

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE
SOCIÉTÉ DES SCIENCES ET DES LETTRES À VARSOVIE

Prace Instytutu im. Nenckiego.

Travaux de l'Institut Nencki.

Vol. VII.



Z zasiłku Wydziału Nauki
Ministerstwa Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego.

WARSZAWA
INSTYTUT IM. NENCKIEGO T. N. W., ŚNIADECKICH 8.
1930/31

<http://rcin.org.pl>

Acta Biologiae Experimentalis

Czasopismo, ogłaszające rozprawy naukowe z zakresu fizjologii i chemii fizjologicznej roślin i zwierząt, morfologii doświadczalnej, zoopsychologii oraz dziedzin pokrewnych. Ponadto — dział p. t.: „Bibliografia Polonica”.

Wydawnictwo to ukazuje się w liczbie około dwu tomów rocznie.

Tom VI, 1931, (pod redakcją K. BIALASZEWICZA) zawiera następujące rozprawy:

E. A. SYM (Warszawa): Badania nad syntetycznym działaniem lipazy w układzie: kwas oleinowy, gliceryna, woda i lipaza w stanie rozpuszczonym. — H. KOWARZYK (Kraków): Promieniowanie mitogenetyczne a wpływ ciał lotnych ze zmiążdżonych tkanek cebuli na zjawiska koloidalne. — A. ROWIŃSKA (Warszawa): Badania nad zachowaniem się kwasu moczowego we krwi. — T. MANN (Lwów): O domniemanym udziale azotu amidowego białek krwi i mięśni w przemianach chemicznych mięśnia pracującego. — H. P. KRYŃSKA i W. R. WITANOWSKI (Kraków): O przepuszczalności mięśnia względem jonów sodu i potasu. — J. DEMBOWSKI (Warszawa): Dalsze studia nad geotropizmem *Paramecium*. — W. GEDROYĆ i ST. J. PRZYŁĘCKI (Warszawa): Wpływ soli na stężenie jonów wodorowych w roztworach amfolitów. — K. IWASZKIEWICZ and J. NEYMAN (Warsaw): Counting Virulent Bacteria and Particles of Virus. — S. FRAJBERGERÓWNA (Warszawa): Struktura i reakcje enzymatyczne. Część X. Wpływ lepkości i stanu agregacji fazy rozdrobnionej. — A. WOLAŃSKI (Wilno): Studja nad reakcją Manojtowa i niektórymi innymi reakcjami kolorymetrycznymi na płec u ludzi, zwierząt i roślin. — M. Z. GRYNBERG (Warszawa): Kinetyka działania urikazy. — M. WIERZUCHOWSKI (Warszawa): Przetwarzanie cukrów, wprowadzonych dożylnie ze stałą prędkością. VI. Wpływ hormonów, głodu i czynników pokarmowych na przyswajanie galaktozy i glikozy.

Cena pojedynczego tomu (około 20 arkuszy): w prenumeracie—20 zł. oddzielnie—25 zł. Współpracownicy czasopisma otrzymują 10% ustępstwa

Zgłoszenie do prenumeraty przyjmuje:

Administracja Instytutu im. Nenckiego T. N. W.

(Warszawa, ul. Śniadeckic. 8, tel. 826-31).

Skład główny:

„Ekspedycja Kasy im. J. Mianowskiego”

(Warszawa, Nowy-Świat 72, Pałac Staszica).

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE
SOCIÉTÉ DES SCIENCES ET DES LETTRES À VARSOVIE

Prace Instytutu im. Nenckiego.

Travaux de l'Institut Nencki.

Vol. VII.



Z zasłku Wydziału Nauki
Ministerstwa Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego.

WARSZAWA
INSTYTUT IM. NENCKIEGO T. N. W., ŚNIADECKICH 8.

1930/31
<http://rcin.org.pl>

S O M M A I R E.

- J. Hosiasson.** *Quelques remarques sur la dépendance des probabilités a posteriori de celles a priori.* Compt. Rend. du I Congrès des Mathématiciens des Pays Slaves, Varsovie, 1930 (375—382).
- S. Sachs.** O przemianie mineralnej podczas głodu u psa. *Über den Mineralstoffwechsel beim Hunde während des Hungers.* Acta Biol. Exper. 5, № 13, 1930 (225—255).
- M. Chejfec.** *Zur Kenntnis der Kernorganisationsprozesse bei Paramecium caudatum.* Arch. f. Protistenkunde, 70, 1930 (87—118).
- S. Kołodziejczyk.** *La vérification de l'hypothèse sur la constance des probabilités.* Annales de la Soc. Polonaise de Mathématique. 9, 1930 (60—71).
- M. Bogucki.** *A propos de la prétendue action inhibitrice du liquide coelomique sur la membranogénèse et sur la segmentation des oeufs d'oursin.* „Protoplasma“-Zeitschrift, 9, № 3 (432—439).
- J. Neyman.** Przyczynek do teorii wiarygodności hipotez statystycznych. *Contribution à la théorie de vraisemblance des hypothèses statistiques.* Kwartalnik Statystyczny. 6, № 4, 1929 (1—28).
- R. Minkiewicz.** *L'intéressant comportement des mâles de Bembex.* Bull. entomol. de la Pologne. 10, 1931 (8—17).
- M. Bogucki.** O regulowaniu ciśnienia osmotycznego hemolimfy równonogów morskich (*Mesidotea entomon* L.). *Sur la régulation de la pression osmotique de l'hémolymhe chez les Isopodes marins (Mesidotea entomon L.).* Acta Biol. Exper., 7, № 4, 1931 (61—78).
- J. Dembowski.** Dalsze studja nad geotropizmem *Paramecium*. *Weitere Studien über den Geotropismus von Paramecium.* Acta Biol. Exper., 6, 1931 (59—87).
- J. Neyman and E. S. Pearson.** *On the Problem of k Samples.* Bull. de l'Acad. Polonaise des Sc. et des Lettres. Série A. 1931 (460—481).
- A Lityński.** Sieja Wigierska. Przyczynek morfologiczno-biologiczny. *Die grosse Maräne des Wigrysees.* Arch. Hydrobiol. i Ryb. 6, 1931 (1—40).

- J. Wiszniewski. *Sur quelques Rotifères trouvés en Espagne*. Arch. d'Hydrobiol. et d'Ichthyol., **6**, 1931 (41—64).
- R. Minkiewicz. *Les lois du kinétotropisme*. Arch. intern. de Physiol., **34**, 1931 (9—20),
- R. Minkiewicz. *Prawa kinetotropizmu*. Polskie Pismo Entomol., **10**, № 2, 1931 (145—146)
- J. Dembowski. *Die Vertikalbewegungen von Paramecium caudatum III. Polemisches und Experimentelles*. Arch. f. Protistenkunde. **74**, № 1, 1931 (153—187).
-

Quelques remarques sur la dépendance des probabilités *a posteriori* de celles *a priori*.

Par

Janina Hosiasson (Warszawa).

(Laboratoire Biométrique, Institut de Nencki, Soc. Scient. de Varsovie).

La communication contient:

I. Remarques sur quelques objections contre les hypothèses sur les probabilités *a priori*, attribuées à Laplace,

II. Un théorème sur la limite des probabilités *a posteriori*.

I.

a) Soit f un événement, dont la probabilité est constante pendant une série des épreuves indépendantes. On effectue $m + n$ fois ces épreuves et on constate m fois l'événement f . Soit p la probabilité inconnue de f et $\varphi(p)$ la probabilité élémentaire *a priori* pour que la probabilité de f soit p . On sait que Laplace, en supposant $\varphi(p) = \text{const.}$ pour toute valeur de p entre zéro et un, démontre que la probabilité *a posteriori* P de f égale

$$(1) \quad P = \frac{m + 1}{m + n + 2}.$$

Cette formule, nommée la Loi de Succession, sert d'origine des plusieurs objections reposant pour la plupart sur des malentendus bien simples. Je ne prends en considération que deux de ces objections, en forme des paradoxes, dont l'analyse me paraît un peu plus compliquée.

1) Mr. Arne Fisher¹⁾ cite le paradoxe de J. Bing²⁾: On

¹⁾ The Mathematical Theory of Probability, New York, 1923; p. 72—79.

²⁾ Tidskrift for Matematik, 1879.

calcule suivant la formule (1) la probabilité *a posteriori* P pour qu'une personne de 40 ans survive une année de plus, en se servant du fait observé que de m personnes du même âge nulle n'est morte pendant une année. On a

$$(2) \quad P = \frac{m+1}{m+2}.$$

On calcule de même les probabilités *a posteriori* P_1 et P_2 pour qu'une personne de 40 ans ne meurt pas pendant la première moitié de l'année, et pour qu'elle ne meurt pas pendant la seconde si elle a survécu la première¹⁾ — en se servant chaque fois du même fait observé qu'auparavant. On a

$$(3) \quad P_1 = P_2 = \frac{m+1}{m+2}.$$

Donc, appliquant le principe des probabilités composées, on a

$$(4) \quad P = P_1 \cdot P_2 = \left(\frac{m+1}{m+2}\right)^2$$

ce qui est en contradiction avec (2).

Mr. Fisher prétend que la cause de ce paradoxe consiste dans l'hypothèse inadmissible sur la constance de la probabilité élémentaire *a priori* $\varphi(p)$, sans donner des indications précises sur ce sujet cependant. Il prétend de plus que le paradoxe ne se présenterait pas si l'on s'avait servi des observations antérieures qui auraient indiqué que la probabilité p doit être contenue dans des limites beaucoup plus étroites que zéro et un.

Or, la dernière prétention est fautive, et la solution du paradoxe est la suivante:

Soit p , p_1 , et p_2 les probabilités inconnues pour qu'une personne de 40 ans survive une année de plus, pour qu'elle survive la première moitié de cette année et pour qu'elle survive la seconde en cas où elle a survécu la première. Dénotons par $\varphi(p)$, $\varphi_1(p_1)$ et $\varphi_2(p_2)$ les probabilités *a priori*, correspondantes à p , p_1 et p_2 . On arrive à des formules (3), en supposant que

¹⁾ La dépendance des faits — de la mort d'une personne pendant la seconde moitié de l'année et de sa mort pendant la première — n'est pas essentielle ici: on peut, en effet, construire le même paradoxe en prenant un fait f équivalent au produit logique des faits f_1, f_2 indépendants.

$$(5) \quad \varphi_1(p_1) = \varphi_2(p_2) = \text{const.}$$

pour $0 \leq p_1 \leq 1$, $0 \leq p_2 \leq 1$.

Or l'hypothèse (5) est incompatible avec celle qui conduit à la formule (2), à savoir que $\varphi(p) = \text{const.}$ En effet, d'après l'hypothèse (5), la probabilité *a priori* pour que $0 \leq p \leq t$ égale

$$(6) \quad \int_{0 \leq p_1, p_2 \leq t} dp_1 dp_2 = - \int_0^t \lg p \cdot dp$$

donc $\varphi(p)$ n'est pas const., mais $\varphi(p) = - \lg p$.

En se servant de l'expression (6) on obtient pour l'année indivisée

$$(7) \quad P = \frac{- \int_0^1 \log p \cdot p^{m+1} dp}{- \int_0^1 \log p \cdot p^m dp} = \left(\frac{m+1}{m+2} \right)^2.$$

au lieu de (2), et le paradoxe disparaît.

2) On cite souvent¹⁾ un autre paradoxe concernant la formule (1). Supposons que le nombre des épreuves effectuées $m+n=0$. Alors la probabilité *a posteriori* P_1 du fait f_1 est égale à $\frac{1}{2}$. Soit $f_2, f_3 \dots f_n$ une suite des événements incompatibles entre eux et incompatibles avec f_1 . En répétant les mêmes raisonnements, on calcule les probabilités *a posteriori*

$$(8) \quad P_2, P_3 \dots P_n$$

de chaque de ces événements respectivement en s'appuyant sur les mêmes hypothèses que dans le cas de l'événement f_1 . On trouve

$$(9) \quad P_i = \frac{1}{2} \quad (i = 2, 3 \dots n)$$

ce qui est absurde puisque la probabilité totale de l'un quelconque de trois événements, par exemple f_1, f_2 ou f_3 serait égale à $\frac{3}{2} > 1$. Or, l'origine de ce paradoxe consiste dans la circonstance évidente que le calcul bien simple qui conduit à la formule (1) dépend de l'hypothèse que chaque épreuve peut donner lieu à un de deux événements f ou $non-f$ seulement, dans un certain sens indifférents *a priori*. En répétant les mêmes calculs, mais en faisant valoir l'hy-

¹⁾ V. p. ex J. M. Keynes. A Treatise on Probability, London, 1921, p. 378.

pothèse que chaque épreuve peut donner lieu aux k telles éventualités incompatibles, on aurait pour P_i une valeur

$$(10) \quad P_i = \frac{m_i + 1}{m_1 + m_2 + \dots + m_k + k} \quad (i = 1, 2 \dots k)$$

où m_i désigne le nombre des cas où on a observé l'événement f_i , ($i = 1, 2 \dots k$). On pourrait nommer cette formule la *Loi de Succession Généralisée*. Si nulle épreuve n'a été effectuée, la formule (10) donne

$$(11) \quad P_i = \frac{1}{k}.$$

La démonstration de la formule (10) consiste dans l'évaluation de

$$(12) \quad P_i = \frac{\int \dots \int_{\omega} \varphi(p_1, p_2, \dots, p_{k-1}) p_i \left(\prod_{s=1}^k p_s^{m_s} \right) \cdot dp_1 dp_2 \dots dp_{k-1}}{\int \dots \int_{\omega} \varphi(p_1, p_2, \dots, p_{k-1}) \left(\prod_{s=1}^k p_s^{m_s} \right) \cdot dp_1 dp_2 \dots dp_{k-1}}$$

où p_s désigne la probabilité inconnue de l'événement f_s $\left(\sum_{s=1}^k p_s = 1 \right)$, le champ d'intégration ω étant défini par les inégalités

$$(13) \quad \begin{aligned} 0 &\leq p_s \leq 1 \\ \sum_{s=1}^{k-1} p_s &\leq 1 \end{aligned}$$

et la fonction $\varphi(p_1, p_2 \dots p_{k-1})$ est la probabilité élémentaire *a priori* pour que la probabilité de f_i soit p_i (pour $i = 1, 2 \dots k - 1$). On suppose φ constante dans ω . Le calcul ne présente aucune difficulté.

b) Laplace supposait quelquefois (α) que la probabilité P d'un fait f , dont la probabilité est inconnue, est égale à $\frac{1}{2}$; autrefois — en déduisant p. ex. la Loi de Succession — il considérait (β) les probabilités *a priori* $\varphi(p)$, concernant la probabilité p de f et supposait $\varphi(p)$ const. pour toute valeur de p entre zéro et un, resp. pour un certain ensemble fini de valeurs $p_1, p_2, p_3, \dots, p_s$, symétrique par rapport à $\frac{1}{2}$.

Mr. Keynes¹⁾ prétend qu'admettant ces deux procédés comme également légitimes on commet une inconséquence. Il se demande ensuite quelles pourraient être les raisons pour ne pas considérer aussi (γ) les probabilités *a priori* concernant la fonction $\varphi(p)$, c. à. d. les différentes probabilités de chaque probabilité de f possible, etc.

Or, le procédé (β) conduit au même résultat numérique que le procédé (α). En effet, dans les conditions citées on a

$$(14) \quad P = \int_0^1 \varphi(p) \cdot p \cdot dp = \frac{1}{2}$$

rsp.

$$(15) \quad P = \sum_{i=1}^s \varphi(p_i) \cdot p_i = \frac{1}{2} \text{ } ^2)$$

On pourrait aussi effectuer le procédé (γ) de manière qu'il conduise à $P = \frac{1}{2}$. Si l'on suppose nommément que p n'est susceptible que d'un ensemble fini de valeurs, soit p_1, p_2, \dots, p_s , symétrique par rapport à $\frac{1}{2}$, et si $\varphi_i(p_i)$ désigne la probabilité pour que $p = p_i$, on peut supposer que la probabilité *a priori* $\psi(\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{s-1})$, pour que la probabilité que $p = p_i$ soit $\varphi_i(p_i)$ (pour $i = 1, 2, \dots, s-1$) est constante et que chaque $\varphi_i(p_i)$ est susceptible d'un même ensemble des valeurs. On a alors $\varphi(p_i)$ const. à cause de la même formule pour chaque i , à savoir

$$(16) \quad \varphi(p_i) = \int \dots \int \psi(\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{s-1}) \varphi_i d\varphi_1 d\varphi_2 \dots d\varphi_{s-1}$$

rsp.

$$(17) \quad \varphi(p_i) = \sum \psi(\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{s-1}) \varphi_i$$

où la somme s'étend à tous les systèmes des valeurs des $\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{s-1}$. Si l'ensemble des valeurs admissibles *a priori* de p est infini, en cas particulier, s'il contient tous les nombres entre zéro et un, il ne m'est pas connu la manière dont on pourrait préciser le procédé (γ) afin qu'il conduise à $P = \frac{1}{2}$. On pourrait essayer aussi à préciser les procédés suivants (γ), à savoir (δ), (η), etc. de manière qu'elles conduisent à $P = \frac{1}{2}$.

¹⁾ loc. cit., p. 373-4.

²⁾ P est autre que p ; P est la probabilité de f quand sa cause est inconnue; p — la probabilité de f_i étant donnée telle et telle cause.

II.

Considérons une série de N épreuves indépendantes telles que chacune d'elles pouvait donner lieu à un des événements incompatibles

$$(18) \quad f_1, f_2, \dots, f_s.$$

Désignons par

$$(19) \quad p_1, p_2, \dots, p_s.$$

les probabilités inconnues de ces événements qui sont supposés d'avoir les mêmes valeurs pendant toute la série des épreuves.

Désignons ensuite par n_i le nombre des cas où on a observé le fait f_i (pour $i = 1, 2, \dots, s$). Posons encore $\sum_{i=1}^s n_i = N$ et $q_i = \frac{n_i}{N}$ pour $i = 1, 2, \dots, s$. L'ensemble des nombres (19) peut être représenté par un point π dans l'espace à $s - 1$ dimensions ayant pour coordonnées les nombres

$$p_1, p_2, \dots, p_{s-1}.$$

Évidemment ce point appartient au domaine, soit W , défini par des inégalités

$$(20) \quad \begin{aligned} 0 \leq p_i \leq 1, \quad i = 1, 2, \dots, s-1, \\ \sum_{i=1}^{s-1} p_i \leq 1. \end{aligned}$$

Soit enfin $\varphi(p_1, p_2, \dots, p_{s-1})$ la probabilité *a priori* pour que la probabilité de f_i soit p_i (pour $i = 1, 2, \dots, s-1$). Nous allons supposer que la fonction φ est *positive et continue* au point soit π_0 , ayant pour coordonnées q_1, q_2, \dots, q_{s-1} .

On sait alors ¹⁾ que, si N tend vers l'infini le point π_0 restant fixe, la probabilité *a posteriori* pour que le point π appartienne à un ensemble $w \subset W$ de mesure positive tend vers un si π_0 est un point intérieur à w , quelle que soit d'ailleurs la fonction φ .

Mr. Mises ²⁾ indique aussi un théorème analogue pour le cas

¹⁾ v. R. Mises, *Mathematische Zeitschrift*, 1919, aussi J. Neyman, *Bull. de l'Institut Intern. de Statistique*, 1929.

²⁾ loc. cit. p. 84.

où la fonction φ est nulle dans w sauf pour un ensemble E fini des points, soit

$$(21) \quad \pi_1 \pi_2 \dots \pi_t \dots \pi_m \text{ } ^1).$$

Soit π_e un point quelconque de E et π'_e celui des points π_e dont la distance de π_0 est la plus petite. Le théorème cité consiste en ce que la probabilité *a posteriori* pour que π_e soit π'_e tend vers un lorsque N augmente indéfiniment, *quelle que soit d'ailleurs la fonction φ .*

Or cet énoncé n'est pas exacte et il subsiste au contraire le théorème suivant:

Soit

$$(22) \quad \pi_1, \pi_2 \dots \pi_t$$

ceux des points de E pour lesquels l'expression $\prod_{k=1}^t p_k^{q_k}$ possède 1° la même valeur, soit Q et 2° tels que, pour les autres points de E on ait

$$(23) \quad \prod_{k=1}^t p_k^{q_k} < Q.$$

Le nombre t peut être égale ou surpasser un. Soit ensuite

$$(24) \quad \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_t, \dots, \varphi_m$$

les valeurs de φ aux points (21) respectivement. On peut alors démontrer que la probabilité *a posteriori* P_{jN} , pour que π_e soit π_j pour $j = 1, 2, \dots, t$, tend vers

$$(25) \quad \frac{\varphi_j}{\sum_{L=1}^t \varphi_L}$$

lorsque N augmente indéfiniment, le point π_0 restant fixe. Il en suit que: 1° si π_e est un point de E , autre que (22) — la probabilité *a posteriori*, pour que π_e soit π_e , tend vers zéro lorsque N augmente indéfiniment; 2° si π_0 appartient à E , la probabilité *a posteriori* pour que π_e soit π_0 tend vers un lorsque N tend vers l'infini.

La démonstration ne présente aucune difficulté:

¹⁾ V. aussi Keynes, loc. cit., p. 387—8.

Désignons par Q_i la valeur du produit $\prod_{k=1}^i p_k^{q_k}$ au point π_i .

Alors la probabilité *a posteriori* pour que π soit π_i sera

$$(26) \quad P_{jN} = \frac{\varphi_j Q_j^N}{\sum_{k=1}^m \varphi_k Q_k^N} = \frac{\varphi_j \left(\frac{Q_j}{Q}\right)^N}{\sum_{k=1}^m \varphi_k \left(\frac{Q_k}{Q}\right)^N}.$$

La somme de t premiers membres au dénominateur de la dernière fraction (26) est égale à $\sum_{k=1}^t \varphi_k$, tandis que les autres membres de cette somme tendent vers zéro lorsque N croît indéfiniment. Donc, pour $j \leq t$, c'est-à-dire lorsque $\frac{Q_j}{Q} = 1$, on a

$$\lim_{N \rightarrow \infty} P_{jN} = \frac{\varphi_j}{\sum_{k=1}^t \varphi_k}.$$

Si le nombre $t > 1$, nous avons donc un cas où la limite de la probabilité *a posteriori* dépend des probabilités *a priori*. D'ailleurs il est aisé de voir qu'un tel cas où $t > 1$ peut se présenter.

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego. T. N. W.]

Stella Saks.

O przemianie mineralnej podczas głodu u psa.

Über den Mineralstoffwechsel beim Hunde während des Hungers.

Rękopis nadesłany w dniu 30. VI. 1930 r.

BENEDICT ('15), CATHCART ('07), GAMBLE, ROSS und TISDALL ('23), haben — in ihren ausführlichen Untersuchungen über den Mineralstoffwechsel während des Hungers — den Gehalt der mineralischen Bestandteile im Hungerkote unberücksichtigt gelassen; andere Forscher haben sich mit dem Stoffwechsel nur einiger einzelner Bestandteile beschäftigt.

Der Zweck der vorliegenden Arbeit war, den Mineralstoffwechsel beim Hunde während des Hungers zu prüfen unter Berücksichtigung der wichtigsten mineralischen Bestandteile (ausgenommen Fe), welche im Harn und Kote enthalten sind. Ferner nahm man sich vor, festzustellen, welche Verluste an mineralischen Bestandteilen ein Tier während des Hungers erleidet, sowie — von welchen, im Hunger verbrauchten Organen und Geweben, diese Bestandteile herkommen; ausserdem bestrebte man sich, die relative Intensität der Ausscheidung von einzelnen Elementen zu vergleichen und die Anteilsgrösse der Nieren und des Darmes bei Ausscheidung der untersuchten Elemente zu bestimmen.

Es wurden 3 Versuche an zwei Hündinnen (Gewicht ca. 5 kg) ausgeführt. Während dieser Versuche, welche aus einer Vorperiode, einer 10 Tage dauernden Hungerperiode und einer Nachperiode bestanden, wurde jeden Tag der Harn und Kot, welcher von einer bestimmten Periode herrührte, quantitativ gesammelt. Man hat im Kot und im Harn, nach der Veraschung (BIALASZEWICZ '27), den mikrochemischen Methoden gemäss, folgende Bestandteile bestimmt: Na, K, Ca, Mg, Cl, anorg. und gesamten P, anorg. und gesamte S, N, NH₃, und HCO₃.

Aus den erhaltenen Analyseresultaten, welche in Versuchprotokollen in Tab. XII, XIII, XIV zusammengestellt sind, konnte man festsetzen, dass die im Kote und Harne von verschiedenen Hunden ausgeschiedene, pro 1 kg Körpersubstanz berechnete, Menge der einzelner mineralischen Bestandteile während der ebenso lange dauernden Hungerperiode annähernd konstant bleibt (Tab. I).

Wie aus der Tab. II ersichtlich ist, verliert der Organismus, im Verhältnis zu seinem Körpergehalt, die einzelnen mineralischen Bestandteile in verschiedenen Mengen; die bedeutendsten Verluste sind an K, die geringsten — an Cl zu notieren. Aus der Fig. 1, welche die Ausscheidung im Harne der mineralischen Bestandteile während der Hunger- und Fütterungsperiode graphisch darstellt, wird es ersichtlich, dass in den ersten 2—3 Hungertagen die Ausscheidungsintensität aller untersuchten Elemente gewaltig sinkt und in nächstfolgenden Tagen nur unbedeutenden Veränderungen unterliegt. Eine Ausnahme bilden bloss Ca und P, deren Gehalt im Harn in den letzten Versuchstagen steigt, und K, dessen Gehalt während der ganzen Hungerperiode schwankt. Die Fig. 2 soll uns die Differenz der Ausscheidungsintensität der einzelnen Elemente während des Hungers deutlicher darstellen. Die Ausscheidungskurven von K und N sind nahe verlaufend, was als Beweis dienen kann dafür, dass K, welches in Folge des Zerfallens der Gewebe freigemacht wird, nicht zurückgehalten ist.

Die Menge des anorganischen P im Harne schwankt im Verhältnis zum gesamten P, während der 10 Hungertagen, unbedeutend und beträgt durchschnittlich 95.7%, d. h. dieselbe Menge, wie in der Fütterungsperiode (Tab. III).

Was den Anteil von Nieren und Darm in Ausscheidungsprozess der mineralischen Bestandteile anbetrifft, so bestätigen unsere Versuche die Ergebnisse der Untersuchungen anderer Forscher [MUNK, ('94) ZUNTZ, SENATOR, MUNK, LEHMAN, MÜLLER, ('93)] genügend (Tab. IV).

Um der Frage, von welchen Organen und Geweben die während des Hungers ausgeschiedenen mineralischen Bestandteile herkommen, näher treten zu können, hat man den Hund № 2 nach dem Versuche № 3 abgetötet; einzelne Organe und Gewebe wurden gewogen (Tab. VII) und der Gehalt der erwähnten Ele-

mente in den Muskeln, in der Leber, in der Milz und in dem Pankreas bestimmt (Tab. VI). Während dieser Untersuchungen konnte man die Beobachtung machen, dass die Aschenbestandteile (besonders Na und Cl, Tab. VIII, IX) auch von der Leber — wobei Ca und P auch von Skelett — herkommen können, jedoch wie aus der Tab. X ersichtlich ist, werden diese letzteren Elemente in einem anderen Quantitätsverhältnis ausgeschieden, als dasjenige, welches ihnen im Skelett eigen war.

Aus der Fig. 3, wo das Säure-Basen-Gleichgewicht angegeben ist, folgt es, dass die freien sowie die gebundenen Basen die Quantität der Säuren nicht ausgleichen, indem diese letzteren während des Hungers im Überschuss ausgeschieden werden.

Um den Mineralstoffwechsel während des Hungers mit demselben während der Fütterungsperiode zu vergleichen, hat man das, als Fütterung gebrauchte, Pferdefleisch analysiert. Man konnte feststellen, dass das Verhalten der im Hundefleisch vorkommenden mineralischen Bestandteile, untereinander, denjenigen der im Pferdefleisch enthaltenen ähnlich ist; die hauptsächliche Differenz besteht in einem kleineren Gehalt an K und P im Verhältnis zu den übrigen Bestandteile — in den Muskeln — beim Hunde.

Das Verhalten von N:K, welche im Harne während der Hungerperiode ausgeschieden worden waren, bleibt von dem dritten Hungertage ab beinahe ohne je eine Veränderung und beträgt durchschnittlich 100 : 233. Diese Resultate widersprechen denjenigen, welche BENEDICT und KATSUYAMA erhalten haben: es tritt eine Differenz zu Tage, welche man der Einwirkung der Zusammensetzung der dem Versuchstiere gegebenen Kost zuschreiben soll. Demselben Faktor könnte man ebenfalls die Zusammensetzung der Asche, welche im Hunger- und Fütterungskote annähernd gleich ist, zuschreiben (Tab. XI). Einen beträchtlichen Unterschied kann man bloss in dem Mg-Gehalt wahrnehmen.

Indem man unsere und die MUNK'schen Ergebnisse, einerseits, mit denjenigen von BENEDICT erhaltenen, andererseits, vergleicht, so gelangt man zu der Überzeugung, dass der Mineralstoffwechsel bei hungernden Hunde und derjenige beim hungernden Menschen keinen prinzipiellen Unterschied aufweisen.

Badania VOITA ('60), RUBNERA ('81, '02), AWROROWA ('00), BENEDICTA ('07, '15) i in. wyświetliły w znacznym stopniu zjawiska ogólnej przemiany związków organicznych w ustroju głodzonych zwierząt stałocieplnych, natomiast zagadnieniom przemiany mineralnej w stanie głodu poświęcono znacznie mniej uwagi. W pracach dawniejszych, mianowicie BIDDERA i SCHMIDTA ('52) oraz FALCKA ('75) znajdujemy tylko luźne spostrzeżenia, dotyczące znaczenia poszczególnych pierwiastków, głównie zaś retencji chloru w ustroju w okresie głodu. LEHMANN, MÜLLER, MUNK, SENATOR i ZUNTZ ('93) oznaczali zawartość Na + K, Ca, Mg, P, Cl i S w moczu i w kale dwóch głodzonych ludzi. Jednakże analizy, wykonane przez nich, nie dają pojęcia o całkowitych stratach składników mineralnych w ustroju głodzonym, ponieważ autorowie ci oznaczali składniki mineralne tylko w niektórych dniach głodu. MUNK ('94) zaś w pracy o 10-cio dniowym głodzie psa analizował codziennie w moczu i w kale zawartość Ca, Mg, P, Cl i N oraz oznaczał ilość tych składników (prócz Cl) w kale, pochodzącym z całego badanego okresu głodu. Na zasadzie porównania stosunku azotu do składników mineralnych, wydalonych w moczu w okresie głodu, ze stosunkiem azotu do tych samych pierwiastków w mięśniach zwierząt doświadczalnych MUNK dochodzi do wniosku, że składniki mineralne, wydalane w okresie głodu, pochodzą głównie z mięśni i z kości.

W dwa lata po ukazaniu się pracy MUNKA, ogłosił wyniki swoich badań KATSUYAMA ('96). Chcąc sprawdzić słuszność poglądów MUNKA również w stosunku do zwierząt roślinożernych, wykonał on analizę moczu głodzonego królika, oznaczając zawartość Na, K, Ca i Mg. W przeciwstawieniu jednak do MUNKA nie uwzględniał on składników mineralnych, wydalonych w kale. Praca KATZUYAMY daje więc tylko obraz zmian, którym ulega stosunek ilości metali jedno- i dwuwartościowych, wydalonych w moczu w czasie trwania głodu. Autor stwierdził również, że pokarm, podawany zwierzęciu przed głodzeniem, wywiera znaczny wpływ na skład mineralny moczu, wydalanego we właściwym okresie doświadczalnym.

W literaturze spotykamy ponadto szereg prac nad przemianą poszczególnych pierwiastków w okresie głodu; wymienimy tu wyczerpujące badania MORGULIESA ('29) nad metabolizmem siarki u psów głodzonych; następnie—pracę KISHI-ISAMI'EGO ('22), który badał przemianę wapnia i magnezu u królika, oznaczając zawartość tych składników w moczu; następnie — analogiczne doświadczenia GIVENSA ('17), wykonane na psach, oraz poszukiwania SCHULTZ-MAINZERA ('01) nad przemianą fosforową u głodzonych psów i królików.

Przemiana wszystkich składników mineralnych, normalnie występujących w moczu człowieka, była przedmiotem badań CATHCARTA ('07), a zwłaszcza BENEDICTA ('15) w wyczerpującej pracy nad 30 dniowym głodem człowieka. Zarówno jednak powyżsi autorowie jak i badacze, którzy później tą kwestją się zajmowali, mianowicie — GAMBLE, ROSS i TISDALL

(23), nie analizowali kału, pochodzącego z okresu głodu. Pojęcie zaś o całkowitych stratach w ustroju w okresie głodu może dać dopiero suma składników mineralnych, wydalonych w moczu i w kale, o ile nie zachodzi w większych rozmiarach wydalanie skórne. GAMBLE, ROSS i TISDALL na zasadzie dość skomplikowanego rozumowania i doświadczeń, wykonanych na dzieciach chorych na epilepsję, stwierdzili przedewszystkiem, że dzięki obniżonej przemianie węglowodanowej objętość cieczy ciała w czasie głodu znacznie się zmniejsza. Przyjmując jednocześnie, że stężenie cieczy ciała nie ulega zmianie podczas głodu, autorowie ci wyprowadzili wniosek, że zasady związane (Na, K, Mg i częściowo Ca), wydalane w okresie głodu, pochodzą w znacznym stopniu z tych cieczy. Stałość składu krwi, nawet w daleko posuniętym głodzie, została stwierdzona przez MORGULIESA (28) w doświadczeniach nad psami. Co do innych cieczy ciała, to danych doświadczalnych w tym kierunku dotychczas nie mamy. Pozatem wnioski GAMBLEA, ROSSA i TISDALLA uległyby prawdopodobnie pewnej zmianie po uwzględnieniu ilości składników, mineralnych wydalonych w kale.

Praca niniejsza została podjęta w celu przedstawienia przemiany mineralnej podczas głodu u psa z uwzględnieniem głównych składników nieorganicznych (prócz Fe), występujących w moczu i w kale. W szczególności zaś chodziło o stwierdzenie, jakie straty w składnikach mineralnych ponosi głodzony ustrój i z jakich narządów, ulegających zużyciu w czasie głodu, one pochodzą. Staraliśmy się także porównać względną intensywność wydalania przez organizm poszczególnych składników mineralnych oraz ustalić wielkość udziału nerek i jelita w wydalaniu tych składników.

1. M e t o d y k a.

W badaniach, przedstawionych w niniejszej pracy, wykonano 3 doświadczenia na dwóch psach (suki o ciężarze ok. 5 kg). W czasie tych doświadczeń zbierano ilościowo mocz oraz kał i oznaczano w nich zawartość azotu i składników mineralnych.

Każde doświadczenie składało się z 3-ech okresów: 1^o, z okresu wstępnego, trwającego 3—6 dni, w którym zwierzęciu podawano pokarm określonej jakości i ilości (250—350 g mięsa końskiego dziennie); 2^o, z okresu głównego, trwającego 10 dni, w którym zwierzę głodzone, podając mu tylko wodę ad libitum, której ilość mierzono; 3^o, z okresu końcowego, trwającego 3—4 dni, identycznego z okresem wstępnym.

Po wykąpaniu umieszczano psa w klatce do badań nad przemianą azotową; codziennie zbierano ilościowo mocz, katetyzując zwierzę w końcu okresu dobowego i dołączając wodę, otrzymaną po przepłókaniu pęcherza, do ogólnej ilości wydalonego moczu.

Ze względu na trudności, które się wyłaniały przy kateteryzowaniu małych suk, celowym okazał się zabieg chirurgiczny, polegający na małym rozcięciu pochwy w kierunku brzuszny i nieco większym w kierunku odbytu. W ten sposób ułatwiono dostęp do głęboko leżącego otworu moczowego; wprowadzenie doń kateteru, przy jednoczesnym rozszerzaniu pochwy zapomocą odpowiedniego wzornika, nie nastęrczało już najmniejszych trudności.

Mocz zebrany w ciągu doby, przesączaano przez watę szklaną do kolb miarowych o objętości od 100—400 cm³, zależnie od ilości wydalonego moczu, która się wahała od 52 cm³, w okresie głodu, do 340 cm³ — w okresie odżywiania. Mocz zabezpieczano przed gniciem, dodając około 0.5 cm³ chloroformu, i przechowywano go do analiz. Ilość moczu, jaką brano do spopielenia, zależała od stężenia składników mineralnych, które jest odmienne w poszczególnych dniach głodu i odżywiania. Przeciętnie brano po 50 cm³ moczu, pochodzącego z okresu głodu.

Jednocześnie z moczem zbierano kał, wydalony w czasie głodu. W celu oddzielenia od siebie części kału, przypadających na poszczególne dni głodu, wykonano próby, które polegały na codziennem wlewaniu przez sondę do żołądka wodnych zawiesin węgla, krzemionki oraz różnych substancyj barwnych. Próby te nie dały jednak wyników pozytywnych ze względu na zacieraanie się granic pomiędzy poszczególnymi odcinkami kału. Wobec tego mogłam jedynie wykonać analizę kału, przypadającego na cały okres głodu. Do spopielenia brano około 1.5 g kału wysuszonego. Często po ukończeniu spopielenia substancji w stężonym HNO₃ otrzymywano osad nierozpuszczalny w wodzie i w kwasach. Analizy próbne, wykonane po stopieniu osadu z sodą i rozpuszczeniu w HNO₃ rozcieńczonym, wykazały, że osad nie zawierał ani wapnia ani fosforu, wobec tego nie brano go w analizach pod uwagę.

Spopielenie moczu, kału i tkanek uskuteczniao metodą, opisaną przez BIALASZEWICZA ('27).

Po ukończonym okresie głodu w doświadczeniu trzeciem, wykonanem na psie II, przeprowadzono również analizę niektórych narządów zwierzęcia. W tym celu poszczególne narządy i mięśnie odpreparowano, zważono w stanie świeżym i po wysuszeniu (początkowo na łaźni wodnej, a następnie w termostacie w temp. około 105° C). Mięśnie, wątrobę, trzustkę i śledzionę roz tarto na proszek możliwie dokładnie i przechowano do analiz.

W analizowanych substancjach, t. j. w moczu, w kale i w tkankach, oznaczano następujące składniki: Na, K, Ca, Mg, P całkowity i nieorganiczny, S całkowitą i nieorganiczną, Cl, Ni, NH₃. Sód oznaczano metodą BARRENSCHENA i MESSINGERA ('27), przemywając osad UoNa₂FeCN₆ alkoholem 96%, w słabszej bowiem koncentracji osad jest rozpuszczalny; (rozpowszechniona metoda BALINTA ze względu na znaczne ilości K w moczu okazała się nieodpowiednia). Potas oznaczano metodą KRAMERA i TISDALLA ('21), po usunięciu z roztworu śladów soli amonowych, Ca — metodą de WAARDA ('19), Mg — metodą BRIGGSA i BELL-DOISY'ego ('22), zmodyfikowaną przez BIALASZEWICZA ('27), P całkowity i nieorganiczny — metodą BRIGGSA ('22), S całkowitą i nieorganiczną — metodą wagową, jako BaSO₄;

przy oznaczaniu S całkowitej substancję spalano, używając odczynnika BENEDICTA ('23). Chlor w moczu oznaczano metodą WHITEHORNEA ('20), przyczem okazało się, że analizy Cl w moczu świeżym i spopielonym dały wyniki identyczne, wskutek czego Cl oznaczano w moczu niespopielonym, odbarwiając go 0.1 n $KMnO_4$. Chlor w tkankach i w kale oznaczano metodą, opracowaną przez NIEMIERKĘ.¹⁾ Ponieważ zawartość Cl w kale jest bardzo mała, nasze więc wyniki mają tylko znaczenie orientacyjne. NH_3 oznaczano metodą FOLINA, N całkowity — metodą KJEHDAHLA, kilka oznaczeń węglanów wykonano w aparacie VAN SLYKE'A.

NH_3 , P nieorganiczny, S nieorganiczną, Cl, chlor, kwasowość i węglany analizowano w dniu zebrania moczu, zawartość pozostałych składników oznaczano serjami po skończonem doświadczeniu. Do oznaczeń mikrochemicznych poszczególnych składników brano każdorazowo optymalne dla danej metody ilości substancji spopielonej. Stale też przestrzegano zasady wykonywania oznaczeń równoległych w roztworach wzorcowych, zawierających znane i zbliżone do badanych ilości, substancje.

W tabelach XII, XIII i XIV podane są protokoły doświadczeń.

2. Absolutne straty składników mineralnych w czasie głodu i w stosunku do ogólnej zawartości w ciele zwierzęcia.

Analizy moczu i kału (tab. XII, XIII, XIV) dały nam możliwość obliczenia strat w składnikach mineralnych, jakie ponosi ustrój w ciągu badanego okresu głodu. Wyniki podane są w tab. I.

