergrösserungen beobachten mussten, so war ein Deckglas nothwendig und der Gebrauch des vorhin angewandten Kästchens mit seiner verhältnissmässig doch beträchtlichen Tiefe und dem störenden Meniscus unmöglich. Schliesslich nach manchem fruchtlosen Versuch mit Fliesspapierleitern etc. stellte sich folgende Methode als sehr zweckmässig heraus. In der Mitte eines Objectträgers wurden zwei Kügelchen von plastischem, angefeuchtetem Thon breitgedrückt

und derart auseinander geknetet, dass die Höhe der so geschaffenen Thonfläche ungefähr $\frac{1}{2}$ mm betrug (Fig. 6). Die sich gegenüberstehenden Ränder wurden mit dem Messer scharf abgeschnitten, so dass ein 9 mm breiter Zwischenraum entstand. Dieser Zwischenraum wurde von Thonbröckchen gereinigt und von den beiden Längsseiten soviel von dem Thonbelag weggenommen, dass die Länge der beiden sich gegenüberstehenden, gradlinigen Seiten 15 mm betrug, gerade so viel, als ein gewöhnliches, quadratisches Deckglas Seitenlänge besitzt. Zwischen diese beiden Thonelectroden wurde nun ein Tropfen der ausprobierten Gelatinelösung mit den Paramaecien gebracht, das Deckglas darauf gelegt und etwas festgedrückt. War der Tropfen richtig bemessen, so musste er gerade ausreichen für den Raum unter dem Deckglas und mit den Rändern desselben abschneiden. Auf die beiden Thonflächen wurden dann die Pinselelectroden aufgesetzt. Im Uebrigen waren die Anordnungen dieselben wie die oben beschriebenen.

Dass die Zahlen des Galvanometers hier natürlich eine ganz andere Bedeutung haben wie oben, kann man wohl aus dem ungeheuren Unterschied der Dichte in diesem Leiter im Gegensatz zu der im Kästchen schon schliesen. Ausserdem waren die Thonelectroden, die bei jedem Versuch erneuert werden mussten, jedesmal, wenn man sich auch die grösste Mühe gab, sie gleich zu machen, bei diesen kleinen Verhältnissen gewissen unvermeidlichen Schwankungen ausgesetzt. Aber immerhin kann man bei ein und demselben Elektrodensystem bei sonst unveränderten Verhältnissen doch aus den angegebenen Zahlen die Reihenfolge der einzelnen Erscheinungen bei den verschiedenen Stromstärken ersehen.

Verschiedene Beeinflussung der Wimperthätigkeit und der Körpergestalt an der Kathode und an der Anode.

Wir haben also zwischen die beiden Thonelectroden den Gelatinetropfen gebracht, das Präparat unter dem Mikroskop eingestellt und die beiden Pinsel auf die Thonflächen aufgesetzt. Der Strom ist noch nicht geschlossen. Die Paramaecien schwimmen noch ruhig und gleichmässig im Gesichtsfeld umher. Beim Schwimmen ist das breitere Ende nach vorn gekehrt und wir sehen die Flimmerhaare in einem spitzen Winkel von ungefähr 45° zum Körperumriss nach hinten

gerichtet regelmässig schlagen, ungefähr wie die Ruder eines vielruderigen Bootes (Fig. 7 a). Dabei dreht sich das Infusorium fortwährend um seine Längsaxe und schraubt sich so durch die Flüssigkeit dahin. Stösst das *Paramaecium* irgendwo an, so kommt es oft vor, dass es plötzlich zurückzuckt. Dann sehen wir eine kurze Zeit den hinteren spitzen Körperpol als Bug dienen und die Wimpern in umgekehrter Stellung als vorhin nach dem breiteren Körperende umgeschlagen (Fig. 7 b). Während sie bei Fig. 7 a am breiten Vorderkörperpol fest anliegend erscheinen, stehen sie dann bei Fig. 7 b darüber hinaus, und liegen umgekehrt dem spitzen, jetzt nach vorn gekehrten Körperpol glatt an.

Wir sehen gewöhnlich unter dem Mikroskop nur die Flimmerhaare, die in der Ebene parallel zum Objectträger stehen; die senkrecht zum Objectträger stehenden sind kaum wahrzunehmen. Wir müssen uns aber von vornherein klar darüber werden, dass das *Paramaecium* ganz und gar mit einem Kleide von Wimpern umgeben ist, die in spiraligen Reihen von vorn nach hinten angeordnet sind. In diesem spiraligen Bau des ganzen Infusoriums müssen wir auch die Ursache für die schraubenartige Fortbewegung des *Paramaeciums* suchen.

Oft muss man mit grosser Geduld am Mikroskop sitzen, ehe ein *Paramaecium* zu finden ist, das endlich ruhig liegen bleibt. Schliesslich ist aber doch Gelegenheit, folgendes Bild im Gesichtsfeld zu sehen (Fig. 2). Wie von einem Strahlenkranz ist der Körper des ruhenden *Paramaeciums* von Flimmerhaaren umgeben, die sämtlich etwa senkrecht zur Körperoberfläche gerichtet still stehen. Ein *Paramaecium* liegt in der Richtung des Stromes, den spitzen Hinterpol nach der Kathode, den breiten Vorderpol nach der Anode gekehrt. Ein Strom von 0,6 M.A. wird geschlossen. An der äussersten Spitze des kathodischen Körperpols fangen die Flimmerhaare an, rhythmisch zu schlagen, alle übrigen bleiben vollständig in Ruhe (Fig. 8 a). Wir öffnen den Strom, sofort schlagen die Flimmerhaare zurück in ihre anfängliche Stellung. Wir schliessen nochmals und sehen nun genauer, dass an der Kathode nicht nur eine lebhafte Bewegung auftritt, sondern dass auch die Cilien ihre Stellung verändern, indem sie dem Vorderpol des Körpers etwas zugebogen werden. Wir öffnen, legen die Wippe um und schliessen wieder, sofort schlagen die Wimpern am kathodischen

breiten Vorderpol nach vorn um noch über den Vorderpol hinaus, sonst sind alle Wimpern in Ruhe (Fig. 8 b).