Z wykonanych doświadczeń wynika, że ilość wydalanych składników mineralnych w ciągu 10-cio dniowego głodu jest u naszych zwierząt w przybliżeniu stała; wyraźniej zaznacza się to w przeliczeniu na kg wagi żywej. W doświadczeniach niniejszych początkowy ciężar ciała psów i strata wagi w ciągu jednako-wego okresu głodu były bardzo zbliżone, zgodnie z tem i ilości wydalonego w tym czasie N na kg wagi żywej były prawie identyczne (maksymalne odchylenie poszczególnych doświadczeń wynosi 8%).

Duże stosunkowo różnice w oddzielnych doświadczeniach występują w wydalaniu potasu, najmniejsze zaś w wydalaniu magnezu i siarki. Stosunek wydalanego Ca do P wynosił w I-em

¹⁾ Praca przygotowuje się do druku i ukaże się w Acta Biol. Exper. Metoda polega na następujących czynnościach: substancję ogrzewa się z kwasem azotowym i azotanem srebra; powstały chlorek srebra rozpuszcza się w amoniaku, a następnie dodaje się siarczku amonu. Po rozpuszczeniu strąconego siarczku srebra w gorącym rozcieńczonym kwasie azotowym srebro oznacza się zapomocą miareczkowania rodankiem potasu w obecności ałunu żelazowego.

T a b e l a I.

Całkowita ilość azotu i składników mineralnych, wydalonych w ciągu 10 dni głodu w moczu i w kale.
Gesamte Stickstoff- und Mineralstoffmenge ausgeschieden während der 10 Hungerlage im Harne und Kote.

№ dosw. № d. Ver- suches	№ psa № d. Hundes	Ciezar początkowy		Strata ciężaru ciała % Gewichtsverlust	N		Na		K		Ca		Mg		Cl		P		S	
		Ilość całkowita g	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers		Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg des le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers	Ilość całkowita mg	Na kg wagi zy- wej Pro 1 kg d. le- benden Körpers
1	I	20.55	3.85	20.6	846	158	2513	470	1941	(364)	182	34.2	487	91.4	652	(122)	—	—	—	—
2	II	18.80	3.62	24.4	626	120	3068	590	355	68.2	130	25.0	412	79.2	1398	268	228	228	228	228
3	III	19.67	3.94	23.9	640	129	1934	389	396	79.5	132	26.6	533	107.0	1437	288	282	282	282	282
Przeciętnie: Durchschnittlich		—	3.80	22.8	—	136	—	483	—	73.8	—	28.6	—	92.4	—	278	—	230	230	230

doświadczeniu tylko 0.33, podczas gdy w II-em — 3.9, III-em—3.6, w analogicznym zaś doświadczeniu MUNKA—3.0. Uderza zatem niski stosunek Ca:P w I-em doświadczeniu, prawdopodobnie jest on wynikiem bliżej nam nieznanymi zaburzeń w przemianie mineralnych składników szkieletowych.

Porównyując z sobą liczby, odpowiadające średnim bezwzględnym stratom, stwierdzamy, że badane składniki mineralne możemy ułożyć w następujący szereg: $K > P > S > Na > Cl > Ca > Mg$, charakteryzujący intensywność ich wydalania w czasie 10-dniowego głodu.

W celu ustalenia wielkości strat względnych, jakie organizm ponosi w stanie głodu, niezbędna była znajomość ogólnej zawartości omawianych składników w ciele zwierzęcia na początku głodu. Ponieważ analiz takich, ze względu na następujące się trudności, nie przeprowadziliśmy, posilkujemy się więc w dalszych rozważaniach danymi, istniejącymi w literaturze. Jeżeli oprzemy się na analizie popiołu 15-o dniowego szczenięcia, wykonanej przez BUNGEGO ('74) oraz na danych SADIKOWA ('26), który oznaczył zawartość ogólną popiołu w ciele psów różnego wieku, i ponadto przyjmujemy, że skład procentowy popiołu nie zmienia się w okresie wzrostu zwierzęcia [por. skład mineralny zwierząt młodych i dorosłych: TANGL ('10), OPPENHEIMER, Handbuch der Bioch. 3 (10)], to dla naszych psów otrzymamy wyniki, podane w tabeli II. Porównyując straty względne poszczególnych składników mineralnych, jakie organizm ponosi w czasie głodu, widzimy, że ustrój traci stosunkowo najwięcej potasu, t. j. głównego składnika części miękkich ciała, przyczem straty względne, jakie ustrój ponosi w potasie, azocie oraz w ciężarze ciała są bardzo do siebie zbliżone. Na, Ca, Mg i P są wydalane w stosunku odwrotnym do zawartości tych pierwiastków w ciele; a więc Ca i P, których organizm jako całość zawiera najwięcej, są wydalane w stosunkowo najmniejszych ilościach. Głównym depozytem tych składników są kości; ulegają zatem one rozpadowi tylko w nieznacznym stopniu. Chloru, którego zawartość w ciele jest większa, niż $K > Na > Mg$, ustrój traci stosunkowo bardzo mało, bo tylko 3.9%; wnioskujemy więc z tego, że oszczędzanie Cl przez organizm podczas głodu jest większe, niż pozostałych składników mineralnych.

Tabela II.

Względne straty w składnikach mineralnych i azocie w okresie 10-dniowego głodu.
Relative Verluste an mineralischen Bestandteilen und am Stickstoff in 10 Tage dauernden Hungerperiode.

	Ciężar ciała Körpergewicht kg	N g	Na g	K g	Ca g	Mg g	P g	Cl g
Przeciętna zawartość azotu i składników mineralnych w ciele psów na początku okresu głodu ¹⁾ <i>Durchschnittlicher Gehalt an mineralischen Bestandteilen und an Stickstoff am Anfang d. Hungers</i>	5.17	90.42 ²⁾	9.94	11.48	41.73	1.56	28.07	11.96
Przeciętne straty bezwzgl. (w moczu i w kale) <i>Durchschnittliche absolute Verluste (im Harn u. Kot)</i>	1.18	19.6	0.70	2.50	0.382	0.148	1.44	0.478
Straty względne (%) <i>Relative Verluste (%)</i>	22.8	21.4	7.0	21.8	0.91	9.5	5.1	4.0

¹⁾ Obliczone na podstawie danych z pracy Bungego (74).
Nach Angaben von Bunge (74) berechnet.

²⁾ Obliczone na podstawie danych Gerhartz'a: *Tabulae Biologicae*, 3 (583).
Nach Angaben von Gerhartz berechnet.

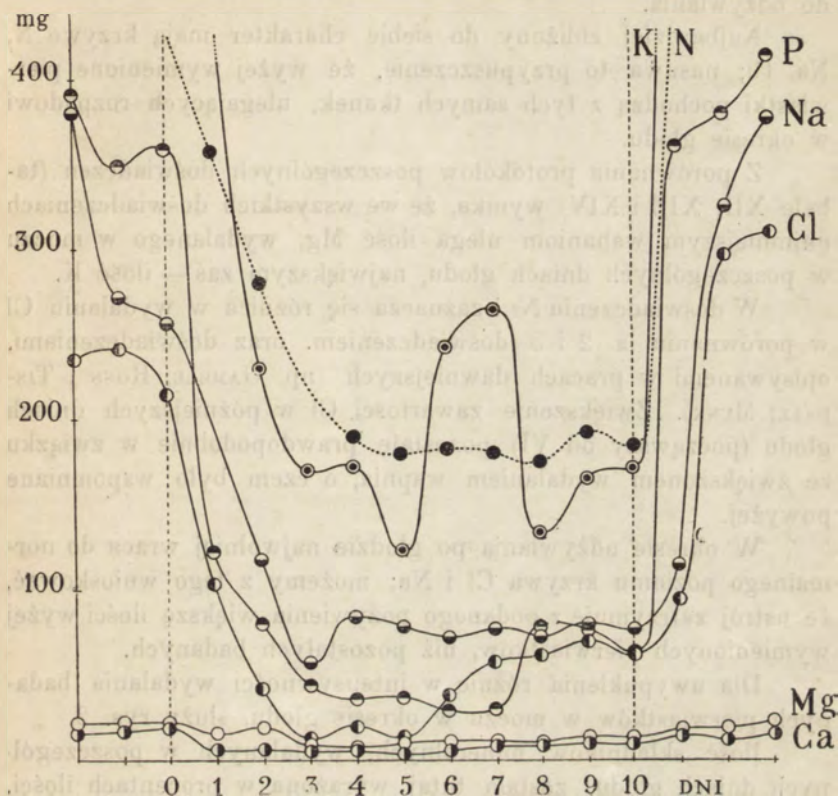
Wielkość strat stosunkowych w czasie trwania głodu można było obliczyć tylko dla potasowców i chloru, które są wydalane prawie wyłącznie w moczu. Dla pozostałych pierwiastków niezbędne byłyby analizy kału, przypadającego na poszczególne dni głodu. Obliczenie takie wykazało, iż największe straty ustrój ponosi w pierwszych dwóch dniach głodu; nie stwierdzono jednakże stałego zmniejszania się strat stosunkowych w ciągu trwania głodu.

3. Względna szybkość wydalania poszczególnych składników mineralnych w moczu zwierząt głodzonych.

Dla zilustrowania szybkości wydalania poszczególnych składników mineralnych w okresie odżywiania i głodu służy rys. 1, przedstawia on graficznie dane liczbowe z doświadczenia № 1 nad psem № 1.

Porównywując krzywe, odpowiadające ilościom azotu i składników mineralnych, wydalanych w ciągu doby, można stwierdzić, że w pierwszych 2 — 3 dniach głodu intensywność wydalania

wszystkich badanych pierwiastków gwałtownie się zmniejsza. W następnych dniach głodu charakter przebiegu poszczególnych krzywych różni się od siebie: krzywe Ca i P w późniejszych dniach głodu wznoszą się, natomiast pozostałych badanych pier-



Rys. 1. Wycielenie azotu składników mineralnych w okresach głodu i odżywiania. Odcięte: dni (0-10 dni głodu). Rzędne: ilość wydanych składników w mg (100 mg - 1 g N).

Fig. 1. Ausscheidung von Stickstoff und von mineralischen Bestandteilen im Harne während der Fütterungs- und der Hungerperiode. Abszissen: Tagen (0-10 Hungertage). Ordinaten: Menge der ausgeschiedenen Bestandteile in mg (100 mg - 1 g N).

wiastków utrzymują się na tym samym poziomie, co w 2-3 dniu głodu, ulegając jednak dość znacznym wahaniom dziennym (zwłaszcza zaznacza się to w wydalaniu K).

W doświadczeniach niniejszych nie mogliśmy stwierdzić, ażeby ilość Na i Cl w moczu ulegała stałemu i stopniowemu zmniejszaniu się w miarę trwania głodu, jak to było wielokrotnie opisywane w pracach dawniejszych (MUNK; BENEDICT; MÜLLER,

MUNK, LEHMANN, ZUNTZ i SENATOR; FORSTER i t. d.). Krzywe Mg i Ca wyróżniają się od krzywych pozostałych pierwiastków łagodnym spadkiem przy przejściu z okresu odżywiania do głodu i odwrotnie, łagodnym wzniesieniem przy przejściu z okresu głodu do odżywiania.

Najbardziej zbliżony do siebie charakter mają krzywe N, Na, Cl; nasuwa to przypuszczenie, że wyżej wymienione pierwiastki pochodzą z tych samych tkanek, ulegających rozpadowi w okresie głodu.

Z porównania protokółów poszczególnych doświadczeń (tabele XII, XIII i XIV) wynika, że we wszystkich doświadczeniach najmniejszym wahaniom ulega ilość Mg, wydalanego w moczu w poszczególnych dniach głodu, największym zaś — ilość K.

W doświadczeniu № 1 zaznacza się różnica w wydalaniu Cl w porównaniu z 2 i 3 doświadczeniem, oraz doświadczeniami, opisywanymi w pracach dawniejszych (np. GAMBLE, ROSS i TISDALL; MUNK). Zwiększenie zawartości Cl w późniejszych dniach głodu (począwszy od VI) pozostaje prawdopodobnie w związku ze zwiększonym wydalaniem wapnia, o czym było wspomniane powyżej.

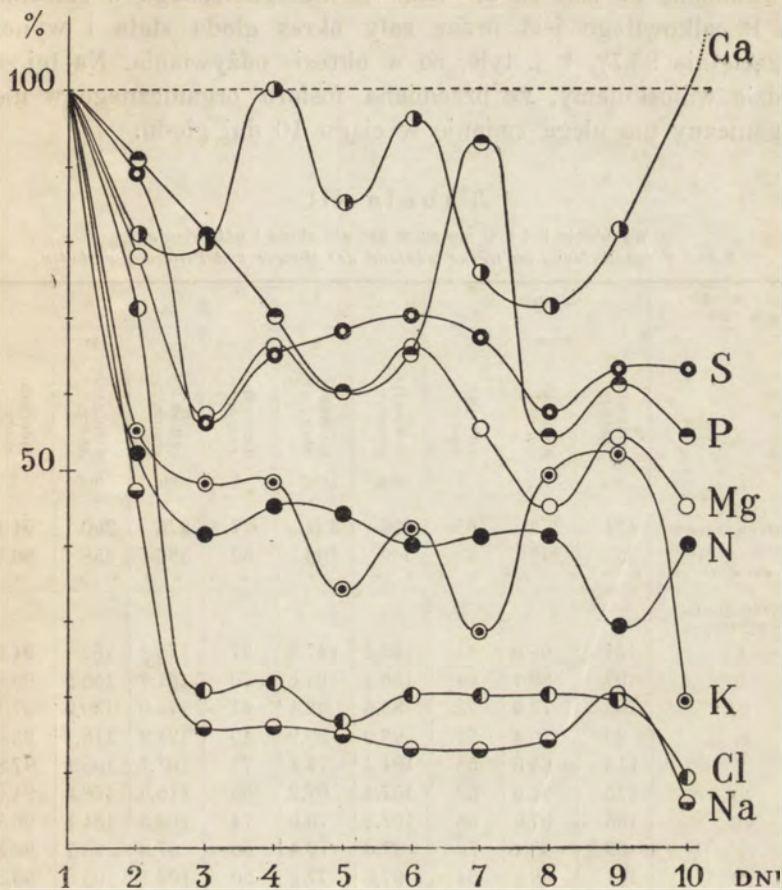
W okresie odżywiania po głodzie najwolniej wraca do normalnego poziomu krzywa Cl i Na; możemy z tego wnioskować, że ustrój zatrzymuje z podanego pożywienia większe ilości wyżej wymienionych pierwiastków, niż pozostałych badanych.

Dla uwypuklenia różnic w intensywności wydalania badanych pierwiastków w moczu w okresie głodu, służy rys. 2.

Ilość składników mineralnych, wydalanych w poszczególnych dniach głodu, została tutaj wyrażona w procentach ilości, wydalanej w pierwszym dniu głodu.

Z porównania krzywych wynika, że podczas głodu najbardziej zmniejsza się intensywność wydalania Na i Cl. Spadek krzywych tych pierwiastków jest najbardziej gwałtowny, od 3-go zaś dnia głodu ilość wydalanego Cl i Na nie ulega już znacznieszym zmianom. Jak widać z rys. 2, krzywa potasu przebiega w pobliżu krzywej azotu, ilustrującej natężenie procesów katabolicznych białka, które zachodzą w ustroju zwierzęcia głodzonego. Stąd wnioskujemy, że K nie jest gromadzony w ustroju, lecz w miarę uwalniania się z tkanek, dzięki rozpadowi białka organizowanego, zostaje wydalany. Krzywe S i N przebiegają

równoległe, lecz z położenia tych krzywych w stosunku do osi rzędnych wnioskujemy, że szybkość wydalania tych składników jest odmienna. Przebieg krzywej Ca wskazuje na zwiększającą



Rys. 2. Względna szybkość wydalania azotu i składników mineralnych w moczu w okresie głodu.

Fig. 2. Relative Intensität der Ausscheidung von Stickstoff und von mineralischen Bestandteile im Harn während des Hungers.

się wydalanie tego składnika w końcu badanego okresu głodu; zawartość Ca w moczu nie spada poniżej 70% ilości wydalanej w pierwszym dniu głodu, w niektórych zaś dniach głodu zostaje wydalone tyleż, lub nawet więcej (np. IV, VI, X dzień głodu). Krzywa P nie wzrasta tak wyraźnie, jak Ca.

W tabeli III podana jest zawartość w moczu S nieorganicznej w $\frac{\%}{\%}$ S całkowitej i P nieorganicznego w $\frac{\%}{\%}$ P całkowitego, obliczona na podstawie danych z doświadczeń, które były przeprowadzone na psie № 2. Ilość P nieorganicznego w stosunku do P całkowitego jest przez cały okres głodu stała i wynosi przeciętnie 95.7%, t. j. tyle, co w okresie odżywiania. Na tej zasadzie wnioskujemy, że przemiana fosforu organicznego w nieorganiczny nie ulega zmianie w ciągu 10 dni głodu.

Tabela III.

Wydalenie P i S w moczu w okresie głodu i odżywiania.

P und S Ausscheidung im Harn während der Hunger und Fütterungsperioden.

№ doświadcz. № d. Versuches	2			3					
	S			S			P		
	całkowita gesamt mg	nieorgan. anorg. mg	nieorgan. anorg. %	całkowita gesamt mg	nieorgan. anorg. mg	nieorgan. anorg. %	całkowity gesamtes mg	nieorgan. anorg. mg	nieorgan. anorg. %
Okres odżywiania Fütterungs- periode	421 355	263 295	62 83	498 569	382 466	77 82	276 386	200 358	94.1 96.3
Dzień głodu Hungertag									
I	151	98.0	65	153.2	147.8	97	178.2	162	94.3
II	107	68.1	64	136.4	94.6	70	161.7	156.5	96.8
III	102	73.9	72	85.6	52.4	61	144.0	139.9	97.1
IV	99	70.4	71	99.9	39.9	40	124.3	118.1	95.0
V	113	65.0	58	104.4	74.4	74	107.7	105.1	97.8
VI	115	61.0	53	107.1	67.2	63	115.5	108.9	94.6
VII	168	97.0	58	102.2	75.0	74	169.5	164.1	96.8
VIII	52.2	38.4	78	87.6	70.4	80	97.3	93.7	96.3
IX	107	68.8	64	97.0	77.2	80	109.1	103.8	95.2
X	93	68.6	74	97.2	54.4	56	93.8	87.5	95.1
Przeciętnie Durchschnittlich									95.7

Stosunek S nieorganicznej do całkowitej ulega znacznym wahaniom (od 40 do 80%), które nie zależą od czasu trwania głodu i są zbliżone do wartości, otrzymanych w okresie odżywiania mięsem końskim. Wynik ten potwierdza badania MORGÜ-LIESA ('28).

4. Udział nerek i jelita w wydalaniu składników mineralnych w okresie głodu.

W rozważaniach poniższych chodziło nam o ustalenie udziału nerek i jelita w wydalaniu poszczególnych składników mineralnych, usuwanych z organizmu w czasie głodu.

Ponieważ u psa nie zachodzi wydalanie składników mineralnych przez skórę, więc w niniejszych doświadczeniach wystarczyło oznaczanie zawartości składników mineralnych w moczu i w kale.

Tabela IV.

Zawartość poszczególnych składników mineralnych i azotu w kale, wyrażona w ‰ ilości całkowitej, wydalonej w okresie 10-dniowego głodu.

Mineralstoff- und Stickstoffgehalt im Kote, ausgedrückt in ‰ der gesamten während des 10 Tage lang dauernden Hungers ausgeschiedenen Menge.

№ doświadczenia № d. Versuches	Na	K	Ca	Mg	P	Cl	S	N
1	2.0	0.2	(96)	66	8.6	—	—	—
2	4.8	0.13	75	41	7.0	1.0	5.6	3.5
3	4.3	0.24	78	33	8.4	1.8	7.1	4.0
Przeciętnie; <i>Durchschnittlich:</i>	3.7	0.19	77	47	8.0	1.4	6.3	3.7

W badaniach dotychczasowych zagadnienie powyższe było uwzględnione jedynie przez MUNKĄ dla P oraz dla katjonów dwuwartościowych. Wydawało się więc celowym sprawdzenie wyników MUNKI i dopełnienie ich przez oznaczenie zawartości metali jednowartościowych, Cl i S w moczu i w kale. W tabeli IV podane są ilości składników mineralnych, wydanych w kale. Wartości te wyrażone są w ‰ całkowitej ilości, którą zwierzę traciło w czasie 10-dniowego głodu. Z tabeli tej wynika, że Ca głównie, bo aż w 77%, zostaje wydany w kale, Mg — 47%, P — w 8%, S — w 6.3%; natomiast Cl, Na, K są usuwane głównie przez nerki i tylko nieznaczna ich część znajduje się w kale.

Kał z okresu odżywiania składa się, jak wiadomo, w dużej części z niezresorbowanego pokarmu, natomiast kał głodowy jest utworzony tylko z pozostałości soków trawiennych i bakteryj, żyjących w jelicie. Metale jednowartościowe stanowią główny składnik soku jelitowego, dwuwartościowe zaś — kału.

Stosunek Na:K:Ca:Mg, zawartych w soku jelitowym (wg. KUCZKOWSKIEGO) i w kale wydalonym w ciągu 10 dni głodu (wg. naszych analiz), przedstawia się w sposób następujący:

	Na	K	Ca	Mg
na 100 g Na w soku jelitowym	100.0	13.4	2.8	1.9
na 100 g Na w kale	100.0	16	102.1	169

Duża zawartość Ca i Mg w kale w porównaniu z ilością Na i K jest uwarunkowana: 1^o, wolniejszą resorbcją Ca i Mg niż potasowców przez ścianki jelita (p. KUCZKOWSKI '28), 2^o, wydalaniem Ca przez jelito grube (p. COHNHEIM).

Tabela V.

Stosunek Na:K:Cl w sokach trawiennych psa (cytowane wedł. Kuczko wskiego '28) i w kale (według naszych analiz).
Das Verhalten des Na:K:Cl in den Verdauungssäften des Hundes (zitiert nach Kuczko wski '28) und im Kote (nach unseren Analysen).

	Na	K	Cl
Sok trzustkowy <i>Pankreassaft</i>	100	7.5	55
Żółć <i>Gallensaft</i>	100	6.2	105
Sok jelitowy <i>Darmsaft</i>	100	7.4; 13.4	82.1; 112.7
Kał z I-go doświadczenia <i>Kot vom I Versuche</i>	100	21	—
Kał z II-go doświadczenia <i>Kot vom II Versuche</i>	100	12	15
Kał z III-go doświadczenia <i>Kot vom III Versuche</i>	100	15	36

Ze stosunku Na:K:Cl w kale głodowym i w sokach trawiennych (tab. V) wynika, że w porównaniu z Na i K chlor zawarty jest w kale w ilościach mniejszych, niż w sokach trawiennych; wskazuje to na szybszą resorbcję chlorków, niż innych soli potasowców.

5. Pochodzenie składników mineralnych, wydalanych w czasie głodu.

Jednym z najważniejszych zagadnień przemian głodowych jest udział w nich poszczególnych tkanek.

Ażeby móc dokładnie zdać sobie sprawę, z jakich narządów ustroju pochodzą wydalane składniki mineralne, należałoby przed-

tem ustalić, czy podczas głodu zmienia się skład mineralny poszczególnych tkanek i narządów i jakiej stracie ciężaru ulegają one podczas badanego okresu. Prace BÖTHLINGKA ('95), MORGULIESA ('22), WEILANDA i RIESKEGO ('22), w których powyżsi autorowie badali skład mineralny zwierząt odżywianych i głodzonych, nie wyświetliły wystarczająco tego zagadnienia.

W doświadczeniach niniejszych, w celu rzucenia pewnego światła na tę sprawę, psa № 2 po skończonem doświadczeniu głodowem, trwającym 10 dni, zabito i przeprowadzono oznaczenia składników mineralnych w mięśniach, wątrobie, śledzionie i trzustce (tab. VI). Z liczb przytoczonych w tabeli VI wynika, że zawar-

Tabela VI.

Skład mineralny narządów psa po 10 dniach głodu.
Mineralische Zusammensetzung der Organe des Hundes nach 10 Hungertagen.

Narząd <i>Organ</i>	N mg/g	Cl mg/g	P mg/g	S mg/g	Na mg/g	K mg/g	Ca mg/g	Mg mg/g	H ₂ O mg/g
Mięśnie <i>Muskeln</i>	29,7	0.828	1.674	2.131	0.826	3.189	0.069	0.240	760
Wątroba <i>Leber</i>	38,5	1.76	2.292	2.312	2.04	3.441	0.057	0.165	710
Trzustka <i>Pankreas</i>	—	1.95	—	—	1.11	2.851	0.118	0.205	680
Śledziona <i>Milz</i>	—	1.83	—	—	0.865	2.186	0.071	0.129	830

tość $\frac{0}{0}$ Cl, Na i P w wątrobie (substancja świeża) jest większa, niż w mięśniach. W przeliczeniu na 1 g N przypada w wątrobie o 89 $\frac{0}{0}$ Na więcej, niż w mięśniach, Cl — o 64 $\frac{0}{0}$; natomiast Mg — o 48 $\frac{0}{0}$ mniej, S — o 30 $\frac{0}{0}$. Stosunek P:N w mięśniach i w wątrobie jest ten sam.

Ponieważ wątroba stanowi 3.6 $\frac{0}{0}$ całego ciężaru ciała i zawiera znaczne ilości Na i Cl, celowem wydaje się zwrócenie uwagi na ten narząd, jako na źródło pochodzenia składników mineralnych, wydalanych podczas głodu. Śledziona i trzustka stanowią tak małą część całej masy ciała (tab. VII), że pomimo nawet dużej zawartości Na i Cl i prawdopodobnie znacznej straty wagi w czasie głodu, ich udział nie może wywierać wyraźnego wpływu na ogólną przemianę mineralną.

Z danych doświadczalnych obliczyliśmy ilość składników mineralnych, uwolnionych w czasie rozpadu mięśni i wątroby, przyjmując, że azot wydalony pochodzi tylko z tych narządów

i że udział mięśni i wątroby w przemianie głodowej jest proporcjonalny do ich ciężarów.

Ponieważ Na, K, Cl tylko w nieznaczej części zostają wydalone w kale (tab. IV), więc w obliczeniach udziału tkanek w przemianach głodowych ilości tych nie braliśmy wcale pod

Tabela VII.

Ciężar poszczególnych narządów psa po 10-dniowym głodzie.
Gewicht einzelner Organe des Hundes nach 10 Hungertagen.

Narząd Organ	Ciężar świeżego narządu <i>Gewicht eines frischen Organs</i> g.	Ciężar narządu w % ciężaru zwierzęcia <i>Organgewicht in % des Körpergewichts</i>
Mięśnie <i>Muskeln</i>	1394	36.86
Kości <i>Knochen</i>	591	15.63
Skóra i tłuszcz <i>Fell und Fett</i>	575	15.21
Jelita i żołądek <i>Darm und Magen</i>	210	5.55
Wątroba <i>Leber</i>	137	3.62
Płuca <i>Lungen</i>	72.2	1.91
Mózg <i>Hirn</i>	65.0	1.72
Serce <i>Herz</i>	41.0	1.08
Nerki <i>Nieren</i>	38.6	1.02
Trzustka <i>Pankreas</i>	11.0	0.29
Śledziona <i>Milz</i>	6.5	0.17
Inne narządy i tkanki <i>Andere Organe und Gewebe</i>	538.7	16.94
Razem <i>Total</i>	3780.0	100.00

Ciężar psa
Gewicht d. Hundes 3.78 kg

uwagę. W tabeli VIII podany jest stosunek ilości metali jednowartościowych i Cl, wydalonych w moczu, do ilości tych samych pierwiastków, obliczonych z rozpadu tkanki mięsnej i wątroby.

Z porównania liczb, wyrażających stosunek ilości wydalonych do obliczonych w poszczególnych dwudniowych okresach głodu wynika, że dla Cl stosunek ten tylko w I okresie jest większy od jedności; prawdopodobnie mamy tutaj do czynienia

z wpływem djety z okresu odżywiania; od trzeciego dnia głodu stosunek ten jest mniejszy od jedności, możemy więc z tego wnioskować, że w okresie głodu niecały chlor, uwolniony dzięki rozpadowi tkanek, zostaje wydalony, — część jego zostaje zatrzymana w ustroju.

Wartości, przypadające na Na, są dość rozbieżne w poszczególnych doświadczeniach: doświadczenie № 3, prócz pierwszego dnia, ujawnia retencję sodu w ustroju, natomiast doświadczenie № 2, odwrotnie, wykazuje, że sód został wydalony w większej ilości, niż to zostało obliczone na zasadzie rozpadu tkanek.

Tabela VIII.

Stosunek ilości Na, K, Cl wydalanych w czasie 10 dni głodu do ilości tychże pierwiastków, obliczonych z rozpadu tkanki mięśniowej i wątroby.

Verhalten der Na-, K-, Cl- während der 10 Hungertage ausgeschiedenen Mengen zu der nach Zerfall des Fleischgewebes und der Leber berechneten Mengen.

№ doświad. № d. Versuches	1			2			3		
	Na	K	Cl	Na	K	Cl	Na	K	Cl
2-dniowe okresy głodu D. 2-tägige Hungerperiode									
I	1.2	1.5	0.7	1.3	1.7	1.4	1.8	1.0	2.0
II	1.5	1.0	0.3	0.9	1.1	0.4	0.7	1.0	0.8
III	1.4	0.9	0.5	1.1	0.8	0.7	0.6	0.8	0.7
IV	1.4	1.0	1.1	1.3	1.7	0.7	0.6	0.9	0.8
V	1.3	0.9	1.2	1.1	1.1	0.6	0.8	0.9	0.6
	1.4	1.1	0.8	1.1	1.3	0.8	1.1	0.9	0.9

Usuwane w czasie głodu składniki mineralne, a zwłaszcza sód i chlor, pochodzą również ze krwi, której skład mineralny nawet w daleko posuniętym głodzie zmienia się bardzo nieznacznie (MORGULIES '28), a objętość ulega redukcji (GAMBLE, ROSS, TISDALL). Należy się więc spodziewać, iż po uwzględnieniu ilości sodu i chloru, pochodzących ze krwi, stosunek ilości wydalonych do obliczonych byłby jeszcze mniejszy (we wszystkich doświadczeniach wynosiłby prawdopodobnie mniej, niż jedność), co wskazywałoby na retencję tych składników w ustroju.

Stosunek potasu wydalonego do obliczonego, począwszy od drugiego okresu głodu, wynosi przeciętnie ze wszystkich doświadczeń 1.2; można z tego wnioskować, że K nie jest w okresie

głodu magazynowany w ustroju, lecz w miarę rozpadu tkanek zostaje zeń wydalany.

Przy porównaniu stosunku Ca, Mg, P i S obliczonych z rozpadu tkanek do wydalonych, należy uwzględnić zawartość tych składników w kale. Ponieważ wykonano tylko analizę kału, przypadającego na 10-cio dniowy okres głodu, więc w tab. IX podany jest stosunek ilości znalezionych do obliczonych również tylko na cały okres badany.

Tabela IX.

Stosunek ilości składników mineralnych, wydalonych przez 10-dniowy okres głodu, do ilości tychże pierwiastków, obliczonych z rozpadu tkanki mięśniowej i wątroby.

Verhalten der während der ganzen Hungerperiode ausgeschiedenen mineralischen Bestandteile zu der nach Zerfall des Fleischgewebes und der Leber berechneten Mengen.

№ doświadczenia № d. Versuches	Na	K	Ca	Mg	P	Cl	S
1	1.4	1.1	(44)	1.1	(0.3)	0.8	—
2	1.1	1.3	8.5	0.9	1.2	0.8	0.8
3	1.1	0.9	9.0	0.9	1.3	0.9	0.8
Przeciętnie: Durchschnittlich:	1.2	1.1	8.7	1.0	1.3	0.8	0.8

Z podanych liczb wynika, że straty w Mg, obliczone z rozpadu tkanki mięsnej i wątrobowej, prawie całkowicie pokrywają ilości znalezione doświadczalnie, natomiast siarka albo pochodzi także i z innych narządów, w których stosunek S:N jest mniejszy niż w mięśniach i w wątrobie, albo też jest ona wydalana z ustroju nie tylko w moczu i w kale. Z tabeli IX wynika, że Ca w znacznej mierze, P zaś w 25% pochodzą z innych źródeł, niż mięśnie i wątroba. Ponieważ głównym zbiornikiem Ca i P w ustroju są kości, więc już MUNK przypuszczał, że szkielet traci składniki mineralne w miarę dłużej trwającego głodu; przypuszczał on, że zwiększająca się ilość Ca w moczu, wydalany w późniejszych dniach głodu, pochodzi z kości. Jednakże takie przypuszczenie wydaje się niesłuszne: dlatego, że ilość Ca w moczu stanowi tylko nieznaczną część całkowitej ilości, wydalanej przez organizm, więc o ilości Ca, wydalanego w poszczególnych dniach głodu, można tylko sądzić na zasadzie analiz moczu i kału. Bez porównania więc z sobą zawartości Ca w kale, pochodzącym z wcześniejszych i późniejszych okresów głodu, nie możemy sądzić

o tem, kiedy rozpoczyna się udział kości w przemianach głodowych. Możliwe, że w późniejszych dniach głodu nie zwiększa się suma wydalanego wapnia, lecz zmienia się tylko udział nerek i jelita w wydalaniu tego pierwiastka.

W tab. X podana jest ilość Ca i P wydalona w moczu i w kale, w czasie całego okresu głodu, oraz ilość tych pierwiastków, pochodząca z mięśni i wątroby; z różnicy obliczono ilość Ca i P, pochodzącego ewentualnie ze szkieletu. Stosunek

Tabela X.

Obliczenie ilości Ca i P, pochodzących ze szkieletu, w okresie 10-dniowego głodu.
Berechnung der vom Skelett herkommenden während des 10 Tage dauernden Hungers ausgeschiedenen Ca- und P-Quantitäten.

№ doświadczenia № d. Versuchs	Ca			P		
	a	b	a — b	a	b	a — b
	Wydalony w okresie głodu <i>Ausgeschieden während des Hungers</i> mg	Oblicz. z rozpadu tk. mięśniowej i wątroby <i>Nach Zerfall d. Fleischgewebes und d. Leber berechnet</i> mg	Pochodzący z kości <i>Vom Skelett herkommend</i> mg	Wydalony w okresie głodu <i>Ausgeschieden während des Hungers</i> mg	Oblicz. z rozpadu tk. mięśniowej i wątroby <i>Nach Zerfall d. Fleischgewebes und d. Leber berechnet</i> mg	Pochodzący z kości <i>Vom Skelett herkommend</i> mg
1	355	42	313	1398	1120	278
2	396	44	352	1437	1110	327
Przeciętnie: <i>Durchschnittlich:</i>	374	43	331	1417	1115	302

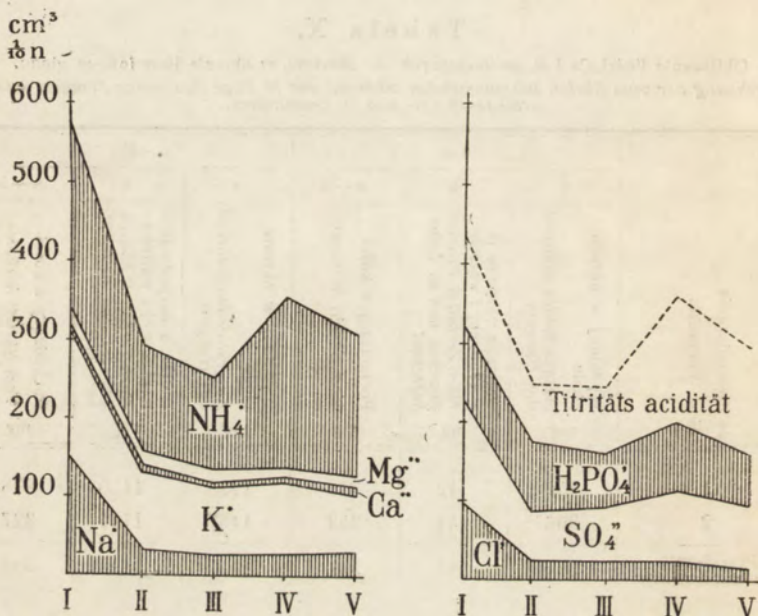
Ca:P wydalanych z kości, przedstawia się przeciętnie z dwóch naszych doświadczeń, jak 100:91, natomiast na zasadzie liczb MORGULIESA ('22) (CaCO_3 —7.42%, Mg_3) (PO_4)₂—1.58%, $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ —5.75%) obliczyliśmy, że stosunek tych składników w kościach wynosi 100:47. Z porównania tych liczb wynika, że Ca i P usuwane są kości nie w tym stosunku, w jakim się w nich znajdują, lecz P zostaje usuwany w ilości stosunkowo większej.

Na zasadzie analiz moczu i kału oraz mięśni i wątroby, wynika, że składniki mineralne, wydalane podczas głodu, pochodzą głównie z mięśni i wątroby, ulegających rozpadowi; Ca i P usuwane są ponadto w znacznych ilościach z kości (Ca—88%, P—21%).

6. Bilans kwasowo-zasadowy.

Dla zorientowania się w bilansie kwasowo-zasadowym w czasie badanego okresu głodu podano graficznie na rys. 3 wyniki z doświadczenia Nr. 3.

Z wykresu wynika, że SO_4'' i $\text{H}_2\text{PO}_4'$ zawarte są w moczu w przybliżeniu w tej samej ilości równoważnikowej, natomiast chloru jest bardzo mało i ilość jego nie pokrywa nawet sodu.



Rys. 3. Bilans kwasowo-zasadowy. Odcięte: 2-dniowe okresy głodu.

Fig. 3. Das Basen-Säuren-Gleichgewicht im Harn während d. Hungers.
Abzissen: 2-tägige Hungerperiode.

Ustrój usuwa w moczu zasady związane w sposób bardzo oszczędny. Ilość ich nie pokrywa wydalanych kwasów (w doświadczeniach niniejszych nie oznaczaliśmy kwasów organicznych, które ustrój głodzony wydala w znacznych ilościach). Miarą ekonomizacji zasad jest suma NH_4 i kwasowości miareczkowej moczu, t. j. tej ilości kwasów, która bez zobojętnienia zostaje wydalona przez nerki. W późniejszych dniach głodu, jak to widać z wykresu, ekonomizacja zasad wzrasta; wskazuje to na rozwijającą się acydozę ustroju.

Ilość węglanów wydalanych w moczu jest ze względu na kwaśną reakcję moczu tak mała, że ilości tej nie uwzględnialiśmy w zestawieniu bilansu.

Ze względu na brak analiz kału, przypadającego na poszczególne dni głodu, nie można na podstawie niniejszych badań sądzić o roli jelita w regulacji wydalania metali ziem alkalicznych, których znaczna część tą drogą zostaje usuwana z ustroju.

7. Porównanie przemiany mineralnej w stanie głodu i odżywiania mięsem.

Ażeby móc porównać przemianę mineralną w czasie głodu z przemianą mineralną w okresie odżywiania, prócz oznaczeń składników mineralnych w wydalinach, przeprowadzono również analizę popiołu mięsa końskiego, podawanego zwierzęciu w badanych okresach odżywiania, przed i po głodzie. Z analiz otrzyaliśmy następujące wyniki:

mg/g Na 0.699, K 3.561, Ca 0.048, Mg 0.228, Cl 0.700, P 3.554.

Ciekawem wydawało się zbadanie, czy zachodzą zmiany we wzajemnym stosunku ilościowym składników mineralnych w moczu w okresie odżywiania i głodu, t. j. przy przejściu zwierzęcia z diety organicznej, składającej się wyłącznie z mięsa pokarmowego, na dietę, którą możnaby nazwać dietą mięsa organizowanego, zużywającego się w czasie głodu.

Stosunek składników mineralnych w mięsie psa i konia przedstawia się w sposób następujący:

	Na	K	Cl	Ca	Mg	P
na 100 g Na przypada w mięsie psa	100	374	100	8.3	29	202
w mięsie końskim	100	513	108	6.9	32	512

Widzimy więc, że stosunek składników mineralnych, zawartych w mięsie psa i konia jest podobny; główna różnica polega na mniejszej zawartości potasu i fosforu w stosunku do pozostałych składników w mięśniach psa.

W okresie odżywiania stosunek Na : K, wydalanych w moczu, przedstawia się w sposób następujący:

Doświadczenie Nr. 1	100 : 511
" " 2	100 : 557
" " 3	100 : 540
Przeciętnie	100 : 536

Stosunek Na do K, zawartych w pokarmie (100 : 513) i w moczu, pochodzącym z okresu odżywiania tym pokarmem (100 : 536), jest więc bardzo zbliżony.

Stosunek Na: K wydalanych w moczu w 2-dniowych okresach głodu jest następujący:

I	II	III	IV	V
100 : 480	100 : 238	100 : 243	100 : 263	100 : 216.

A więc stosunek tych katjonów, począwszy od drugiego okresu głodu pozostaje prawie bez zmian, jest on, jednakże mniejszy, niż w okresie odżywiania i niż w mięśniach psa. Fakt ten tłumaczymy w ten sposób, że stosunek Na : K w wątrobie, z któ-

Tabela XI.