Wir stellen ein anderes *Paramaecium* in's Gesichtsfeld ein, es erfolgt dieselbe Reaction ebenso prompt. Wir suchen noch andere *Paramaecien* auf und finden wieder dieselbe Erscheinung. Ein Individuum liegt quer zur Stromesrichtung, alle Cilien stehen in der vorhin beschriebenen Ruhelage. Beim Schliessen beginnt auf der kathodischen Längsseite eine lebhafte Bewegung der Cilien, die dabei ihre Stellung verändern, indem sie nach dem Vorderpol hin umgebogen werden. Beim Oeffnen schlagen die Cilien wieder zurück in ihre alte Stellung und bleiben ruhig stehen. Wir wenden den Strom und schliessen wieder. Jetzt zeigt sich dasselbe Schauspiel auf der andern Seite, während die eben gereizte Stelle wieder vollständig in Ruhe liegt. An der Form des Körperumrisses ist nicht die geringste Veränderung zu sehen. Ab und zu kann man eine Spontanbewegung des Infusoriums beobachten. Während es eben noch vollständig ruhig dalag, fängt es auf einmal an heftig mit sämtlichen Wimpern zu schlagen. Reizen wir es nun in einer solchen Periode mit dem eben benutzten schwachen Strom, so können wir oft keinen Erfolg der Reizung sehen. Demnach muss der Reiz jetzt wohl so schwach sein, dass seine Wirkung durch den inneren Impuls des Infusoriums noch verdeckt werden kann.

Nach diesen Beobachtungen wird der Strom etwas gesteigert. Die Stellung ist dieselbe wie zuerst, d. h. der hintere Pol liegt nach der Kathode hin, und die Flimmerhaare sind vollständig in Ruhe. Beim Schliessen des Stromes von 0,12 M.A. beginnt sofort an der Kathode eine lebhafte Bewegung, die sich etwas weiter nach vorn verbreitet, und die Flimmerhaare werden dabei noch mehr als vorhin bei 0,06 M. A. nach dem vorderen Körperpol umgebogen. Ab und zu kommt es vor, dass eine Welle bis nach vorn läuft, und man sieht ganz deutlich, dass durch das Anschlagen der hintern Wimpern an die Vorderpolwimpern eine kurz dauernde Bewegung eintritt. Bald aber kehrt die Ruhe wieder ein und die Wimpern an der Anode stehen wie vorher ganz still, während an der Kathode lebhafte Bewegung herrscht. Bei der Oeffnung schlagen die eben erregten Wimpern wieder in ihre alte Stellung zurück. Der Strom wird gewendet und wieder geschlossen, so dass der breitere Vorderkörperpol an der Kathode liegt.

Sofort werden die Wimpern an der Kathode in lebhafte Bewegung versetzt und ändern ihre Stellung, indem sie mehr nach dem Vorderpol umschlagen. Beim Oeffnen schlagen sie wieder zurück in ihre alte Stellung. Der Strom durch ein querliegendes *Paramecium* geschickt erregt die Wimpern der kathodischen Längsseite, indem die Flimmerhaare nach dem Vorderpol zu umgebogen werden und sich dabei lebhaft bewegen. Auf der anodischen Seite ist vollständige Ruhe. Nach der Oeffnung schlagen die Wimpern in ihre normale Stellung zurück.

Bei 0,18 M. A. zeigt sich das Eintreten der Bewegung bereits zu gleicher Zeit an der Kathode und an der Anode, wenn auch an der Anode die Bewegung geringer ist. Dabei werden die Wimpern an der Anode im entgegengesetzten Sinne umgebogen als an der Kathode. Die Umbiegung an der Kathode ist aber schon stärker als in den vorigen Fällen. Wie die Figur 13 verdeutlicht, haben wir einen grundverschiedenen Effect, ob wir die Kathode am spitzen Hinterpol oder am stumpfen Vorderpol haben. Im Fall 13 b schlagen die Wimpern nach der Mitte zu zusammen, im Fall 13 a werden die Wimpern auseinandergebogen, so dass ungefähr in der Mitte eine Lücke in der Wimperreihe, ein Scheitel entsteht. Am auffälligsten aber wird das mikroskopische Schauspiel, wenn wir den Strom quer durch das *Paramecium* schicken und nur die eine Längsseite beobachten. Liegt die Kathode an der beobachteten Längsseite, so schlagen beim Schliessen die Cilien sofort nach dem Vorderpol um, wenden wir jetzt, so schlagen alle unter lebhafter Bewegung in die entgegengesetzte Lage nach dem Hinterpol um. Beim Oeffnen kehren die Cilien wieder in ihre normale Stellung zurück.

Bei 0,36 und 0,42 M.A. ist dieses Wimperphänomen noch ausgesprochener. Während der Körperriss noch keine Veränderungen erkennen lässt, ist die Geschwindigkeit der Flimmerbewegung schon eine sehr grosse. Der spitze Hinterpol liegt wieder an der Kathode. Beim Schliessen schlagen die Flimmerhaare der Kathodenhälfte nach dem Vorderpol, die der Anodenhälfte nach dem Hinterpol um, so dass ungefähr in der Mitte der Längsseiten ein Wirbel durch das Zusammenschlagen der Haare entsteht (Fig. 9a); über den vorderen und hinteren Körperpol hinaus ist nichts mehr von Wimpern wahrzunehmen. Oeffnet man den Strom, so schlagen die Wimpern bald wieder in ihre normale Lage zurück. Wendet

man, und liegt der Vorderpol an der Kathode, so schlagen beim Schliessen die Wimpern nach beiden Körperpolen hin auseinander, so dass in der Mitte der Längsseiten ein Scheitel entsteht, und an beiden Körperpolen rechts und links sehen wir über den Körper hinaus je einen hellen Schopf in sehr heftiger Bewegung (Fig. 9 e). Wird ein *Paramaecium* quer vom Strom getroffen, so tritt folgende Erscheinung auf. Auf der Kathodenlängsseite schlagen die Wimpern noch stärker als in den vorhergehenden Fällen nach dem Vorderpol um, zu gleicher Zeit auf der Anodenlängsseite noch mehr als früher nach dem Hinterpol zu (Fig. 9 c). An beiden Körperpolen ragt wieder ein heller Wimperschopf hervor. Wir sehen auch gleich den Erfolg dieser Wimperthätigkeit; denn sofort beginnt das *Paramaecium* sich mit dem Vorderpol nach der Kathode hin zu drehen. Interessant ist es bei dieser Drehung, das Wandern des vorhin beschriebenen Wirbels und Scheitels zu beobachten (Fig. 9 b und d). Denkt man sich die beiden Scheitel oder Wirbel durch eine gerade Linie verbunden, so steht diese Verbindungslinie stets senkrecht zur Stromesrichtung, in welcher Lage sich das *Paramaecium* auch befinden mag. Steigert man jetzt die Stromstärke bis auf 0,54 M.A., so kann man das Wimperspiel kaum noch beobachten, denn die Bewegung ist so schnell geworden, dass man nur noch einen hellen Saum an den Körperändern des Infusoriums sieht und nur ab und zu einmal einen Wirbel oder Scheitel beobachten kann. Ausserdem tritt jetzt ein anderes Phaenomen auf, nämlich die Veränderung der Körpergestalt. Im Uebrigen wachsen die Schwierigkeiten bei der Beobachtung, die schon bei 0,36 M.A. viel grösser waren als im Anfang, jetzt ganz erheblich. Das Infusorium liegt kaum einen Augenblick ruhig. Beim Schliessen des Stromes dreht es sich sofort trotz der Gelatine mit dem Vorderpol nach der Kathode zu. Man muss förmlich auf der Lauer liegen, die eine Hand bald am Schlüssel, bald an der Wippe, bald am Objectträger, während die andere mit der Schraube zu thun hat. Aber mit einiger Geduld kann man doch folgendes sicher constatiren. Liegt das *Paramaecium* beim Schliessen mit dem spitzen Hinterpol an der Kathode, so sieht man, dass die Spitze abgerundet wird und etwas aufgetrieben erscheint, während der anodische breitere Vorderpol nicht verändert zu werden scheint (Fig. 10a). Besser ist diese anfangs noch geringfügige Veränderung zu sehen, wenn ein *Paramaecium*

mit der Mundbucht nach der Seite liegt. Das *Paramecium* sucht sich natürlich sofort mit dem Vorderpol nach der Kathode zu drehen. Ist die Drehung zu stande gekommen, so haben wir sofort eine ganz andere Gestalt vor uns (Fig. 10b). Die vorhin beobachtete Anschwellung ist nunmehr weiter nach dem Vorderpol zu localisirt, so dass das Ganze mehr einer Keule gleicht. Manchmal gelingt es, wenn man eben die Anschwellung am spitzen Hinterpol vor sich hat, durch schnelles Wenden des Stromes, ehe sich das *Paramecium* drehen kann, zu beobachten, wie die Anschwellung von der Spitze nach dem stumpfen Vorderpol zu hinläuft und kurz vor dem Vorderpol stehen bleibt. Oeffnet man, so verschwindet die Gestaltveränderung nicht sofort wieder, sondern es dauert mindestens einige Secunden, ehe das *Paramecium* seine frühere Gestalt wieder angenommen hat. Die Wimperstellung ist folgende. Beim Stromschliessen in der Lage, wo der Hinterpol nach der Kathode gerichtet ist, und wobei das Infusorium Cylinder- oder Semmelform angenommen hat, schlagen die Wimpern in der Mitte zu einem Wirbel zusammen, bei der Lage wo der Hinterpol an der Anode liegt, wobei die Keulenform sich herausgebildet hat, entsteht ein Scheitel auf der Höhe der Anschwellung und zwei Wimpereschöpfe am Hinter- und Vorderpol. Bei noch stärkeren Strömen von 0,9—1,20 M.A. beginnt nun auch eine Veränderung am Anodenpol des Infusoriums¹⁾, während am Kathodenpol die früheren Veränderungen auch fernerhin eintreten. Ein Individuum liegt mit dem Hinterpol nach der Anode gerichtet. Jetzt trifft ein starker Strom von 1,20 M.A. das *Paramecium*, sofort verkürzt es sich ruckweise in der Richtung der Längsaxe und am anodischen spitzen Körperpol bildet sich nach und nach ein Zipfel (Fig. 11a), der bis zu einem gewissen Grade dünner und dünner und dabei von der Spitze her heller und stärker lichtbrechend wird. Zugleich wird das grobkörnige Endoplasma nach vorn gepresst und es bildet sich noch eine helle hyaline Zone an der Kathodenseite vor der Trichocytschicht. Sofort beim Schliessen des Stromes werden an der Anode die Trichocysten herausgepresst. An der Basis des anodischen Zipfels ist der Umfang des Infusoriums am grössten geworden, doch ist