Skład mineralny wysuszonego kału, pochodzącego z okresu głodu i odżywiania.
Aschenzusammensetzung des trocknenen Kotes aus den Perioden: des Hungers und Fütterung.

Kał z okresu <i>Kot aus d. Periode</i>	Ciężar subst. suchej <i>Gewicht d. Trockensubst.</i>	Na	K	Ca	Mg	P
	g	mg/g	mg/g	mg/g	mg/g	mg/g
Głodu <i>d. Hungers</i>	7.54	3.00	0.64	250	8.00	7.32
Odżywiania <i>d. Fütterung</i>	10.5	1.75	0.57	277	2.20	5.40

rej również pochodzą składniki mineralne, wydalane podczas głodu, wynosi 100 : 168 i że w okresie głodu sól zostaje częściowo zatrzymywana w ustroju.

W badaniach dawniejszych stwierdzono, że stosunek Na : K w okresie głodu ulega bardzo znacznym wahaniom: KATSUYAMA stwierdził np. u królika wzrost zawartości sodu w stosunku do potasu w II i III okresie głodu, BENEDICT zaś odwrotnie, znaczny spadek, o wiele wyraźniejszy, niż w doświadczeniach niniejszych. Różnice te są prawdopodobnie spowodowane składem pokarmu, którym badany obiekt był odżywiany przed właściwym okresem doświadczalnym: królik KATSUYAMA był odżywiany pokarmem bogatym w potas; osobnik, badany przez BENEDICTA otrzymywał pokarm bogaty w sól. Mięso konia i psa ma skład mineralny bardzo do siebie zbliżony, dlatego też w doświadczeniach niniej-

szych różnica pomiędzy stosunkiem sodu do potasu w okresie odżywiania i głodu jest mniejsza, niż w doświadczeniach wyżej wymienionych autorów. Wpływowi tego samego czynnika można prawdopodobnie przypisać to, iż skład mineralny kału, pochodzącego z okresu głodu i odżywiania, jest zbliżony (tab. XI), znaczną tylko różnicę stanowi zawartość Mg. Nie można więc na zasadzie analizy kału stwierdzić, do jakiego okresu on należy, jak to czynił BENEDICT.

8. Omówienie wyników.

Z porównania wyników pracy niniejszej i pracy MUNKA z badaniami BENEDICTA możemy wnioskować, że niema zasadniczej różnicy w charakterze wydalania składników mineralnych przez psa i człowieka w okresie głodu. BENEDICT stwierdził, że zawartość Mg w moczu jest podczas głodu większa niż podczas odżywiania, jednakże wynik jego analiz jest zupełnie odosobniony i prawdopodobnie nie jest on wywołany różnicą gatunkową, lecz indywidualną, zwłaszcza, że GAMBLE, ROSS i TISDALL, w badaniach nad dziećmi, stwierdzili stały spadek zawartości Mg w moczu w okresie głodu.

Wyniki badań niniejszych wykazały, że składniki mineralne są wydalane w okresie głodu z różną intensywnością. Duże wahania w ilościach dobowych wydalanych składników, zwłaszcza potasu, dadzą się może wytłumaczyć tem, że jeśli dany pierwiastek znajduje się w cieczach ciała w zbyt dużem stężeniu, to ustroj broni się przed szkodliwym działaniem, wydalając go w dużych ilościach; stężenie w cieczach ciała zostaje wówczas zmniejszone i aby mogło wrócić do normalnego, ustroj następnego dnia wstrzymuje wydalanie tego pierwiastka. (Zachodzi tu pewna analogja z chwilowem zwiększaniem się wydalania alkalijów podczas acydozy ustroju; przypadki takie znane są w patologji).

Na zasadzie niniejszej pracy trudno jest sądzić, co jest przyczyną, iż niektóre pierwiastki, jak Na i Cl, są częściowo zatrzymywane w ustroju, inne zaś jak K i Mg całkowicie wydalane w miarę uwalniania z tkanek. Możliwe, iż dla utrzymania stałego ogólnego stężenia elektrolitów w środowisku wewnętrznem ustroju, suma zasad związanych i kwasów nie ulega zmianie, lecz zmienia się tylko wzajemny stosunek składników mineralnych;

Tabela XII.

Wydalenie azotu i składników mineralnych podczas głodu i odżywiania.
Pies № 1. Doświadczenie № 1.
Hund № 1. Versuch № 1.

Ausscheidung von Stickstoff und von mineralischen Bestandteilen während der Hunger- und der Fütterungsperiode.

Data	Dzień głodu	Hungertag	Ciełzar zwierzęcia	Das Gewicht des Tieres	Zmiany ciełzaru zwierzęcia	%	Gewichtsänderungen des Tieres	Woda pobrana	Menge des aufgenommenen Wassers	Ilość wydalonego moczu	Menge d. ausgeschiedenen Harns	N	P	Cl	Na	K	Ca	Mg		
1929	Okras odżywiania ¹⁾	Fütterungsperiode ²⁾	kg	kg			cm ³	cm ³	cm ³	cm ³	g	mg	mg	mg	mg	mg	mg	mg	mg	
17.1	I		5.33	5.18	-2.8	20	262	100	9.20	102	106	235	392	102	106	1207	14.42	845	15.40	
18	II		5.33	5.03	-5.6	27	237	105	—	105	117	241	348	41.0	117	228	16.38	228	19.55	
19-21 ¹⁾	III		5.33	4.91	-7.9	15	225	77	—	77	56.9	215	359	14.1	170	170	18.52	170	12.18	
	IV			4.77	-10.5	10	—	67	—	67	86.5	—	—	20.5	171	171	10.47	—	10.47	
	V			4.67	-12.4	—	—	66	—	66	72.6	—	—	15.9	123	123	11.22	—	11.22	
	VI			4.58	-14.1	30	—	85	—	85	72.6	—	—	37.6	241	241	10.56	—	10.56	
	VII			4.50	-15.6	20	—	85	—	85	72.6	—	—	59.7	262	262	10.34	—	10.34	
	VIII			4.41	-17.2	25	—	75	—	75	72.6	—	—	61.2	133	133	6.65	—	10.12	
	IX			4.32	-19.0	20	—	80	—	80	76.6	—	—	69.2	165	165	6.95	—	10.70	
	X			4.23	-20.6	35	—	65	—	65	61.7	—	—	66.0	171	171	6.71	—	11.04	
1.11	Okras od-		4.27	4.27	+0.94	130	—	130	7.80	130	114	—	—	94.0	1219	1219	17.12	—	18.02	
2	żywiania		4.33	4.33	-2.3	230	—	230	9.28	230	225	—	—	315	225	225	14.75	—	19.10	
3	Fütterungs-		4.35	4.35	-2.7	228	—	228	—	228	275	—	—	327	275	275	15.10	—	22.01	
4	periode ²⁾		4.37	4.37	+3.3	190	—	190	9.03	190	—	—	—	272	—	1180	14.25	—	21.53	
	Przez 10 dni głodu wydalonego w moczu		750	20.55	597.4	487.5	822.8	2509	55.02	121.58										
	Während der 10 Hungertage im Harn ausgeschieden		—	—	—	—	—	—	—	—										
	Przez 10 dni głodu wydalonego w kale ³⁾		—	—	652.65	—	—	—	—	—										
	Während der 10 Hungertage im Kote ausgeschieden ³⁾		—	—	—	—	—	—	—	—	4.81	1886	2513.81	1941.02	181.88					
			Razem:			—	—	—	—	—	845.43	2513.81	1941.02	181.88						
			Total:			—	—	—	—	—	845.43	2513.81	1941.02	181.88						

¹⁾ Analiza przeciętna z 3-ch dni. *Durchschnittsanalyse von 3 Tagen.*
²⁾ W okresie odżywiania pies był karmiony świeżym mięsem końskim w ilości 350 g dziennie. *Der Hund war in der Fütterungsperiode mit frischem Pferdefleisch (350 g täglich) gefüttert.*
³⁾ Kat głodowy był wydany w VIII dniu głodu i w I dniu po okresie głodu. *Ciełzar katki wysuszonego — 7.54 g, ...*

Tabela XIII.

Wydalenie azotu i składników mineralnych podczas głodu i odżywiania.

Pies № 2. Doświadczenie № 2.

Ausscheidung von Stickstoff und von mineralischen Bestandteilen während der Hunger- und der Fütterungsperiode.
Hund № 2. Versuch № 2.

Datum	Dzień głodu	Ciężar zwierzęcia	Ciężar zwierzęcia	Zmiana ciężaru zwierzęcia	% cięż. pocz.	Woda pobrana	Menge des aufgenommenen Wassers	Ilość wydalonego moczu	Menge d. ausgeschiedenen Harns	N	Cl	P	S		Na	K	Ca	Mg	
													całkowita	nieorg. anorg.					
1929		kg	kg	g		cm ³	cm ³	cm ³	g	g	mg	mg	mg	mg	mg	mg	mg	mg	
2. III	Okres odżywiania	5.20	5.20	—	—	261	295	340	9.46	—	328	396	256	1113	202	1113	13.80	22.35	
3. 4. 5. 1)		5.20	5.20	—	—	295	295	340	7.95	269	304	421	263	1575	213	1575	9.31	18.32	
6		5.20	5.20	—	—	340	295	340	9.73	322	199	355	295	1130	270	1130	15.00	19.00	
7		I	4.86	4.86	-6.5	—	160	65	165	2.40	121	82.9	151	98.0	84.0	84.0	4.20	6.75	14.30
8		II	4.72	4.72	-9.2	—	65	15	105	1.76	44.3	85.4	107	68.1	76.0	76.0	3.35	7.20	8.75
9		III	4.56	4.56	-12.3	—	15	90	90	1.75	30.2	153	102	73.9	54.5	54.5	2.49	3.59	7.98
10	IV	—	—	—	—	100	90	90	1.78	20.4	132	99	70.4	46.4	46.4	1.78	6.57	7.71	
11	V	4.32	4.32	-16.9	—	0	110	110	1.95	40.5	247	113	65.0	49.7	49.7	2.03	9.68	8.50	
12	VI	4.27	4.27	-17.9	—	0	80	80	1.78	33.6	110	115	61.0	70.2	70.2	1.17	7.12	7.20	
13	VII	4.21	4.21	-19.0	—	50	150	150	2.62	44.4	146	168	97.0	75.4	75.4	8.87	5.04	4.07	
14	VIII	4.12	4.12	-20.7	—	15	40	40	0.71	12.8	100	52.2	38.4	32.8	32.8	2.46	5.00	4.07	
15	IX	4.00	4.00	-23.0	—	10	175	175	1.80	31.2	114	107	68.8	60.6	60.6	1.88	13.10	6.65	
16	X	3.93	3.93	-24.4	—	15	83	83	1.62	29.2	124	93	68.6	47.2	47.2	2.41	25.01	6.27	
17 ¹⁾	Okres odżywiania	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
18		4.07	4.07	+3.5	—	—	170	—	—	7.32	154	294	371	253	131	1800	15.40	14.70	
19		4.13	4.13	+4.7	—	—	170	—	—	7.17	198	395	341	235	—	1726	13.90	22.34	
Przez okres głodu wydalone w moczu										18.17	407.6	1293	1109	596.8	3064	86.03	78.55		
Während d. 10 Hungertage im Harn ausgeschieden										0.625	4.2	104.7	65.1	29.09	3.63	269	51.64		
Przez okres głodu wydalone w kale										—	—	—	—	—	—	—	—		
Während d. 10 Hungertage im Kot ausgeschieden										18.795	411.8	1397.7	1174.1	625.89	3067.63	355.03	130.19		
Razem:										—	—	—	—	—	—	—	—		
Total:										—	—	—	—	—	—	—	—		

1) Analiza przeprowadzona 3 dni. Durchschnittsanalyse von 3 Tagen.

2) Moczu z dn. 17.1 nie zanalizowano. Der Harn von 17.1 wurde nicht analysiert.

3) Kal głodowy wydany w VII dniu głodu i 1-go dnia po okresie głodu. Ciężar kału wysuszonego — 8.21 g.
Der Hungerkot war am VII Hungertage und am I Tage der Nachperiode ausgeschieden. Gewicht des ausgetrockneten Kotes — 8.21 g.

Tabela XIV.

Wydalenie azotu i składników mineralnych podczas głodu i odżywiania.

Pies 2. Doświadczenie № 3.

Ausscheidung von Stickstoff und von mineralischen Bestandteilen während der Hunger- und Fütterungsperiode.
Hund № 2. Versuch № 3.

Data	Ciężar zwierzęcia	Dzień głodu	Hungertag	Zmiana ciężaru zwierzęcia Gewichtsänderung d. Tieres	Woda pobrana Menge d. aufgenom- menen Wassers	Ilość wydalonego mocz u schlechten Harns	N	NH ₃		P		S		Cl	Na	K	Ca	Mg	Kwasowość mia- teczkowa Titralsäuretitel	
								mg	% N	caiko- wity ge- samt	mg	caiko- wita ge- samt	mg							nieorg. anorg.
1929																				
7.VI		4.98	4.98			310	10.58			346	335	481	353	325	220	1102	14.31	18.54	146	
8		4.98	4.98			250	9.08			276	200	498	382	301	248	1359	14.12	19.61	131	
9		4.97	4.97			280	11.13			386	358	569	466	316	212	1179	13.53	18.78	144	
10	I	4.83	4.83	-2.8	40	190	3.97	285	5.9	178.2	168.1	153.2	147.8	198	235	405	7.51	14.12	67.5	
11	II	4.67	4.67	-6.0	10	76	2.06	126	6.8	161.7	156.5	136.4	94.6	141	110	221	6.12	11.04	46.9	
12	III	4.57	4.57	-8.1	0	52	1.66	100	6.2	144.0	131.9	85.6	52.4	42.0	38.0	193	6.03	8.01	36.4	
13	IV	4.45	4.45	-10.5	20	55	1.77	130	7.6	124.3	118.1	99.9	39.9	42.9	39.3	193	7.81	10.52	36.4	
14	V	4.37	4.37	-12.1	0	75	1.75	95	5.0	107.7	105.1	104.4	74.4	42.0	35.3	137	6.45	8.33	31.3	
15	VI	4.29	4.29	-15.6	0	81	1.59	113	7.1	115.5	108.9	107.1	67.2	34.0	29.4	171	7.21	9.25	52.1	
16	VII	4.08	4.08	-17.9	0	60	1.66	199	12.0	169.5	164.1	102.2	75.6	40.0	30.4	115	5.73	7.81	85.2	
17	VIII	3.98	3.98	-19.9	10	72	1.65	172	10.4	97.3	93.7	87.6	70.4	40.2	33.0	198	5.42	6.32	73.1	
18	IX	3.87	3.87	-22.1	0	52	1.16	183	15.0	109.1	103.8	97.0	77.2	37.1	47.1	210	6.23	7.57	69.2	
19	X	3.78	3.78	-23.9	10	76	1.61	121	7.5	93.8	87.5	97.2	54.4	15.8	15.5	75.0	14.55	6.23	68.3	
Przez 10 dni głodu wydano w mocz							18.88			1301.1		1070.6		523.0	613.0	1928.9	87.06	89.14		
Während der 10 Hungertage im Harn ausgeschieden							0.787			135.5		81.8		10.0	27.3	4.5	309.2	43.23		
Przez 10 dni głodu wydano w kale																				
Während der 10 Hungertage im Kote ausgeschieden																				
Razem:							19.667				1436.7	1152.4		533.0	640.3	1933.4	396.26	132.37		
Total:																				

1) W okresie odżywiania pies był karmiony świeżym mięsem końskim w ilości 350 g dziennie.
Der Hund war in der Fütterungsperiode mit frischem Pferdefleisch (350 g täglich) gefüttert.

jednakże dla wyjaśnienia tego zagadnienia konieczne byłyby odpowiednie eksperymenty, stwierdzające zdolność regulacji ustroju w wydalaniu poszczególnych składników mineralnych, wprowadzonych w nadmiarze, i ich zastępcze działanie.

9. Streszczenie wyników.

1. Ilość poszczególnych składników mineralnych, wydanych w moczu i w kale przez psy o zbliżonym ciężarze ciała w jednakowo długim okresie głodu,—jest po przeliczeniu na kilogram wagi żywej—w przybliżeniu stała.

2. W jednakowo długim okresie głodu (10 dni) ustrój traci składniki mineralne w różnych ilościach, które możemy uszeregować w następujący sposób: $K > P > S > Na > Cl > Ca > Mg$. Najwięcej traci ustrój potasu również w stosunku do zawartości tego pierwiastka w ciele. W stosunku do chloru natomiast organizm zachowuje się odmiennie, ujawniając wyraźną jego retencję. Możemy naogół powiedzieć, że Ca, Mg, P i Na są usuwane z ustroju w stosunku odwrotnym do zawartości ich w ciele.

3. W miarę trwania głodu najbardziej zmniejsza się intensywność wydalania przez nerki Na i Cl, natomiast wydalanie Ca wzrasta w końcu badanego okresu. Względna szybkość wydalania K jest zbliżona do względnej szybkości wydalania N; dowodzi to, że w miarę rozpadu tkanek K zostaje całkowicie usuwany z ustroju. Szybkość wydalania Mg jest w porównaniu z innymi składnikami mineralnymi najbardziej stała.

4. Ilość P nieorganicznego w moczu w stosunku do P całkowitego waha się w ciągu 10 dni głodu bardzo nieznacznie i przeciętnie wynosi 95.7%, t. j. tyle, co w okresie odżywiania.

5. Na zasadzie analiz moczu i kału stwierdziliśmy, zgodnie z poprzednimi autorami, że katjony jednowartościowe i chlor są usuwane z ustroju prawie wyłącznie przez nerki, natomiast Ca i Mg są w znacznych ilościach eliminowane przez jelito. P i S są wydalone prawie całkowicie w moczu, tylko około 8% — w kale.

6. W badaniach niniejszych zwróciliśmy uwagę na to, iż wydalone w okresie głodu składniki mineralne, a zwłaszcza Na i Cl, mogą w dość znacznym stopniu pochodzić z wątroby.

7. W okresie głodu Ca i P usuwane są ze szkieletu w innym stosunku, niż się w nim znajdują; fosforu zostaje wydalone około 2 razy więcej, niż wapnia.

8. Zasady związane i wolne, zawarte w moczu psa głodzonego, nie pokrywają ilości kwasów, które w znacznym nadmiarze są wydalane w okresie głodu. Ilość wydalanego Cl nie pokrywa wydalanego Na, który jest więc usuwany z ustroju nie tylko w postaci chlorku.

Piśmiennictwo.

- Awrorow P. 1900. Stoff- und Kraftwechsel im Organismus bei voller Karenz. Ing. Diss. St. Petersburg. Cytowane wedł. Morgulies. Bálint M. 1924. Jodometrische Mikrobestimmung des Natriums. Bloch. Zeitschr. 150 (424). Barrenschen H. K. und L. Messinger. 1927. Kolorimetrische Mikrobestimmung des Natriums. Bioch. Zeitschr. 189 (308). Bell. R. D. and E. A. Doisy. 1920. Rapid colorimetric methods for the determination of phosphorus in urine and blood. Journ. biol. Chem. 44 (55). Benedict F. 1915. A study of prolonged fasting. Carnegie Inst. Publ. Nr. 203. Białaszewicz K. 1926. O składzie mineralnym komórek jajowych. Sur la composition minérale des cellules-oeufs. Trav. Inst. Nencki. 3. (1). Böthlingk R. R. 1897. Über Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Organismus bei der Inanition. Arch. des sciences biol. St. Petersburg. 5 (395). Briggs A. P. 1922. A modification of the Bell-Doisy phosphate method. Journ. biol. Chem. 53 (13). Bunge G. 1874. Der Kali-, Natron- und Chlorgehalt der Milch, verglichen mit den anderen Nahrungsmittel und Gesamtorganismus der Säugethiere. Zeitschr. f. Biol. 10 (295). Cathcart E. P. 1907. Metabolism during starvation. Journ. of Physiol. 35 (27). Cohnheim O. 1908. Die Physiologie der Verdauung und Ernährung. Berlin. Forster J. 1872. Versuche über die Aschenbestandteile der Nahrung. Zeitschr. f. Biol. 9 (309). Gamble J. L., G. S. Ross and F. F. Tisdall. 1923. The metabolism of fixed base during fasting. Journ. biol. Chem. 57 (633). Katsuyama K. 1899. Über die Ausscheidung von Basen der auf absolute Karenz gesetzten Kaninchens. Zeitschr. physiol. Chemie. 26 (543). Kishi, Isami. 1922. Experimentelle Beiträge über Calcium- und Magnesium-Stoffwechsel mit Berücksichtigung des Gehaltes an diesen Elementen im Blutplasma. Mitt. à d. med. Fak. d. Kais. Univ. z. Tokjo 30 (91). Cytowane wedł. Morgulies. Kramer B. and F. F. Tisdall. 1921. A clinical method for the quantitative determination of potassium in small amounts of serum. Journ. biol. Chem. 46 (339). Kuczkowski St. 1928. Badania nad zjawiskami wydzielniczo-chłonnymi w jelicie cienkim. I. Wydzielanie elektrolitów. (Untersuchungen über die Absonderungs- und Aufsaugungserscheinungen im Dünndarm. I. Absonderung der Elektrolyte). Acta Biol. Exper. 3 (57). Lehmann C., Fr. Müller, I. Munk, H. Senator, N. Zuntz. 1893. Untersuchungen an zwei hungernden Menschen. Virchow's Arch. 131 Supplementheft. Magnus-Levy A. 1907. Über den Gehalt normaler menschlichen Organe an

Cl, Ca, Mg, Fe sowie an Wasser, Eiweiss und Fett. *Bioch. Zeitschr.* **24** (363). **Morgulies S.** 1923. Hunger und Unterernährung. Berlin. **Morgulies S.** 1928. Chemical changes in the blood during fasting. *Amer. Journ. Physiol.* **84** (350). **Morgulies S.** 1928. Sulfur metabolism and partition of sulfur in the urine of fasting dogs. *Journ. biol. Chem.* **77** (627). **Müller Fr.** 1884. Über den normalen Kot des Fleischfressers. *Zeitschr. f. Biol.* **20** (327). **Sadikow W.** 1926. K metodike chemiczeskago analiza organizmow. Sur les méthodes d'analyse chimique des organismes animaux. *Bulletin de l'Academie des Sciences de l'Union des R. S. S. VI série. № 9.* (649). **Rubner M.** 1902. Die Gesetze der Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig u. Wien. **Munk I.** 1894. Beiträge zur Stoffwechsel- und Ernährungslehre. *Pflüger's Arch.* **58** (306). **Schazillo B. A. und D. Ch. Konstantinowskaja.** 1928. Über den Einfluss des experimentellen Hungerns auf den K und Ca Ionengehalt im Blutserum. *Bioch. Zeitschr.* **201** (318). **de Waard D. J.** 1919. Eine Mikrobestimmung des Calciums in Blut, Serum, und anderen organischen Substanzen. *Bioch. Zeitschr.* **97** (176). **Weiske H.** 1897. Über den Einfluss der Nahrungsentziehung auf das Gewicht und die Zusammensetzung der Organe, insbesondere der Knochen und Zähne. *Zeitschr. physiol. Chemie.* **22.** (485). **Whitehorne J. C.** 1921. A system of blood analysis. Simplified method for the determination of chlorids in blood plasma. *Journ. biol. Chem.* **45** (449).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Laboratorium der Experimentellen Morphologie, Nencki-Institut in Warschau.)

Zur Kenntnis der Kernreorganisationsprozesse bei *Paramecium caudatum*.

Von

M. Chejfec.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

In Zuchten der Infusorien: *Blepharisma undulans*, *Histrio complanatus*, *Gastrostyla steinii*, *Paramecium aurelia*, *P. caudatum*, *P. calkinsi*, *Oxytricha fallax*, *Spathidium spathula*, *Stylonychia mytilus* treten bekanntlich periodische Verminderungen der Teilungsrate sowie tief eingreifende physiologisch-morphologische Veränderungen auf, die zum Aussterben führen. Diese Perioden werden als: „dégénérescence sénile“ (MAUPAS 1889), „physiologischer Tod“ (R. HERTWIG 1904), „depression periods“ (CALKINS 1902, 1904) bezeichnet. Die Arbeit der Cilien erfährt dabei eine Verlangsamung, zahlreiche Individuen fallen auf den Boden der Gefäße; die mikroskopische Beobachtung zeigt neben vielfach pathologischen Änderungen der Körpergestalt, Änderungen des Plasmaaussehens, Hervortreten von starker Körnelung, Trübung, Vakuolisierung, Kernveränderungen, Schwankungen in der Anzahl von Nahrungsvakuolen usw.

In ihren frühen Abhandlungen stellen MAUPAS (1888, 1889), R. HERTWIG (1900, 1904) und CALKINS (1902, 1903) übereinstimmend fest, daß die Kultur dem Verfall anheimfallen muß, falls in der Depressionsperiode keine Conjugation eintritt. CALKINS züchtete jedoch 724 Generationen von *Paramecium aurelia* und obwohl er während der 15 Monate anhaltenden Zucht viermal das Auftreten der er-

währten Degenerationserscheinungen beobachtete, gelang es ihm doch jedesmal die Kulturen durch künstliche Mittel zu beleben und zur neuen Entwicklung anzuregen. In einem Falle war das ein starkes Schütteln und Mischen der Kulturflüssigkeit, im zweiten und dritten Falle eine Ersetzung der Heunährlösung durch Fleischbouillon, und endlich im vierten Falle die Erhöhung der Temperatur. Es ist die Tatsache hervorzuheben, daß zwischen den Perioden einer weit vorgerückten Depression, die CALKINS mit den genannten Mitteln bekämpfte, weniger deutliche Änderungen periodisch erschienen sind, die immer an eine Verringerung der Teilung gebunden waren und sich automatisch regulierten. Kurz darauf wies ENRIQUES (1903) für *Glaucoma scintillans* nach, daß die Degeneration von Kulturen infolge schädlicher Einwirkung gewisser in der Umgebung herrschender Bakterien eintreten kann und zeigte, daß eine Ausschaltung dieses Faktors durch Reinigung und Wechsel der Nährlösung zu erreichen ist. Die Degeneration ist daher seines Erachtens eine Folge der schädlichen Einflüsse der Umgebung.

In der Tat gelang es WOODRUFF (1907) durch entsprechende Auswahl des Mediums Kulturen zu züchten, in denen nach 4500 Generationen keine Spuren des Alterns zu finden waren, obwohl daselbst das periodische Auftreten einer verminderten Teilungsfähigkeit nicht ausgeschaltet werden konnte.

WOODRUFF und BAITSELL (1911) untersuchten ferner die Einwirkung der Temperatur auf die Teilungsfrequenz. Wenn mit dem Steigen der Temperatur die Teilungsrate in einer den chemischen Vorgängen entsprechenden Weise steigt, so bezieht sich das nicht auf die Perioden der Depression, wo die Teilungsrate der RGT-Regel nicht folgte.

Es ist also der Beweis erbracht worden, daß sich eine zum Tode führende Degeneration der Kulturen vermeiden läßt, daß die Conjugation nicht als der einzige zum Beleben der Infusorien führende Weg anzusehen ist, indem sie durch künstliche Reizmittel ersetzt werden kann, daß aber in einer Normalzucht unabhängig von den äußeren Bedingungen Hemmungserscheinungen auftreten, die mit Verringerung der Teilungsrate verknüpft sind.

Auf Grund der mehrjährigen Zuchten von einzelnen Protozoenindividuen in Bedingungen, welche jede Conjugation ausschlossen, wies WOODRUFF nach, daß die Teilungen von *Paramacium aurelia* in gewissen Zeiträumen seltener werden, wobei sich diese Erscheinung regelmäßig in 4—6 Wochen betragenden Abständen wiederholt. Nach einer 5—10 Generationen umfassenden Periode der verringerten

Teilungsrate gewinnt dieselbe ihre frühere Norm wieder. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in einer Normalzucht gewisse Entwicklungsrhythmen auftreten, die, wie WOODRUFF meint, zu den äußeren Bedingungen in keinem Abhängigkeitsverhältnis stehen.

In einer ausführlichen Abhandlung haben WOODRUFF und ERDMANN (1914) für *Paramecium aurelia* gefunden, daß diese Depressionsperioden mit einer Reorganisation des ganzen Kernapparates verbunden sind, wobei die hier vorkommenden Prozesse eine Wiederholung dessen sind, was in den conjugierenden Protozoen vorgeht.

In diesem Prozeß der Endomixis vollzieht sich, ebenso wie in der Conjugation, eine vollständige Resorption des Hauptkernes und eines großen Teiles der Nebenkerne, man vermißt dagegen den Austausch und die Verschmelzung der Kerne der zwei conjugierenden Individuen. Aus diesem Grunde wird der Name „Endomixis“ von JOLLOS (1916) nicht gebilligt.

Im Gegensatz zur Conjugation hat R. HERTWIG (1914) diesem Prozesse die Bezeichnung Parthenogenesis gegeben.

R. HERTWIG (1914), CALKINS (1915, 1916), WOODRUFF (1916, 1917) haben das Auftreten der Rhythmen trotz bester Lebensbedingungen bestätigt. In gewissen Zeitabständen stellt sich eine verringerte Teilungsrate ein, die mit einer Reorganisation des Kernapparates verbunden ist, wobei diese Reorganisation wahrscheinlich eine sehr wichtige Lebensrolle spielt, möglicherweise eine bedeutendere, als die Conjugation.

R. HERTWIG weist darauf hin, daß die Conjugation als die erste Stufe der Kernreorganisation anzusehen ist, da eine Möglichkeit ihrer Ausschaltung vorliegt (Trennung der Individuen, physikalisch-chemische Reize), während die Endomixis eine Notwendigkeit des Organismus, der zum Ausstoßen der wahrscheinlich in Kernen angehäuften Stoffwechselprodukte gezwungen ist, darstellt. Erfolgt dieser Prozeß nicht, so gehen die Infusorien zugrunde. Eine analoge Ansicht über die Conjugation hatte bereits LOISEL (1903) geäußert.

R. HERTWIG und DOFLEIN (1919) erblicken in dieser Erscheinung den Partialtod, bei dem bedeutende Menge der Kernsubstanz abstirbt und vom Organismus resorbiert wird. Die weiteren Forschungen von WOODRUFF und ERDMANN (1916) zeigten, daß *Parameccien*, die aus verschiedenen Ortschaften Amerikas stammten, in denselben oder in verschiedenen Bedingungen gezüchtet, z. B. in verschiedenen Nährlösungen oder in Gefäßen von verschiedener Größe, das Auftreten von zeitlich übereinstimmenden Rhythmen aufwiesen; wenn auch die Vermehrung gewisser Zuchten dank günstigen Bedingungen

eine raschere war, so trat doch die Reorganisation, trotz der verschiedenen Anzahl von Generationen in der Zwischenzeit zur selben Zeit ein. Die Periodizität der Reorganisation sei also ein Ausdruck eines inneren Rhythmus, der von der Anzahl der Generationen oder von den Außenbedingungen unabhängig ist. Jedoch gelang es JOLLOS (1916), bei Einwirkung entsprechender Medien, Temperaturveränderungen usw. einen Kernzerfall zu beliebiger Zeit zu erzwingen. So bewirkte z. B. die Vernachlässigung der Kultur oder ein Zusatz von schwacher Ammoniaklösung die Beschleunigung des Rhythmus, welcher in einigen Fällen jeden dritten Tag stattfand. Bei der Anwendung von günstigen Zuchtbedingungen, hauptsächlich einer verhältnismäßig großen Menge Zuchtflüssigkeit, gelang es dagegen JOLLOS den Abstand zwischen zwei Kernreorganisationsprozessen auf 168 Generationen zu verlängern. Es ist von Interesse, daß es JOLLOS bei *Paramaecium aurelia* in keinem Falle gelungen ist, die Endomixis auszuschalten.

Endlich weist YOUNG (1917, 1918) unter Heranziehung der Argumente von POPOFF (1909) und SUN (1912) darauf hin, daß die niedrigste Teilungsrate nicht immer von einer Kernreorganisation begleitet wird, und betont, daß sie mit einem Aufstieg der Teilungen verbunden sein kann. Die Endomixis muß nicht unbedingt mit einer Verjüngung verbunden sein. Seiner Meinung nach haben die bisherigen Experimente diesen sehr interessanten Vorgang noch nicht endgültig aufgeklärt.

Die Erscheinung ist um so rätselhafter, als bei nahverwandten Arten ganz verschiedene Verhältnisse herrschen. Z. B. weist *Paramaecium calkinsi* in einer von SPENCER (1924) angelegten, 13 Monate anhaltenden Zucht, zwar regelmäßige Schwankungen der Teilungsrate, aber keine Endomixis oder Conjugation auf. Ähnlich zeigt *Histrio complanatus* nach DAWSON (1926) keine Endomixis, obwohl die Teilungsrate dieses Infusors regelmäßigen Schwankungen unterliegt. Andererseits, scheint das Fehlen jeder Rhythmik bei einer ganzen Reihe von Arten die wichtige Lebensbedeutung der Endomixis zu bestreiten.

Alle diese Tatsachen lassen sich in nachstehende Punkte zusammenfassen:

1. In den Zuchten mancher Infusorien bestehen spontane, von den Außenbedingungen unabhängige Depressionsperioden, die mit der Reorganisation des Kernapparates verbunden sind.
2. Die Kernreorganisation stellt eine Notwendigkeit des Organismus dar und das Fehlen derselben führt den Tod der Kultur herbei.

3. Der Reorganisationsprozeß tritt in regelmäßigen Zeitabständen auf und er umfaßt die ganze Kultur.
4. Der bisher nur bezüglich *Paramaecium aurelia* eingehend untersuchte Verlauf des Zerfallsprozesses entspricht genau der Kernreorganisation während der Conjugation.

Während meiner mehr als ein Jahr dauernden Beobachtung der Kulturen von *Paramaecium caudatum* vermochte ich einige Einzelheiten festzustellen, über die ich keine Angaben in der Literatur fand, welche aber ein gewisses Licht auf das ganze Problem werfen.

Insbesondere betrifft die vorliegende Abhandlung folgende Fragen:

1. Verlauf des Kernzerfalles bei *Paramaecium caudatum* sowohl in einzelnen Individuen, wie in Massenkulturen.
2. Die Frage nach dem Zerfallsrhythmus und seiner Abhängigkeit von äußeren Faktoren.
3. Zusammenhang der Zerfallsvorgänge mit Depressionen und ihre Notwendigkeit für den Organismus.

Methodik.

Reine Kulturen von *Paramaecium caudatum* wurden im November 1926 angelegt, wobei ich ein *Paramaecium*-Individuum einer alten Laboratoriumkultur entnommen habe. Die Massenzucht betrieb ich anfangs in gewöhnlicher Heuinfusion, die 5—15 Minuten gekocht wurde. Erst im April 1927 ging ich, zwecks Vereinheitlichung der Nahrungsbedingungen, zu reinen Bakterienzuchten über. Reine Kulturen des *Bacterium Coli* züchtete ich auf Fleischpeptonagar. Die in Reagensgläsern gehaltenen Kulturen wurden stets 48 Stunden im Thermostaten bei 37° C. belassen.

Nachdem ich sie eine Stunde in Zimmertemperatur gekühlt hatte, spülte ich die Bakterien mit Leitungswasser ab und die erhaltene Suspension gab ich direkt dem reinen Leitungswasser zu, in dem sich die Infusorien befanden. Die zuvor mit Bakterien-suspensionen von verschiedener Konzentration angestellten Versuche zeigten, welche Konzentrationen die günstigsten sind. Die Suspensionen, in denen ich mittels einer THOMA-ZEISS-Kammer die Anzahl von Bakterien in einem mm³ berechnete, konnte man ziemlich genau kontrollieren. Auf diese Weise experimentierte ich in meinen Kulturen bei einer verhältnismäßig bedeutenden Gleichartigkeit der Nahrungsbedingungen. Zur Veranschaulichung wie weit sich die Einheitlichkeit der Bedingungen treiben ließ, sollen die in der Tabelle I angegebenen Zahlen dienen. Als Ausgangszahl bei allen

Tabelle 1.

Die Anzahl der Protozoen in verschiedenen Konzentrationen von *B. Coli* nach 2, 4, 6 Tagen.

Tage	Anfangs 25 Individuen	Bakterienzahl in 1 mm ³							
		25 000		75 000		125 000		175 000	
		I	II	I	II	I	II	I	II
2	Individuenzahl	366	390	224	262	197	168	127	179
4		583	567	1396	1662	1872	2039	2428	2786
6		486	519	1686	1620	3476	4000	6680	6770

diesen Versuchen dienten 25 Paramäcienindividuen, die einer negativ geotaktischen Ansammlung entnommen waren. Sämtliche Proben setzte ich in gleichartige 15 ccm haltende Gefäße in 2 ccm Nährlösung von bestimmter Bakterienkonzentration. Die Gefäße verschloß ich mit Wattepfropfen und brachte sie in einem Thermostaten bei 22—23° C. Nach 2, 4, 6 Tagen öffnete ich je zwei Gefäße einer Versuchsserie, fixierte die Protozoen und zählte sie genau. In der Tabelle 1 gebe ich die Anzahl der Protozoen in 2 ccm Flüssigkeit für jede Konzentration der Bakteriensuspension in zwei Gefäßen der Versuchsserie an. Die ziemlich übereinstimmende Anzahl der Individuen in jedem Paar der Gefäße bildet das Maß der Gleichartigkeit der Bedingungen. Die Teilungsrate der Infusorien in einer jeden Konzentration zeigt nicht nur den Grad der Wirksamkeit der betreffenden Konzentration an, sondern sie weist auch darauf hin, wann und in welchem Maße das Medium aufzufrischen war, um die Gleichartigkeit der Bedingungen aufrecht zu erhalten. Auf diesen Ergebnissen fußend verwandte ich zu endgültigen Zuchten Glasgefäße von 200 ccm Inhalt, 150 ccm Kultur enthaltend, bei einer Konzentration von 75000 Bakterien in einem cmm. Obwohl diese Konzentration nicht die maximale Individuenzahl liefert, so verläuft doch hierin der Vermehrungsvorgang am gleichmäßigsten. Die Kulturflüssigkeit wurde alle 2 Tage gewechselt. Unter diesen Bedingungen gedeihen die Kulturen eine unbeschränkte Zeit. Über die Zucht von einzelnen Protozoen berichte ich weiter, hier möchte ich nur bemerken, daß die Zucht von einzelnen mit *B. Coli* gefütterten Individuen auf ausgehöhlten Objektträgern viel leichter zu führen ist, als in einer Heuinfusion.

Die Präparate fixierte ich mit Pikrinsäure, bei der Färbung bediente ich mich der von ZWEIBAUM (1912) angewandten Methode: Boraxkarmin—Methylgrün im Verhältnis 1:2 oder 1:4. Ich habe

eine Reihe von Versuchen mit Kernfarbstoffen und Fixierungslösungen vorgenommen. In den Anfangsstadien des Zerfalles liefert nach der Fixierung mit Pikrinsäure eine starke Durchfärbung (48 st.) mit Boraxkarmin nebst einer langen Differenzierung mit angesäuertem Alkohol im allgemeinen befriedigende Bilder. In weiter vorgerückten Stadien ist aber diese Methode ungünstig. In der Klimaxperiode färbt am besten die von ZWEIBAUM angewandte Mischung von Boraxkarmin und Methylgrün, da sie die Nebenkerne, insbesondere diejenigen, welche zur Erzeugung von Hauptkernen bestimmt sind, gut differenziert.

Die Fixierung muß jedoch mit Pikrinsäure, nicht aber mit Sublimat, wie es ZWEIBAUM tat, vorgenommen werden. Dieser Methode lastet aber ein bedeutender Mangel an, da der Alkohol das Methylgrün beträchtlich ausspült. Es empfiehlt sich daher, die Protozoen nach einmaligem kurzen Abwaschen mit destilliertem Wasser in 70 Proz. Alkohol zu übertragen und die Präparate in Glycerin zu untersuchen. Die Differenzierung der Färbung ist eine recht intensive; solche Präparate verblassen aber leider nach einigen Wochen. Bei raschen Beobachtungen gebrauchte ich Methylgrün in 10 Proz. Essigsäure.

Charakteristik der untersuchten Kultur.

Im Laufe meiner Arbeit habe ich mit vielen Kulturen zu tun gehabt, die unter verschiedenen Nahrungsbedingungen und Temperaturen gezüchtet wurden. Eine von diesen Kulturen machte ich im August 1927 zum Gegenstand einer sehr eingehenden Untersuchung zwecks Feststellung der Stadien einer normalen Teilung sowie Bestimmung der genauen Zeitdauer dieses Vorganges. Ich fand damals, daß bei einzelnen Individuen der Kernapparat eine Reihe von Wandlungen zeigte, die an die aus der Literatur bekannten Kernreorganisationsprozesse erinnerten. In der Vermutung, ich hätte es hier mit einer Art Rhythmus zu tun, erwartete ich nach einer Reihe von Generationen das Eintreten einer Normalisierung des Kernapparates. Ich fand aber im Monat August bei jeder Beobachtung der fixierten Präparate einen gewissen Prozentsatz mit Zerfallkernen vor. Sonst wies die Zucht keine Anomalien auf, wie es aus der nachstehenden Charakteristik folgt.