1) Vergl. M. Verworn's Mittheilungen über diesen Punkt auf dem internationalen Physiologen-Congress in Lüttich 1892 und in der physiolog. Gesellschaft zu Berlin, April 1894.

auch am kathodischen Vorderpol ausserdem noch eine Verbreiterung wahrzunehmen. Bei längerer Dauer des Stromes bilden sich an diesen beiden Stellen hyaline Ausbuchtungen, die immer mehr zunehmen und schliesslich blasenförmig an diesen Stellen den Körper umschliessen. Wo die Blasen bestehen, hört die doppelte Contourirung auf und von Flimmerhaaren ist nichts mehr zu sehen (Fig. 11c). Wird der Strom nicht unterbrochen, so zerplatzt schliesslich das Protist, indem das Protoplasma an der Basis des Zipfels herausgepresst wird. Der Zipfel erhält sich noch, während alles Uebrige vernichtet ist (Fig. 12). Manchmal gelingt es auch bei umgekehrter Stellung des *Paramaeciums* einen kleinen anodialen Zipfel am Vorderpol zu beobachten. Da sich aber das Infusorium sofort schnell umzudrehen beginnt, kann die Zipfelbildung nie die Grösse erreichen wie am spitzen Körperpol. Daneben schwimmen bisweilen auch noch andere Formen im Gesichtsfeld umher, die ein früheres Stadium, in dem noch die Kathodenschliessungserregung überwiegt, darzustellen scheinen, so die Flaschen-Kürbisform (Fig. 11b). Liegt ein Individuum quer zum Strom, so nimmt es beim Schliessen eine halbmondförmige Gestalt an, indem sich durch Krümmung auf der Anodenseite eine Concavität bildet und hier sofort die Trichocysten ausgepresst werden. Im übrigen sucht es sich sofort mit dem Vorderpol nach der Kathode hinzudrehen.

Der Einfluss also des galvanischen Stromes bei der Schliessung zeigt sich zuerst an den Wimpern, bei stärkeren Strömen auch an der Körpergestalt. An den Wimpern tritt zuerst eine Bewegung beim ruhenden, respective eine Beschleunigung des Wimperschlages beim schwimmenden Infusorium ein, zugleich eine Veränderung der Wimperstellung. Die Bewegung erscheint bei eben wirksamen Strömen zuerst an der Kathode, bei stärkeren Strömen auch an der Anode. Die veränderte Wimperstellung ist deutlicher zuerst an der Kathode als an der Anode, und zwar werden an der Kathode die Wimpern nach dem vorderen, an der Anode nach dem hinteren Körperpol hin umgebogen. Die Beeinflussung der Geschwindigkeit und der Stellung ist direct unter dem Mikroskop zu be-

obachten. Die veränderte Körpergestalt zeigt sich ebenfalls zuerst an der Kathode, indem hier eine Verbreiterung des betreffenden Körperpols eintritt, bei stärkeren Strömen auch an der Anode, indem sich der anodische Körperpol bis zur Zipfelform verjüngt, wobei das Endoplasma nach vorn gedrängt wird, so dass der übrige Körper auf dieselbe Breite ausgedehnt wird, wie das kathodische Ende. Eine dritte Erscheinung ist auf die Anode ausschliesslich beschränkt, indem hier bei Zipfelbildung die Trichocysten entleert werden. Im Gegensatz zu diesen vielen Vorgängen bei der Schliessung kann man bei der Oeffnung nur beobachten, dass die Wimperthätigkeit fast sofort wieder zur normalen zurückkehrt, die Veränderung der Körpergestalt aber länger bestehen bleibt oder überhaupt nicht wieder verschwindet, bis das Infusorium zu Grunde geht.

Theorie der Axeneinstellung und der polaren Erregung.

Theorie des Wimpereffects. Contractorische und expansorische Schwingung und deren Beeinflussung durch verschiedene Reize.

Es bleibt nunmehr die Frage zu beantworten, wie durch die beobachteten Veränderungen der Wimperthätigkeit der Galvanotropismus zu Stande kommt. Dass er durch die eigenthümliche Beeinflussung der Wimperbewegung zu Stande kommen muss, ist ohne weiteres klar, denn alle Locomotion des *Parameciums* beruht lediglich auf der Thätigkeit der Wimpern. Die Thätigkeit der Wimper besteht in einem Hin- und Herschwingen zwischen zwei extremen Lagen, also in dem Wechsel von zwei Schwingungen, die in entgegengesetzter Richtung erfolgen. Nennen wir die nach hinten erfolgende Schwingung die contractorische, so können wir die umgekehrt nach vorn erfolgende als die expansorische bezeichnen. Diese beiden Schwingungen sind von einander getrennt durch zwei Ruhelagen der Cilie, eine hintere und eine vordere — Ruhelagen, weil in dieser Stellung die Cilie von einer

Schwingung in die andere übergeht und verhältnissmässig länger in diesen Lagen verweilt. Würde nun das Hinschwingen mit derselben Energie erfolgen wie das Herschwingen, so würden sich beide Schwingungen in ihrem locomotorischen Effect aufheben. Zu einer einseitigen Schlagwirkung kann es nur dann kommen, wenn die eine Schwingung mit grösserer Energie erfolgt als die andere. Der wirksame Schlag und der motorische Effect wird also hervorgebracht durch die energischer erfolgende Schwingung und in ihrem Sinne. So wird, wenn die Contractionsschwingung einen Energiezuwachs von x erhält, der wirksame Schlag im Sinne der Contractionsschwingung, also in unserm Fall nach hinten erfolgen, erhält dagegen die Expansionsschwingung einen Energiezuwachs von x , so wird der wirksame Schlag im Sinne der Expansionsschwingung in unserm Falle nach vorn erfolgen. Im ersten Falle würde der Wimpereffect das Infusor in derselben Axeneinstellung nach vorn, im andern Fall nach hinten treiben. Den Energiezuwachs, der der einen oder der andern Schwingung zuertheilt wird, kann man sich hervorgebracht denken durch zwei verschieden wirksame Reize, von denen der eine nur auf die Contractionsschwingung, der andere nur auf die Expansionsschwingung wirkt.

Nun ist aber folgender Fall möglich. Die Contractionsschwingung hat schon einen Energiezuwachs von x erhalten und verläuft mit einer Energie von x mehr als die Expansionsschwingung, d. h. es findet wie beim schwimmenden Infusorium in unserem Falle der wirksame Schlag nach hinten statt. Jetzt wirkt plötzlich ein Reiz auf die Expansionsschwingung und diese erhält einen Energiezuwachs von $x-n$. Der Erfolg wird sein, dass der wirksame Schlag zwar noch in demselben Sinne, aber entsprechend schwächer erfolgt. Wird aber durch einen stärkeren Reiz der Expansionsschwingung statt eines Energiezuwachses von $x-n$ ein solcher von x zuertheilt, so erfolgen beide Schwingungen wieder mit gleicher Energie und es findet keine einseitige Schlagwirkung statt. Wird dagegen durch einen noch stärkeren Reiz der Expansionsschwingung noch ein zweiter Energiezuwachs von x zu Theil, so dass die Expansionsschwingung mit $2x$ Energie verläuft, so wird diese jetzt das Uebergewicht bekommen über die Contractionsschwingung um eine Energie von x , d. h. der wirksame Schlag wird von der Expansionsschwingung hervorgebracht und verläuft in ihrem Sinne,

die Schwimmbewegung also erfolgt im umgekehrten Sinne als im Anfang.

Wenden wir diese Ueberlegung auf das *Paramaecium* an, so müssen wir streng auseinanderhalten, ob wir ein ruhendes oder ein schwimmendes Infusorium vor uns haben; denn der galvanische Reiz trifft das ruhende Infusorium, während seine Wimpern in einer mittleren Ruhelage stehen, das schwimmende Infusorium, während die Contractionsschwingung der Wimpern schon energischer als die Expansionsschwingung verläuft, also während die Contractionsschwingung schon einen Energiezuwachs von x erhalten hat.

Nehmen wir zuerst das ruhende in der Stellung mit dem Vorderpol nach der Kathode, wie wir es bei unseren Beobachtungen kennen gelernt haben. Die Wimpern stehen in einer mittleren Ruhelage senkrecht zur Körperoberfläche. Jetzt trifft der Anodenreiz den Hinterpol des *Paramaeciums*, sofort schlagen die Flimmerhaare am Hinterpol nach dem Hinterende zu und wir sehen sie in der Stellung wie beim schwimmenden Infusorium. Wir wissen nun nach Kraft¹⁾, dass wir die thätigen Wimpern nur in dem Moment sehen, wenn sie nach Vollendung des wirksamen Schlages sich zum schlafferen Rückschwung in die andere Ruhelage anschicken. Die mittlere Ruhelage haben wir vorhingesehen, jetzt sehen wir die andere extreme Lage vor uns. Die Wimper hat also einen Schlag ausgeführt in demselben Sinne, wie ihn das Infusorium beim ungestörten Schwimmen auszuführen pflegt. Der Anodenreiz wirkt also in demselben Sinne, wie der Reiz, der das Infusorium zum gewöhnlichen Schwimmen mit dem Vorderpol voraus veranlasst, d. h. er beeinflusst die Contractionsschwingung. Beobachten wir nun die Wirkung des Kathodenreizes. Sobald der Kathodenreiz den Vorderpol des *Paramaeciums* trifft, schlagen die Wimpern nach vorn um. Das heisst mit andern Worten, dass jetzt die Expansionsschwingung einen Energiezuwachs bekommt. Folglich entsteht der wirksame Schlag durch die Expansionsschwingung, also in entgegengesetzter Richtung als beim Anodenreiz. Danach würde, wenn die beiden Reize bis zur Mitte des Infusors wirksam wären und der Kathodenreiz ebenso

1) H. Kraft: „Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbelthieren.“ E. Pflüger, Archiv f. Physiologie. Bd. XLVII. S. 208 u. 209.

stark expansorisch wie der Anodenreiz contractorisch wirkte, der motorische Effect der kathodischen und anodischen Wimpergruppe sich aufheben, und das Paramaecium trotz des lebhaftesten Wimperspiels nicht von der Stelle kommen können. Das haben wir in der That bei gewissen Stromstärken in unseren Beobachtungen gesehen.