Die Infusorien der erwähnten Kultur waren ziemlich klein: ihre Größe überschritt niemals 200, durchschnittlich betrug sie 170 Mikronen. Die Infusorien anderer Kulturen, die ich des Ver-

gleiches wegen ausgemessen habe, hatten eine Größe von 230—260 Mikronen.

Die durchschnittliche Bewegungsgeschwindigkeit in *B. Coli*-Suspension bei einer Temperatur von 18—20° C. betrug 0,9—1,1 mm/sek., in einer Heuinfusion 0,5—0,9 mm/sek. Die Geschwindigkeit der Bewegung in anderen Kulturen, in denen ich niemals einen Zerfall beobachtete, betrug durchschnittlich 1,2 mm/sek. Die verhältnismäßig geringere Geschwindigkeit der Individuen der Zerfallskultur hängt wahrscheinlich von ihren kleineren Dimensionen ab. Die großen Infusorien von 260—270 Mikronen weisen tatsächlich in einer Normalkultur eine Geschwindigkeit von 1,5 mm/sek. auf, während die kleineren Infusorien derselben Kultur von 230—250 Mikronen Länge nur eine Geschwindigkeit von 1,2 mm/sek. zeigten. Die Infusorien der Zerfallskulturen, deren Größe nicht 200 μ überschreitet, zeigen auch eine entsprechend geringere Geschwindigkeit. Die Bewegungsgeschwindigkeit bleibt in der Zerfallsperiode des Kernapparates unverändert. Wenn ich sogleich nach der Bestimmung der Geschwindigkeit einzelner Individuen die Fixierung derselben vornahm, stellte sich in vielen Fällen der Kernapparat als im Zerfallszustande befindlich heraus. Trotzdem entsprach die durchschnittliche Bewegungsgeschwindigkeit dieser Individuen vollkommen derjenigen von Individuen mit Normalkernen.

In kleinen Wassertropfen entsprachen die Bewegungen der Protozoen in allen Perioden der Untersuchung der Kultur, unabhängig von der Anwesenheit eines größeren oder kleineren Prozentsatzes von endomiktischen Individuen, genau den von DEMBOWSKI (1923) beschriebenen Reflexionsgesetzen.

Die mikroskopische Beobachtung „in vivo“ zeigt eine gleichmäßige Färbung des durchsichtigen Protoplasmas. Das mikroskopische Bild des Paramäciumprotoplasmas meiner Zerfallskultur unterscheidet sich nicht vom Aussehen des Protoplasmas der Individuen anderer Kulturen.

Das Pulsieren der kontraktilen Vakuolen in der Heuinfusion ist ein langsamerer als in der Suspension von *B. Coli* (Tabelle 2). Die durchschnittliche Dauer der Kontraktionsperiode der vorderen Vakuole in einer Heuinfusion in der Zimmertemperatur von 18—20° C. beträgt 7—9 sek., der hinteren 7,3—9,5 sek. In der Suspension von *B. Coli* bei derselben Temperatur dauert die Periode der vorderen Vakuole 5,5—6,5 sek., der hinteren 6,2—6,8. In Kulturen, bei denen ich niemals einen Zerfall beobachtete, ist die Zeitdauer der Kon-

Tabelle 2.

Die durchschnittliche Dauer der Kontraktionsperiode der vorderen und hinteren Vakuole.

Nährmedium	Zerfallszucht		Normalzucht	
	vordere Vakuole	hintere Vakuole	vordere Vakuole	hintere Vakuole
Heuinfusion	7—9"	7,3—9,5	9,0—9,2	9,2—9,6
<i>B. Coli</i>	5,5—6,5	6,2—6,8	8,5—9	8,7—9,4"

traktionsperiode der vorderen und hinteren Vakuole eine längere (Tabelle 2 Normalzucht).

Während der Zerfallsperiode habe ich im Pulsieren der Vakuolen Änderungen, die die angegebenen Grenzen überschritten hätten, nicht feststellen können. In einzelnen Fällen aber habe ich eine Beschleunigung des Schlages beobachtet, wo die Periode der vorderen Vakuole 5 sek., diejenige der hinteren — 6,2 sek. ausmachte. In einer Reihe von Beobachtungen wurde das Infusor nach Messung seiner Pulsierfrequenz fixiert und gefärbt. Ich konnte auf diese Weise feststellen, daß irgendein deutlicher Unterschied des Rhythmus bei Normalindividuen und bei Individuen mit Zerfallskernen nicht besteht.

Zwecks Feststellung der Anzahl der sich bildenden Nahrungsvakuolen in verschiedenen Perioden der Kulturentwicklung stellte ich eine Reihe von Beobachtungen an. Ich fütterte die Protozoen mit konzentrierter *B. Coli*-Suspension, mit Heuinfusion, sowie mit Tusche und Karminsuspension. Ich führe hier das Ergebnis (Tabelle 3) für zwei Zustände einer Zerfallskultur an: wenn die Kultur nur 3 Proz. Individuen mit zerfallenden Kernen enthielt, und in der Periode eines stark gesteigerten Zerfallsprozesses, wo bei etwa 70 Proz. der Individuen der Kernapparat in der Reorganisation begriffen war.

Wir sehen (Tabelle 3), daß sich die Kulturen, mit denen ich experimentierte, was ich mit Nachdruck hervorhebe, durch ihre in allen Perioden gleichmäßige Fähigkeit zur Bildung von Vakuolen charakterisieren, deren Zahl, übrigens in gleichem Maße für alle, von der Qualität der gereichten Nahrung abhängt, was durch die Anzahl der Vakuolen in der Tusche und im Karmin veranschaulicht wird.

In einer *B. Coli*-Suspension treten die mit Bakterien gefüllten Vakuolen, sowohl in der Zerfallsperiode, wie beim normalen Zustande

Tabelle 3.

Die Zahl der sich bildenden Nahrungsvakuolen in verschiedenen Perioden und Suspensionen.

Suspensionen	Zeit Min.	Zerfallszucht		Normalzucht
		3 Proz. Zerfall	70 Proz. Zerfall	
Tusche	15	7	6	5,3—6,6
	30	9		7,1
Karmin	15	10—15	21,5	16
	30	17—22		19—20

des Kernapparates in fast genau derselben Anzahl auf. Die einzelnen Individuen bildeten von 8—11, durchschnittlich 9,6 Vakuolen.

Die Infusorien enthalten eine beträchtliche Anzahl von Kristallen von Kalziumphosphat, zwischen den kleineren Kristallen, die im Plasma zerstreut liegen, sind größere mit Hüllen umgebene sichtbar. In jedem Individuum sind 3—7 größere Kristalle zu sehen, ihre Anzahl sowohl wie ihre Größe erfährt nur unbedeutende Schwankungen. Diese Schwankungen bleiben im kleinen Verhältnis zu dem Normal- oder Zerfallszustande der Kerne. Eine große Anzahl von Kristallen tritt gleich oft in normalen Individuen, wie in denen mit zerfallenden Kernen auf.

In hohen Gefäßen bilden die *Paramaecien* charakteristische geotaktische Ansammlungen. In Glasgefäßen mit *B. Coli*-Nährlösung fallen die Bakterien zu Boden und die Infusorien folgen ihnen nach; stellte ich die Glasgefäße aus dem Thermostaten (Temp. 22° C.) auf das Fenster, wo die Temperatur von 8—10° C. schwankte, so beobachtete ich eine Ansammlung von Protozoen, die sich an die Wandungen des Gefäßes dicht neben dem Boden anschmiegten, sich aber nicht in der Nähe der Oberfläche der Flüssigkeit, wie wir es in der Heufusion beobachten, aufhielten. Nach Übertragung des Glasgefäßes in den Thermostaten, verschwand diese Ansammlung bereits nach 30—60 Minuten. Alle diese Einzelheiten entsprechen vollständig dem Verhalten der Protozoen einer Normalkultur unter denselben Bedingungen. In den Perioden des gesteigerten Kernzerfalles erfahren sie keine Änderungen.

Einzelne Protozoen in einem Tropfen von Nährlösung auf ausgehöhlten Objektträgern, in einer Feuchtkammer gehalten, teilen sich einmal innerhalb 24 Stunden bei einer Temperatur von 15—18° C. Die wenigen Ausnahmen aus dieser Regel sollen später besprochen werden.

Die Erhöhung der Temperatur steigert die Teilungsrate. Schon zwischen 20—24° C. kommen innerhalb 24 Stunden zwei Teilungen vor, was ich in 70 Proz. der Fälle feststellte. In Perioden des gesteigerten Zerfalles liegen dieselben Verhältnisse vor, obwohl ich einige Male gewisse sehr unbedeutende Hemmungen der Teilung notierte.

In einer, selbst sehr gut gedeihenden Massenkultur ist von einer 100 Proz. Teilung innerhalb 24 Stunden keine Rede. Zahlreiche Erfahrungen und mehrmals 24 Stunden ununterbrochen dauernde Beobachtungen zeigten, daß die Teilung innerhalb 24 Stunden die Grenzen von 25 Proz. nicht überschreitet, was in demselben Maße Normal- wie Zerfallskulturen betrifft.

Verlauf des Zerfallsprozesses in Massenkulturen.

Die nachstehenden Beobachtungen betreffen Kulturen, die sich durch eine ständige Anwesenheit eines gewissen Prozentsatzes von Protozoen, deren Kernapparat sich in einem Zustande des Zerfalles befand, auszeichneten. Die Anzahl der Zerfallstiere schwankte innerhalb weiter Grenzen je nach der Entwicklungsperiode der Kultur, der Nahrungsart und der Temperatur. Zwecks Untersuchung dieser Schwankungen sowie deren Abhängigkeit von den äußeren Faktoren, nahm ich vier gleiche Gefäße von 200 ccm Inhalt je 150 ccm Kultur enthaltend; zwei Gefäße blieben in Zimmertemperatur, die während der Experimente zwischen 15—20° C. schwankte, die übrigen zwei brachte ich in einen Thermostaten bei einer konstanten Temperatur von 22° C. In einem Gefäße jedes Paares diente als Nährsubstrat Heuinfusion, in dem anderen *B. Coli*.

Jeden Tag entnahm ich jedem Gefäß nach leichter Mischung der Kultur eine Probe, 150—300 Individuen enthaltend, und nach Zentrifugierung und Fixierung bestimmte ich daselbst den Prozentsatz von Zerfallsindividuen. Diese Beobachtungen führte ich täglich ununterbrochen vom 20. November 1927 bis 20. März 1928 aus. Das Ergebnis gebe ich in der Tabelle 4, die den durchschnittlichen Prozentsatz des Zerfalles für 5 tägige Perioden enthält (eine ausführliche Zusammenstellung findet sich am Ende der vorliegenden Arbeit, S. 116) an.

Wie aus den Zahlen zu sehen ist, haben wir es mit einem Prozeß von variabler Intensität zu tun. Der Zerfall erreicht gewisse Minima und Maxima, die sich in 25—30 tägige Perioden fassen lassen.

Die in dieser Tabelle angeführten Zahlen stellen die arithmetischen Mittel 5 tägiger Beobachtungen dar, der höchste Prozentsatz, den ich in dieser Versuchsserie hatte, betrug 80 Proz (am

Tabelle 4.

Der durchschnittliche Prozentsatz des Zerfalles für 5 tägige Perioden.

Nr.	5 tägige Perioden		Proz. Zerfallsindividuen			
			<i>B. Coli</i>		Heuinfusion	
	Monat	Tag	15°—20°	22° C	15°—20°	22° C
1	XI	20—24	25,6	25,0	25,0	24,3
2	"	24—29	52,0	49,0	11,0	12,5
3	XI—XII	29— 4	16,0	14,2	3,0	5,0
4	XII	4— 9	8,0	7,4	0,0	0,0
5	"	9—14	11,0	5,2	0,6	1,3
6	"	14—19	7,2	8,6	0,0	0,0
7	"	19—24	19,6	37,0	0,6	0,0
8	"	24—29	57,0	53,4	14,0	14,6
9	XII—I	29— 4	39,0	28,0	17,6	15,2
10	I	4— 9	35,0	28,0	18,0	17,0
11	"	9—14	9,0	5,0	2,4	1,2
12	"	14—19	6,4	12,0	0,0	0,0
13	"	19—24	9,0	8,8	1,9	0,0
14	"	24—29	13,0	12,0	0,4	0,0
15	I—II	29— 3	12,4	11,4	0,0	0,0
16	II	3— 8	36,4	35,0	16,0	10,8
17	"	8—13	50,2	38,2	9,2	9,0
18	"	13—18	14,4	11,0	4,8	1,8
19	"	18—23	6,0	8,2	0,0	0,9
20	"	23—28	6,2	6,0	0,0	1,2
21	II—III	28— 4	12,0	12,2	0,0	8,0
22	III	4— 9	20,0	21,2	0,0	12,0
23	"	9—14	53,0	41,3	5,4	8,0
24	"	14—19	56,0	48,0	—	—

26. Dezember in Zimmerkulturen in einer *B. Coli* Suspension). Die niedrigste Zahl betrug in einigen Fällen 1 Proz. oder darunter. Im allgemeinen sind aber in der *B. Coli*-Suspensionen 1—5 Proz. Individuen mit zerfallenden Kernen zu finden. Dieses für die gegebene Kultur charakteristische Merkmal hebe ich mit besonderem Nachdruck hervor.

Dagegen fällt in der Heuinfusion der Prozentsatz von Protozoen mit zerfallenden Kernen nach jeder Periode des gesteigerten Zerfalls bis Null herab. Aber in der Periode, welche dem großen Zuwachs an endomiktischen Tieren auf *B. Coli* entspricht, nimmt auch deren Anzahl in Heukulturen zu, wobei das Zerfallsprozent nicht so hoch ist wie in *B. Coli*-Nährlösungen. In allen Zuchten erreicht der Zerfall seinen Höhepunkt beinahe gleichzeitig. Aus dem Vergleich von Zimmerkulturen (Temperaturschwankungen ± 5) mit Thermostatenkulturen (Temperatur 22° C) geht hervor, daß die Temperaturänderungen in diesen Grenzen keinen deutlichen Einfluß auf den Prozentsatz des Zerfalles ausüben. Bis zu einer gewissen Grenze verringert die Konstanz der Temperatur den Prozentsatz des Zer-

falles, aber der Rhythmus der Änderungen in beiderlei Kulturen ist fast identisch. Diese Verhältnisse kommen in den angeführten Kurven Fig. 1, die auf Grund der am Ende dieser Schrift (Seite 116) angegebenen Tagesberechnungen gezogen worden sind, klar zum Ausdruck.

Im Gegensatz zu den Temperaturschwankungen üben die Nahrungsänderungen auf den Charakter der Kultur ihren Einfluß stark aus, der Faktor der in der Zucht gebrauchten Nahrung ist von entscheidender Wirkung. Die *B. Coli*-Nährflüssigkeit steigert die Zerfallstendenz, die Heuinfusion unterdrückt dieselbe. Wenn in der Periode des gesteigerten Zerfalles Protozoen aus *B. Coli* in die Heuinfusion übertragen werden, so verringert sich der Prozentsatz der Individuen mit zerfallenden Kernen sehr schnell. Tabelle 5 zeigt die Zahlenschwankungen der Zerfallstiere unmittelbar nach der Übertragung aus *B. Coli* in die Heunährlösung. Im Januar erfuhr dieser Prozentsatz sowohl in *B. Coli* wie in Heuinfusion eine Verringerung, aber dieselbe findet in der Heuinfusion viel rascher statt. Im Februar, in der Blüte des Zerfallsprozesses, hatten die aus *B. Coli* in die Heuinfusion übertragenen Protozoen sehr rasch den normalen Zustand des Kernes wiederhergestellt, obwohl der Prozentsatz der endomiktischen Paramäcien in *B. Coli* im Steigen begriffen war.

Als ich am 28. Februar, umgekehrt, aus der Heukultur Protozoen in *B. Coli* übertrug, stellte sich der Prozentsatz von Individuen mit zerfallenden Kernen in den aufeinanderfolgenden Tagen wie folgt dar: 0, 0, 5, 9, 17, 19, 30, 48 und 80 Proz. Der Zuwachs erfolgt sehr rasch und in einem der normalen Zerfallsperiode entsprechenden Zeitraume waren es schon 80 Proz., also sogar mehr, als in anderen Kulturen mit *B. Coli*. Der wiederholte Übergang zur Heuinfusion hatte die Verringerung des Prozentsatzes der Zerfallstiere zur Folge. Ich möchte sagen, die Heuinfusion normalisiere den Kernzustand der Protozoen, hemme aber keinesfalls die Tendenz zum Zerfall. Der Zerfall kehrt spontan und mit dem Zerfallsprozeß der Parallelkultur auf *B. Coli* synchron wieder. Derselbe erscheint auch im raschen Tempo bei der Übertragung in *B. Coli*. In diesem letzten Falle wird sogar das Zerfallsprozent höher als je.

In dem zweiten Falle, der Tabelle 5 (Zahlen für den Monat Februar) sehen wir, daß die Übertragung der Protozoen aus *B. Coli* in die Heuinfusion die Verringerung des Prozentsatzes von Zerfallstieren veranlaßt, während das weitere Verbleiben in diesem Medium zur Prozenzhöhung führt. Dies widerspricht nicht den Angaben der Tabelle 4, wo der Höhepunkt des Zerfalles in den beiden Medien fast gleichzeitig in Erscheinung tritt.

Tabelle 5.

Die Proz.-Zahlschwankungen der Zerfallstiere unmittelbar nach der Übertragung aus *B. Coli* in Heuinfusion.

Tag		5	6	7	8	9	6	7	8	9	10	11
Monat		I	I	I	I	I	II	II	II	II	II	II
Proz. Zerfallstiere	<i>B. Coli</i> Heuinfusion	48	42	30	30	22	40	46	49	47	58	35
		48	30	24	10	5	40	35	20	16	10	7

Denn die Infusorien der Tabelle 4 sind ununterbrochen in Heuinfusion verblieben, die, obwohl sie den Zerfall unterdrückt, doch nicht imstande ist, die Periodizität des Vorganges gänzlich aus der Welt zu schaffen. Hingegen handelt es sich in der Tabelle 3 um Übertragung von Infusorien in die Heunährflüssigkeit, was einen starken Reiz bildet, welcher selbst die Tendenz der Kultur zu Zerfallsprozessen unterdrückt.

Wenn die *B. Coli*-Nährsuspension eine Vergrößerung des Prozentsatzes der Zerfallstiere auslöst, so muß ich es entweder gewissen toxischen Eigenschaften des Nährsubstrates (den Zerfall steigernde Chemismen, *Jollos*) durch in derselben befindliche Bakterien hervorgerufen, zuschreiben, oder umgekehrt den Umstand heranziehen, daß der konstante Charakter der Umgebung und die Einheitlichkeit der Nahrung die Zerfallssteigerung bewirken. Für die erste Vermutung spricht die Tatsache, daß die Suspension von *B. Coli* bekanntlich besonders reich an Toxinen ist.

Die zwecks Aufklärung der Bedeutung der *B. Coli* Nährsuspension unternommenen Kontrollversuche haben keine der beiden Möglichkeiten bestätigt. Ich versuchte einen Kernzerfall in frisch angelegten Heukulturen von Normalprotozoen, in denen ich bislang keine Zerfallsprozesse beobachtete, hervorzurufen, und zwar durch Übertragung von Individuen in das von Protozoen freie Medium von Zerfallskulturen auf *B. Coli*. Obwohl nun die Protozoen in Bedingungen lebten, die vermutlich den Kernzerfall veranlassen, blieb doch ihr Kernapparat normal. In einer Zeitspanne von drei Wochen haben die *B. Coli* das Eintreten des Zerfalles nicht herbeigeführt.

Ich muß überhaupt bemerken, daß unter den vielen Kulturen des *Paramaecium caudatum* von verschiedener Herkunft und unter verschiedenen Bedingungen gezüchtet, darunter auch auf *B. Coli*, nur die beschriebene Kultur eine ununterbrochene Anwesenheit von Individuen mit zerfallenden Kernen aufwies. In keiner anderen Kultur habe ich die Reorganisationsprozesse feststellen können. Dagegen haben die Protozoen der beschriebenen Kultur immer und bei

allen Bedingungen eine klare Zerfallstendenz gezeigt, und es gelang mir niemals diese Tendenz gänzlich zu vernichten.

Es bleibt daher nur übrig, diese Erscheinung dem inneren Rhythmus zuzuschreiben, welchen die Außenbedingungen steigern oder abschwächen können, den sie aber zu vernichten außerstande sind. Derselbe ist an eine bestimmte Protozokultur gebunden.

Neben diesen Tatsachen sei es nochmals hervorgehoben, daß sich die Zerfallskultur in allen ihren Perioden von anderen Kulturen nur durch die Anwesenheit von Individuen mit Kernen im Zerfallszustande unterscheidet; im übrigen ist das ganze Verhalten der Protozoen vollkommen normal zu nennen. Außer den mikroskopischen Präparaten zeigt nichts den anormalen Zustand dieser Kultur an.

Allein das Teilungsvermögen bedarf einer besonderen Besprechung.

Um die Abhängigkeit zwischen Zerfall und Teilung in den Phasen des gesteigerten Zerfalles zu erforschen, brachte ich auf ausgehöhlten Objektträgern einzelne Protozoen in einen Tropfen *B. Coli*-Suspension. Nach Ablauf von 24 Stunden zählte ich die geteilten und ungeteilten Individuen und durch Fixierung und Färbung stellte ich den Kernzustand fest. Auf diese Art untersuchte ich insgesamt 659 Individuen, von denen sich innerhalb 24 Stunden 411 geteilt hatten, 830 Protozoen liefernd. Unter denselben befanden sich 272 Individuen mit Zerfallskernen, was im Verhältnis zur Gesamtzahl der geteilten Individuen 33 Proz. ausmacht. 558 Individuen hatten einen normalen Kernapparat. 248 Individuen haben sich nicht geteilt, hiervon hatten 123 einen endomiktischen Kernapparat, was 50 Proz. ausmacht, und 125 waren normal. Es wäre daraus zu schließen, daß der Zerfall des Kernapparates auf die Teilung einen hemmenden Einfluß ausübt, da unter den Individuen, die eine Teilung durchgemacht haben, der Prozentsatz von Individuen mit endomiktischen Kernen deutlich geringer ist. Tatsächlich waren 50 Proz. der ungeteilten Individuen endomiktisch, während unter den geteilten dieser Prozentsatz 33 Proz. ausmachte. Eine Reihe von in reinen Linien unternommenen Experimenten (Tabelle 6) wovon im nachstehenden Abschnitte die Rede sein wird, wiesen aber darauf hin, daß eine 100 Proz. Teilung innerhalb von 24 Stunden mit einem 100 Proz. Zerfall des Kernapparates verbunden sein kann.

Das Elterindividuum sowohl wie die Nachkommen können dabei einen desorganisierten Kernapparat aufweisen. Mehrmals wiederholte sich dies im Laufe von fünf aufeinanderfolgenden Generationen.

von denen eine jede eine 100 Proz. Teilbarkeit und einen 100 Proz. Kernzerfallsapparat aufwies.

Der oben erhaltene 17 proz. Unterschied dürfte daher eher einer unvollständigen Gleichmäßigkeit der Zuchtbedingungen zugeschrieben werden. Wirkt die Reorganisation des Kernapparates auf die Teilung bis zu einem gewissen Grade hemmend, was an sich wahrscheinlich ist, so tritt doch dieses Hindernis bei *Paramaecium caudatum* in einem viel schwächeren Maße als bei *P. aurelia* auf, bei denen die Teilbarkeit von 1,75 Teilungen innerhalb von 24 Stunden in Normalbedingungen bis auf eine Teilung in 36 Stunden während der Zerfallsperiode herabgesetzt wird.

Somit weist meine Zerfallskultur das Bestehen von ausgesprochenen periodischen Rhythmen auf, die im Zusammenhang mit dem Zerfalle und der Reorganisation des Kernapparates stehen, ohne daß Depressionszeichen dabei in Erscheinung traten.

Nur die Teilung erfährt in den Zeiträumen des gesteigerten Zerfalles möglicherweise eine geringe Hemmung. In dieser Hinsicht besitzt die in Frage kommende Kultur geradezu umgekehrte Eigenschaften, als die Kulturen von *Histrio complanatus* und *Paramaecium calkinsi*, wo das Sinken der Teilung klar zum Ausdruck kommt, Reorganisationsprozesse aber fehlen.

Verlauf des Kernzerfalles bei einzelnen Infusorien.

Während der Zerfallsperiode, wenn der Zerfallsprozentsatz 60—80 Proz. ausmachte, waren einzelne Protozoen der Kultur auf ausgehöhlten Objektträgern in einem Tropfen *B. Coli*-Suspension, die jeden Tag gewechselt wurde, gezüchtet. Nachdem ein Individuum sich geteilt hatte, fixierte ich den einen Nachkommen und untersuchte dessen Kernzustand, den zweiten Nachkommen bewahrte ich zur neuen Teilung, worauf ich wieder einen fixierte usw. Mit anderen Worten, dienten mir die Versuchsprotozoen als Ausgangspunkt für reine Linien, in welchen sofort nach der Teilung ein Individuum fixiert wurde. Da ich zuvor bei allen Beobachtungen festgestellt habe, daß die beiden Tochterindividuen immer Kerne im gleichen Zustande haben, und zwar entweder beide normal, oder beide endomiktisch, gab mir das fixierte Protozoenindividuum ein Bild des Kernzustandes seines Teilungspartners an. Die aus verschiedenen Perioden stammenden Ergebnisse sind sehr übereinstimmend, es genügt also zur Veranschaulichung eine beliebige Versuchsserie vorzuführen. Insgesamt habe ich während der Zerfallsperioden vier Versuchsserien durchgemacht, jede 20—25 reine Linien

umfassend. In der Tabelle 6 gebe ich eine Versuchsserie an bei der ein mit „Z“ bezeichneter Zerfallstypus hervortrat, der kein einziges Mal bei den anderen Versuchsserien beobachtet wurde. Die senkrechten Stäbe der Tabelle oben mit Buchstaben bezeichnet, stellen die reinen Linien dar. Die obere Zahl eines jeden Rechtecks bezeichnet, wieviel Protozoen am Anfange des Tages sich auf dem Objektträger befanden; Buchstaben N oder Z bedeutet, daß ein Individuum aus dem Versuchspaar, fixiert und gefärbt, einen Normalkern — N, oder Zerfallskern — Z zeigte; die untere Zahl bezeichnet das aus dem Versuchspaar zu weiteren Experimenten übriggebliebene Individuum. Ist kein Buchstabe vorhanden, so bedeutet es, daß keine Teilung stattfand, daher keine Fixierung vorgenommen wurde; steht neben dem Buchstaben N oder Z eine Zahl, so heißt es, daß mehr als ein Tier fixiert wurde.

Im Laufe der ersten 24 Stunden nach Übertragung auf die Objektträger teilten sich höchstens 60 Proz. der Protozoen. Wie das aus sehr vielen Versuchen folgt, bezieht sich das sowohl auf Protozoen mit Normal- wie auf diejenigen mit Zerfallskernen; dasselbe tritt auch in Kulturen auf, bei denen ich niemals einen Zerfall zu sehen bekam. Erst nach späteren Übertragungen teilen sich die Protozoen immer tüchtiger, als ob eine Anpassung an die Bedingungen des Tropfens erfolgte.

In der angeführten Tabelle 6 haben wir es mit einem Zerfalle des Kernes zu tun, der eine bis fünf aufeinanderfolgende Generationen umfaßt. Wie aus dem weiter unten geschilderten Verlauf der Kernreorganisation hervorgeht, kann sich derselbe Zerfallsprozeß über die ganze Dauer einer Paramäciumgeneration ausdehnen. Die Teilung erfolgt während des Kernzerfalles. In seltenen Fällen hat es den Anschein, daß bei Regulierung des Kernapparates sogar zwei Generationen umfassen kann, wie es normal bei *Paramaecium aurelia* vorkommt. Das Bestehen einer größeren Zahl Generationen mit endomiktischen Kernen können wir aber nicht anders erklären, als durch die Annahme, daß in der gegebenen reinen Linie der Protozoen, nach einer vollständigen Reorganisation des Kernes sogleich eine neue Reorganisation erfolgt, die sich im Laufe etlicher Generationen wiederholen kann, wonach erst eine endgültige Normalisierung des Kernes eintritt. Tabelle 6 zeigt, daß binnen der in Rede stehenden Zerfallsperioden die Endomixis nicht alle Protozoen auf einmal umfaßt und daß dieser Vorgang bei einzelnen Tieren in recht verschiedenen Zeiten verläuft. Wir hätten hier verschiedene Zerfallstypen zu unterscheiden:

Tabelle 6.

Verlauf der Reorganisationsprozesse in reinen Linien.

Linie	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	L	M	N	O	P	R	S	T	V	Z	Y
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	N	N					Z		N			Z	Z	Z	Z	N	N	N	N	Z	N
3	1	1					1		1					1	1	1	1	1	1	1	1
	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2
4	N	Z		Z			Z	Z	N	Z	Z		Z	Z	Z	N	N		Z	N	N
	1	1		1			1	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1
5	2	2	2	4	2	2	2	2	2	2	4	2	2	4	2	2	2	2	2	2	2
	Z	Z	Z	2Z	N	Z	Z	N	Z	Z	2Z	Z		N	2N	Z	Z	N	N	N	N
6	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
	2	2	2	8	2	2	1	2	2	4	2	2	2	4	2	2	2	2	2	2	2
7	Z	Z	Z	4N	N	Z		N	N	2N	N	N	N	2N	2N	N	N	N	N	N	Z
	1	1	1	4	1	1		1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1
8	2	2	2	6	2	2	1	2	2	2	4	2	2	4	4	2	2	2	2	2	2
	Z	Z	N	3N	N	Z		N	N	N	2N	N	N	2N	N	N	N	N	N	Z	N
9	1	1	1	3	1	1		1	1	1	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	1
	2	2	2	6	2	2	2	2	2	2	2	2	2	6N	4	2	2	2	2	2	2
10	Z	Z	N	4N	N	N	N	N	N	N	N	N	N		2N	N	N	N	N	N	N
	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
11	2	2	2	4	2	4	2	2	2	2	2	2	2		2	2	2	2	2	2	2
	N	N	N	3N	N	2N	N	N	N	N	N	N	N		N	N	N	N	N	N	N
12	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1
	2	2	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2		2	2	2	2	2	2	2
13	N	N	2N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N		N	N	N	N	N	N	N
	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1

1. Nach einer Generationenreihe mit Normalkernen folgt eine Generation mit den Zerfallskernen (I, R, Y), nach der ersten Teilung kehrt der Kernapparat zu seiner Norm wieder und im weiteren Verlaufe zeichnet sich die beobachtete Linie durch einen normalen Kernapparat aus.
2. Nach einer Reihe von Generationen mit Normalkernen treten ein bis fünf Generationen mit Zerfallskernen (A, B, C, D) auf, wonach der Kernapparat in den folgenden Generationen bereits in einem Normalzustande erhalten bleibt.
3. Endlich ist noch ein dritter Fall möglich (V, Z), den ich nur bei einer Versuchsserie in zwei reinen Linien beobachtete.

Wir sehen hier, daß nach einer Reihe von normalen Generationen eine Generation mit Zerfallskernen auftritt, wonach zwei Genera-

tionen mit Normalkernen erscheinen, denen wiederum eine Generation mit Zerfallskernen folgt. Erst die darauffolgenden Generationen weisen einen normalen Kernapparat auf.

Ob das Auftreten dieser verschiedenen Typen eine bestimmte Gesetzmäßigkeit aufweist, kann ich auf Grund meiner bisherigen Erfahrungen nicht aussagen. Vielmehr bin ich geneigt, eine gewisse Zufälligkeit der Änderungen in der Darauflage von Normal- und Zerfallstieren während der Zerfallsperiode anzunehmen. Man kann im allgemeinen sagen, daß in dieser Periode *Paramecium caudatum* eine Tendenz zur mehrmaligen Wiederholung des Zerfalls zeigt.

Die Reorganisation des Kernapparates, Zerfallsfiguren.

Die ausführliche, mit farbigen Abbildungen versehene Arbeit von WOODRUFF und ERDMANN (1914) behandelt den Kernzerfall von *Paramecium aurelia*. Für *Paramecium caudatum* geben R. HERTWIG (1889), CALKINS (1904), POPOFF (1909) und DOPLEIN (1907) in ihren Schriften einzelne Zerfallsstadien an, denen sie aber weder eine eingehende Prüfung, noch eine ausführliche Betrachtung ihrer Bedeutung widmen und oftmals beschränken sie sich auf die Feststellung, daß sie es mit einem pathologischen Zustande des Kernapparates zu tun haben. WOODRUFF und ERDMANN erwähnen die große methodische Schwierigkeit, welche mit der Feststellung der Reihenfolge der Zerfallsstadien, der Fixierung und Färbung verbunden sind. Die Farbendifferenzierung der Haupt- und Nebkerne ist außerordentlich erschwert. In den ersten Stadien des Zerfalles ist die Unterscheidung ziemlich leicht, dagegen ist in dem Kulminationsstadium, von den amerikanischen Autoren Climax genannt, die Unterscheidung der Microkerne unter den zerstückelten Resten des Makrokernes fast unmöglich.

WOODRUFF und ERDMANN vermochten es auch nicht, den genauen Verlauf der Zerfallsveränderungen während der Climaxperiode mit Sicherheit anzugeben. Sie geben für *Paramecium aurelia* mehrere mögliche Deutungen an, ohne zu entscheiden, ob der Prozeß selbst verschieden verlaufen kann, oder ob die voneinander abweichenden Resultate den methodischen Schwierigkeiten zuzuschreiben wären. Die Schwierigkeit besteht nicht nur in dem undeutlichen färberischen Unterschied des Micro- und Macronucleus; die größte Schwierigkeit liegt in dem Fehlen eines genauen Synchronismus des Prozesses bei einzelnen Individuen. Auf einem lebenden Infusor ist es unmöglich Zerfallsfiguren zu sehen, dagegen von einem fixierten Infusor ist es sehr schwer zu behaupten, ob es

sich in einem früheren oder späteren Zerfallsstadium als die anderen Individuen befindet.

Anfänglich versuchte ich die Reihenfolge der Zerfallsstadien durch eine jede 30 Minuten vorgenommene Fixierung einzelner Individuen, die von der Teilung eines Individuums abstammen, festzustellen. Zu diesem Zwecke verteilte ich die Infusorien nach erfolgter Teilung in kleine Tropfen auf besondere Objektträger und während der Zerfallsperiode fixierte ich sie nacheinander. Da aber der Vorgang kein synchroner ist, zeitigte diese zeitraubende Methode keine positiven Ergebnisse. Ich habe also zu Massenpräparaten gegriffen. Während der ersten 24 Stunden des beginnenden gesteigerten Zerfalles, fixierte ich in zweistündigen Zeiträumen größere Protozoenproben, die 100—300 Individuen zählten. Nach Aufzeichnung der sich voneinander unterscheidenden Typen der Zerfallsfiguren, sonderte ich deren fünf aus. Darauf zählte ich alle Individuen mit endomiktischen Kernen in der gegebenen Probe, wonach ich die Frequenz dieser Typen ineinander folgenden Präparaten feststellte.

Tabelle 7.

Der Prozentsatz verschiedener Typen in Massenpräparaten und die Reihe seiner Erscheinen in 24 Stunden.

Stunden	Typus				
	I	II	III	IV	V
9	51	23	21	5	—
11	48	30	12	10	—
13	30	30	9	25	6
15	15	28	30	21	3
17	3	17	22	41	15
19	12	17	24	37	10
21	3	10	39	36	18
23	—	—	21	64	5
1	2	—	38	48	12
3	1	12	10	70	5

Aus dem Überwiegen des einen Typus dem anderen gegenüber konnte ich nicht nur auf die Reihenfolge der aufeinanderfolgenden Stadien schließen, sondern es war mir möglich, die relative Zeitdauer der einzelnen Typen schätzungsweise zu bestimmen. Die Tabelle 7 enthält das Ergebnis von zehn Experimenten innerhalb 24 Stunden. Die horizontalen Reihen der Tabelle 7 enthalten den Prozentsatz der Individuen mit Zerfallskernen, der auf jeden der fünf Typen in einer Beobachtung entfiel. Die Verschiebung des Maximums in der Zeit in der Richtung vom I- bis zum V-Typus

beweist, daß diese Typen einander abwechselnd folgen. Insgesamt habe ich 50 Präparate in vier Perioden des gesteigerten Zerfalles untersucht. Der Vergleich der aus verschiedenen Perioden des Zerfallsprozesses stammenden Ergebnisse, gestattete es mir mit großer Wahrscheinlichkeit die Reihenfolge der einzelnen Stadien festzustellen (Fig. 2).

Der Zerfallsprozeß beginnt in dem Augenblick, wo sich der Nebenkern, gewöhnlich dicht neben dem Großkern, oft in der Einsenkung desselben gelagert, deutlich von ihm entfernt (1), wonach er eine Teilung durchmacht.

Jeder von den zwei neuentstandenen Kernen teilt sich ungleichzeitig nochmals (2). An Stelle eines Nebenkernes sehen wir also zwei, drei, schließlich vier kugelförmige regelmäßige Kleinkerne. Zur selben Zeit schwellt der Großkern ziemlich bedeutend an und allmählich zerfällt er in Lappen, die anfangs in der Kernmembran stecken, dann aber, nachdem dieselbe aufgerissen wird, in eine immer größere Anzahl von unregelmäßigen lappenartigen Stücken zerfallen (1—4). Aus den soeben entstandenen vier Kleinkernen verlieren drei die Schärfe der Umrisse — sie degenerieren, zerfallen und vermengen sich mit den Fragmenten des sich fortwährend zerbröckelnden Großkernes. Das mit 5 bezeichnete Stadium möchte ich die Phase der großen Zerstreung nennen. Es bildet den Übergang zu jenem Kulminationspunkt des Zerfalles — der Climax von WOODRUFF und ERDMANN, wo der Großkern in 18—25 Fragmenten zerstreut die Kleinkerne verdeckt. Keine Färbungsmethode gestattet es in diesem Stadium mit Sicherheit zu behaupten, welches Fragment einen Teil des Macronucleus bildet, und welches einen degenerierenden oder auch frisch entstehenden Micronucleus darstellt. Wenn man aber bei *Paramaecium aurelia* noch in den folgenden Stadien über das weitere Schicksal des Micronucleus nichts Genaues aussagen kann, so klärt sich dank der günstigen Färbungsmethode die Sache bei *Paramaecium caudatum* bereits im Stadium 8 auf, da sich in dem 6. und 7. Stadium der einzige übriggebliebene Kleinkern zweimal geteilt haben mußte. Denn in dem Stadium 8 haben wir bereits deutlich differenzierte Kleinkerne, von denen besonders die Macronucleusanlagen klar zu sehen sind. Diese Periode dauert, wie aus der Zusammenstellung der Massenpräparate hervorgeht, am längsten und sie endet mit einer Rekonstruktion der Großkerne, die aus zwei Kleinkernen entstehen, welche anschwellen und eine regelmäßige Kugelgestalt annehmen.

In diesem Zustande bleiben die Protozoen eine gewisse Zeit

dann folgt eine Teilung in zwei Individuen, von denen ein jedes einen neuen Groß- und Kleinkern besitzt. Bei einzelnen Individuen verschwinden die Reste des alten Kernes erst nach der zweiten Normalteilung und aus diesem Grunde kann man ein Individuum, welches bereits einen reorganisierten Kernapparat besitzt, für ein solches halten, welches eben im Begriffe ist, die Reorganisation zu beginnen. Dieser Umstand erklärt uns, weshalb die Massenpräparate manchmal den Eindruck machten, daß der Zerfallsprozeß zwei ganze Generationen umfaßt. Dennoch kann sich die Resorption des alten Macronucleus nicht über mehr als zwei aufeinanderfolgende Generationen erstrecken. Aus diesem Grunde beweist auch das Auftreten von Zerfallsfiguren im Laufe von drei bis fünf Generationen, wie in der Tabelle 6, daß die Reorganisation wiederholt vorkommen kann. Der ganze neue Kernapparat ist also aus einem Viertel des ursprünglichen Micronucleus entstanden. Tritt aber sofort eine neue Reorganisation auf, so enthält der neu entstehende Kernapparat nur $\frac{1}{16}$ Teil des ursprünglichen Kleinkernes. Die fünfte Generation erhält einen $(\frac{1}{4})^4$ Teil des ursprünglichen Nebenkernes. Diese Tatsache zeigt die Intensität der während der Reorganisationsperiode in den Protozoen auftretenden Veränderungen, und die außerordentlich hohe Entwicklungspotenz des Nebenkernes.