Gehen wir aber jetzt vom ruhenden zum thätigen Paramaecium über das in der Richtung nach der Kathode schwimmt. Wir sehen die Flimmerhaare in der nach dem Hinterpol umgebogenen Stellung, bei der die Contractionsschwingung schon mit einem Energiezuwachs von x abläuft. Jetzt trifft der Anodenreiz auf den hintern Körperpol. Dadurch muss also die Contractionsschwingung der Hinterpolwimpern noch einen Energiezuwachs von n erhalten, also mit einer Energie von $x+n$ verlaufen und wir müssen die Wimpern an der Anode noch mehr nach dem Hinterende zugebogen sehen. So verhält es sich auch in der That. Am Vorderpol aber trifft der Kathodenreiz das Paramaecium. Wie wir es soeben sahen, erhält hier die Expansionsschwingung einen Energiezuwachs von m . Folglich ist der motorische Effect der Vorderpolwimpern $= x-m$. Ist dabei m kleiner als x , so wird der motorische Effect der Vorderpolwimpern immer noch im Sinne der Contractionsschwingung verlaufen, wird m bei steigender Reizintensität $= x$, so wird der motorische Effect der Vorderpolwimpern $= 0$ sein. Wird schliesslich m grösser als x , so wird der motorische Effect der Vorderpolwimpern im Sinne der Expansionsschwingung erfolgen. Es hängt also bloss von dem gegenseitigen Verhältniss des motorischen Effects der Vorderpolwimpern zu dem der Hinterpolwimpern ab, in welchem Sinne bei derselben Axeneinstellung die Bewegung des Körpers erfolgt. Es kommt zu einem Kampf zwischen dem entgegengesetzten motorischen Effect beider Körperpole, der die Paramaecien in derselben Axeneinstellung vor- und rückwärts treibt, je nachdem die anodische contractorische oder die kathodische expansorische Wirkung überwiegt. In der That sind beim galvanotropischen Schwimmen innerhalb der verschiedenen Stromstärken die sämtlichen damit gegebenen Möglichkeiten, wie unsere Beobachtungen gezeigt haben, realisirt.

Wie geht nun nach diesen Ergebnissen die Axeneinstellung vor sich? Das ist die Cardinalfrage des ganzen Problems. Wie kommt durch das beobachtete Wimperspiel die Drehung mit dem

Vorderpol stets nach der Kathode, wie kommt überhaupt durch Wimperschlag eine Drehung des *Paramaecienkörpers* zu Stande? Nach einfachen mechanischen Gesetzen liegt es auf der Hand, dass dazu eine Differenz vorhanden sein muss, zwischen dem motorischen Effect der Wimpern der einen Seite und dem der andern, indem entweder der motorische Effect des Wimperschlages auf der einen Körperseite schwächer ist als auf der andern oder indem er auf der einen in entgegengesetzter Richtung wirkt als auf der andern. Die Drehung muss immer nach d e r Seite erfolgen, auf der in Bezug auf das Vorwärtskommen der geringere motorische Effect vorhanden ist.

Erklärung des Drehungsmechanismus, der Schwimmbahngestalt und der Veränderung der Schwimgeschwindigkeit aus den gewonnenen Ergebnissen.

Wenden wir uns nun den speciellen Fällen zu und gehen wir aus von der Axeneinstellung bei einer Stromstärke von 0,36—0,42 M.A., bei der der Galvanotropismus am deutlichsten in Erscheinung tritt. Bei einem mit dem Vorderpol nach der Anode schwimmenden *Paramaecium* reicht der kathodische Reiz dieser Stromstärke noch nicht aus, den Wimpereffect der kathodischen Hinterpolwimpern bis zu einer dem der Vorderpolwimpern entgegengesetzten Schlagwirkung zu steigern. Es ist sogar wahrscheinlich, dass der allerdings abgeschwächte motorische Effect der Hinterpolwimpern noch im Sinne der Vorderpolwimpern wirkt. Das Infusorium wird also noch ein Stück nach der Anode schwimmen. Hierbei kommt es aber infolge seiner Schraubenbahn einen Augenblick in schiefe Stellung zur Stromesrichtung (Fig. 9 b). Sobald das der Fall ist, werden durch die beiden entstehenden Wirbel verschieden lange Strecken von verschiedenem motorischen Effect an beiden Längsseiten abgetheilt (Fig. 9 α α_1 , β β_1). Nun wird zwar bei dieser Stromstärke der motorische Effect in allen vier Abschnitten noch in demselben Sinne wirksam sein, nämlich nach vorn. Der motorische Effect von $\alpha + \beta$ muss aber grösser sein als von $\alpha_1 + \beta_1$, folglich muss sich das *Paramaecium* in die Stellung *c* drehen, dann in die Stellung *d*, schliesslich in die Stellung *e*. In dieser Axeneinstellung muss es verharren und nach der Kathode zu schwimmen.

Bei ganz schwachen Strömen haben wir am ruhenden Infu-

sorium gesehen, dass nur die Kathode erregt wird. Also muss beim schwimmenden Infusorium durch den kathodischen Reiz der motorische Effect der kathodischen Wimpergruppe wenn auch nur ganz gering vermindert werden. Folglich muss sich auch in diesem Fall das Infusorium nach der Kathode drehen und auf sie zuschwimmen.

Bei starken Strömen haben wir gefunden, dass schliesslich der motorische Effect der kathodisch gereizten Wimpern im entgegengesetzten Sinne stattfindet; folglich muss sich erst recht das *Paramaecium* nach der Kathode drehen.

Hiermit wäre also die Frage, weshalb in allen Fällen galvanischer Reizung oberhalb des Schwellenwerthes, die Axeneinstellung nach der Kathode stattfindet, gelöst.

Es bleibt aber noch übrig das Wachsen der Excursionen von der geradlinigen Schwimmbahn mit der Zunahme der Stromstärke und die Verminderung der Bewegungsgeschwindigkeit bei Zunahme der Stromstärke zu erklären.