Der Zerfallsprozeß bei *Paramaecium caudatum* hat einen analogen Verlauf wie bei *P. aurelia*. *P. aurelia* besitzt neben dem Großkern noch zwei Kleinkerne, während *P. caudatum* nur einen Kleinkern hat, daher sind die Unterschiede im Verlauf des Zerfalles mehr quantitativer, als qualitativer Natur. Während der Climaxperiode von *P. aurelia* müssen, wie WOODRUFF und ERDMANN vermuten, von den acht Kleinkernen, die zwischen den zahlreichen Fragmenten des Großkernes zerstreut sind, entweder sieben, oder sechs einer Degeneration anheimfallen. Bleibt von den acht Kleinkernen aus dem Climaxstadium nur ein Kern übrig, so würde der ganze neue Kernapparat ein Abkömmling nur eines von den beiden ursprünglichen Kleinkernen sein. Der zweite Micronucleus, ähnlich wie der Großkern, hätte an der Bildung des neuen Kernapparates keinen materiellen Anteil. Degenerieren aber in der Climaxperiode sechs Micronuclei, so besteht die Möglichkeit, daß jeder von den beiden übriggebliebenen von einem anderen ursprünglichen Micronucleus stammt. In diesem Falle würde der ganze neue Kernapparat in gleichem Maße Teil der beiden ursprünglichen Micronuclei enthalten. Der Verlauf des Zerfalls bei *Paramaecium caudatum* weist eben die größten Analogien mit diesem letzten Falle

auf. Die Verhältnisse sind hier viel übersichtlicher, vor allem aus diesem Grunde, daß die Reorganisation immer nach der ersten Teilung des Individuums ihr Ende nimmt. Stadium 5 ist klar und es erweckt keine Zweifel ebenso wie das Stadium 8. Der Übergang vom Stadium 5 zu 8 läßt sich aber nur in der Weise denken, daß sich der einzige im Stadium 5 übriggebliebene Kleinkern zweimal teilt, und daß die daraus entstandenen 4 Kerne im Stadium 8 in zwei zukünftige Micronuclei und zwei Macronuclei differenziert sind. Nach der Teilung des Infusors kehrt sein Kernapparat zur Norm zurück.

Allgemeiner Teil.

Wie aus der Tabelle 4 (S. 98) hervorgeht, kann man stets zwischen den Perioden des gesteigerten Kernzerfalles und überhaupt immer im Leben meiner Zerfallskultur das Vorhandensein von 1—5 Proz. endomiktischer Individuen feststellen. Der maximale Prozentsatz von Zerfallstieren betrug in den Massenkulturen etwa 80, reichte aber niemals an 100 heran.

Mithin ist die Periodizität der Erscheinung nicht unbedingt genau und nie umfaßt der endomiktische Prozeß die ganze Kultur auf einmal. Wenn man aber die Prozentzahlen der Zerfallstiere im Verlauf eines Rhythmus, d. h. von einem Maximum bis zum anderen (Tabelle 4) zusammenzählt, so ist die erhaltene Summe immer größer als 100, was übrigens nur die Kulturen auf *B. Coli* betrifft. Daraus erfolgt, daß im Verlauf eines Rhythmus wahrscheinlich alle Individuen der Kultur mindestens eine Reorganisation durchmachen, aber dieser Prozeß verläuft nicht genau synchron. Es ist die Periodizität der Endomixis in den Massenkulturen von der Periodizität in den individuellen reinen Linien zu unterscheiden. Es besteht die Möglichkeit, daß bei einzelnen reinen Linien der Zerfallsprozeß in regelmäßigen Zeitabständen stattfindet, aber die Zeitpunkte der Reorganisation für verschiedene reine Linien nicht zusammenfallen.

Um die Frage aufzuklären, beobachtete ich den Verlauf des Kernzerfalles in 36 parallelen reinen Linien mehr als 2 Monate hindurch. Die Infusorien waren auf ausgehöhlten Objektträgern in einer *B. Coli*-Suspension gezüchtet. Nach jeder Teilung wurde ein Individuum aus dem Versuchspaar fixiert und gefärbt, ein Bild von dem Kernzustande seines Partners liefernd. In der Fig. 3 entsprechen die wagerechten Linien den auserwählten zehn reinen Paramäciumlinien, die Verdickungen veranschaulichen die Dauer des endomiktischen Prozesses. Die untere Skala bedeutet Tage

der Beobachtung. Bei acht reinen Linien wurden innerhalb dieser Zeit zwei vollständige endomiktische Perioden beobachtet, bei zwei nur eine. Für einzelne reine Linien bildet die Dauer des Rhythmus eine ziemlich konstante Größe, aber die Länge der Periode für verschiedene reine Linien ist verschieden.

In der ersten Linie dauerte der erste Rhythmus 29 Tage, der zweite — 27 Tage, für die zweite Linie betragen diese Zahlen: 28 und 29, für die Linie 3: 30 und 31, für Linie 4: 26 und 33 Tage,

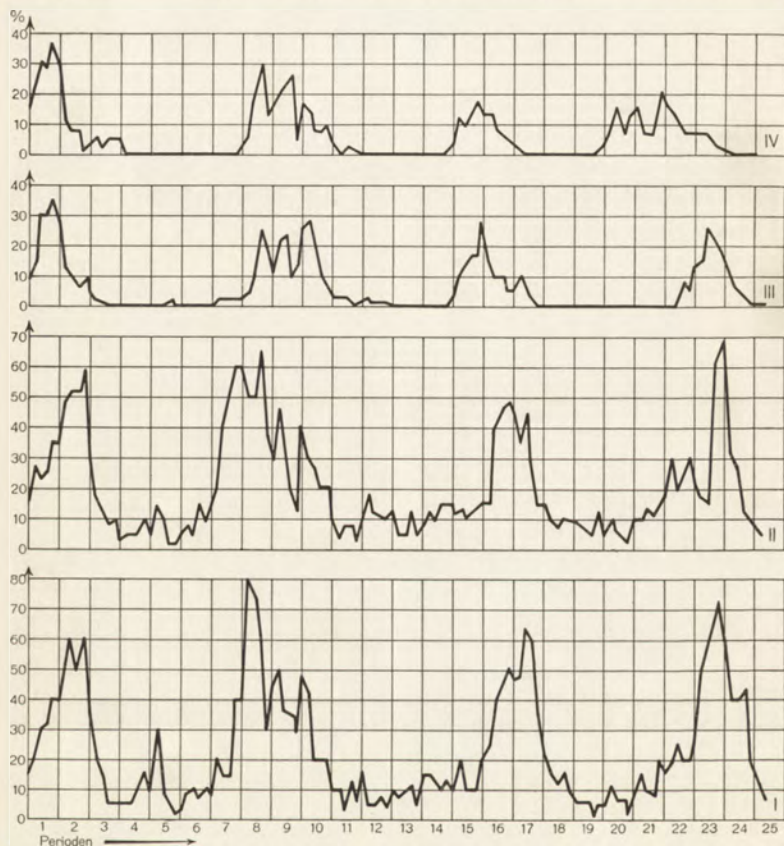


Fig. 1.

Die Kurve I stellt den Prozentsatz des Zerfalls bei einer Temperatur von 15—20° C. in *B. Coli*-Nährsuspension dar.

Die Kurve II entspricht einer Temperatur von 22° C. in *B. Coli*-Suspension.

Die Kurve III bei einer Temperatur von 15—20° C. in einer Heuinfusion.

Die Kurve IV bei einer Temperatur von 22° C. in einer Heuinfusion.

Abzissen: 5 tägige Perioden.

Ordinaten: Proz. von Zerfallsindividuen.

für Linie 5: 29 und 26 Tage, für Linie 6: 28 und 29 Tage, für Linie 7: 30 und 28 Tage, für Linie 10: 28 und 27 Tage.

Der kürzeste endomiktische Zeitraum betrug 26 Tage (Linie 4), der längste aber bis 38 (Linie 9). Die Fig. 3 zeigt die Ungleichzeitigkeit des Auftretens der Endomixis bei verschiedenen individuellen reinen Linien und es unterliegt keinem Zweifel, daß bei Züchtung einer größeren Anzahl Linien, jederzeit in irgendwelcher reinen Linie eine Reorganisation im Gange sein wird.

Die Massenkultur ist als eine Summe von einer riesigen Anzahl individueller reiner Linien anzusehen, von denen eine jede ihren eigenen Rhythmus der Zerfallsprozesse beibehält.

Durch eine künstliche Verbindung entsprechender reiner Linien würde es sicher gelingen, die Periodizität der Endomixis in bezug auf die Massenkultur vollständig zu vernichten, bei

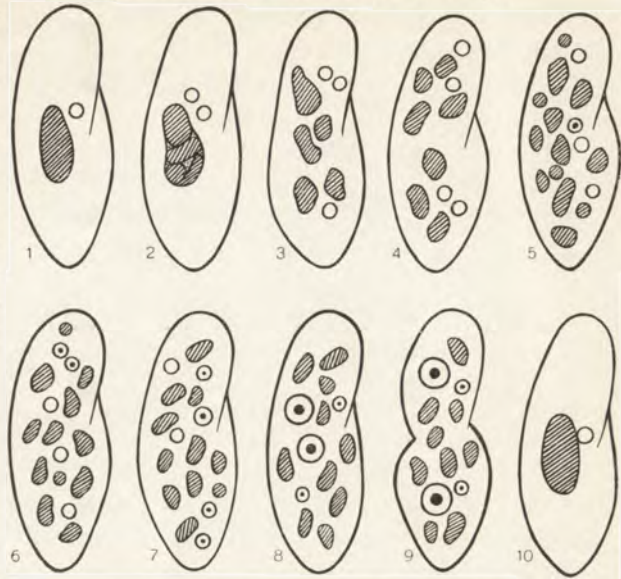


Fig. 2. Der Hauptkern ist gestrichen. Die kleinen Kreise bedeuten die Micronuclei. Die Kreise mit einem Punkt in der Mitte entsprechen den überlebenden Micro. Die großen Kreise mit einem Punkt bedeuten den neuentstehenden Hauptkern.

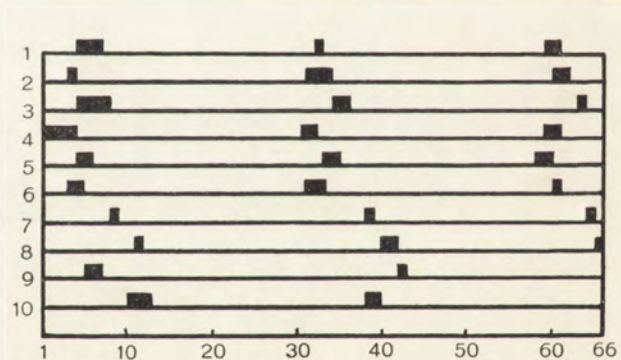


Fig. 3. Auftreten der Endomixis in ausgewählten zehn reinen Linien.

gleichzeitiger Bewahrung ihrer regelmäßigen Periodizität in den einzelnen reinen Linien.

Da alle individuellen reinen Linien der gegebenen Kultur in derselben Umgebung leben und dem Einflusse derselben Außenbedingungen ausgesetzt sind, wäre auf ein bedeutendes Maß der Unabhängigkeit der Zerfallsfristen von der äußeren Umgebung zu schließen. Doch bestehen sicher gewisse Abhängigkeitsverhältnisse im Auftreten der Reorganisation von den äußeren Bedingungen. Besondere Beobachtungen, in individuellen reinen Linien angestellt, haben bewiesen, daß häufig in zwei parallelen reinen Linien, die von demselben Individuum stammten, die Reorganisation nicht gleichzeitig eintritt. Ein gewisser Synchronismus besteht bei den aus der ersten oder zweiten Teilung herkommenden Individuen, aber später, entsprechend dem Anwachsen von individuellen Unterschieden, wird der Synchronismus immer undeutlicher, was sich sowohl auf den Verlauf des Prozesses, wie den Zeitpunkt seines Auftretens bezieht. Ich habe mehrmals festgestellt, daß bei jungen, aus einem Individuum herkommenden Kulturen, der Prozentsatz von endomiktischen Protozoen in der Periode des gesteigerten Zerfalls bis 90 steigt, dagegen sinkt dieser Prozentsatz in den Zwischenzeiten des Zerfalles fast zum Nullwert herab. In den älteren Kulturen ist der Synchronismus immer weniger deutlich.

Die Abhängigkeit des Auftretens der Kernreorganisation von den äußeren Bedingungen ergibt sich ferner aus der entscheidenden Wirkung der Nahrungsqualität bzw. der Eigenschaften des Mediums. In der Heuinfusion (Tab. 4) ist der Prozentsatz der endomiktischen Individuen ein bedeutend niedriger als in *B. Coli*, und in den Zwischenzeiten des Zerfalls fällt er bis Null herab. Außerdem ist hier die Summe der Prozentsätze aller endomiktischer Individuen während des vollständigen Rhythmus immer bedeutend niedriger als 100, d. h. nicht alle reine Linien der Kultur unterliegen einer Reorganisation. Bei meinen Experimenten hat sich die Wirkung der Heuinfusion, die der Prozentsatz der Zerfallstiere ganz bedeutend verringert, als eine umkehrbare erwiesen, da die erneute Übertragung in *B. Coli* den ursprünglichen Zerfallsprozentsatz wiederherstellt. Dies bedeutet, daß die Heuinfusion die Zerfallsprozesse in beträchtlichem Maße unterdrückt, ohne aber die Tendenz der Infusorien zur Kernreorganisation zu ändern. Ich halte es für möglich, daß meine Zerfallskulturen ihre charakteristischen Eigenschaften unter der Wirkung einer langandauernden Züchtung in einem stark toxischen Medium der *B. Coli* angenommen hat. Die Ent-

scheidung der Frage, ob eine Dauerzucht in Heuinfusion die Zerfallstendenz selbst verlieren wird, würde sehr langwierige, wahrscheinlich vieljährige Beobachtungen erforderlich machen. Sollte aber eine solche Vernichtung eintreten, könnte man mit JOLLOS von einer Dauermodifikation sprechen. Das regelmäßige Auftreten der Reorganisation hat keinen pathologischen Charakter. Die Endomixis ist in der in Rede stehenden Kultur eine ebenso normale Erscheinung wie die Teilung, oder das regelmäßige Pulsieren der kontraktilen Vakuolen. Die Bewegungsgeschwindigkeit, das Plasmaaussehen, das Schlagen der pulsierenden Vakuolen, die Anzahl der Nahrungsvakuolen, die Kristalle des Kalziumphosphat, alles dies, erfährt in der Periode des gesteigerten Zerfalls keine deutlichen Veränderungen. Die Hemmung der Teilung in den endomiktischen Perioden ist eine minimale, und besonders bei den individuellen reinen Linien bleibt sie sehr oft überhaupt nicht nachweisbar.

Die Angaben aus der bisherigen Literatur zusammenfassend, könnte man alle Infusorien in drei Kategorien einteilen.

1. Infusorien, die eine periodische Conjugation durchmachen, aber keine endomiktischen Prozesse zeigen (*Dileptus*, *Urostylea grandis*).
2. Infusorien, die der Endomixis unterliegen in Bedingungen, welche die Conjugation unmöglich machen (*Paramecium aurelia*).

Bei diesen zwei Typen sind die Endomixis und die Conjugation an eine Depression und eine Hemmung der Teilung gebunden.

3. Infusorien, welche den Depressionen und der periodischen Verringerung der Teilungsrate unterliegen, aber keine Conjugation und keine Kernreorganisation aufweisen (*Histrio complanatus*, *Paramecium calkinsi*).

Diesen drei Kategorien gestatten mir meine Forschungen eine vierte anzuschließen:

4. Infusorien, welche Endomixis in Massenkulturen, also in Bedingungen welche eine Conjugation ermöglichen, durchmachen, die aber nicht conjugieren und weder Depressionen, noch einer ausgesprochenen Teilungshemmung unterliegen.

Zum Schluß möchte ich noch das Problem der Lebensnotwendigkeit der Endomixis kurz besprechen. Bei sehr vielen Infusorien tritt die Endomixis überhaupt nicht auf, und manchmal können in dieser Hinsicht bei verschiedenen Rassen derselben Art ganz verschiedene Verhältnisse vorliegen. Die Reorganisation ist selbst nicht für alle Kulturen einer und derselben Art charakteristisch.

Ich wiederhole, daß von den vielen Kulturen, mit denen ich zu tun hatte, nur eine einzige Zerfallserscheinungen zeigte, und sogar bei dieser einen Kultur, reorganisierten nach Übertragung in eine Heuinfusion nicht alle reine Linien den Kernapparat. Wäre die von R. HERTWIG und LOISEL geäußerte Ansicht richtig, daß die Infusorien in gewissen Zeiträumen den Überschuß an Zerfallsprodukten, die im Großkern angehäuft sind, ausstoßen müssen, und daß dieses auf dem Wege einer endomiktischen, bzw. einer Conjugationsreorganisation geschieht, dann wären sowohl die Conjugation, wie die Endomixis unvermeidliche, physiologische Bedürfnisse des Organismus sein. Eine derart allgemeine Erscheinung, wie die Ansammlung im Organismus von Zerfallsprodukten und deren Entfernung, müßten für alle Infusorien ausnahmslos gültig sein. Indessen ist dem nicht so. Es scheint mir, daß sich dieser Widerspruch leicht beseitigen läßt. Viele Tatsachen beweisen, daß im Organismus des Infusors eine Anhäufung von Zerfallsprodukten stattfindet. Ihre Entfernung aus dem Organismus ist sicher eine Lebensnotwendigkeit. Aber die rein morphologische Seite der endomiktischen oder Conjugationsprozesse braucht nicht eine unbedingte Lebensnotwendigkeit zu sein. In der Heuinfusion zeigt ein beträchtlicher Teil der reinen Linien keine morphologischen Erscheinungen der Endomixis, indem sie ihre Kernverhältnisse auf eine andere äußerlich unsichtbare Weise regeln. Es mag sein, daß der Organismus unter manchen speziellen Bedingungen zu einer radikalen Regulation, wie es eben die Zerstückelung und Resorbierung des ganzen Großkernes und eines bedeutenden Teiles des Kleinkernes darstellen, genötigt ist, aber in der überwältigenden Mehrheit der Kulturen erfolgen diese Vorgänge in einer weniger gewaltsamen Form, wahrscheinlich durch einen Kernplasmaaustausch. Das Fehlen der Endomixis und der Conjugation in den Kulturen von *Histrio complanatus* und *Paramaecium calkinsi*, beim gleichzeitigen Vorhandensein von Perioden verminderter Teilung, widerspricht dieser Vermutung nicht, da der intensive Plasmakernaustausch auf die Teilung hemmend einwirken kann. Bei verschiedenen Formen müssen Erscheinungen eine recht verschiedene Intensität haben. Ist die Intensität des Austausches so bedeutend, daß der gewöhnliche osmotische Weg nicht ausreicht, um die Norm aufrecht zu erhalten, so erliegt das Infusor der endomiktischen oder der Conjugationsreorganisation. Aber in einer normalen, gut ernährten Kultur kommen die Infusorien ohne Reorganisation aus.

Es wäre demnach die Kernreorganisation nur als eine von den vielen Formen der Wiederherstellung des Kerngleichgewichtes an-

zusehen, aber in normalen, gut gedeihenden Zuchten, bildet die morphologische Regulation keine unbedingte Lebensnotwendigkeit.

Zusammenfassung.

1. In einer auf *B. Coli*-Nährlösung und in Heuinfusion gezüchtete Kultur, traten in 25—35 tägigen Intervallen die Erscheinungen der Kernreorganisation, welche in *B. Coli* 80 Proz. von Protozoen umfaßten, auf. Zwischen den Perioden des gesteigerten Zerfalles enthielt die Kultur 1—5 Proz. von endomiktischen Protozoen.

2. In der Heuinfusion kommt während der Perioden des gesteigerten Zerfalles, die mit Zerfallsperioden in Kulturen auf *B. Coli* parallel verlaufen, ein geringerer Prozentsatz endomiktischer Tiere zur Beobachtung und in den Zwischenzeiten des Zerfalles sinkt derselbe bis Null herab.

3. Die konstante Temperatur von 22,5° C. bleibt ohne Einfluß auf den Verlauf des Zerfalles. Qualitativ und quantitativ geht derselbe ebenso wie in einer Zimmertemperatur von 15—20° C. vor sich. Der höchste Zerfall findet in derselben Periode statt. Die Zerfallsmaxima treten in verschiedenen Bedingungen synchron auf.

4. Während der Zerfallsperiode erfährt die Teilung keine deutliche Hemmung.

5. In der Periode des gesteigerten Zerfalles bleibt die Kultur vollkommen normal, man vermißt in derselben Depressionsanzeichen, und nur mikroskopische Präparate zeigen den Zustand der Kultur an.

6. Die Nahrungsänderung übt einen bestimmten Einfluß auf den Zerfall aus. *B. Coli* erhöht den Prozentsatz endomiktischer Tiere, die Heuinfusion vermindert ihn, ohne aber denselben zu vernichten.

7. Es ist nicht gelungen, in Kulturen, in denen niemals ein Zerfall beobachtet wurde, denselben hervorzurufen, der Kernapparat der Protozoen blieb nach einem 4wöchigen Aufenthalt in *B. Coli*-Suspension vollkommen normal.

8. Der Zerfall ist mit bestimmten Kulturen verbunden. Er zeichnet sich durch einen inneren Rhythmus aus, den äußere Bedingungen steigern oder schwächen, nicht aber gänzlich aufheben können.

9. In einzelnen reinen Linien setzt der Zerfall nicht gleichzeitig ein und er umfaßt eine ungleiche Zahl von Generationen. In zwei reinen Linien trat derselbe zweimal auf, zwischen endomiktischen Generationen sind zwei normale Generationen erschienen.

10. Im Auftreten von einzelnen Zerfallstypen läßt sich kaum eine strengere Regelmäßigkeit nachweisen, im allgemeinen zeigen

die Infusorien während der Periode des gesteigerten Zerfalles eine Tendenz zur mehrmaligen Wiederholung der Reorganisation.

11. Während der Endomixis macht der Nebenkern zwei Teilungen durch, während der Großkern anschwillt und in Fragmente zerfällt. Von den vier Micro degenerieren drei, der vierte liefert nach zweimaliger Teilung vier neue Micro, von denen zwei die Macro-nucleusanlagen bilden. Inzwischen degenerieren und verschwinden die Fragmente des Macro. An der Reorganisation des neuen Kernapparates nimmt also ein Viertel des ursprünglichen Nebenkerns teil.

12. Als Resultat der Reorganisation entstehen zwei Protozoen, nicht vier wie das bei *Paramaecium aurelia* geschieht.

13. Im beschriebenen Falle machen die Infusorien die Endomixis in Massenkulturen, also in Bedingungen, die eine Conjugation ermöglichen durch, sie conjugieren jedoch nicht und sie unterliegen weder Depressionen, noch einer deutlichen Teilungshemmung.

14. Die morphologische Kernreorganisation bildet nicht das einzige Mittel das Kerngleichgewicht wieder herzustellen und deswegen stellt sie keine unbedingte Lebensnotwendigkeit dar. In den allermeisten Fällen erfolgt die Regutation weniger gewaltsam und vermutlich auf osmotischem, äußerlich nicht sichtbarem Wege.

Täglicher Prozentsatz von Individuen mit reorganisierten Kernen.

B. Coli 15°—20° C.

5 15 30 33 40 40 50 60 50 60 35 25 15 5 5 5 5 10 15 10 30 10 5 1 3 7
10 7 10 8 20 15 15 40 40 80 75 60 30 45 50 36 35 30 48 42 20 20 20 10 10 5
12 7 15 5 5 7 5 10 8 10 12 5 15 15 13 10 12 10 20 10 12 10 10 20 26 40 46 50
47 48 64 60 35 22 15 12 15 10 8 8 7 3 5 5 10 7 7 3 8 15 10 8 19 16 18 27 20
25 49 56 66 72 56 36 40 22 10.

22,5° C.

15 27 23 25 35 35 47 52 52 59 31 18 12 9 9 3 4 5 5 10 15 13 2 1 5 8 5
15 10 15 20 40 50 60 60 50 50 65 42 30 45 33 20 12 40 30 28 21 21 10 5 8 7 4
10 18 12 10 10 12 5 5 12 10 8 12 10 15 15 15 9 12 11 10 12 15 15 40 46 49 45
36 55 40 15 15 10 8 11 10 10 8 7 6 12 5 10 6 8 2 10 10 14 12 15 19 29 20 25
30 22 18 48 60 68 32 30 27 14 6.

Heuinfusion 15°—20° C.

12 18 30 30 35 27 13 10 8 7 5 4 4 2 11 0 0 0 0 0 3 0 0 0 0 0 0 0 0 0
1 4 10 25 20 11 20 20 22 10 15 25 26 22 10 7 4 4 2 2 0 0 0 0 0 0 3 2 2 1 1 1
1 0 0 0 0 0 0 0 0 5 10 17 17 31 16 10 10 5 5 8 5 10 4 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 8 7 12 15 22 20.

22,5° C.

12 15 28 29 37 30 12 9 9 2 4 5 4 5 2 0 0 0 0 0 3 0 5 0 0 0 0 0 0 0
0 0 4 8 17 28 13 15 20 17 25 5 21 20 25 9 9 5 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 4 8 12 10 16 14 11 9 6 5 3 4 2 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 5 7 15 8
12 14 10 7 8 21 14 12 6 7 8 3 10 7 5 4.

Literaturverzeichnis.

- BAITSELL, A. G. (1914): Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. Journ. exp. Zool. Vol. 16 p. 21.
- CALKINS, G. N. (1902): Studies on the life history of Protozoa. I. The life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15 p. 139.
- (1902): The six hundred and twentieth generation of *Paramecium caudatum*. Biol. Bull. Vol. 3 p. 192.
- (1906): The protozoan life cycle. Ibid. Vol. 11 p. 229.
- (1915): Cycles and rhythms and the problem of immortality in *Paramecium*. Amer. Natur. Vol. 49 p. 65.
- DEMBOWSKI, J. (1923): Über die Bewegungen von *Paramecium caudatum* in Tropfen verschiedener geometrischer Gestalt. Arch. f. Protistenk. Bd. 47 p. 25.
- DAWSON, J. A. (1926): The life cycle of *Histrio complanatus*. Journ. exp. Zool. Vol. 46 p. 345.
- DOPFLEIN, F. (1919): Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena 1919.
- ENRIQUES, P. (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 195.
- (1924): La riproduzione nei Protozoi. Milano.
- ERDMANN, R. and WOODRUFF, L. L. (1914): Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen *Paramecien*. Biol. Zentralbl. Bd. 34 p. 484.
- GREGORY, L. H. (1909): Observations on the life history of *Tilina magna*. Journ. exp. Zool. Vol. 6 p. 383.
- HERTWIG, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 p. 11.
- (1914): Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 34 p. 557.
- JOLLOS, V. (1913): Über die Bedeutung der Conjugation bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 30 p. 328.
- (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 33 p. 222.
- (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Zentralbl. Bd. 36 p. 497.
- (1921): Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 1.
- LOISELL, G. (1903): Sur la sénescence et la conjugaison des Protozoaires. Zool. Anzeig. Bd. 26 p. 484.
- MAUPAS, E. (1886): Sur la conjugaison des Infusoires Ciliés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 102 p. 1569.
- (1888): Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires Ciliés. Arch. Zool. Exper. Vol. 6 Bd. 165.
- POPOFF, M. (1908): Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforschung Bd. 1 p. 245.
- (1909): Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforschung Bd. 4 p. 1.
- SCHMALHAUSEN und SYNGAJEWSKAJA (1925): Die individuelle Wachstumskurve von *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw.-Mech. R. A. E. M. Bd. 105 p. 711.
- SPENCER, H. (1924): Studies of a pedigree culture of *Paramecium calkinsi*. Journ. of Morphol. Bd. 39 p. 543.

- SUN, A. (1912): Experimentelle Studien über Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 p. 207.
- WOODRUFF, L. L. (1905): An experimental study on the life history of hypotrichous infusoria. Journ. exp. Zool. Vol. 2 p. 585.
- (1908): The life cycle of *Paramecium* when subjected to a varied environment. Amer. Nat. Bd. 42 p. 520.
- (1911): Two thousand generations of *Paramecium*. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 p. 263.
- (1912): A five year pedigreed race of *Paramecium* without conjugation. Proc. Soc. exper. Biol. Med. Vol. 9 p. 121.
- (1913): Dreitausend und dreihundert Generationen von *Paramecium* ohne Conjugation oder künstliche Reizung. Biol. Zentralbl. Bd. 33 p. 34.
- (1914): On so-called conjugating and non conjugating races of *Paramecium*. Journ. exp. Zool. Bd. 16 p. 237.
- (1917): Rhythms and endomixis in various races of *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 33 p. 51.
- (1917): The influence of general environmental conditions on the periodicity of endomixis in *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 33 p. 437.
- WOODRUFF, L. L. and BAITSELL (1911): The temperature coefficient of the rate of reproduction of *Paramecium aurelia*. Amer. Journ. Physiol. Bd. 29 p. 147.
- WOODRUFF, L. L. and ERDMANN, R. (1914): A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramecium aurelia*. Journ. exp. Zool. Vol. 17 p. 425.
- (1916): The periodic reorganisation process in *Paramecium caudatum*. Journ. exp. Zool. Vol. 20 p. 59.
- YOUNG, R. T. (1917): Experimental induction of endomixis in *Paramecium aurelia*. Journ. exp. Zool. Vol. 24 p. 35.
- (1918): The relation of rhythms and endomixis their periodicity and synchronism in *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 35 p. 38.
- ZWEIBAUM, J. (1912): Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison du *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 26 p. 275.

La vérification de l'hypothèse sur la constance des probabilités.

Par

Stanisław Kołodziejczyk.

(Laboratoire Biométrique de l'Institut Nencki, Soc. Scient. de Varsovie).

1. Dans un mémoire récent Mrs. J. Neyman et E. S. Pearson proposent une méthode générale¹⁾ de vérification des hypothèses statistiques.

Ayant donné un fait observé F et une hypothèse statistique H , on calcule ce qu'on appelle la vraisemblance de cette hypothèse λ_H . Si λ_H est petite, par ex. si $\lambda_H \leq \lambda_0$, on convient de conclure que l'hypothèse est probablement fausse. Si au contraire $\lambda_0 < \lambda_H$, on admet qu'on n'a pas de raison suffisante pour une conclusion pareille. Le nombre λ_0 doit être choisi de manière que le danger de rejection d'une hypothèse vraie ne soit pas trop grand. Ce danger est mesuré par P_{λ_0} — la valeur de la probabilité pour qu'on ait $\lambda_H \leq \lambda_0$, déterminée par l'hypothèse considérée H , ou la borne supérieure de cette probabilité, si celle-ci n'est pas déterminée par H . Il est évident d'ailleurs, que si l'on rejette l'hypothèse H lorsque $\lambda_H \leq \lambda_0$, la probabilité π pour qu'on rejette une hypothèse vraie ne surpasse pas P_{λ_0} . Or, si λ_0 est choisi de telle façon que $P = \varepsilon$ ε étant un nombre arbitraire entre zéro et un, et qu'on accepte la règle de rejeter l'hypothèse H lorsque $\lambda_H \leq \lambda_0$ et de l'accepter dans les autres cas, on peut être sûr qu'une hypothèse vraie sera rejetée avec une fréquence moyenne, qui ne surpasse pas ε .

¹⁾ J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Use and Interpretation of Certain Test Criteria for Purposes of Statistical Inference*. *Biometrika* Vo I. XX—A. P. 175—240 et 264—294.

Le point essentiel dans la méthode de Mrs. J. Neyman et E. S. Pearson consiste dans le principe que le degré de notre confiance en une hypothèse statistique H peut être mesuré par la valeur de la vraisemblance λ_H . Evidemment ce principe peut être admis ou rejeté, selon qu'il semble intuitif ou non. De ce point de vue il est intéressant que toutes les méthodes de vérification des hypothèses, qui sont entrées en usage général et qui ont été examinées¹⁾, sont des conséquences du principe mentionné.

Le but de la note présente est de démontrer, que la méthode bien connue de Lexis-Bortkiewicz de vérification de l'hypothèse sur la constance des probabilités dans plusieurs séries des épreuves indépendantes est — elle aussi — une conséquence du principe des Mrs. J. Neyman et E. S. Pearson²⁾.

2. Rappelons la terminologie. Soit F un fait, déterminé par les coordonnées

$$(1) \quad x_1, x_2, \dots, x_s$$

qui peuvent varier dans certaines limites, et h — une hypothèse concernant F . Si h détermine la probabilité (sensu stricto, ou la probabilité élémentaire) de F , nous dirons, que h est une hypothèse statistique simple. Toute hypothèse H , qui n'est pas simple est dite composée. Il est évident que l'hypothèse composée H peut être transformée en une hypothèse simple. Il suffit pour cela d'ajouter à H arbitrairement quelques suppositions supplémentaires pour que l'ensemble de ces suppositions détermine la probabilité de F . Si h est une hypothèse simple, qui peut être obtenue de H par ce procédé, nous dirons, que h appartient à H .

Soit Ω l'ensemble des hypothèses simples qu'on considère dans un cas donné comme admissibles. Soit h une de ces hypo-

¹⁾ J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Use and Interpretation...* Loc. cit.

J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Problem of Two Samples*. Bull. de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres. A, 1930, p: 73—96.

J. Neyman: *Contribution to the Theory of Certain Test Criteria*. Bull. de l'Institut International de Statistique, 1929. P. 44—88.

J. Neyman: *Sur la limite de la vraisemblance de l'hypothèse*. C. R., t. 188, p. 1360.

J. Neyman: *Sur une méthode de vérification des hypothèses*. Ibidem p. 1467.

²⁾ Ce problème m'a été posé par Mr. J. Neyman, à qui je dois aussi quelques indications sur la méthode.

thèses ét P_{hF} — la probabilité (sensu stricto ou la probabilité élémentaire) de F , déterminée par h . Nous allons supposer que l'ensemble des valeurs de P_{hF} , qui correspondent à un même fait F est borné, quel que soit F . Soit P_F la borne supérieure de P_{hF} par rapport à l'ensemble Ω et pour un fait fixé F .

Si l'on a observé F , on appelle la vraisemblance de l'hypothèse simple h le rapport

$$(2) \quad \lambda_h = \frac{P_{hF}}{P_F}.$$

Si H est une hypothèse composée, pour définir la vraisemblance de H lorsqu'on a observé F , on considère le sousensemble Ω_H des hypothèses simples qui appartiennent à H . Soit H_{HF} la borne supérieure des nombres P_{hF} par rapport à l'ensemble Ω_H et le fait F . La vraisemblance λ_H de H est alors

$$(3) \quad \lambda_H = \frac{P_{HF}}{P_F}.$$

3. Le problème, que nous allons considérer, peut être précisé comme suit.

Nous considérons les épreuves indépendantes qui peuvent donner lieu à un des deux événements: E ou sa négation \bar{E} . Ces épreuves sont effectuées en s séries et soit n_i le nombre des épreuves, qui appartiennent à l' i -ème série ($i = 1, 2, \dots, s$). Supposons qu'on sait, que la probabilité de E dans les épreuves appartenant à une même série est constante. Soit p_i la valeur de cette probabilité qui correspond à l' i -ème série des épreuves.

Le fait observé F consiste dans les nombres k_i des épreuves de l' i -ème série, qui ont donné lieu à l'événement E , pour $i = 1, 2, \dots, s$.

L'hypothèse H , qu'on doit vérifier, affirme que

$$(4) \quad p_1 = p_2 = \dots = p_s$$

c'est-à-dire que la probabilité de l'événement E était la même dans toutes les séries des épreuves. Désignons par p la valeur de cette probabilité. Il est à remarquer, que p n'est pas déterminée par l'hypothèse H , qui par conséquent est une hypothèse composée.

Nous allons vérifier cette hypothèse par rapport à l'ensemble Ω des hypothèses admissibles, qui renferme toute hypothèse h précisant les valeurs des probabilités p_i quelconques $0 \leq p_i \leq 1$ pour $i = 1, 2, \dots, s$.

4. La probabilité du fait observé F déterminée par une hypothèse h est

$$(5) \quad P_{hF} = \prod_{i=1}^s C_{n_i}^{k_i} p^{k_i} (1-p)^{n_i-k_i}$$

La valeur maximum de P_{hF} est égale à

$$(6) \quad P_F = \prod_{i=1}^s C_{n_i}^{k_i} q_i^{k_i} (1-q_i)^{n_i}$$

où

$$(7) \quad q_i = \frac{k_i}{n_i}.$$

La probabilité du fait F , déterminée par une hypothèse simple qui appartient à H est égale à

$$(8) \quad P'_{HF} = p^{k_0} (1-p)^{n_0-k_0} \prod_{i=1}^s C_{n_i}^{k_i}$$

où

$$(9) \quad k_0 = \sum_{i=1}^s k_i; \quad n_0 = \sum_{i=1}^s n_i.$$

Posons encore

$$(10) \quad q_0 = \frac{k_0}{n_0}.$$

Alors le maximum de P'_{HF} sera

$$(11) \quad P_{HF} = q_0^{k_0} (1-q_0)^{n_0-k_0} \prod_{i=1}^s C_{n_i}^{k_i}$$

et la vraisemblance λ_H de l'hypothèse H

$$(12) \quad \lambda_H = \frac{q_0^{k_0} (1-q_0)^{n_0-k_0}}{\prod_{i=1}^s q_i^{k_i} (1-q_i)^{n_i-k_i}}.$$

La formule (12) présente la solution de la première partie du problème. Pour la compléter il faudrait considérer la probabilité

$$(13) \quad P\{\lambda_H \leq \lambda_0\}$$

pour qu'on ait $\lambda_H \leq \lambda_0$, λ_0 étant un nombre positif quelconque. En cas où cette probabilité serait déterminée par l'hypothèse H , c'est-à-dire si elle était indépendante de la valeur commune p des probabilités de l'événement E dans toutes les s séries des épreuves, qui n'est pas déterminée par H , la solution serait complétée par le calcul de (13). Si au contraire $P\{\lambda_H \leq \lambda_0\}$ n'était pas déterminée par H , il serait nécessaire de calculer la borne supérieure de $P\{\lambda_H \leq \lambda_0\}$.

Evidemment

$$(14) \quad P\{\lambda_H \leq \lambda_0\} = \sum \prod_{i=1}^s C_{n_i}^{k_i} p^{k_i} (1-p)^{n_i-k_i},$$

où la somme Σ s'étend sur tous les systèmes des valeurs des nombres k_i pour lesquels

$$(15) \quad 0 \leq k_i \leq n_i \quad (i = 1, 2, \dots, s)$$

$$(16) \quad \lambda_H = \prod_{i=1}^s \frac{q_0^{k_i} (1-q_0)^{n_i-k_i}}{q_i^{k_i} (1-q_i)^{n_i-k_i}} \leq \lambda_0.$$

Le calcul de la somme (14) semble inabordable et nous nous bornerons au calcul de sa limite, lorsque (a) le nombre n_0 des épreuves effectuées croît indéfiniment de telle manière que

$$(17) \quad n_i \geq v n_0$$

v étant un nombre positif fixe. Nous supposons de plus que (b)

$$(18) \quad 0 < p < 1,$$

ce qui est d'ailleurs évidemment une limitation sans importance.

Désignons par $I(A)$ l'intégrale

$$(19) \quad I(A) = \frac{\prod_{i=1}^s \sqrt{n_i}}{(2\pi p(1-p))^{\frac{s}{2}}} \int \dots \int_A e^{-\frac{\sum_{i=1}^s n_i (q_i - p)^2}{2p(1-p)}} dq_1 dq_2 \dots dq_s,$$

étendue sur un domaine A dans l'espace à s dimensions, et où q_1, q_2, \dots, q_s désignent les variables continues. Considérons λ_H comme une fonction de ces variables et désignons par W_0 le domaine défini par l'inégalité

$$(20) \quad \lambda_H > \lambda_0.$$

Si les conditions (a) et (b) sont remplies, et si le nombre n_0 est assez grand, on peut appliquer le théorème de Laplace et écrire

$$(21) \quad P\{\lambda_H > \lambda_0\} = I(W_0) + \eta.$$

$|\eta|$ étant si petit que l'on veut. Fixons un nombre positif arbitraire ε et choisissons N assez grand pour qu'on ait $|\eta| < \varepsilon$, lorsque $n_0 > N$.

Vu les propriétés connues de la fonction sous le signe de l'intégrale (19) on peut trouver un tel nombre positif χ_0 que

$$(22) \quad I(W_1) = \left(\frac{1}{\sqrt{2\pi}}\right)^s \int \dots \int_{W_1'} e^{-\frac{\sum_{i=1}^s y_i^2}{2}} dy_1 dy_2 \dots dy_s > 1 - \varepsilon,$$

où W_1 désigne le domaine défini par l'inégalité

$$(23) \quad \chi^2 = \frac{\sum_{i=1}^s (q_i - p)^2}{p(1-p)} \leq \chi_0^2$$

et W_1' est la transformation de W_1 par les formules

$$(24) \quad q_i = p + y_i \sqrt{\frac{p(1-p)}{n_i}}, \quad i = 1, 2, \dots, s.$$

Remarquons que le domaine W_1' , et par conséquent l'intégrale $I(W_1)$, sont indépendants de n_i , ($i = 1, 2, \dots, s$).

Considérons W_2 — la partie commune des domaines W_0 et W_1 . Il est aisé de voir que

$$(25) \quad P\{\lambda_H > \lambda_0\} = I(W_2) + \eta_2$$

où $|\eta_2| < 2\varepsilon$, lorsque

$$(26) \quad n_0 > N.$$

Les raisonnements qui suivent ont pour but de trouver deux domaines W_5 et W_6 tels que

$$(27) \quad W_5 \subset W_2 \subset W_6$$

et que les intégrales $I(W_5)$ et $I(W_6)$ tendent vers une même limite $1 - P_{\lambda_0}$ lorsque $n_0 \rightarrow \infty$. Il est clair qu'alors le même nombre sera aussi la limite de la probabilité $P\{\lambda_H > \lambda_0\}$.

Dans tout point du domaine W_2 on a

$$(28) \quad |q_i - p| \leq \frac{\chi_0 \sqrt{p(1-p)}}{\sqrt{n_i}} \leq \frac{\chi_0}{\sqrt{n_0}} \sqrt{\frac{p(1-p)}{\nu}}$$

$$(29) \quad |q_0 - p| \leq \frac{\chi_0}{\sqrt{n_0}} s \sqrt{\nu p(1-p)}$$

$$(30) \quad |q_i - q_0| \leq \frac{\chi_0}{\sqrt{n_0}} \frac{(s\nu + 1) \sqrt{p(1-p)}}{\nu}$$

Posons

$$(31) \quad q_i = q_0 + x_i \sqrt{\frac{q_0(1-q_0)}{n_i}}$$

Si le nombre N est assez grand il résulte de (26) et (29) qu'il existe un nombre positif $\alpha < \frac{1}{2}$ tel que

$$(32) \quad \alpha < q_0 < 1 - \alpha$$

donc que

$$(33) \quad \frac{\alpha}{1-\alpha} < \frac{q_0}{1-q_0} < \frac{1-\alpha}{\alpha}$$

et

$$(34) \quad \frac{\alpha}{1-\alpha} < \frac{1-q_0}{q_0} < \frac{1-\alpha}{\alpha}$$

Supposons que N est assez grand et fixons α satisfaisant (32). Il résulte alors de (30), (33) et (34) que les variables x_i ($i = 1, 2, \dots, s$) sont bornées dans leur ensemble et p. ex. que $|x_i| < M$ pour $i = 1, 2, \dots, s$. Un calcul simple donne alors

$$\begin{aligned} -\log \lambda_H &= \sum_{i=1}^s n_i \left(q_0 + x_i \sqrt{\frac{q_0(1-q_0)}{n_i}} \right) \left[x_i \sqrt{\frac{1-q_0}{n_i q_0}} - \right. \\ &\quad \left. - \frac{1}{2} x_i^3 \frac{1-q_0}{n_i q_0} + \frac{1}{\left(1 + \Theta_i \sqrt{\frac{1-q_0}{n_i q_0}} \right)^3} \frac{x_i^3}{3} \left(\frac{1-q_0}{n_i q_0} \right)^{3/2} \right] - \\ &\quad - \sum_{i=1}^s n_i \left(1 - q_0 - x_i \sqrt{\frac{q_0(1-q_0)}{n_i}} \right) \left[x_i \sqrt{\frac{q_0}{n_i(1-q_0)}} + \right. \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & + \frac{1}{2} x_i^2 \frac{q_0}{n_i(1-q_0)} + \left[\frac{1}{\left(1 - \Theta'_i \sqrt{\frac{q_0}{n_i(1-q_0)}}\right)^3} \frac{x_i^3}{3} \left(\frac{q_0}{n_i(1-q_0)}\right)^{3/2} \right] = \\
 (35) \quad & = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^s x_i^2 + \eta_3, \quad 0 \leq \Theta'_i, \Theta''_i \leq 1
 \end{aligned}$$

où $|\eta_3| < \frac{\varepsilon}{2}$ dans tout point du domaine W_2 pourvu que N soit assez grand et l'inégalité (26) — satisfaite.

Posons

$$(36) \quad Q_0^2 = -2 \lg \lambda_0$$

et considérons deux domaines W_3 et W_4 définis par des inégalités

$$(37) \quad Q^2 = \sum_{i=1}^s x_i^2 = \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0)^2 n_i}{q_0(1 - q_0)} \leq Q_0^2 - \varepsilon$$

$$(38) \quad \chi^2 = \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - p)^2 n_i}{p(1 - p)} \leq \chi_0^2$$

et

$$(39) \quad Q^2 \leq Q_0^2 + \varepsilon$$

$$(40) \quad \chi^2 \leq \chi_0^2$$

respectivement. Il est clair que

$$(41) \quad W_3 \subset W_2 \subset W_4$$

et par conséquent

$$(42) \quad I(W_3) \leq I(W_2) \leq I(W_4).$$

Observons que les inégalités (37) et (39) sont équivalentes à

$$(43) \quad \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0)^2 n_i}{p(1 - p)} \leq (Q_0^2 - \varepsilon) \left(1 + \frac{q_0 - p}{p}\right) \left(1 - \frac{q_0 - p}{1 - p}\right)$$

et

$$(44) \quad \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0)^2 n_i}{p(1 - p)} \leq (Q_0^2 + \varepsilon) \left(1 + \frac{q_0 - p}{p}\right) \left(1 - \frac{q_0 - p}{1 - p}\right)$$

respectivement. A cause de (29) et au moyen de l'augmentation éventuelle du nombre N on peut satisfaire les inégalités :

$$(45) \quad Q_0^2 > (Q_0^2 - \varepsilon) \left(1 + \frac{q_0 - p}{p}\right) \left(1 - \frac{q_0 - p}{1 - p}\right) > Q_0^2 - 2\varepsilon$$

et

$$(46) \quad Q_0^2 < (Q_0^2 + \varepsilon) \left(1 + \frac{q_0 - p}{p}\right) \left(1 - \frac{q_0 - p}{1 - p}\right) < Q_0^2 + 2\varepsilon.$$

Désignons par W_5 et W_6 les domaines définis par les inégalités

$$(47) \quad \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0)^2 n_i}{p(1-p)} \leq Q_0^2 - 2\varepsilon$$

$$(48) \quad \chi^2 \leq \chi_0^2$$

et

$$(49) \quad \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0) n_i}{p(1-p)} \leq Q_0^2 - 2\varepsilon$$

$$(50) \quad \chi^2 \leq \chi_0^2$$

respectivement. Il est clair que si N est assez grand, on a pour tout $n_0 > N$

$$(51) \quad W_5 \subset W_1 \subset W_2 \subset W_4 \subset W_6$$

et par conséquent

$$(52) \quad I(W_5) \leq I(W_2) \leq I(W_6).$$

Pour calculer les limites des intégrales $I(W_5)$ et $I(W_6)$, considérons les domaines, soit W_7 et W_8 , qui correspondent aux inégalités (47) et (49) respectivement. A cause des propriétés du nombre χ_0 nous aurons

$$(53) \quad I(W_7) = I(W_5) + \eta_4$$

$$(54) \quad I(W_8) = I(W_6) + \eta_5$$

où $0 \leq \eta_4 < \varepsilon$ et $0 \leq \eta_5 < \varepsilon$.

Les intégrales $I(W_7)$ et $I(W_8)$ sont des cas particuliers de l'intégrale $I(W_\sigma)$ prise dans le domaine W_σ , où l'on a

$$(55) \quad \sum_{i=1}^s \frac{(q_i - q_0)^2 n_i}{p(1-p)} \leq \sigma^2.$$

Le calcul de l'intégrale $I(W_\sigma)$ ne présente aucune difficulté. La transformation (24) donne immédiatement

$$(56) \quad I(W_\sigma) = \left(\frac{1}{\sqrt{2\pi}}\right)^s \int \dots \int e^{-\frac{1}{2} \sum_{i=1}^s y_i^2} dy_1 dy_2 \dots dy_s$$

où l'intégration s'étend à un domaine, où l'on a

$$(57) \quad \sum_{i=1}^s y_i^2 - \frac{V_{n_i}}{n_0} \left(\sum_{i=1}^s y_i \sqrt{n_i} \right)^2 \leq \sigma^2$$

Or la valeur de (56) est connue, savoir

$$(58) \quad I(W_\sigma) = C \int_0^\sigma t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt$$

où

$$(59) \quad \frac{1}{C} = \int_0^\infty t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt.$$

En combinant les résultats (25), (48), (51), (52) et (58), on peut écrire

$$(60) \quad C \int_0^{\sqrt{Q_{m+2\varepsilon}}} t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt + \eta_2 - \eta_4 \leq P\{\lambda_H > \lambda_0\} \leq C \int_0^{\sqrt{Q_{2v-2\varepsilon}}} t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt,$$

d'où on conclut que

$$(61) \quad \lim_{n_0 \rightarrow \infty} P\{\lambda_H > \lambda_0\} = C \int_0^{Q_0} t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt$$

donc que

$$(62) \quad \lim_{Q_0} P\{\lambda_H \leq \lambda_0\} = C \int_{Q_0}^\infty t^{s-2} e^{-\frac{1}{2} t^2} dt = P_{\lambda_0},$$

ce qu'il fallait démontrer. Il est à remarquer, que la limite de la

probabilité $P\{\lambda_H \leq \lambda_0\}$ est parfaitement déterminée par l'hypothèse H .

Si le nombre des épreuves effectuées n_0 est très grand, l'égalité (62) permet de mesurer la probabilité $P\{\lambda_H \leq \lambda_0\}$ par la valeur de sa limite P_{λ_0} .

La technique de la vérification de l'hypothèse H sur la constance de la probabilité pendant s séries des épreuves indépendantes consiste dans le calcul du nombre

$$(63) \quad Q_H^2 = -2 \lg \lambda_H.$$

Si ce nombre est grand, on conclut que la vraisemblance de l'hypothèse H est petite et on hésite d'accepter H . On considère ensuite les tables ¹⁾ de l'intégrale (62) et on y trouve la valeur de

$$(64) \quad P_H = C \int_{Q_H}^{\infty} t^{s-2} e^{-\frac{1}{2}t^2} dt.$$

Si P_H est jugé petit, on n'hésite plus de rejeter H , vu que la probabilité pour qu'on rejette une hypothèse vraie, est dans ce cas plus petite que P_H .

Pour le calcul de Q_H on peut s'adresser à la formule

$$(65) \quad \lambda_H = \frac{q_0^{k_0} (1 - q_0)^{n_0 - k_0}}{\prod_{i=1}^s q_i^{k_i} (1 - q_i)^{n_i - k_i}}$$

ou à la formule approchée

$$(66) \quad Q_H^2 = \frac{\sum_{i=1}^s (q_i - q_0)^2 n_i}{q_0 (1 - q_0)}.$$

On voit sans peine que cette dernière formule est en connexion simple avec le coefficient de dispersion D introduit pour la vérification de l'hypothèse H par Lexis et étudié par M. L. v. Bortkiewicz, savoir

$$(67) \quad Q_H^2 = (s - 1) D^2.$$

On sait que si D est sensiblement plus grand que l'unité, d'après la méthode de Lexis il faudrait rejeter H . Le verdict serait le même si l'on parlait du principe général des Mrs. J. Ney-

¹⁾ Karl Pearson: *Tables for Statisticians and Biometricians*. Cambridge, 1924.

man et E. S. Pearson. Ainsi dans le cas où l'on sait que la probabilité de l'événement E était constante pendant chaque série des épreuves, la méthode classique de la vérification de l'hypothèse H est une conséquence du principe mentionné.

Il est à remarquer que la circonstance que la loi de probabilité élémentaire de l'expression

$$(68) \quad z = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^s (q_i - q_0)^2 n_i}}{q_0(1 - q_0)}$$

peut être représentée approximativement par la fonction

$$(69) \quad Cz^{s-2} e^{-\frac{1}{2}z^2}$$

est connue¹⁾. Au contraire le résultat (62) semble être nouveau.

¹⁾ Voir p. ex. R. A. Fisher: *Statistical Methods for Research Workers*. Oliver and Boyd. 1925.

A PROPOS DE LA PRÉTENDUE ACTION INHIBITRICE DU LIQUIDE COELOMIQUE SUR LA MEMBRANOGENÈSE ET SUR LA SEGMENTATION DES OEUFS D'OURSIN

M. BOGUCKI

Station Zoologique de Naples et Laboratoire de Physiologie de l'Institut Nencki à Varsovie.

Avec 5 tableaux en texte

Reçu le 23 juin 1930

Tous les embryologistes, ayant fait des expériences sur les oeufs d'Oursin, n'ignorent pas qu'il est nécessaire de laver ces oeufs à plusieurs reprises avec de l'eau de mer avant de les féconder. Sans cette précaution les oeufs se montrent très souvent soit complètement rebelles à la fécondation, soit leur développement présente diverses anomalies.

LILLIE ('19) et ensuite EPHRUSSI ('25) expliquent ce phénomène par l'action inhibitrice du liquide coelomique.

D'après LILLIE (l. c. p. 172 et les suiv.), le liquide coelomique empêche le soulèvement de la membrane de fécondation et la segmentation des oeufs qui ont été fécondés dans le liquide coelomique provenant de la même espèce (*Arbacia*, *Asterias*).

EPHRUSSI qui a étudié cette question sur les oeufs de *Paracentrotus lividus* a confirmé l'opinion de LILLIE, en ajoutant, que le sexe de l'animal dont le liquide coelomique est pris pour l'expérience ne joue aucun rôle, et que les oeufs soumis à l'action du liquide coelomique et transférés ensuite dans l'eau de mer peuvent se développer d'une façon normale sans former la membrane de fécondation.

Toutefois il ressort nettement des renseignements fournis par ces auteurs que l'action inhibitrice du liquide coelomique est très capricieuse. Dans certains cas le liquide coelomique arrête complètement le processus de l'activation des oeufs, dans d'autres il se montre tout-à-fait inactif.

Les travaux mentionnés ne nous renseignent pas sur la nature des substances contenues dans le liquide coelomique qui produisent l'effet inhibiteur sur les oeufs.

Les recherches relatées ci-dessous jettent de la lumière sur le problème en question.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

J'ai employé pour mes recherches exclusivement les oeufs de *Paracentrotus lividus* L.

Les oeufs lavés préalablement à l'eau de mer étaient fécondés dans le liquide coelomique: on mettait une goutte d'une suspension d'oeufs dans un petit cristalliseur contenant 3 cm³ du liquide coelomique en y ajoutant une petite quantité de sperme concentré. Les oeufs ainsi fécondés ont été laissés dans le même liquide sans les transférer de retour dans l'eau de mer.

Un quart d'heure après la fécondation on a évalué le pourcentage des oeufs avec la membrane de fécondation soulevée. Un autre contrôle des oeufs était effectué 20 heures après la fécondation.

Le liquide coelomique employé dans mes expériences, était séparé du coagulum par décantation.

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

Dans la première série des expériences on a confirmé les résultats obtenus par LILLIE et par EPHRUSSI.

En effet, parmi les 20 expériences présentées dans le tableau I nous en trouvons dix dans lesquelles le liquide coelomique a arrêté le soulèvement de la membrane et dans quelques-unes également la segmentation (No. 1, 4, 6), tandis que dans dix autres cas ce liquide était resté tout-à-fait inactif.

L'inconstance de l'effet inhibiteur produit par le liquide coelomique sur le processus membranogène et la segmentation m'a suggéré la supposition que la substance inhibitrice, normalement, ne fait pas partie du liquide coelomique et qu'elle peut provenir d'autres parties de l'organisme. En particulier on avait pu croire que cette substance proviendrait du tube digestif qui se déchire presque inévitablement, lors de l'ouverture du carapace de l'animal. C'est à ce moment-là que le contenu du tube digestif peut se mêler au liquide coelomique d'une façon plus ou moins prononcée.

Tableau I

No. de l'expérience	No. de la femelle	Provenance du liquide coelomique	% d'oeufs avec les membranes soulevées	% d'oeufs segmentés
1.	I	♀ <i>Paracentrotus lividus</i>	0	2
2.	„	♂ „ „	0	36
3.	II	♀ „ „	14	83
4.	„	♀ „ „	0	0
5.	„	♀ „ „	81	> 50
6.	„	♂ „ „	0	1
7.	„	♂ <i>Arbacia</i>	72	> 50
8.	III	♀ <i>Paracentrotus lividus</i>	0	> 50
9.	„	♀ „ „	81	> 50
10.	„	♀ „ „	> 50	> 50
11.	„	♂ „ „	41	—
12.	„	♂ „ „	12	71
13.	IV	♀ „ „	51	> 50
14.	„	♀ „ „	34	—
15.	„	♂ „ „	49	—
16.	„	♂ „ „	76	—
17.	V	♀ „ „	1	96
18.	„	♀ „ „	0	ca. 100
19.	„	♂ „ „	90	> 50
20.	„	♂ „ „	1	ca. 100

Pour prouver cette hypothèse j'ai appliqué le procédé suivant. Je faisais s'écouler une partie du liquide coelomique par de petites incisions pratiquées dans la peau périorale et j'obtenais ainsi le liquide coelomique «pur», l'autre partie de ce liquide était additionnée du contenu du tube digestif. Ces deux fractions du même liquide coelomique étaient ensuite employées dans les expériences parallèles pour comparer leur action inhibitrice sur le processus membranogène de l'oeuf.

Les résultats de quelques-unes des expériences de ce type sont présentés dans le tableau II.

Tableau II

No. de l'ex- périence	% d'oeufs avec les membranes soulevées		Etat des oeufs dans <i>b</i> après 20 h
	<i>a</i> dans le liquide coelomique „pur“	<i>b</i> dans le liquide coelomique + suc intestinal	
1.	62	0	cytolysé
2.	85	59	—
3.	> 50	> 50	—
4.	100	100	blastules nageantes
5.	100	81	† au stade de morula
6.	97	5	cytolysé
7.	95	4	„
8.	ca. 100	90	8 blastomères
9.	79	0	cytolysé
10.	97	12	† au stade de morula
11.	64	46	† „ „ „ „
12.	81	0	cytolysé
13.	98	0	„
14.	98	0	„
15.	52	0	„

On y voit (colonne *a*) que le liquide coelomique «pur» n'exerce aucune action inhibitrice-dans tous les cas examinés les oeufs ont formé leurs membranes et leur développement a été tout-à-fait normal: 20 heures après la fécondation on a pu constater que dans toutes les expériences les oeufs se trouvaient au même stade du développement que les oeufs fécondés dans l'eau de mer, notamment, au stade de *blastula* nageante.

Or, les résultats des expériences parallèles dans lesquelles on a fécondé les oeufs dans le liquide coelomique additionné du suc intestinal sont tout-à-fait autres (tableau II, colonne *b*). Dans la plupart des cas nous y assistons à l'inhibition plus ou moins complète du soulèvement de la membrane, accompagnée dans de nombreux cas de l'absence de la segmentation (No. 1, 6, 7, 12, 13, 14, 15).

Ainsi, en se basant sur ces résultats, on peut conclure que *le liquide coelomique du Paracentrotus lividus n'exerce aucune action inhibitrice ni sur le processus membranogène, ni sur la segmentation de l'oeuf*. Si cette action du liquide coelomique se manifeste dans certains cas, elle est due — avec toute probabilité — à la présence facultative des substances qui proviennent du tube digestif.

Dans les expériences No. 3, 4, 5 et 8 (tableau II), le liquide coelomique, soit pur, soit additionné du suc intestinal, s'est montré complètement inactif. Dans l'un et dans l'autre cas le pourcentage des oeufs avec les membranes soulevées a été le même que dans l'expérience-témoin. Doit-on conclure que ces cas s'opposent à la conclusion formulée ci-dessus? Les expériences, que je vais décrire, m'ont convaincu que les cas en question sont parfaitement compatibles avec mon hypothèse.

En découpant la paroi du tube digestif en menus morceaux et en les broyant ensuite dans l'eau de mer, on obtient un extrait muni de l'action inhibitrice manifeste, quoique le suc intestinal provenant du même animal eut été complètement inactif. Un exemple de ce genre d'expériences est présenté dans le tableau III.

Tableau III

	Composition du milieu	% de membranes soulevées
1.	eau de mer	ca. 100
2.	liquide coelomique	ca. 100
3.	extrait de la paroi du tube digestif dans l'eau de mer	4
4.	0,5 cm ³ de l'extrait + 2 cm ³ de l'eau de mer	40

Ainsi, les cas de l'inactivité du suc intestinal s'expliquent facilement soit par l'absence temporaire des substances actives, sécrétées par les parois intestinales, soit par leur concentration trop faible. La quantité de ces substances présentes dans le suc intestinal doit certainement subir de variations en fonction de l'état de l'activité sécrétrice du tube digestif.

Le tableau III nous indique en outre que l'effet inhibiteur de l'extrait de la paroi du tube digestif peut être affaibli par une dilution de cet extrait avec de l'eau de mer.

Or, cet effet inhibiteur soit du suc intestinal, soit de l'extrait de la paroi du tube digestif peut être supprimé plus facilement si l'on les dilue avec de l'eau de mer hyperalcaline (2 cm³ NaOH n/10 dans 100 cm³ de l'eau de mer). Dans le tableau IV on trouve présentés les résultats

Tableau IV

	Composition du milieu	% de membranes soulevées
1.	eau de mer	99
2.	liquide coelomique	0
3.	0,5 cm ³ du liquide coelomique + 1 cm ³ de l'eau de mer	50
4.	0,5 cm ³ du liquide coelomique + 1 cm ³ de l'eau de mer hyperalcaline	99

d'une expérience de ce type. On y voit que le liquide coelomique additionné du suc intestinal arrête complètement le processus membranogène. Dans le même liquide dilué à l'eau de mer dans la proportion 1 : 3 on obtient 50 % des oeufs à membranes soulevées, tandis que le même degré de la dilution à l'eau de mer hyperalcaline supprime complètement l'action inhibitrice du suc intestinal, le pourcentage de membranes soulevées arrivant à 100 %.

D'après ces résultats, on pourrait croire que l'action inhibitrice du suc intestinal est due à la concentration trop élevée en ions hydrogène, à laquelle le processus membranogène s'arrête, quoique la segmentation des oeufs peut se produire encore.

Cette interprétation trouve un appui dans le travail de CARTER¹⁾. Cet auteur a constaté que les oeufs traités par l'acide butyrique (dans la méthode de LOEB) soulèvent leurs membranes à condition de les laver après ce traitement à l'eau de mer alcaline, dont le pH ne descend pas au-dessous de 8,1. Les oeufs transférés après ce traitement dans l'eau

¹⁾ Cité d'après DALCQ ('28).

de mer à pH compris entre 8 et 5 ne soulèvent pas des membranes, quoiqu'ils puissent se segmenter si l'on agit sur eux avec de l'eau de mer hypertonique.

Il paraît toutefois que la concentration en ions hydrogène n'est pas la cause unique qui empêche le soulèvement de la membrane de fécondation. L'action du suc intestinal semble être plus complexe. J'ai constaté notamment que l'extrait de la paroi du tube digestif ou bien le suc intestinal qui arrêtent complètement la membranogénèse deviennent inactifs sous l'influence d'une température de 65—100° C. L'exemple de cette action de la température élevée sur l'effet inhibiteur du suc intestinal est présenté dans le tableau V. Dans cette expérience le

Tableau V

	Composition du milieu	% de membranes soulevées
1.	eau de mer	ca. 100
2.	liquide coelomique	0
3.	0,5 cm ³ du liquide coelomique + 1 cm ³ de l'eau de mer hyperalcaline	94
4.	liquide coelomique chauffé pendant 10' à 100° C	70

liquide coelomique additionné du suc intestinal a complètement supprimé la membranogénèse. Mais dans le même liquide soumis pendant 10 minutes à l'action de la température de 100° C et refroidi ensuite, le pourcentage des membranes (70 %) est très rapproché de celui observé dans l'eau de mer (100 %).

Les faits relatés nous permettent de croire que l'action inhibitrice exercée par le suc intestinal sur la membranogénèse et sur la segmentation des oeufs d'Oursin est due aux substances enzymatiques sécrétées par la paroi intestinale, et que ces substances deviennent inactives dans un milieu alcalin tel qu'est l'eau de mer hyperalcaline employée dans mes expériences.

L'hypothèse exposée plus haut serait en accord avec les recherches de COHNHEIM ('01). Cet auteur a constaté l'existence dans le suc

intestinal d'Oursin, de grandes quantités d'enzymes (diastase, invertase) qui étaient à peine décélables et souvent complètement absents dans le liquide coelomique.

RESUMÉ

1. Le liquide coelomique du *Paracentrotus lividus* n'exerce aucune action inhibitrice ni sur le processus du soulèvement de la membrane de fécondation, ni sur la segmentation des oeufs.

2. L'action inhibitrice du liquide coelomique que l'on peut observer souvent est due aux substances sécrétées par les parois de l'intestin, dont le contenu se mélange facilement au liquide coelomique lors de l'ouverture du carapace de l'animal.

3. Les substances inhibitrices du suc intestinal sont thermolabiles et deviennent inactives dans le milieu alcalin.

LITTERATURE

- CARTEB, G. S., 1924. On the early development of the Echinoderm egg. Proc. Cambridge Ph. Soc.
- COHNHEIM, O., 1901. Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel von Echinodermen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. **33**. (9).
- DALCO, A., 1928. Les bases physiologiques de la fécondation et de la parthénogénèse. Presses Universitaires de France. Paris.
- EPHRUSSI, B., 1925. Sur la membrane de fécondation de l'oeuf d'Oursin. Action du liquide coelomique. C.R. Acad. Sc. Paris. **180**. (775).
- LILLIE, F. R., 1923. Problems of fertilization. University of Chicago Press.
- LOEB, J., 1909. Die chemische Entwicklungsregung des tierischen Eies. Berlin. Springer.

PRZYCZYNEK DO TEORJI WIAROGOD-
NOŚCI HIPOTEZ STATYSTYCZNYCH

CONTRIBUTIONS À LA THÉORIE DE
VRAISEMBLANCE DES HYPOTHÈSES
STATISTIQUES

PRZYCZYNEK DO TEORJI WIRROGOD-
NOŚCI HIPOTEZ STATYSTYCZNYCH

CONTRIBUTIONS À LA THÉORIE DE
VRAISSEMBLANCE DES HYPOTHÈSES
STATISTIQUES

JERZY NEYMAN

PRZYCZYNEK DO TEORJI WIAROGOD-
NOŚCI HIPOTEZ STATYSTYCZNYCH

CONTRIBUTIONS À LA THÉORIE DE
VRAISEMBLANCE DES HYPOTHÈSES
STATISTIQUES

WARSZAWA 1929 VARSOVIE

NAKŁADEM GŁÓWNEGO URZĘDU STATYSTYCZNEGO
PUBLICATION DE L'OFFICE CENTRAL DE STATISTIQUE

JERZY NEYMAN

PRZYCZYNEK DO TEORJI WIAROGOD-
NOŚCI HIPOTEZ STATYSTYCZNYCH

CONTRIBUTIONS À LA THÉORIE DE
VRAISEMBLANCE DES HYPOTHÈSES
STATISTIQUES

JERZY NEYMAN

(Z Zakładu Biometrycznego Inst. im. Nenckiego Tow. Naukowego Warszawskiego)

Przyczynek do teorii wiarygodności hipotez statystycznych

I. Wstęp. 1. II. Metoda Bayes'a: 2) Wzór Bayes'a 2. 3) Przykłady zastosowania wzoru Bayes'a 3. 4) Przykłady niestosowalności wzoru Bayes'a 4. III. Ortodoksyjny punkt widzenia na sprawdzanie hipotez: 5) Uwagi ogólne 5. 6) Cecha zbiorcza t i zagadnienie „Student'a” 6. 7) Prawo prawdopodobieństwa na t 7. 8) Przykład zastosowania metody „Student'a” 9. IV. Krytyka ortodoksyjnego punktu widzenia: 9) Cecha zbiorcza t' 10. 10) Interpretacja geometryczna cech t i t' 12. 11) Istnienie cech zbiorczych zapewniających dowolny wynik interpretacji z ortodoksyjnego punktu widzenia 13. 12) Niewystarczalność ortodoksyjnego punktu widzenia 14. V. Teoria wiarygodności hipotez: 13) Podstawowe pojęcia i definicje 15. 14) Przykład 1 15. 15) Przykład 2 16. 16) Przykład 3 17. 17) Przykład 4 19. 18) Kontrola błędów przy sprawdzaniu hipotez 20. 19) Przykład 21. 20) Prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej 22. VI. Zakończenie 24. VII. Notatka bibliograficzna 25.

I. W s t ę p

1. Wszystkie zagadnienia statystyki praktycznej można zgruba podzielić na dwie kategorie: na zagadnienia rekonstrukcji i zagadnienia interpretacji. Niedokładność podziału polega na tem, że prawie każde zagadnienie, przynajmniej w poszczególnych fazach badania, należy jednocześnie do obu kategorii.

Niech nas interesuje pewna zbiorowość, lub, jak będziemy często mówili, pewna populacja generalna W . Bezpośrednio populacja ta nie daje się zbadać czy to przez wzgląd na jej liczebność, czy dla jakich innych powodów, i zmuszeni jesteśmy wydawać sądy o niej tylko na podstawie uzyskanych informacji, dotyczących pewnej populacji próbnej w , wylosowanej z W . Jest to sytuacja bardzo ogólna. Mamy z nią np. do czynienia, badając budżety robotnicze, ceny detaliczne i t. d.

Mogą się teraz przedstawić dwie ewentualności: 1) albo mamy pewną hipotezę dotyczącą W i zadanie nasze polega na jej sprawdzeniu, albo 2) o populacji W nic zgoła nie wiemy, a przynajmniej nic takiego, coby jakąś hipotezę nasuwało. Przykładem zagadnienia pierwszego typu byłoby sprawdzenie, czy istotnie fach kolejarza jest bardziej niebezpieczny od fachu, dajmy na to, drukarza, lub robotnika wogóle. Hipotezą, którą chcemy sprawdzić, byłoby przypuszczenie, że prawdopo-

dobieństwo śmierci lub wypadku robotnika jest zależne od jego fachu. Śmiertelność robotników może również stanowić istotę zagadnienia typu drugiego, mianowicie w tym przypadku, gdy interesuje nas sama wartość prawdopodobieństwa śmierci robotnika np. w danym wieku. Często jednak mamy w tem samem zagadnieniu statystyki praktycznej jednocześnie dwa zagadnienia statystyki matematycznej, mianowicie 1) czy istnieje zależność pomiędzy fachem a prawdopodobieństwem śmierci robotnika i 2) jaka jest najwiarodgodniejsza wartość tego prawdopodobieństwa w każdym przypadku.

Zagadnienie matematyczno-statystyczne, polegające na sprawdzeniu pewnej hipotezy dotyczącej populacji generalnej W , nazywamy zagadnieniem interpretacji (wyników losowania populacji próbnej w), zaś zagadnienie, polegające na wskazaniu najwiarodgodniejszej hipotezy dotyczącej populacji generalnej—zagadnieniem rekonstrukcji.

Przedmiotem niniejszej pracy będzie wskazanie metod stosowanych do rozwiązywania obu wymienionych typów zagadnień, trudności, które przy tem powstają, oraz dróg, któremi możnaby te trudności ominąć. Wypadnie nam przy tem mówić o t. zw. teorii wiarygodności hipotez, której początki opublikowane są w artykułach wymienionych w notatce bibliograficznej (№ 4 i 5).

Kwestja oceny wiarogodności hipotez nie jest tylko kwestją matematyczną, jest nią nawet w mniejszym stopniu, niż to mogłoby się zdawać. Matematyka może dać wzory do obliczania różnych, że tak powiem, cech sprawdzanych hipotez i wartości tych cech mogą być brane pod uwagę przy wydawaniu sądów o hipotezach. Jednak wzory te mogą powstać tylko po ustaleniu i przyjęciu pewnych zasad, określających warunki, w których hipotezę należy uważać za wątpliwą. Poszukiwanie tych zasad nie jest zadaniem matematyki. Może ona tu odgrywać tylko pomocniczą rolę, wyprowadzając konsekwencje z tych lub innych zasad, które się w ciągu badania nasuwają. Często się przytem okazuje, że intuicyjne na pierwszy rzut oka zasady prowadzą do konsekwencji sprzecznych z intuicją, co służy za wskazówkę, że zasady nasze nie nadają się do przyjęcia. Oczywiście intuicyjność zasady, czy jej konsekwencji jest rzeczą indywidualną i, jeśli poprawnie udowodnione twierdzenie matematyczne jest obowiązującym dla każdego, kto rozumie dowód, zasady, na których się opiera metoda oceny wiarogodności hipotez, mogą być odrzucone przez każdego z tej prostej przyczyny, że mu się one wydają niesłuszne.

Wobec tego, poszukiwanie zasad oceny wiarogodności hipotez, jeśli wynikająca z nich teoria ma być ważną nie tylko dla jej autora, lecz mniej więcej ogólnie, musi być oparta o analizę wielkiej liczby konkretnych przypadków, w których decyzja „zdrowego chłopskiego rozsądku“ nie ulega kwestji. Jeśli znajdziemy takie zasady, których zastosowanie w tych niewątpliwych przypadkach prowadzi do wyników niesprzecznych z intuicją, zadanie nasze będzie spełnione, aż do chwili, gdy praktyka wykaże jakąś lukę. Stoimy wobec zagadnienia zupełnie analogicznego do tego, które mieli przed sobą założyciele rachunku prawdopodobieństwa: dokonyujemy dwu doświadczeń A i B , przyczem za każdym razem może zaistnieć pewne zjawisko Z ; w jakich warunkach skłonni jesteśmy przypisywać pojawieniu się zjawiska Z w wyniku doświadczenia A dwa razy większe prawdopodobieństwo, niż w wyniku doświadczenia B ? Odpowiedź brzmiała: wtedy, jeśli oba doświadczenia można zidentyfikować z losowaniem kuli z urny, przyczem obie urny zawierałyby tę samą liczbę n kul, w czem kul białych byłoby w urnie pierwszej dokładnie $2k$, a w urnie drugiej—dokładnie k , oraz zjawisku Z odpowiadałoby wylosowanie kuli białej.

Jasnym jest, że odpowiedź ta żadną miarą nie jest tworem matematycznym. Jest to raczej propozycja pewnej ugody, którą każdy wolen jest przyjąć lub odrzucić. Z faktu jednak, że jest ona dziś ogólnie przyjętą, wnosić należy, że wybór tej właśnie zasady do mierzenia prawdopodobieństw zjawisk był trafny. Sytuację doskonale ujmuje następujące powiedzenie Laplace'a: „La théorie des probabilités n'est au fond que le bon sens réduit au calcul; elle fait apprécier avec exactitude ce que les esprits justes sentent par une sorte d'instinct, sans qu'ils puissent souvent s'en rendre compte“.

Sprecyzujmy jeszcze ową ugodę stanowiącą punkt wyjścia rachunku prawdopodobieństwa. Ugoda brzmi: o prawdopodobieństwie zjawiska Z możemy mówić tylko w tym przypadku, gdy zaistnienie tego zjawiska można zidentyfikować z wylosowaniem kuli białej z urny, zawierającej pewną liczbę kul białych i niebiałych. Jeśli liczba kul białych w urnie jest k , a ogólna liczba kul w tejże urnie n , to prawdopodobieństwem zjawiska Z nazywamy iloraz k/n .

Odwrotnie, jeśli w wyniku pewnych rozważań, prowadzonych zgodnie z zasadami rachunku prawdopodobieństwa, dojdziemy do wniosku, że prawdopodobieństwem pewnego zjawiska A jest liczba k/n , gdzie k i n są dowolne liczby całkowite i dodatnie, oraz gdzie $k \leq n$, to wynik ten będziemy interpretowali w ten sposób, że zaistnienie zjawiska A może być zidentyfikowane z wylosowaniem kuli białej z urny, zawierającej n kul, w czem dokładnie k kul białych.

Losowanie kuli z urny stanowi t. zw. podstawowy schemat doświadczeń, które mamy zamiar traktować z punktu widzenia rachunku prawdopodobieństwa. Oprócz tego schematu możliwe są jeszcze inne, których jednak szczegółowo omawiać nie będę przez wzgląd na ramy artykułu.

II. Metoda Bayes'a

2. Wzór Bayes'a. Jak widzimy, nasze zagadnienie o wiarogodności hipotezy jest pokrewne z zagadnieniem o prawdopodobieństwie przyszłego zjawiska. Nic też dziwnego, że pierwsza próba oceny wiarogodności hipotez polegała na traktowaniu tego zagadnienia z punktu widzenia rachunku prawdopodobieństwa. Rozumowano w sposób następujący:

Niech

$$H_1, H_2, \dots, H_n \quad (1)$$

będzie zbiór (dla prostoty założymy, że jest on skończony) wszystkich możliwych i wykluczających się wzajemnie hipotez dotyczących pewnej populacji W i niech tym hipotezom odpowiadają ich prawdopodobieństwa *a priori* (to znaczy, obliczone przedtem niż stały się znane wyniki losowania z populacji W)

$$\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n \quad (2)$$

Niech dalej

$$\hat{p}_1, \hat{p}_2, \dots, \hat{p}_n \quad (3)$$

będą wynikające z kolejnych hipotez (1) prawdopodobieństwa wylosowania z populacji generalnej W takiej populacji próbnej w , którą się uzyskało w wyniku faktycznie dokonanego losowania.

Jeśli liczby (2) i (3) są dane, możliwym jest obliczenie jeszcze jednego ciągu liczb

$$\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_n, \quad (4)$$

t. zw. prawdopodobieństw hipotez (1) *a posteriori*. Wyznaczenie liczb π_i nie następuje żadnymi trudnościami i mianowicie

$$\pi_i = \frac{\alpha_i \hat{p}_i}{\sum_{k=1}^n \alpha_k \hat{p}_k} \quad (5)$$

Wzór ten związany jest z nazwiskiem Bayes'a.

3. Przykłady zastosowania metody Bayes'a. Z punktu widzenia matematycznego zadanie jest rozwiązane: jeśli każdej hipotezie H_i można przyporządkować pewne określone prawdopodobieństwo α_i i jeśli z niej wynika prawdopodobieństwo wylosowania populacji próbnej \hat{p}_i , to jest wszystko w porządku i szacowanie wiarygodności hipotezy nie potrzebuje wprowadzania innych zasad prócz tych, które służą za podstawę rachunku prawdopodobieństwa.

Łatwo też jest przytoczyć przykłady takich zjawisk Z i takich hipotez H_i w których można mówić bez specjalnych zastrzeżeń o liczbach \hat{p}_i i, co jest więcej godnym uwagi, o liczbach α_i . Niech np. Z polega na wylosowaniu kuli białej z jednej z kilku (N) urn, które się zewnętrznie niczem nie różnią. Założmy, że urny te posiadają rozmaity skład wypełniających je kul i że mogą być pod tym względem podzielone na dwie kategorie, przyczem prawdopodobieństwo wylosowania kuli białej z urn obu kategorii niech będą odpowiednio \hat{p}_1 i \hat{p}_2 . Niech dalej liczby urn obu

kategorij będą N_{α_1} i N_{α_2} . Losowania dokonujemy w ten sposób, że wybieramy na chybił-trafił urnę i z niej losujemy kulę.

Hipoteza, którą chcemy sprawdzić, polega na przypuszczeniu, że losowaliśmy z urny należącej do kategorii pierwszej.

Jasnym jest, że przykład ten nadaje się do traktowania w myśl opisanej metody Bayes'a, gdyż każdej z dwóch dopuszczalnych hipotez możemy bez zbytnich skrupułów przypisać prawdopodobieństwa *a priori* równe odpowiednio α_1 i α_2 . Przykład ten jest jednak dość sztuczny. Rozglądając się za przykładami zyciowymi natrafiamy na znaczne trudności; trudno jest o taki, w którym można mówić o prawdopodobieństwach hipotez *a priori*. Nie znaczy to jednak, że ich wogóle niema.

Założmy np., że pewien osobnik X jest potomkiem rodziców o składzie genetycznym

$$Aa \times Aa. \quad (6)$$

Skład genetyczny osobnika X będzie wtedy albo Aa , albo AA , przyczem teoria Mendla przypisuje każdej z tych hipotez prawdopodobieństwo $\alpha_1 = \alpha_2 = \frac{1}{2}$. Założmy że osobnik X został dalej skrzyżowany z mieszańcem Aa i że wśród potomstwa, składającego się z n osobników, nie było ani jednego czystego recesywa. Fakt ten może służyć do oceny *a posteriori* wiarygodności każdej z dwóch możliwych hipotez co do składu genetycznego osobnika X , przyczem może być zastosowany wzór Bayes'a na prawdopodobieństwo *a posteriori*.