Wie wir gesehen haben, fällt das Wachsen der Excursionen mit der Abnahme der Schwimgeschwindigkeit bei stärkeren Strömen zusammen. Dass es aber von vornherein schon einzusehen ist, dass infolge der grösseren Umwege, die das *Paramaecium* durch die Excursionen zu machen gezwungen ist, eine längere Zeit vergehen muss, ehe das Infusorium am Ziel ankommt, so werden wir uns zweckmässig zuerst dem Mechanismus der Excursionen zuwenden. Halten wir uns wieder gegenwärtig, dass das *Paramaecium* in einer Schraubenbahn schwimmt. Wir haben vorhin schon gesehen, dass die Drehung mit wachsender Stromstärke in immer kürzerer Zeit vollendet sein muss, indem der Bogen, in welchem der Vorderpol sich herumwendet, immer kleiner wird, bis das *Paramaecium* schliesslich wie eine Compassnadel um seinen Körpermittelpunkt pendelt. Demnach wird es mit immer grösserer Heftigkeit in die neue Richtung hineingeschnellt, so dass es ein Stück über die Längsaxe der Schraubenbahn hinauschießt, um dann wieder ebenso nach der andern Seite herumgedreht zu werden. So müssen die Schraubenwindungen seiner Bahn nicht nur näher aneinander rücken, sondern auch grösser werden, so lange das Infusorium überhaupt noch von der Stelle kommt. Sobald aber

das Stillstehen und das Vorwärtskämpfen eintritt durch die gesteigerte Thätigkeit der entgegengesetzt wirkenden kathodischen Vorderpolwimpern, muss das Paramaecium wie eine Compagnadel hin und her pendeln. So entsteht der Fall, wo bei ganz starken Strömen die Abweichungen von der Längsaxe nur durch Drehung des Körpers um seinen Mittelpunkt gemacht werden.

Aber auch abgesehen von dem Zeitverlust, der durch die Excursionen entsteht, muss bei sehr starken Strömen die Schwimgeschwindigkeit noch durch andere Factoren vermindert werden. Das ist leicht einzusehen, wenn man daran denkt, dass die kathodisch gereizten Vorderpolwimpern schon bei schwachen Strömen geringeren motorischen Effect haben müssen, als die anodischen Hinterpolwimpern. Diese Verringerung der Vorderpolwimpern beim galvanotropischen Schwimmen wird bei schwächeren Strömen aber noch compensirt, ja sogar bis zu einer bestimmten Stromesintensität überwogen durch die Steigerung des motorischen Effects der anodischen Hinterpolwimpern. Von einer bestimmten Stromesintensität an aber beginnt der motorische Effect der kathodischen Vorderpolwimpern in den Effect nach der entgegengesetzten Richtung überzugehen, so dass er den motorischen Effect für die Gesamtbewegung des Körpers mehr und mehr schwächen muss. Die Folge davon ist, dass das Infusorium immer langsamer vorwärts kommen muss, bis bei einer sehr hohen Stromstärke der Effect der Hinterpolwimpern durch den entgegengesetzten Effect der Vorderpolwimpern aufgehoben und schliesslich sogar überwogen wird. Dann kommt das Paramaecium nicht mehr von der Stelle und schwimmt sogar mitunter kurze Strecken rückwärts, wobei nur ab und zu spontane Impulse wieder einen Stoss nach vorn erzeugen. So tritt schliesslich ein Vorwärtskämpfen und Zurückschnellen ein, wie wir es gesehen haben. Dieses Kämpfen zwischen Vorwärts- und Rückwärtsgehen bei gleicher Axeneinstellung kann man sich etwa so denken, dass bei der längere Zeit unbeeinflusst gebliebenen Contractionsschwingung auf der einen und Expansionsschwingung auf der andern Seite sich immer wieder soviel Spannkraft aufhäuft, dass sie ab und zu explosionsartig in Erscheinung tritt und ihre Wirkung nach der einen oder andern Richtung geltend macht.

Auf Grund unserer Beobachtungen erklären sich also alle Erscheinungen des Galvanotropismus zwanglos aus der entgegengesetzten Beeinflussung der Wimperthätigkeit an beiden Polen. Allein

man könnte einwenden, dass beim galvanotropischen Schwimmen das Umschlagen der kathodischen Wimpern nach dem Vorderpol auf einer Contraction der kathodischen Wimperseiten beruhe. Diese Deutung würde in der That möglich sein, wenn man nur die eine Axeneinstellung des *Paramaeciums* ins Auge fasst, wie sie beim galvanotropischen Schwimmen besteht, nämlich die Stellung, wo der Vorderpol nach der Kathode gerichtet ist (Fig. 13a). Beachten wir aber das Verhalten der Wimpern bei umgekehrter Stellung d. h. wo der Vorderpol des *Paramaeciums* nach der Anode gerichtet ist, so ergibt sich ohne Weiteres, dass diese Deutung falsch ist. Würden nämlich die Kathodenseiten der Wimpern, wie es der Einwand fordert, contrahirt, so müssten die Wimpern des Hinterpoles, der jetzt nach der Kathode gerichtet ist, auch nach der Kathodenseite umschlagen und dasselbe müsste vice versa für die Anodenseite gelten, mit andern Worten, es müssten auch bei dieser Lage des Körpers die Wimpern des *Paramaeciums* von der Mitte her nach beiden Polen hin auseinander gebogen werden, so dass in der Mitte ein Scheitel entstände. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr biegen sich, wie die Beobachtung zeigt, auch bei dieser Körperstellung die Wimpern nach denselben Körperpolen hin um, wie bei der vorigen Axeneinstellung, so dass nunmehr die Wimpern von beiden Körperpolen her sich zusammenbiegen und in der Mitte einen Wirbel bilden (Fig. 13b). Daraus geht also mit grösster Klarheit hervor, dass die Wirkung des Stromes auf den Wimperschlag an beiden Polen entgegengesetzten Charakter besitzt.

Wir kommen also wieder auf unsere Erklärungsweise und zugleich damit auf die Frage nach der polaren Erregung überhaupt zurück.

Zusammenfassung und Schluss.