Prawdopodobieństwo, że wśród n osobników zstępnego pokolenia nie będzie wcale recesywów, wynikające z hipotezy że $X=Aa$, jest

$$\hat{p}_1 = \left(\frac{3}{4}\right)^n \quad (7)$$

Analogiczne prawdopodobieństwo, wynikające z hipotezy alternatywnej, równa się

$$\hat{p}_2 = 1 \quad (8)$$

Wobec tego, prawdopodobieństwo *a posteriori* pierwszej z hipotez będzie:

$$\pi_1 = \frac{\left(\frac{3}{4}\right)^n}{1 + \left(\frac{3}{4}\right)^n} \quad (9)$$

zaś prawdopodobieństwo *a posteriori* drugiej:

$$\pi_2 = \frac{1}{1 + \left(\frac{3}{4}\right)^n} \quad (10)$$

Przykład ten jest jakby stworzony dla zastosowania wzoru Bayes'a, bowiem prawdopodobieństwa *a priori* hipotez są w nim dane przez tę samą teorię Mendla, z której wszystko w tym przykładzie wynika. Genetyka dostarcza wiele podobnych przykładów, w których szacowanie wiarygodności hipotez może być dokonane przez obliczenie ich prawdopodobieństw *a posteriori* i bez przyjęcia jakichkolwiek nowych zasad lub założeń. Ale nawet i w genetyce znajdujemy łatwo przykłady nie nadające się do podobnego traktowania.

4. Przykłady niestosowalności wzoru Bayes'a.

Niech pewna zewnętrzna cecha X organizmu zależy od obecności jednego z nieznaney liczby n genów dominujących A_1, A_2, \dots, A_n i niech zadaniem naszym będzie sprawdzenie pewnej hipotezy że $n=n_0$. Dla tego można by było skrzyżować dwa osobniki o składzie genetycznym

$$(11)$$

$$A_1 A_1, A_2 A_2, \dots, A_n A_n \times a_1 a_1, a_2 a_2, \dots, a_n a_n$$

z których pierwszy cechę X posiada, a drugi — nie, a następnie rozpatrywać pokolenie F_2 powstałe ze skrzyżowania mieszańca F_1 z czystym recesywem

$$(12)$$

$$A_1 a_1, A_2 a_2, \dots, A_n a_n \times a_1 a_1, a_2 a_2, \dots, a_n a_n$$

Dajmy na to że F_2 składa się z N osobników, w czym dokładnie K recesywów, nie posiadających cechy X .

Zbiór możliwych hipotez dotyczących liczby n jest w tym przypadku nieograniczony: n może się równać $1, 2, 3, \dots$. Każdej z tych hipotetycznych wartości na n odpowiada prawdopodobieństwo, że wśród N osobników pokolenia F_2 znajdzie się dokładnie K czystych recesywów, mianowicie

$$\hat{p}_n = \frac{N!}{K!(N-K)!} \left(\frac{1}{2}\right)^{nK} \left(1 - \frac{1}{2^n}\right)^{N-K} \quad (13)$$

Aby móc zastosować wzór Bayes'a i w ten sposób oszacować wiarygodność hipotezy że $n=n_0$, potrzebna jest znajomość prawdopodobieństw *a priori* wszystkich dopuszczalnych hipotez. Bezpośrednio z istoty zagadnienia prawdopodobieństwa te nie wynikają, jak to było w poprzednim przykładzie. Nadanie tym hipotezom prawdopodobieństw *a priori* wymaga więc przyjęcia jakiejś nowej ugody, czegoś co stoi i poza rachunkiem prawdopodobieństwa i poza samym zasadniczym genetycznym.

To, co się w tych przypadkach zwykło robić, polega na następującem: ponieważ przed dokonaniem doświadczenia nic nie wiemy o liczbie n , wszystkie możliwe hipotezy uważamy za *a priori* jednakowo prawdopodobne, wobec tego

$$a_1 = a_2 = \dots = a_n = a \quad (14)$$

i wzór (5) przybiera postać

$$\pi_i = \frac{\hat{p}_i}{\sum \hat{p}} \quad (15)$$

Podstawiając tu wartości na \hat{p}_i ze wzoru (13), otrzymujemy prawdopodobieństwa *a posteriori* każdej z możliwych hipotez.

Tak się w podobnych przypadkach postępowało, ale jasnym jest, że metoda jest daleką od poprawności. Przedewszystkiem, stojąca w mianowniku wzoru (15) suma może w poszczególnych przypadkach nie być zbieżną. Dalej, skoro liczba jednakowo prawdopodobnych *a priori* hipotez jest nieskończona, to czemu się równa prawdopodobieństwo a ? Wreszcie, czy prawdą jest, że każda wartość liczby n jest *a priori* tak samo prawdopodobną? Zaznaczyć należy, że słowo „prawdopodobieństwo” jest tu użyte w zupełnie innym znaczeniu niż poprzednio. Mówimy tu o pewnej emocji, gdy tam chodziło o pojęcie matematyczne mające wartość numeryczną. Wracając do kwestji równego intuicyjnego prawdopodobieństwa wszystkich hipotez co do wartości liczby n , zaznaczymy, że o ile hipotezy, np. $n=3$ lub $n=4$, są istotnie jednakowo prawdopodobne *a priori*, o tyle taka hipoteza jak $n=1000^{0000}$ wydaje się wręcz niemożliwą. W naszych ziemskich warunkach, prócz zjawisk cząsteczkowych, tak wielkich liczb nie spotykamy. Jeśli więc można wskazać tak wielkie wartości na n (np. wartość przewyższającą kilkakrotnie liczbę komórek tworzących dany organizm), że odpowiadające im hipotezy wydają się zupełnie nieprawdopodobnymi, to gdzie leży granica, pomiędzy hipotezami jeszcze dopuszczalnymi, a resztą? Gdzie się zaczynają hipotezy mniej prawdopodobne?

Najistotniejszym zarzutem przeciw przypisaniu hipotezom prawdopodobieństw *a priori* jest brak czegoś, coby te hipotezy charakteryzowało, a co można by zidentyfikować z losowaniem.

Jeszcze gorzej przedstawiają się sprawy, gdy hipotezy dotyczą wartości parametru zmieniającego się w sposób ciągły. Tu zaczyna np. odgrywać rolę okoliczność, czemu

przypiszemy równy rozkład prawdopodobieństwa, samemu parametrowi, czy jakiej jego monotonicznej funkcji.

Niech x_0 oznacza pewną liczbę otrzymaną z doświadczenia i niech t oznacza pewien parametr o nieznannej wartości, od którego zależy prawo prawdopodobieństwa na x . Niech to prawo prawdopodobieństwa będzie $f(x, t)$. Załóżmy, że t może posiadać dowolną wartość z przedziału $(0, 1)$ i że *a priori* nie mamy powodu do uważania żadnych z tych wartości za bardziej prawdopodobne od innych. Gdybyśmy chcieli oszacować wiarogodność jakiegokolwiek hipotezy dotyczącej wartości na t i zastosowali wzór Bayes'a, zakładając, że rozkład prawdopodobieństw *a priori* jest względem t stały, to otrzymalibyśmy dla elementarnego prawa prawdopodobieństwa *a posteriori* względem t wzór

$$\frac{f(x_0, t)}{\int_0^1 f(x_0, t) dt} \quad (16)$$

Założmy teraz, że stały rozkład prawdopodobieństwa odpowiada nie t lecz pewnej jego monotonicznej funkcji $\varphi(t)$. Wydawałoby się, że nowe to założenie nie powinno wpływać na wynik rachunku, bowiem „jeśli wszystkie możliwe wartości na t są tak samo prawdopodobne, to to samo winno mieć miejsce w stosunku do wartości jednoznacznej funkcji $\varphi(t)$ “. Tymczasem, jak to okazuje prosty rachunek, zamiast wzoru (16) otrzymujemy tym razem na elementarne prawo prawdopodobieństwa *a posteriori* na t wzór

$$\frac{f(x_0, t) \varphi'(t)}{\int_0^1 f(x_0, t) \varphi'(t) dt} \quad (17)$$

zapełnie różny od poprzedniego.

Te i tym podobne uwagi były powodem prawie całkowitego zarzucenia wzoru Bayes'a. Co więcej, w publikacjach statystycznych ostatnich dziesięcioleci rzuca się w oczy staranie autorów wyminąć wszystko, coby mogło się wydawać pokrewnem metodzie prawdopodobieństw *a posteriori*¹.

Wyjątek może stanowić zagadnienia związane z szacowaniem wiarogodności hipotez, w których operuje się wielką liczbą doświadczalnych danych. W tych przypadkach wynik rachunku prawdopodobieństw *a posteriori* jest w nieznacznej zależności od prawdo-

podobieństw *a priori*. Zachodzą tu jednak specjalne trudności, połączone z niemożliwością oszacowania błędu przy mierzeniu prawdopodobieństwa *a posteriori* wartością granicy, do której to prawdopodobieństwo zdąża przy bezgranicznym wzroście liczby spostrzeżeń². Tak więc nawet i w tych przypadkach, gdy liczba dokonanych spostrzeżeń jest znaczna, metoda Bayes'a do zagadnień praktycznej statystyki się nie stosuje.

III. Ortodoksyjny punkt widzenia

5. Uwagi ogólne. Jak to już zaznaczyłem, zagadnienia interpretacji są nader częste w praktyce statystycznej. Nic też dziwnego, że po zarzuceniu metody prawdopodobieństw *a posteriori*, albo, jak się często mówi, metody odwrotnych prawdopodobieństw, zaszła konieczność stworzenia czegoś, coby tę metodę zastąpiło. Metody w ścisłym tego słowa znaczeniu nie stworzono. Utał się jednak pewien określony sposób postępowania, nie uzasadniony przez nikogo i przez nikogo w formie dokładnej i ogólnej nie sformułowany, lecz stosowany ogólnie przez wszystkich.

Ponieważ w przypadkach, gdy prawdopodobieństwa *a priori* hipotez nie wynikają bezpośrednio z rozpatrywanego zagadnienia, zastosowanie metody Bayes'a sprowadza się w praktyce do przyjęcia, że „wiarogodność“ hipotezy jest proporcjonalną do wynikającego z tej hipotezy prawdopodobieństwa P faktu zaobserwowanego; sposób ten—nazwijmy go sposób ortodoksyjny—uniką rozpatrywania prawdopodobieństw P wynikających z innych hipotez, prócz tej jedynej, którą właśnie ma się za zadanie sprawdzić. Rozumowanie jest następujące:

Niech mamy populację próbną w wylosowaną z populacji generalnej W i pewną dotyczącą tej populacji W hipotezę H , z której wynika prawo prawdopodobieństwa

$$Y = f(t) \quad (18)$$

dla cechy zbiorczej t populacji próbnej w .

Mogą się tu nadarzyć dwa przypadki: pierwszy rzadszy, ma miejsce, gdy pewnym wartościom cechy t odpowiadają względnie duże prawdopodobieństwa (oczywiście, jakie prawdopodobieństwa należy uważać za „duże“, nie da się rozstrzygnąć w sposób ogólnie obowiązujący). Mamy drugi przypadek, gdy prawdopodobieństwa wszystkich poszczególnych wartości cechy t są bardzo małe, lub

¹ Patrz np. R. A. Fisher: *On the Mathematical Foundations of Theoretical Statistics*. Philosophical Transactions, 1922.

² Patrz w tej kwestji pracę v. Mises'a w *Mathematische Zeitschrift* 1919, oraz publikację podpisanego, pt. „Contribution to the Theory of Certain Test Criteria“ w Biuletynie Międzynarodowego Instytutu Statystycznego, 1929.

też gdy o prawdopodobieństwie tych wartości wogóle mówić nie można, a tylko o prawdopodobieństwie zbiorów tych wartości.

Niech t_0 oznacza wartość cechy t odpowiadającą wylosowanej faktycznie populacji w . Dla sprawdzenia hipotezy H w pierwszych z wyliczonych przypadków metoda ortodoksyjna zaleca obliczenie wynikającego z niej prawdopodobieństwa P_0 , że przy ponownym losowaniu, niezależnym od pierwszego, okaże się $t=t_0$. Jeśli to prawdopodobieństwo jest małe, zaleca się hipotezę H odrzucić, bowiem z przyjęcia jej wynikałoby, że obserwując populację w jesteśmy świadkami zjawiska niezmiernie rzadkiego.

W przypadku drugim obliczamy wynikające z H prawdopodobieństwo P_1 , że wylosowana populacja próbna posiadać będzie wartość cechy t tak samo, lub mniej prawdopodobną niż $t=t_0$. Jeśli prawdopodobieństwo P_1 jest małe, to odrzucamy hipotezę H z takich samych powodów jak poprzednio. Gdyby prawdopodobieństwa P_0 i P_1 nie były małymi, nie mielibyśmy powodów do powątpiewania w hipotezę H .

Ortodoksyjny sposób oceny wiarygodności hipotez daje się krótko przedstawić w sposób następujący: jeśli wylosowana populacja próbna w posiada nieprawdopodobną z punktu widzenia sprawdzanej hipotezy wartość jakiejś cechy zbiorczej t , to hipoteza jest niewiarogodną.

Co do tego, czy każda cecha zbiorcza populacji próbnej nadaje się do opisanego sposobu szacowania wiarygodności hipotezy, dokładnych wskazówek nie znajdujemy. Jedynie, co by tu można było wymienić, sprzeczność prowadzi do dość mętnych rozważań na temat, że nadająca się do naszych celów cecha zbiorcza winna być „prosta” i „remarquable”¹. Definicji jednak tych pojęć nie spotykamy.

Autorowie angielscy, których twórczości statystyka matematyczna tak wiele zawdzięcza, interesującą nas kwestją wogóle się nie zajmują, kierując się przy poszukiwaniu odpowiednich cech zbiorczych wyłącznie intuicyjnymi względami. Przyznać należy, że w wielu przypadkach intuicja ta jest wprost zadziwiająca z tego względu, że wszystkie metody szacowania wiarygodności hipotez, które zyskały ogólne uznanie w literaturze angielskiej, wynikają z jednej i tej samej prostej zasady, którą sformułujemy niżej, a która nie była brana pod uwagę, ani nawet

znana twórcom owych metod, stojących mniej lub więcej wyraźnie na ortodoksyjnym punkcie widzenia.

6. Cecha zbiorcza „Student’a”. Przykładem może służyć metoda „Student’a”, której szczegółowe rozpatrzenie pozwoli nam na uwypuklenie niewystarczalności ortodoksyjnego punktu widzenia i konieczności rozważania hipotez alternatywnych przy wszelkich próbach szacowania wiarygodności hipotez.

Niech jest nam wiadomem, że prawo prawdopodobieństwa pewnej cechy indywidualnej X osobników populacji generalnej jest normalne, to znaczy odpowiada równaniu:

$$Y = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-a)^2}{2\sigma^2}} \quad (19)$$

przyczem wartości parametrów a i σ są nam nieznanne. Hipoteza H , którą chcemy sprawdzić, polega na twierdzeniu, że $a=a_1$, przyczem założenie, że $a_1=0$, nie będzie oczywiście stanowiło ograniczenia ogólności rozważań. Oznaczmy przez

$$x_1, x_2, \dots, x_n \quad (20)$$

wymiary cechy X u osobników populacji próbnej w , oraz x_0 i S^2 odpowiadające im średnią arytmetyczną i kwadrat średniego odchylenia:

$$x_0 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \quad (21)$$

$$S^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - x_0)^2 \quad (22)$$

Wreszcie niech

$$t = \frac{|x_0 - a_1|}{S} = \frac{|x_0|}{S} \quad (23)$$

Jest to właśnie cecha zbiorcza „Student’a”², która służy do szacowania wiarygodności hipotez analogicznych do naszej hipotezy H . Prawo prawdopodobieństwa cechy zbiorczej t nie było, jak się zdaje, dotąd wyprowadzone w sposób poprawny. To co zrobił początkowo „Student” (loc. cit.), jest dość dziwne ze względu, że niedokładna metoda poprowadziła do poprawnego wyniku. „Student” obliczył wzory na pierwsze cztery momenty prawa prawdopodobieństwa na S^2 , które mu znane nie było. Następnie dobrał do tych momentów odpowiednią krzywą Pearsona i zało-

¹ Paul Lévy: *Calcul des probabilités*. Gauthier-Villars, Paris, 1925, str. 91 D nast.

² „Student”: *Probable Error of a Mean*. *Biometrika* Vol. VI, 1908, str. 1-24.

Jak łatwo jest sprawdzić, mamy

$$\sum_{i=1}^n x_i = nx_0 \tag{29}$$

$$\sum_{i=1}^n (x - x_0)^2 = \sum_{k=1}^{n-1} y_i^2 \tag{30}$$

oraz

$$\left| \frac{\partial(x_1, x_2, \dots, x_n)}{\partial(s, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2})} \right| = \sqrt{n} \neq 0 \tag{31}$$

Wobec tego elementarne prawdopodobieństwo wylosowania populacji próbnej w o zadanych wartościach zmiennych $x_0, y_1, y_2, \dots, y_{n-1}$ może być napisane w postaci

$$\left(\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}}\right)^n \sqrt{n} e^{-n \frac{x_0^2 + S^2}{2\sigma^2}} dx_0 dy_1 \dots dy_{n-1} \tag{32}$$

Teraz dokonywujemy następnego przekształcenia wprowadzając zmienne $S, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2}$

$$\begin{aligned} y_1 &= \sqrt{n} S \cos \varphi_{n-2} \cos \varphi_{n-3} \dots \cos \varphi_2 \cos \varphi_1 \\ y_2 &= \sqrt{n} S \cos \varphi_{n-2} \cos \varphi_{n-3} \dots \cos \varphi_2 \sin \varphi_1 \\ y_3 &= \sqrt{n} S \cos \varphi_{n-2} \cos \varphi_{n-3} \dots \sin \varphi_2 \\ &\dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \tag{33} \\ &\dots \dots \dots \dots \dots \dots \dots \\ y_{n-1} &= \sqrt{n} S \sin \varphi_{n-2} \end{aligned}$$

Łatwo jest sprawdzić, że

$$\sum_{i=1}^{n-1} y_i^2 = n S^2 \tag{34}$$

$$\left(\frac{\sqrt{n}}{\sigma\sqrt{2\pi}}\right)^n S^{n-2} e^{-n \frac{x_0^2 + S^2}{2\sigma^2}} \prod_{i=2}^{n-1} \cos \varphi_i dx_0 dS d\varphi_1 \dots d\varphi_{n-2} \tag{39}$$

Całkując to wyrażenie względem $\varphi_1, \varphi_2 \dots \varphi_{n-2}$ w granicach określonych przez nierówności (37), otrzymujemy elementarne prawo prawdopodobieństwa dla zmiennych x_0 i S , mianowicie

$$C S^{n-2} e^{-n \frac{x_0^2 + S^2}{2\sigma^2}} dx_0 dS \tag{40}$$

czyli ten sam wzór, który „Student“ otrzymał drogą szeregu dowolnych założeń. C oznacza tu stałą, równą odwrotności całki

$$\int_0^{\infty} ds \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-n \frac{x_0^2 + S^2}{2\sigma^2}} S^{n-2} dx_0 ds \tag{41}$$

oraz że

$$\left| \frac{\partial(y_1, y_2, \dots, y_{n-1})}{\partial(s, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2})} \right| = \tag{35}$$

$$= (\sqrt{n})^{n-1} S^{n-2} \cos \varphi_{n-2} \cos \varphi_{n-3} \dots \cos \varphi_2$$

Zauważmy, że aby zmienne x_i ($i=1, 2, \dots, n$) przybierać mogły wszystkie możliwe układy wartości, potrzeba i wystarcza, by każda ze zmiennych wprowadzonych przy pierwszym przekształceniu mogła osiągać każdą dowolną wartość od $-\infty$ do $+\infty$. Dla zmiennych $S, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2}$ wyznaczmy granice

$$0 < S \tag{36}$$

$$0 < \varphi_1 \leq 2\pi$$

$$-\frac{\pi}{2} < \varphi_i < \frac{\pi}{2} \quad (i=2, 3, \dots, n-2) \tag{37}$$

Łatwo jest stwierdzić, że przy zachowaniu warunków (36) i (37) zmienne x_i ($i=1, 2, \dots, n$) będą mogły przybierać jednokrotnie każdy ze wszystkich możliwych układów wartości z wyjątkiem spełniających równania

$$x_1 = x_2 = x_3 = \dots = x_k \quad (k=3, 4, \dots, n) \tag{38}$$

Ponieważ dla wyznaczenia prawa prawdopodobieństwa na t wypadnie nam całkować w przestrzeni $n-1$ -wymiarowej, a zbiór punktów spełniających równania (38) jest o $n-2$ wymiarach, więc rozpatrywany w przestrzeni $n-1$ -wymiarowej—zbiór o mierze zero, przeto ograniczenie wprowadzane przez ostatni z warunków (37) istotnej roli nie odgrywa.

Prawdopodobieństwo elementarne wylosowania populacji próbnej w o zadanych wartościach zmiennych $x_0, S, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2}$ może tedy być napisane w postaci

Wprowadźmy teraz zmienną t :

$$x_0 = t S \tag{42}$$

i napiszmy elementarne prawdopodobieństwo populacji próbnej w o zadanych wartościach zmiennych t i S . Będzie to:

$$C S^{n-1} e^{-n \frac{S^2(1+t^2)}{2\sigma^2}} dS dt \tag{43}$$

Dla otrzymania prawa prawdopodobieństwa na t wystarczy teraz scałkować (43) względem S w granicach od $-\infty$ do $+\infty$. Rachu-

nek jest najprostszy, jeśli się zastąpi S przez zmienną u

$$u = S \sqrt{1+t^2} \quad (44)$$

poczem dostajemy na elementarne prawdopodobieństwo populacji o zadanej wartości cechy t wzór

$$\varphi(t) dt = \frac{C_1}{(1+t^2)^{\frac{n}{2}}} dt \quad (45)$$

gdzie C_1 jest odwrotnością całki

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dt}{(1+t^2)^{\frac{n}{2}}} \quad (46)$$

Takiem jest prawo prawdopodobieństwa dla cechy zbiorczej „Student’a”. Ze wzoru (45) wynika, że najprawdopodobniejszymi są wartości t bliskie zera. Jeśli $t_1 > 0$ jest zaobserwowaną wartością cechy zbiorczej „Student’a”, odpowiadającą pewnej populacji próbnej, to prawdopodobieństwo, że przy jakimś nowem losowaniu dostaniemy na t tak samo lub mniej prawdopodobną wartość, równa się $1-P(t_1)$, gdzie

$$P(t_1) = C_1 \int_{-\infty}^{t_1} \varphi(t) dt \quad (47)$$

Całka (47) daje się dla każdego t_1 łatwo obliczyć, jeśli się położy

$$t = tg \Theta. \quad (48)$$

Mamy z łatwością

$$P(t_1) = C_1 \int_{-\frac{\pi}{2}}^{\Theta_1} \text{Cos}^{n-2} \Theta d\Theta \quad (49)$$

gdzie $\Theta_1 = \text{arctg } t_1$, poczem całkowanie dokonywa się metoda przez części i kolejnych redukcij. Rachunki te zostały dokonane przez „Student’a” i odnośne tablice znaleźć można w Biometrice¹, oraz w zbiorze tablic ogłoszonym przez K. Pearsona².

Jak już zaznaczyłem, w przypadkach gdy $1-P(t_1)$ wypada małe, ortodoksyjna metoda zaleca odrzucać hipotezę H , z której prawdopodobieństwo to wynika. Motywacja tego, jaką znajdujemy w oryginalnej pracy, jest dość słaba, bowiem $1-P(t_1)$ rozpatrywane

jest jako prawdopodobieństwo, że populacja generalna spełnia warunek $t \geq t_1$ przy ustalonych wartościach cech zbiorczych populacji próbnej. Inaczej mówiąc, $P(t_1)$ jest traktowane, jakby to było prawdopodobieństwo *a posteriori*. Zdaje się jednak, że nieporozumienie to jest związane z trudnością wysłowienia się, a w każdym razie pewnem jest, że autor wcale o prawdopodobieństwach *a posteriori* nie myślał.

8. Przykład stosowania metody „Student’a”. Ponieważ metoda „Student’a”, mimo może nie zupełnie dokładnego interpretowania jej przez autora, jest ważną zdobyczą statystyki matematycznej, będzie zdaje się rzeczą pożyteczną przerobienie tu jednego przykładu, który pozwoli również na dokładniejszą dyskusję samej metody. Tabliczka poniższa podaje wyniki zastosowania dwóch różnych środków nasennych do dziesięciu pacjentów. Niech litery A i B oznaczają te środki i jednocześnie liczby dodatkowych godzin snu spowodowanych temi środkami.

Pacjent	A	B	B-A
1	+ 0,7	+ 1,9	+ 1,2
2	- 1,6	+ 0,8	+ 2,4
3	- 0,2	+ 1,1	+ 1,3
4	- 1,2	+ 0,1	+ 1,3
5	+ 3,4	+ 4,4	+ 1,0
6	+ 3,7	+ 5,5	+ 1,8
7	+ 0,8	+ 1,6	+ 0,8
8	0,0	+ 4,6	+ 4,6
9	- 1,0	- 1,0	0,0
10	+ 2,0	+ 3,4	+ 1,4

Średnio + 0,75 Średnio + 2,33 Średnio + 1,58
 S = 1,70 S = 1,90 S = 1,17

Wartości cechy t odpowiadające tym trzem przypadkom są: $t_1 = 0,44$, $t_2 = 1,23$ i $t_3 = 1,35$, czemu odpowiadają wartości całki (49) równe odpowiednio

$$0,8873, 0,9974 \text{ i } 0,9985 \quad (50)$$

Pierwsze dwie z tych liczb „Student” rozpatruje jako prawdopodobieństwa, że odnośne środki przeciętnie biorąc będą zwiększać liczbę godzin snu (the probability that the drug will on the average give increase of sleep), albo, inaczej mówiąc, jako prawdopodobieństwa, że średnia wartość liczb A i B w ich populacjach generalnych jest dodatnią. Analogiczna jest interpretacja trzeciego prawdopodobieństwa.

Jasnym jest, że interpretacje te są niedokładne. Poprawnie byłoby powiedzieć tak: zakładamy, że liczby każdej z trzech kolumn

¹ Biometrika, Vol. VI, str. 10.

² K. Pearson: Tables for Statisticians and Biometricians, Cambridge 1925.

A, B i B-A są wylosowane z pewnych populacji generalnych (ulegających prawu Gaussa), którym odpowiada ta sama średnia wartość równa zeru. Liczby (50) przedstawiać wtedy będą prawdopodobieństwa, że w wyniku losowania dostaniemy populację próbną o wartości cechy mniejszej lub równej tej, którą dało nam faktycznie dokonane doświadczenie.

Po tem dokładniejszym sformułowaniu wyniku staje się mniej jasnym, dlaczego znaczne wartości prawdopodobieństw (49) mają być dostateczną podstawą do odrzucenia hipotez, że np. oba środki wogóle nie podwyższają czasu snu. Dzieje się to zapewne dlatego, że po przyjęciu tego założenia staje się nieprawdopodobnym wylosowanie wartości na t już tak wielkich, jak to zaobserwowaliśmy, lub większych. Argumentacja taka, bez omówienia własności specjalnych cechy t , o których autor nic nie wspomina, jest wadliwa. Gdyby bowiem była poprawną, możnaby ją stosować do każdej innej cechy zbiorczej t' , co, jak zobaczymy zaraz, prowadzi do sprzeczności.

IV. Krytyka ortodoksyjnego punktu widzenia.

9. Cecha zbiorcza t' . Zdefiniujemy zaraz pewną nową cechę zbiorczą t' , która będzie posiadać następujące własności:

1) prawo prawdopodobieństwa dla cechy zbiorczej t' jest identyczne z prawem prawdopodobieństwa cechy zbiorczej „Student'a” t ;

2) jeśli t_1 jest wartością cechy „Student'a” t odpowiadającą pewnej populacji próbnej w , przyczem wynikające z pewnej hipotezy H prawdopodobieństwo, że w następnym losowaniu otrzymamy $t \geq t_1$ jest bardzo małe, to tej populacji próbnej w odpowiadać będzie wartość cechy zbiorczej $t' = t'_1$ bliska zeru więc taka, że prawdopodobieństwo, iż w następnym losowaniu wypadnie $t' > t'_1$, będzie bliskie $\frac{1}{2}$ i odwrotnie.

Warunek 2) możnaby dla krótkości sformułować jeszcze i w ten sposób: jeśli jakiejś populacji próbnej odpowiadać będzie mało prawdopodobna wartość cechy t , to odpowiadająca jej wartość cechy t' będzie znów należała do najbardziej prawdopodobnych i odwrotnie.

Istotną treść tego warunku można jeszcze sformułować i w ten sposób:

Niech

$$w_1, w_2, \dots, w_m, \dots \quad (51)$$

będzie nieograniczony ciąg populacji próbnych, zawierających każda tę samą liczbę

osobników, o wartościach cech t i t' odpowiednio

$$\begin{aligned} t_1, t_2, \dots, t_m, \dots \\ t'_1, t'_2, \dots, t'_m, \dots \end{aligned} \quad (52)$$

Oznaczmy przez p_m i p'_m odpowiednio wynikające z pewnej hipotezy prawdopodobieństwa, że w jakimś nowym losowaniu wypadnie odpowiednio

$$t \geq t_m \text{ i } t' \geq t'_m \quad (53)$$

Warunek 2) orzeka, że gdyby się okazało, że

$$\lim p_m = 0 \quad (\text{wzgl. } \lim p'_m = 0) \quad (54)$$

to jednocześnie

$$\lim p'_m = \frac{1}{2} \quad (\text{wzgl. } \lim p_m = \frac{1}{2}). \quad (55)$$

Istnienie cechy t' spełniającej oba wymienione warunki okazuje, że nie każda cecha zbiorcza nadaje się do szacowania wiarygodności hipotez, jak to zaleca metoda ortodoksyjna. Łatwo bowiem może się nadarzyć przypadek, w którym dana do sprawdzenia hipoteza będzie zupełnie niewiarogodna z punktu widzenia jednej cechy, np. t i jednocześnie zupełnie wiarygodna z punktu widzenia drugiej cechy t' . Stoimy więc wobec zagadnienia, jakimi zasadami należy się kierować przy doborze „odpowiednich” cech zbiorczych.

Przechodząc do definicji cechy t' , umówmy się co do tego, w jaki sposób będziemy numerowali osobniki populacji próbnej w . Niech np. x_i oznacza wartość cechy X u osobnika wylosowanego w i -tem losowaniu. Jak poprzednio n oznaczać będzie liczebność populacji w . Oznaczmy

$$x'_0 = \frac{x_1 - x_2}{\sqrt{2n}} \quad (56)$$

(57)

$$n S'^2 = \sum_{i=1}^n x_i^2 - n x_0'^2 = \frac{(x_1 + x_2)^2}{2} + \sum_{i=3}^n x_i^2,$$

Wreszcie niech

$$t' = \frac{x'_0}{S'} \quad (58)$$

Udowodnijmy, że cecha zbiorcza t' spełnia postawione warunki.

Prawo prawdopodobieństwa dla cechy t' odnajdujemy zupełnie podobnie jak poprzednio dla t . Wychodząc z elementarnego prawdopodobieństwa populacji próbnej o danych

ortodoksyjną do oszacowania wiarygodności jakiejś hipotezy, mamy obliczyć całki

$$P = \int_{|t_1|}^{\infty} \varphi(t) dt \quad (76)$$

lub

$$P' = \int_{|t'_1|}^{\infty} \varphi(t') dt' \quad (77)$$

przyczem małość uzyskanych wartości wskazywałaby na niewiarogodność hipotezy, bowiem, gdyby hipoteza była prawdziwa, uzyskanie tak wielkiej (lub większej) wartości na jedną z cech t lub t' , jak wartość zaobserwowana, byłoby zjawiskiem wyjątkowym. Z udowodnionej jednak własności cech t i t' wynika, że gdy P jest bliskie zeru, P' musi być bliskiem $\frac{1}{2}$ i odwrotnie, wobec czego możnaby wnosić, że wszystkie wogóle hipotezy należy odrzucić jako niewiarogodne.

Paradoksalność sytuacji wzrasta jeszcze na skutek okoliczności, że jakiegokolwiek byłoby populacja próbna w i dodatnia liczba $P_0 \ll \frac{1}{2}$, zawsze można zdefiniować taką cechę zbiorczą T , która będzie spełniać następujące dwa warunki: a) prawo prawdopodobieństwa dla cechy zbiorczej T jest takie same jak dla cech t i t' , oraz b) jeśli T_1 jest wartością cechy T odpowiadającą populacji próbnej w , to całka

$$\int_{|T_1|}^{\infty} \varphi(T) dT = P_0 \quad (78)$$

Wrażenie paradoksalności pochodzi z mylnego, a ustalonego ogólnie mniemania, że „nieprawdopodobną” wartość jakiejś cechy zbiorczej może posiadać tylko „nieprawdopodobna” populacja próbna i odwrotnie. Przyzwyczajiliśmy się myśleć, że intuicyjne prawdopodobieństwo populacji próbnej daje się charakteryzować całką typu (78) dla jakiegokolwiek cechy T .

Udowodnieniem istnienia cechy zbiorczej T zajmiemy się w następnym rozdziale.

10. Interpretacja geometryczna cech t i t' . Niech jak wyżej w oznacza populację próbną o n osobnikach

$$x_1, x_2, \dots, x_n \quad (79)$$

Umówmy się sprezentować każdą taką populację przez punkt w w przestrzeni n -wymiarowej o współrzędnych ortogonalnych (79).

Niech L oznacza hyperpowierzchnię—miejsce geometryczne punktów w , którym odpowiadają te same prawdopodobieństwa elementarne. Ze wzoru (26) wynika, że będzie to hyperkula ze środkiem w początku układu współrzędnych o równaniu

$$\sum_{i=1}^n x_i^2 = n(x_0^2 + S^2) = nS^2(1+t^2) = \gamma^2 = const \quad (80)$$

γ oznacza tu promień hyperkuli L . Prawdopodobieństwa elementarne punktów na hyperkuli L zależą tylko od promienia γ i szybko maleją, gdy γ wzrasta.

Zdajmy teraz sobie sprawę z rodzaju hyperpowierzchni—miejsca geometrycznego punktów w , dla których t jest stałe. Dlatego zwróćmy się do równań (28) i (33). Po wstawieniu do każdego z równań (28) wartości na y_i z równań (33), otrzymamy

$$x_k = x_0 + S \psi_k, \quad (k=1, 2, \dots, n) \quad (81)$$

gdzie ψ_k jest pewną funkcją łuków $\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2}$, której postać jest dla nas bez większego znaczenia. Równanie (81) możnaby jeszcze przepisać

$$\frac{x_k}{t + \psi_k} = S \quad (82)$$

w postaci, która wskazuje, że punkty w , odpowiadające stałej wartości t i stałym wartościom łuków $\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{n-2}$, leżą na prostej (82), przechodzącej przez początek układu współrzędnych. Gdybyśmy teraz zmieniali wartości łuków φ , prosta (82) obracałaby się w pewien sposób, tworząc powierzchnię stożkową z wierzchołkiem w początku układu współrzędnych. Ponieważ funkcja t przybiera w każdym punkcie w tylko jedną wartość, różnym wartościom t odpowiadają stożki bez wspólnych punktów z wyjątkiem wierzchołka. Oznaczmy przez $V_{(t)}$ stożek odpowiadający danej wartości zmiennej t .

Rozpatrzmy teraz miejsce geometryczne punktów w , którym odpowiadają ustalone wartości x_0 i S . Leżą one na przekroju płaszczyzny M

$$\sum_{i=1}^n x_i = n x_0 \quad (83)$$

i hyperkuli K

$$\sum_{i=1}^n (x_i - x_0)^2 = n S^2 \quad (84)$$

ze środkiem w punkcie $x_i = x_0$ ($i=1, 2, \dots, n$) i o promieniu S/\sqrt{n} . Z równania (80) wynika, że ustalając x_0 i S ustalamy jednocześnie γ .

i t . Wnioskujemy stąd, że przekrój hyperpłaszczyzny M z hyperkulą K jest jednocześnie przekrojem hyperkuli L ze stożkiem $V_{(1)}$, więc że stożek ten jest kołowy o osi N przechodzącej przez początek układu i przez punkt o współrzędnych

$$x_i = x_2 = \dots = x_n = x_0 \quad (85)$$

Możnaby również stwierdzić to samo, obliczając cosinus kąta pomiędzy tworzącą (82) stożka $V_{(1)}$ a prostą N . Oznaczmy ten kąt przez θ . Będziemy mieli:

$$\cos \theta = \frac{\sum_{i=1}^n x_0 x_i}{\sqrt{(\sum x_i^2) n x_0^2}} = \frac{x_0}{\sqrt{x_0^2 + S^2}} = \frac{t}{\sqrt{t^2 + 1}} \quad (86)$$

Widzimy, że zależy on tylko od wartości zmiennej t , która, jak łatwo widzieć, jest

$$t = \cotg \theta \quad (87)$$

Zwróćmy jeszcze uwagę, że przy $t \rightarrow \infty$ stożek $V_{(1)}$ zdąża do prostej N , jak to wynika z równania (82).

Z punktu widzenia metody „Student'a” prosta N jest miejscem geometrycznym populacji próbnych najmniej „prawdopodobnych”. Wylosowanie populacji próbnej, której punkt reprezentacyjny leży blisko tej prostej, zaleca się uważać jako wskazówkę, że gdyby hipoteza $a=0$ była prawdziwą, mielibyśmy do czynienia z niezmiernie rzadkiem zjawiskiem.

Łatwo jest stwierdzić, że twierdzenie takie jest mylne. Weźmy pod uwagę dwa punkty leżące na tej samej hyperkuli L . Pierwszy z nich, P_1 , niech leży na prostej N , a drugi, P_2 —na płaszczyźnie

$$x_1 + x_2 + \dots + x_n = 0 \quad (88)$$

w którą przekształca się stożek $V_{(1)}$ przy $t \rightarrow 0$. Jeśli otoczmy P_1 i P_2 kulami o małych równych sobie promieniach, to z hipotezy $a=0$ wynikać będą równe prawdopodobieństwa wylosowania populacji próbnej z punktem reprezentacyjnym wewnątrz obu kul. Innymi słowami, losując populacje próbne, będziemy jednakowo często napotykali takie, których punkty reprezentacyjne leżą w otoczeniu P_1 jak w otoczeniu P_2 . Jeśli więc wylosowanie populacji w o punkcie reprezentacyjnym P_1 położonym około prostej N należy uważać za zjawisko wyjątkowe, to to samo winno się stosować do każdego innego

punktu leżącego na hyperkuli L o promieniu większym lub równym odległości P_1 od początku układu współrzędnych. Natomiast metoda „Student'a” zaleca uważać populacje próbne o punktach reprezentacyjnych P_2 za najbardziej prawdopodobne.

Widzimy stąd, że ortodoksyjny punkt widzenia nie usprawiedliwia stosowania metody „Student'a”.

Funkcja $\varphi(t)$ jest całką od

$$\left(\frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}}\right)^n e^{-n \frac{x_0^2 + S^2}{2\sigma^2}} dx_1 dx_2 \dots dx_n \quad (89)$$

rozciągająca się na powierzchnię stożka $V_{(1)}$. Zbiory wartości (89) na każdej prostej, przechodzącej przez początek układu współrzędnych, są identyczne. Wynika stąd, że różnice pomiędzy wartościami funkcji $\varphi(t)$, odpowiadającymi różnym wartościom t , wynikają tylko z okoliczności, że powierzchnie stożków $V_{(1)}$ są różne, przy czym mniejszym wartościom t odpowiadają większe powierzchnie stożków i odwrotnie.

Ponieważ z ortodoksyjnego punktu widzenia nie wynika wcale, że miejscem geometrycznym najmniej prawdopodobnych punktów w ma być właśnie prosta N , nic nie stoi na przeszkodzie wybraniu za oś stożków jakiej innej prostej, przechodzącej przez początek układu. Jeśli wybierzemy oś tak, by leżała ona w płaszczyźnie (88) i oznaczmy przez t' cotangens kąta pomiędzy tą osią a każdą inną prostą, przechodzącą przez początek układu współrzędnych, t' będzie cechą zbiorczą populacji próbnej o własnościach identycznych z opisanymi w poprzednim rozdziale.

11. Istnienie cech zbiorczych zapewniających dowolny wynik interpretacji z ortodoksyjnego punktu widzenia.

Niech teraz w_0 będzie dowolna populacja próbna a P_0 dodatnia liczba $\leq \frac{1}{2}$. Oznaczmy przez T_0 pierwiastek równania

$$\int_{T_0}^{\infty} \varphi(t) dt = P_0 \quad (90)$$

Niech U i W oznaczają dwie proste przechodzące przez początek układu współrzędnych, przy czym U przechodzi jeszcze przez punkt w_0 , a druga W tworzy z pierwszą kąt θ , którego cotangens równa się T_0 .

Niech $X_1, X_2 \dots X_n$ będą spólrzędne punktu w_0 , a $\alpha_1, \alpha_2 \dots \alpha_n$ cosinusy kierunkowe prostej W . Winno być:

$$\frac{\sum x_i \alpha_i}{\sqrt{\sum x_i^2}} = \frac{T_0}{\sqrt{1 + T_0^2}} \quad (91)$$

Ponieważ liczby α winny jeszcze spełniać warunek

$$\sum \alpha_i^2 = 1 \quad (92)$$

pewna część tych liczb, mianowicie $n-2$, pozostaje dowolna a dwie pozostałe dają się obliczyć jako funkcje pozostałych, spólrzędnych X_i oraz liczby T_0 .