Nach allen diesen Ergebnissen wird also die Axeneinstellung einzig und allein durch die Wimperthätigkeit bewirkt. Die Wimperthätigkeit aber wird, wie wir gesehen haben, an beiden Polen, an Kathode und Anode in entgegengesetzter Weise durch den galvanischen Strom beeinflusst. Wir hatten gefunden, dass zuerst eine Veränderung an der Kathode bemerkbar wird, indem hier Beschleunigung der Wimperthätigkeit und Stellungsveränderung der Wimpern eintrat. Beide Erscheinungen nahmen mit der Stromstärke zu.

Unterdessen war aber mit steigender Stromstärke die Veränderung nicht auf die Wimpern beschränkt geblieben, sondern zeigte sich auch an der Körpergestalt, indem sich der Körper am kathodischen Pol ausdehnte. Aber nicht nur am kathodischen Pol zeigten sich Veränderungen, sondern auch am anodischen spielten sich neue Erscheinungen ab. Etwas später, während schon die Beschleunigung des Wimperschlages an der Kathode bestand, fing auch das Wimperspiel an der Anode an, lebhafter zu werden und die Wimpern wurden in der Stellung verändert. Wenn auch anfangs die Lebhaftigkeit der Bewegung und Stellungsveränderung an der Kathode grösser war, erreichte doch bald auch die Beschleunigung und Stellungsveränderung an der Anode die Höhe der kathodischen. Unterdessen begann auch die Körpergestalt an der Anode sich zu verändern durch Zipfelbildung und Auspressung der Trichocysten. Sehen wir nun, dass die Trichocysten an der Anode allein ausgepresst werden, und dass sich an der Anode der Körper zusammenzieht, an der Kathode dagegen ausdehnt, so drängt sich uns der entgegengesetzte Charakter der Erscheinungen an beiden Polen von selbst auf. Wenn wir in dem polar modificirten Wimperspiel ein recht feines Reagens auf die polare Wirkung des galvanischen Stromes sehen können und das Moment der Beschleunigung an beiden Polen berücksichtigen, so müssen wir die Veränderung an beiden Polen als eine „Erregung“ bezeichnen. Aber die Erregung hat an beiden Polen, wie schon oben gesagt war, vollständig entgegengesetzten Charakter. Von den beiden entgegengesetzten Vorgängen, welche die Contractionsbewegung zusammensetzen, ist am anodischen Pol die eine, die Contraction am kathodischen Pol die andere, die Expansion durch den galvanischen Strom gesteigert. Mit andern Worten: der galvanische Strom erzeugt an der Anode eine contractorische, an der Kathode eine expansorische Erregung.

Die angestellten Untersuchungen haben demnach einige Aufklärung hauptsächlich über zwei Punkte gegeben. Einerseits sind die Beziehungen klarer geworden zwischen polarer Erregung und Galvanotropismus. Hatte Verworn für unseren Fall schon erwiesen, dass mindestens ein Pol erregt sein müsse, damit das *Paramaecium* nach der Kathode hingetrieben werde, so sind wir in diesem Punkt etwas weiter gekommen, in dem wir eine Erregung beider Pole, aber im entgegengesetzten Sinne constatiren

konnten. Andererseits ist es nicht uninteressant und ist wohl von allgemeinerer Bedeutung, gerade an einer einzelnen Zelle den entgegengesetzten Charakter der anodischen und kathodischen Erregung so ausserordentlich deutlich beobachten zu können. Dabei tritt gleichzeitig von Neuem wieder die Thatsache hervor, dass sich die polare Erregung durch den galvanischen Strom an beiden Körperpolen des *Paramecium* gerade umgekehrt verhält wie am Muskel. Während der Muskel an der Kathode bei der Schliessung contractorisch erregt wird, zeigt sich bei *Paramecium aurelia* eine expansorische Erregung; während sich an der Anode bei der Schliessung am tonisch erregten Muskel Expansionserscheinungen bemerkbar machen, treten bei *Paramecium* Contractionerscheinungen auf. Es geht also aus jeder neuen Beobachtung an verschiedenartigen Zellformen immer wieder hervor, dass man die Gesetze der polaren Erregung, wie sie am Muskel und Nerven gefunden worden sind, nicht verallgemeinern und auf alle lebendige Substanz anwenden darf. Es giebt nicht ein Gesetz der polaren Erregung für alle Zellformen, sondern die verschiedensten Zellformen werden auch in sehr verschiedener Weise polar erregt.

Nochmals zur Bestimmung der Residualluft.

(Entgegnung an L. Hermann.)

Von

Dr. Fr. Schenck.

Ich muss den Leser um Entschuldigung bitten, dass ich seine Geduld nochmals in Anspruch nehme. Ich bin aber zu einer Entgegnung auf Hermann's Mittheilung¹⁾ gezwungen, schon allein aus dem Grunde, weil er mir eine bestimmte Frage vorlegt, auf

1) Dies Archiv Bd. 59. S. 165.

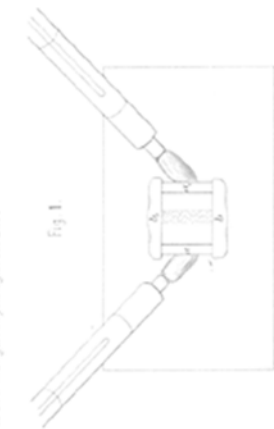


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6a.



Fig. 7a.



Fig. 7b.



Fig. 8a.



Fig. 8b.



Fig. 9a.



Fig. 9b.



Fig. 10a.



Fig. 10b.

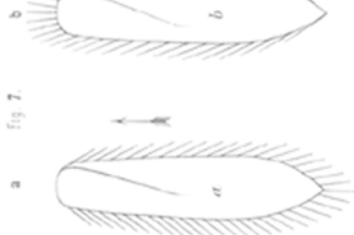


Fig. 11.

Fig. 12.