Przyporządkujemy teraz każdej danej populacji próbnej w o osobnikach $x_1, x_2 \dots x_n$ cechę zbiorczą T , według wzoru

$$\frac{\sum x_i \alpha_i}{\sqrt{\sum x_i^2}} = \frac{T}{\sqrt{1 + T^2}} \quad (93)$$

gdzie liczby α_i ($i=1, 2 \dots n$) spełniają warunki (91) i (92). Łatwo jest sprawdzić, że 1) prawo prawdopodobieństwa na T jest dane przez funkcję „Student'a” $\varphi(T)$ oraz że 2) populacji próbnej w_0 odpowiadać będzie $T=T_0$ tak, że ważnym będzie wzór (90).

Wszystko powyższe zdaje się dostatecznie ilustrować chaos panujący w dziedzinie interpretacji wyników badania statystycznego. Po podaniu w wątpliwość zasady Bayes'a, którą możnaby sformułować i tak, że w razie braku informacji co do prawdopodobieństw *a priori* różnych możliwych hipotez, możemy zakładać, że są one wszystkie sobie równe, wstąpiliśmy na grunt intuicyjny i tu jesteśmy bez wyjścia. Nietylko bowiem zasada, że każda cecha zbiorcza nadaje się do traktowania wiarygodności hipotez z ortodoksyjnego punktu widzenia, jest fałszywa, wątpliwym jest czy wogóle istnieje taka, któraby się do tego celu nadawała.

12. Niewystarczalność ortodoksyjnego punktu widzenia.

Powróćmy jeszcze do naszego przykładu, gdzie wiadomem nam jest, że populacja Ω ulega prawu Gaussa i należy tylko sprawdzić hipotezę H że $a=0$.

Ponieważ prawdopodobieństwo elementarne populacji próbnej w zależy tylko od promienia χ hiperkuli, na której znajduje się odpowiedni do w punkt w przestrzeni n wymiarowej, wydawałoby się mogło, że właśnie

$$\chi = \sqrt{\frac{n}{\sum_{i=1}^n x_i^2}} \quad (94)$$

może służyć za kryterjum wiarygodności hipotezy H .

Nasuwają się tu jednak dwie uwagi.

I. Prawo prawdopodobieństwa dla χ , które łatwo daje się wyznaczyć jest

$$\phi(\chi) = C \chi^{n-1} e^{-\frac{\chi^2}{2\sigma^2}}, \quad (95)$$

gdzie C jest stałe:

$$\frac{1}{c} = \int_0^{\infty} \phi(\chi) d\chi \quad (96)$$

Widzimy, że prawo prawdopodobieństwa $\phi(\chi)$ jest zależne od σ —już jedno to mogłoby utrudnić stosowanie χ do szacowania wiarygodności hipotezy H , przy nieznanym i nieomawianym przez H parametrze σ .

Ale dalej: gdy punkty w o największych prawdopodobieństwach elementarnych grupują się około początku układu współrzędnych, najprawdopodobniejszą wartością cechy χ jest wcale nie zero tylko

$$\chi = \sqrt{n-1} \sigma > 0, \quad (97)$$

przyczem przy znacznych liczebnościach populacji w , wartość ta może być bardzo duża.

Któryż więc typ populacji próbnych w uznać za najbardziej prawdopodobny, za najbardziej potwierdzający hipotezę H ? Czem mamy ten typ charakteryzować?

II. Jasnym jest, że zasada, którą mamy tu przyjąć, nie powinna być w rażącej niezgodzie z intuicją, odwrotnie — zadaniem jej jest być wyrazem matematycznym tej intuicji.

Weźmy teraz na tej samej hiperkuli L dwa punkty w_1 i w_2 , z których pierwszy leżałby jednocześnie na płaszczyźnie

$$x_1 + x_2 + \dots + x_n = 0 \quad (98)$$

a drugi miałby za współrzędne

$$x_1 = x_2 = x_3 \dots = x_n = x_0 > 0 \quad (99)$$

Jeśli uznamy, że za kryterjum wiarygodności hipotezy H służyć nam ma cecha zbiorcza χ , obie te populacje próbne będą jednakowo potwierdzać lub podawać w wątpliwość hipotezę H . Załóżmy, że n — jest bardzo wielkie, 10,000, 1,000,000 lub t. p. i zapytajmy, czy zgodzi się nasza intuicja w jednakowy sposób odnosić się do hipotezy, że $a=0$ po wylosowaniu każdej z tych populacji próbnych w_1 i w_2 . Przypuszczam, że na pytanie to odpowiedź byłaby jednogłośnie i przecząca: Wylosowanie miliona osobników o tej samej (lub prawie) wartości cechy X dodatniej wydaje się wskazywać, że losowa-

nie odbywało się nie z populacji, w której zgodnie z hipotezą H najczęściej spotykają się osobniki o wymiarze cechy X równym zeru, lecz z jakiejś innej, którą charakteryzuje $a > 0$.

Ta uwaga wyduje mi się bardzo pouczającą. Intuicyjne odrzucenie hipotezy H w razie wylosowania populacji próbnej w_2 jest spowodowane nie względem na prawdopodobieństwo tej populacji wynikające z hipotezy H , lecz okolicznością że istnieją inne hipotezy H' , z punktu widzenia których wylosowanie populacji w_2 jest wielokrotnie bardziej prawdopodobne.

Tak więc decydującym momentem jest tu porównanie prawdopodobieństw faktycznie wylosowanej populacji próbnej, wynikających z różnych możliwych hipotez, czyli akurat to, do uniknięcia czego dąży ortodoksyjna metoda sprawdzania hipotez.

Uwaga ta była wzięta za podstawę definicji t. zw. wiarogodności hipotezy¹. Do przedstawienia pierwszych wyników w kierunku rozwinięcia nowej metody oraz ich zastosowań do różnych zagadnień statystyki praktycznej przejdziemy w rozdziale następnym. Między innymi okaże się, że z punktu widzenia metody wiarogodności metoda „Student'a” jest zupełnie uzasadniona.

V. Teoria wiarogodności hipotez.

13. Podstawowe pojęcia i definicje. Niech w oznacza pewien fakt zaobserwowany, a H —hipotezę objaśniającą ten fakt. Będziemy rozróżniali hipotezy proste i złożone. Hipoteza H jest prostą, jeśli wynika z niej zupełnie określone prawdopodobieństwo faktu zaobserwowanego w . Każda inna hipoteza, więc niewystarczająca do obliczenia prawdopodobieństwa faktu w , jest złożoną. Hipotezę złożoną można przekształcić na prostą, jeśli się do niej dołączy kilka dodatkowych założeń, które wraz z założeniami zawartymi w hipotezie, określają prawdopodobieństwo faktu zaobserwowanego. Ponieważ te dodatkowe założenia muszą być w pewnych granicach dowolne, dochodzimy do wniosku, że każdej hipotezie złożonej odpowiada pewien zbiór hipotez prostych, takich, że rozpatrywana hipoteza złożona może być przekształcona w dowolną hipotezę prostą zawartą w tym zbiorze.

Będziemy mówili, że taki zbiór hipotez prostych i hipoteza złożona należą do siebie.

Niech Q oznacza pewien zbiór hipotez prostych, które dla jakichkolwiek powodów uważamy za jedynie możliwe. Wprowadzane

pojęcie wiarogodności hipotezy jest względne i zależy od zbioru dopuszczalnych hipotez Q . Niech h będzie jedną z zawartych w Q hipotez prostych, a P_h — wynikające z niej prawdopodobieństwo faktu zaobserwowanego w . Oznaczmy przez P_Q górny kres liczb P_h dla wszystkich hipotez prostych zbioru Q .

Definicja I. Wiarogodnością hipotezy prostej h ze względu na zbiór hipotez dopuszczalnych Q nazywamy iloraz

$$\lambda_h = \frac{P_h}{P_Q} \quad (100)$$

Niech teraz H będzie hipotezą złożoną, a Q_H należącym do niej zbiorem hipotez prostych, z których każda należy do zbioru Q .

Definicja II. Wiarogodnością hipotezy złożonej H nazywamy λ_H górny kres wiarogodności hipotez prostych należących do zbioru Q_H .

We wszystkich rozpatrzonych dotąd zagadnieniach o ocenie wiarogodności hipotez, interweniujące w powyższych definicjach górne kresy są osiągalne, więc są zwykle maxima.

Prawdopodobieństwa faktu zaobserwowanego, od których jest uzależniona wiarogodność hipotezy, mogą być albo prawdopodobieństwa zwykłe, albo prawdopodobieństwa elementarne.

Zilustrujmy powyższe na paru przykładach.

14. Przykład 1. Niech mamy wylosowaną populację próbną w o n osobnikach

$$x_1, x_2 \dots x_n \quad (101)$$

i niech nas interesuje hipoteza h , że populacja generalna ulega prawu Gaussa

$$y = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-a)^2}{2\sigma^2}} \quad (102)$$

przyczem parametry a i σ posiadają określone wartości. Hipoteza ta jest prostą, bowiem wynika z niej bezpośrednio prawdopodobieństwo elementarne faktu zaobserwowanego, mianowicie

$$\left(\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}}\right)^n e^{-\frac{\sum (x_i - a)^2}{2\sigma^2}} dx_1 dx_2 \dots dx_n \quad (103)$$

Wiarogodność hipotezy h zależy od tego, jakim jest zbiór hipotez dopuszczalnych Q .

¹ Patrz: J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Use and Interpretation of Certain Test Criteria for Purposes of Statistical Inference*. Biometrika Vol. XX — A, 1928.

Może to być np. zbiór założeń identycznych z h lecz o różnych wartościach parametrów a i σ wypełniających przedziały

$$-\infty < a < +\infty \\ 0 \leq \sigma < +\infty$$

Obliczenie wiarygodności hipotezy względem takiego zbioru hipotez dopuszczalnych przedstawia się w sposób następujący. Poszukujemy maximum funkcji dwu zmiennych a i σ

$$Z = \left(\frac{1}{\sigma}\right)^n e^{-\frac{\sum (x_i - a)^2}{2\sigma^2}} \quad (104)$$

Prosty rachunek wykazuje, że maximum zachodzi, gdy

$$a = x_0 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \quad (105)$$

$$\sigma^2 = S^2 = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - x_0)^2,$$

przyczem wartość najwyższa Z równa się

$$\left(\frac{1}{S}\right)^n e^{-\frac{n}{2}} \quad (106)$$

Wobec tego górny kres prawdopodobieństw elementarnych faktu zaobserwowanego, wynikających z hipotez zawartych w Q , wynosi

$$\left(\frac{1}{S\sqrt{2\pi}}\right)^n e^{-\frac{n}{2}} dx_1 dx_2 \dots dx_n \quad (107)$$

a wiarygodność hipotezy h względem zbioru Q

$$\lambda_h = \left(\frac{S}{\sigma}\right)^n e^{-\frac{\sum (x_i - a)^2}{2\sigma^2} + \frac{n}{2}} = \\ = \left(\frac{S}{\sigma}\right)^n e^{-\frac{n}{2} \left(\frac{S^2 + (x_0 - a)^2}{\sigma^2} - 1\right)} \quad (108)$$

Gdyby nas interesowała inna hipoteza, którą oznaczymy literą H , a której sprawdzenie stanowi rozpatrzone wyżej zagadnienie „Student'a”, mianowicie, że populacja generalna ulega prawu Gaussa o zadanej wartości jednego tylko parametru $a = a_1$, to mielibyśmy tu do czynienia z hipotezą złożoną.

W samej rzeczy ze wzoru (102) wynika, że hipoteza H , niewyszczególniająca wartości średniego odchylenia σ , nie wystarcza do wyznaczenia elementarnego prawdopodobieństwa faktu zaobserwowanego. Nadając σ dowolną dodatnią wartość, przekształcamy hipotezę złożoną H na hipotezę prostą.

Jeśli zbiór hipotez dopuszczalnych Q był ten sam co poprzednio, to należąca do H zbiór hipotez prostych składałby się z tych hipotez należących do Q , w których $a = a_1$.

Dla obliczenia wiarygodności hipotezy złożonej H kładziemy we wzorze (108) $a = a_1$ i poszukujemy maximum wyrażenia

$$\left(\frac{S}{\sigma}\right)^n e^{-\frac{n}{2} \left(\frac{S^2 + (x_0 - a_1)^2}{\sigma^2} - 1\right)} \quad (109)$$

rozpatrywanego jako funkcję jednej tylko zmiennej niezależnej, mianowicie σ . Prosty rachunek wykazuje, że maximum jest osiągnięte, gdy

$$\sigma = \sqrt{S^2 + (x_0 - a_1)^2} \quad (110)$$

Podstawiając tę wartość do wzoru (109) otrzymamy wiarygodność hipotezy H , mianowicie

$$\lambda_H = \left(\frac{S}{\sqrt{S^2 + (x_0 - a_1)^2}}\right)^n = \frac{1}{(1 + t^2)^{\frac{n}{2}}} \quad (111)$$

gdzie t jest cechą zbiorczą „Student'a”. Porównyując wzór (111) ze wzorem (44), stwierdzamy z łatwością, że metoda „Student'a” polega w gruncie rzeczy na obliczeniu prawdopodobieństwa, że, losując z jednej z populacji odpowiadających hipotezom prostym należącym do Q_H , otrzymamy populację próbną taką, że obliczona na jej podstawie wiarygodność hipotezy H wypadnie mniejsza lub równa otrzymanej faktycznie wartości λ_H . Notujemy tu tę okoliczność, ale omówimy ją szczegółowo niżej. Zauważymy tu tylko jeszcze, że „najmniej prawdopodobne” z punktu widzenia metody „Student'a” populacje próbne dla których

$$x_1 = x_2 = x_3 = \dots = x_n \quad (112)$$

posiadają tę własność, że obliczona na ich podstawie wiarygodność hipotezy H

$$\lambda_H = 0 \quad (113)$$

15. Przykład 2. Dokonywujemy w sposób niezależny i w identycznych warunkach serji N doświadczeń, przyczem w wyniku każdego doświadczenia może zaistnieć jedno z s zjawisk

$$E_1, E_2, \dots, E_s \quad (114)$$

Niech

$$p_1, p_2, \dots, p_s \quad (115)$$

oznaczają prawdopodobieństwa poszczególnych możliwych wyników każdego z do-

świadczeń, tak że p_i oznacza prawdopodobieństwo, że w wyniku doświadczenia zaistnieje zjawisko E_i . Wobec tego że zjawiska (114) są jedynie możliwe

$$\sum_{i=1}^s p_i = 1 \quad (116)$$

Wynik serji N doświadczeń możnaby przedstawić podając s liczb

$$n_1, n_2, \dots, n_s \quad (117)$$

zaistnień każdego ze zjawisk (114), tak że np. n_i oznacza liczbę zaistnień zjawiska E_i w ciągu całej serji doświadczeń. Oczywiście, że suma wszystkich liczb (117) równa się N . Wynik serji doświadczeń przedstawiony liczbami (117) oznaczmy literą w .

Hipoteza prosta dotycząca prawdopodobieństw (115) musiałaby wyszczególniać te liczby. Przykładów podobnych hipotez dostarcza nam obficie genetyka, przyczem typpowem zagadnieniem jest następujące:

Rozpatruje się pewne cechy organizmów, mechanizm dziedziczenia których (liczba odnośnych genów, geny warunkujące i t. p.) jest jeszcze niejasny, a natomiast istnieją pewne dotyczące tego mechanizmu hipotezy. Skrzyżowanie dwóch odnośnych organizmów i uzyskanie pokolenia zstępnego o N osobnikach stanowi to, co nazwaliśmy serją doświadczeń. Pokolenie zstępne rozpada się pod względem interesujących nas cech na kilka (s) typów, przyczem hipoteza genetyczna co do mechanizmu dziedziczenia przypisuje każdemu typowi prawdopodobieństwo p_i , że jakiś dany osobnik będzie właśnie do tego typu należał.

Matematyczne sprawdzenie podobnej hipotezy genetycznej sprowadza się do sprawdzenia matematycznej części tej hipotezy, mianowicie, że prawdopodobieństwa, iż osobnik pokolenia zstępnego będzie należał do poszczególnych możliwych typów, są właśnie takie jak te, które wynikają z hipotetycznego schematu dziedziczenia. Może się przytem okazać, że schemat dziedziczenia jest fałszywy, ale prowadzi do prawdziwych wartości prawdopodobieństw (115). Okoliczność ta jednak nie może nas bliżej interesować.

Za zbiór hipotez dopuszczalnych przyjmujemy zbiór Q zawierający każdą hipotezę co do wartości liczb (115), byleby żadna z tych liczb nie była ujemną oraz by spełniały one warunek (116).

Prawdopodobieństwo zaobserwowanego wyniku serji doświadczeń w , wynikające

z jakiejś hipotezy h wyszczególniającej liczby (115), dane jest przez znany wzór, t. zw. wielomianowy

$$P_h = \frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_s!} p_1^{n_1} p_2^{n_2} \dots p_s^{n_s} \quad (118)$$

Dla odnalezienia maximum P_h wystarczy oczywiście poszukiwać maximum iloczynu

$$p_1^{n_1} p_2^{n_2} \dots p_s^{n_s} \quad (119)$$

lub nawet logarytmu tego iloczynu. Prosty rachunek wskazuje, że maximum jest osiągnięte, gdy

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad (i = 1, 2, \dots, s) \quad (120)$$

Obliczenie P_h nie napotyka teraz na żadne trudności i otrzymujemy ostatecznie

$$\lambda_h = \frac{p_1^{n_1} p_2^{n_2} \dots p_s^{n_s}}{n_1^{n_1} n_2^{n_2} \dots n_s^{n_s}} N^N, \quad (121)$$

wzór na wiarogodność hipotezy prostej dotyczącej prawdopodobieństw (115).

Praktyka statystyczna dostarcza niezmiernie licznych przykładów hipotez złożonych a dotyczących prawdopodobieństw (115). Przytoczymy tu parę takich zagadnień.

16. Przykład 3. Pierwsze zagadnienie dotyczyć będzie zależności lub niezależności pewnych cech osobników lub zjawisk. Niech nas interesują dwie cechy indywidualne X i Y osobników pewnej populacji W .

Pod względem cechy X populacja W rozpada się na k grup charakteryzowanych wymiarami cechy X

$$x_1, x_2, \dots, x_k \quad (122)$$

zaś pod względem cechy Y — na l grup odpowiadających wymiarom tej cechy

$$y_1, y_2, \dots, y_l \quad (123)$$

Oznaczmy przez p_{si} prawdopodobieństwo, że wylosowany z populacji W osobnik posiadać będzie obie cechy o wymiarach odpowiednio x_s i y_i . Rozpatrujemy wymiary cech X i Y osobników populacji generalnej jako zmienne ewentualne i sprawdzamy hipotezę, czy są one współzależne. Ponieważ definicja współzależności zmiennych jest negatywna — mówimy, że dwie zmienne są zależne, jeśli nie są one niezależne, sprawdzając będziemy hipotezę o niezależności zmiennych X i Y .

Populację próbną, wylosowaną z generalnej W , oznaczmy literą w i przedstawimy w postaci tablicy korelacyjnej

$$(124)$$

	x_1	x_2	x_3		x_k	
y_1	n_{11}	n_{21}	n_{31}		n_{k1}	n_{o1}
y_2	n_{12}	n_{22}	n_{32}		n_{k2}	n_{o2}
y_3	n_{13}	n_{23}	n_{33}		n_{k3}	n_{o3}
y_l	n_{1l}	n_{2l}	n_{3l}		n_{kl}	n_{ol}
	n_{1o}	n_{2o}	n_{3o}		n_{ko}	

w której n_{st} oznacza liczbę tych osobników populacji próbnej, które posiadały obie cechy o wymiarach x_s i y_t ; n_{ot} oznacza tu liczbę tych osobników, które miały $Y=y_t$, wreszcie n_{so} — liczbę osobników mających $X=x_s$. Liczbę wszystkich osobników populacji w oznaczmy literą N . Jasnym jest że

$$(125)$$

$$\sum_{i=1}^k n_{it} = n_{ot}$$

$$\sum_{j=1}^l n_{sj} = n_{so}$$

$$\sum_{i=1}^l n_{oi} = \sum_{j=1}^k n_{jo} = N$$

Gdyby chodziło o wiarygodność hipotezy prostej dotyczącej prawdopodobieństw p_{st} , moglibyśmy skorzystać bezpośrednio ze wzoru (121), który przedstawiałby się teraz

$$\lambda_h = N^N \prod_{i=1}^k \prod_{j=1}^l \left(\frac{p_{ij}}{n_{ij}} \right)^{n_{ij}} \quad (126)$$

Jeśli teraz to ma być jedna z hipotez ze zbioru Q_H należącego do hipotezy złożonej H , mianowicie że obie cechy X i Y są niezależne, to liczby p_{ij} winny spełniać pewne warunki. Niech p_{so} oznacza prawdopodobieństwo, że wylosowany z populacji generalnej osobnik posiadać będzie cechę $X=x_s$ oraz p_{ot} — prawdopodobieństwo, że wylosowany

z tejże populacji osobnik będzie miał $Y=y_t$. Jeśli cechy X i Y są niezależne, to dla każdej pary wartości na s i t ($s=1, 2, \dots, k$; $t=1, 2, \dots, l$) będziemy mieli

$$p_{st} = p_{so} p_{ot} \quad (127)$$

i odwrotnie, jeśli liczby p_{st} dla każdej pary wartości na s i t spełniają równanie (127), gdzie p_{so} i p_{ot} są dowolne liczby nieujemne i takie, że

$$\sum_{s=1}^k p_{so} = \sum_{t=1}^l p_{ot} = 1 \quad (128)$$

to cechy X i Y są niezależne. Inaczej mówiąc, hipoteza H jest identyczną z założeniem, że każde prawdopodobieństwo p_{st} jest iloczynem liczb p_{so} i p_{ot} nieujemnych i spełniających (128).

Aby wymienić jakąś określoną hipotezę prostą należąca do zbioru Q_H , należy tedy wymienić wartości liczb p_{os} i p_{to} , które pozwolą obliczyć wartości prawdopodobieństw p_{st} . Wiarygodność takiej hipotezy prostej otrzymamy, podstawiając do (126) wartości prawdopodobieństw p_{ij} w funkcji p_{io} i p_{oj} ze wzoru (127). Mamy w ten sposób z łatwością

$$\lambda = N^N \frac{\prod_{i=1}^k p_{io}^{n_{io}} \prod_{j=1}^l p_{oj}^{n_{oj}}}{\prod_{i=1}^k \prod_{j=1}^l n_{ij}^{n_{ij}}} \quad (129)$$

Dla obliczenia wiarygodności hipotezy złożonej H o niezależności cech X i Y wystarczy teraz rozpatrywać λ jako funkcje zmiennych

$$\begin{matrix} p_{1o} & p_{2o} & \dots & p_{ko} \\ p_{o1} & p_{o2} & \dots & p_{ol} \end{matrix} \quad (130)$$

spełniających warunki (128) i obliczyć maksimum. Jak łatwo stwierdzić, λ osiąga maksimum, gdy

$$p_{io} = \frac{n_{io}}{N}, \quad p_{oj} = \frac{n_{oj}}{N}. \quad (131)$$

Podstawiając te wartości do wzoru (129) otrzymujemy wiarygodność hipotezy H

$$\lambda_H = \frac{\prod_{i=1}^k n_{io}^{n_{io}} \prod_{j=1}^l n_{oj}^{n_{oj}}}{N^N \prod_{i=1}^k \prod_{j=1}^l n_{ij}^{n_{ij}}} \quad (132)$$

Gdyby na podstawie obliczenia wiarygodności i w myśl zasad, które zostaną wyłożone niżej, hipoteza o niezależności zmiennych

nych była uznana za niewiarogodną, można przystąpić do następnego etapu badania statystycznego, polegającego na opisanu zależności zmiennych X i Y , które może polegać na obliczeniu współczynnika korelacji, lub t. p. Zaznaczyć należy, że łączenie obu zagadnień o istnieniu zależności oraz o jej opisanu nie jest poprawne i często prowadzi do mylnych wniosków. Np. gdy współczynnik korelacji, obliczony na podstawie bardzo małej liczby spostrzeżeń, wypada dość duży, wnioskuje się często, że zmienne są zależne. Aby uwypuklić pochoptions takiego wniosko- wania, weźmy pod uwagę przypadek krańco- wy, gdy zaobserwowano tylko dwa osobniki o wymiarach cech X i Y odpowiednio

$$\begin{array}{l} x_1 \ y_1 \\ x_2 \ y_2 \end{array} \quad (133)$$

przyczem $x_1 \neq x_2$ i $y_1 \neq y_2$. Współczynnik korelacji obliczony dla tej populacji próbnej będzie, jak łatwo sprawdzić, równać się ± 1 , jasnym jednak jest, że samo istnienie współ- zależności jest jeszcze bardziej niż wątpliwe. Zauważmy jeszcze, że popularny wzór na t. zw. średni błąd współczynnika korelacji, mianowicie

$$\frac{1 - r^2}{\sqrt{N}} \quad (134)$$

dałby w tym przypadku wynik równy zeru, co w myśl rozpowszechnionego mniemania wskazywałoby na bezwzględną pewność, że zmienne X i Y są współzależne i współczyn- nik korelacji pomiędzy nimi równy jest jedności.

Nonsens ten jednak związany jest także z okolicznością, że wzór (134) jest tylko przybliżony i stosowny tylko przy więk- szych wartościach liczby N . Ważność tego wzoru zależy jednak nie tylko od wielkości liczb N i w danej chwili trudno jest warunki tej ważności sprecyzować. Niewątpliwym jest tylko fakt, że się go często stosuje przy zbyt małych liczebnościach populacji gene- ralnej. We wspomnianym przypadku dwóch spostrzeżeń wiarygodność hipotezy o nie- zależności równa się $\frac{1}{4}$.

Jeśli współczynnik korelacji r jest mały, często popełnia się błędy przez przyjęcie hipotezy o niezależności zmiennych, i to nie- tylko w tych przypadkach, gdy regresja jest krzywolinijna. Ciekawym jest np., że współ- czynnik korelacji pomiędzy zjawiskiem śmierci na dyfteryt a zastosowaniem szcze-

ponki wynosi około 0,1605¹, więc jest bar- dzo mały, gdy wiarygodność hipotezy o nie- zależności pomiędzy obu faktami jest—już przy małej liczbie spostrzeżeń—znikoma.

17. Przykład 4. Jako drugie zastosowanie wzoru (118) rozpatrzmy zagadnienia następu- jące. Mamy dwie populacje generalne W_1 i W_2 i wylosowane z nich populacje próbne w_1 i w_2 . Wszystkie te populacje są podzielone pod względem jakiejś cechy indywidualnej osobni- ków na s kategorii, przyczem prawdopodo- bieństwa, że wylosowany osobnik należeć będzie do każdej z tych kategorii, będą dla obu populacyj odpowiednio

$$\begin{array}{l} p_1, p_2, \dots, p_s \\ q_1, q_2, \dots, q_s \end{array} \quad (135)$$

tak że np. p_1 oznacza, że osobnik wyloso- wany z W_1 należeć będzie do kategorii pierwszej, zaś q_1 oznaczać będzie analogiczne prawdopodobieństwo dla osobnika wyloso- wanego z W_2 i t. d.

Oczywiście

$$\sum_{i=1}^s p_i = \sum_{i=1}^s q_i = 1. \quad (136)$$

Niech N i M oznaczają liczebności populacyj próbnych w_1 i w_2 , oraz

$$\begin{array}{l} n_1, n_2, \dots, n_s \\ m_1, m_2, \dots, m_s \end{array} \quad (137)$$

liczby tych osobników obu populacyj, które należą do każdej z s kategorii.

Zagadnienie, które nas interesuje, polega na sprawdzeniu hipotezy H , że skład obu populacyj generalnych był identyczny, to znaczy, że

$$p_i = q_i \quad (i = 1, 2, \dots, s). \quad (138)$$

Jeśli chodzi o zagadnienia statystyki praktycz- nej, które prowadzą do sprawdzania podob- nych hipotez, to możnaby tu zacytować py- tania o różnicy w składzie narodowościowym czy też rasowym poszczególnych okolic, jeśli się o nich chce sądzić np. na podstawie po- chodzących z nich poborowych, i t. p.

W selekcji mamy również do czynienia z zagadnieniami analogicznymi, gdy się chce sprawdzić, czy przeprowadzona na jakąś ce- che selekcja dała istotne wyniki, czy nie.

Gdyby liczby (135) były wymienione przez jakąś hipotezę prostą, prawdopodobieństwo

wylosowania populacji próbnych (137) równałoby się (139)

$$P_h = \frac{N! M!}{n_1! n_2! \dots n_s! m_1! \dots m_s!} \hat{p}_1^{n_1} \hat{p}_2^{n_2} \dots \hat{p}_s^{n_s} q_1^{m_1} q_2^{m_2} \dots q_s^{m_s} \quad (139)$$

Niech zbiór hipotez dopuszczalnych Q zawiera każdą hipotezę wymieniającą wartości liczb (135), byleby były one nieujemne i speł-

niały warunek (136). W tych warunkach P_Q , maksymalna wartość P_h równa się, jak łatwo jest sprawdzić (140)

$$P_Q = \frac{N! M!}{n_1! \dots n_s! m_1! \dots m_s!} \frac{n_1^{n_1} n_2^{n_2} \dots n_s^{n_s}}{N^N} \frac{m_1^{m_1} m_2^{m_2} \dots m_s^{m_s}}{M^M} \quad (140)$$

Skąd wiarogodność hipotezy prostej h , wymieniającej wartości liczb \hat{p} i q , równa się (141)

$$\lambda_h = \frac{\hat{p}_1^{n_1} \hat{p}_2^{n_2} \dots \hat{p}_s^{n_s} q_1^{m_1} q_2^{m_2} \dots q_s^{m_s}}{n_1^{n_1} n_2^{n_2} \dots n_s^{n_s} m_1^{m_1} m_2^{m_2} \dots m_s^{m_s}} N^N M^M \quad (141)$$

Hipotezy proste ze zbioru należącego do hipotezy złożonej H o identyczności populacji generalnych W_1 i W_2 charakteryzują się równościami (138).

Kładąc we wzorze (141) $\hat{p}_i = q_i$, otrzymamy wzór na wiarogodność takiej hipotezy prostej, mianowicie (142)

$$\lambda = \frac{\hat{p}_1^{n_1+m_1} \hat{p}_2^{n_2+m_2} \dots \hat{p}_s^{n_s+m_s}}{n_1^{n_1} n_2^{n_2} \dots n_s^{n_s} m_1^{m_1} m_2^{m_2} \dots m_s^{m_s}} N^N M^M \quad (142)$$

Aby uzyskać wzór na wiarogodność hipotezy H wystarczy znaleźć maximum wyrażenia

(142). Kierując się wskazaną już wyżej metodą, znajdujemy z łatwością (143)

$$\lambda_H = \frac{(n_1 + m_1)^{n_1 + m_1} (n_2 + m_2)^{n_2 + m_2} \dots (n_s + m_s)^{n_s + m_s}}{n_1^{n_1} n_2^{n_2} \dots n_s^{n_s} m_1^{m_1} m_2^{m_2} \dots m_s^{m_s}} \frac{N^N M^M}{(N + M)^{N + M}} \quad (143)$$

18. Kontrola błędów przy sprawdzaniu hipotez. Przy interpretacji wyników badania statystycznego możemy popełnić błędy dwóch rodzajów: 1) możemy przyjąć hipotezę fałszywą albo 2) odrzucić hipotezę prawdziwą.

Ta metoda interpretacji będzie dobra, która daje możność kontrolowania obu rodzajów błędów.

Błędy drugiego rodzaju dają się bardzo łatwo kontrolować i mianowicie można wskazać wiele sposobów, których stosowanie zagwarantuje dowolnie małe prawdopodobieństwo popełnienia takiego błędu.

Niech h będzie hipotezą prostą a w populacją próbną, którą określają N liczb:

$$x_1, x_2, \dots, x_n \quad (144)$$

Jak wyżej, będziemy reprezentowali tę populację punktem w w przestrzeni N -wymiarowej o współrzędnych (144). Hipoteza h przyporządkowuje każdemu takiemu punktowi prawdopodobieństwo P_{hw} . Niech E ozna-

cza zbiór punktów w , który niekoniecznie musi wypełniać całą przestrzeń. Oznaczmy teraz przez E_α taką część zbioru E , by suma (wzgl. całka) liczb P_{hw} , rozciągająca się na punkty tego zbioru E_α , była $\leq \alpha$, gdzie α jest dowolnie małą dodatnią liczbą.

Gdybyśmy się teraz umówili odrzucać zawsze hipotezę h , kiedy wylosowana populacja próbna należeć będzie do zbioru E_α , to prawdopodobieństwo popełnienia błędu rodzaju drugiego byłoby mniejsze od α .

W rzeczy samej, niech \hat{p} oznacza prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej. Jest to prawdopodobieństwo współistnienia dwóch zjawisk: zjawiska A , polegającego na tem, że sprawdzana hipoteza okaże się prawdziwą i zjawiska B , że się ją po zastosowaniu proponowanego kryterium odrzuci. Stosując twierdzenie o prawdopodobieństwie współistnienia zjawisk możemy napisać, że prawdopodobieństwo \hat{p} równe jest prawdopodobieństwu $P\{A\}$ zjawiska A pomnożonemu przez prawdopodobieństwo

$P\{B(A)\}$ zjawiska B , obliczone w założeniu, że zjawisko A już zaistniało:

$$p = P\{A\} P\{B(A)\} \quad (145)$$

Prawdopodobieństwo $P\{A\}$ jest nam nieznanne, jednak z całą pewnością jest ono < 1 , wobec czego

$$p < P\{B(A)\} \quad (146)$$

Prawa strona tej nierówności równa jest właśnie sumie liczb P_{hw} , rozciągającej się na punkty zbioru E_α , wobec czego

$$p < \alpha \quad (147)$$

Wszystko to jest ważnem dla dowolnego zbioru E_α . Okoliczność tę można wykorzystać do kontrolowania błędów rodzaju pierwszego. To ostatnie zadanie jest daleko trudniejsze. Jedyne, zdaje się, co możemy tu zrobić, to załączyć do zbioru E_α takie punkty—populacje próbne, którym można przyporządkować inne hipotezy proste h' , z punktu widzenia których populacje owe są daleko bardziej prawdopodobne niż z punktu widzenia sprawdzanej hipotezy h , co, jak stwierdziliśmy wyżej, jest zgodne z naszą intuicją.

Inaczej mówiąc reguła postępowania, która się przy sprawdzaniu hipotez sama w sposób naturalny nasuwa, polegałaby na następującem:

Każdemu punktowi w zbioru E przyporządkowujemy liczbę λ_{hw} —wiarogodność sprawdzanej hipotezy i rozpatrujemy takie punkty tego zbioru dla których

$$\lambda_{hw} \leq a \quad (148)$$

gdzie a jest pewną stałą liczbą

$$0 < a < 1 \quad (149)$$

Niech $E(a)$ oznacza zbiór takich punktów, a $P(a)$ —sumę liczb P_{hw} rozciągającą się na punkty należące do $E(a)$. Jasnym jest, że $P(a)$ maleje razem z a . Można zatem wybrać a tak małym by $P(a) \leq \alpha$.

Jeśli teraz przyjmiemy regułę odrzucania hipotezy h za każdym razem, gdy populacja próbna okaże się należącą do zbioru $E(a)$, unikniemy przyjmowania takich hipotez, które intuicyjnie wydają się niewiarogodne i będziemy mieli pewność, że częstotliwość odrzucania hipotez prawdziwych będzie mniejsza od α —liczby dowolnie małej, przez nas samą wybranej.

19. Przykład. Objasnijmy wszystko powyższe na przykładzie. Niech mamy urnę zawierającą ogółem trzy kule, z których pewna część jest biała, a reszta—czarna. Z urny tej losujemy kule trzykrotnie, wkładając wylosowaną kulę z powrotem do urny przed każdym następnem losowaniem. Niech w wyniku losowania okaza się dwie kule białe i jedna czarna i niech chodzi nam o sprawdzenie hipotezy h , że urna zawiera jedną kulę białą i dwie czarne. Możliwą jest również inna hipoteza prosta h_2 , mianowicie, że urna zawiera dwie kule białe i jedną czarną. Prawdopodobieństwa faktu zaobserwowanego wynikające z tych obu hipotez równe są odpowiednio

$$P_1 = 3 \left(\frac{1}{3}\right)^2 \frac{2}{3} \quad \text{i} \quad P_2 = 3 \left(\frac{2}{3}\right)^2 \frac{1}{3}$$

Ponieważ $P_2 > P_1$, wiarogodność hipotezy h_1 równa się

$$\lambda_1 = \frac{P_1}{P_2} = \frac{1}{2} = a$$

Dajmy na to, że gotowi jesteśmy odrzucać hipotezy, których wiarogodność jest równa, lub mniejsza od połowy. Dla obliczenia górnej granicy prawdopodobieństwa odrzucenia hipotezy prawdziwej zdajmy sobie sprawę ze zbioru E , który odpowiada hipotezie h_1 . Jeśli urna istotnie zawiera jedną białą kulę i dwie czarne, to w wyniku trzykrotnego losowania możemy otrzymać

$$\begin{aligned} x &= 0 \text{ kul białych, albo} \\ x &= 1 \text{ " " " } \\ x &= 2 \text{ " " " } \\ x &= 3 \text{ kul białych.} \end{aligned}$$

Populacja próbna może być w obecnym przypadku charakteryzowana tylko jedną liczbą x i odpowiednich punktów reprezentacyjnych w jest cztery. Dla ustalenia zbioru $E(a)$ wypada obliczyć odpowiadającą każdemu takiemu punktowi wiarogodność hipotezy h .

Zaczynamy od obliczenia wynikających z tej hipotezy prawdopodobieństw czterech wyników losowania charakteryzowanych wartościami x . Są to odpowiednio:

$$P_{h,0} = \left(\frac{2}{3}\right)^3; \quad P_{h,1} = 3 \left(\frac{2}{3}\right)^2 \frac{1}{3};$$

$$P_{h,2} = 3 \frac{2}{3} \left(\frac{1}{3}\right)^2; \quad P_{h,3} = \left(\frac{1}{3}\right)^3.$$

Gdyby w wyniku losowania okazało się że $x=0$, to znaczy że byłyby wylosowane

trzy kule czarne, największe prawdopodobieństwo tego faktu wynikałoby z hipotezy, że urna zawiera same tylko kule czarne. Prawdopodobieństwo to równa się 1, wobec czego wiarygodność sprawdzanej hipotezy odpowiadająca punktowi $x=0$, równa się

$$\lambda_0 = \frac{P_{h,0}}{1} = \left(\frac{2}{3}\right)^3$$

Gdyby wylosowano $x=1$ kulę białą i 2 kule czarne, największe prawdopodobieństwo tego faktu wynikałoby z hipotezy h_1 , że urna zawiera jedną kulę białą i dwie czarne. Równałoby się ono $P_{h,1}$, skąd wiarygodność hipotezy h_1 , odpowiadająca punktowi $x=1$ byłaby równa

$$\lambda_1 = 1$$

Analogicznie odnajdujemy, że wiarygodność hipotezy h_1 odpowiadająca punktowi $x=2$ i $x=3$ równa się odpowiednio

$$\lambda_2 = \frac{1}{2}, \quad \lambda_3 = \left(\frac{1}{3}\right)^3$$

Przeglądając te rachunki, stwierdzamy, że tylko jeden z czterech możliwych wyników losowania z urny, której skład odpowiada hipotezie h_1 nadaje wiarygodności tej hipotezy wartość $\lambda > \frac{1}{2}$. Jest to wynik charakteryzowany liczbą $x=1$. Prawdopodobieństwo tego wyniku wynikające z hipotezy h_1 zostało już odnalezione wyżej, $P_{h,1} = \left(\frac{2}{3}\right)^2 = \frac{4}{9}$. Zatem prawdopodobieństwo, że losując z urny przewidzianej w hipotezie h_1 otrzymamy wynik, któremu odpowiadać będzie $\lambda \leq \frac{1}{2}$ równa się $1 - \frac{4}{9} = \frac{5}{9}$.

Gdybyśmy więc przyjęli regułę odrzucania hipotezy h_1 za każdym razem, gdy wiarygodność tej hipotezy wypadnie $\leq \frac{1}{2}$, częstotliwość błędów, polegających na odrzuceniu hipotezy prawdziwej, mogłaby się w nieprzychylnych warunkach zbliżać do $\frac{5}{9}$.

Jasnym jest, że odrzucanie hipotezy h_1 w tych warunkach byłoby zbyt ryzykownem. Zresztą wiarygodność tej hipotezy jest przecież bardzo duża.

Sprawa prawdopodobieństwa odrzucenia hipotezy prawdziwej komplikuje się nieco, jeśli sprawdzana hipoteza jest złożona. Komplikacja pochodzi stąd, że hipoteza taka nie

przypisuje punktom w określonych prawdopodobieństw. Postępujemy w takich razach w sposób następujący. Niech H oznacza sprawdzaną hipotezę złożoną, a h — jedną z hipotez prostych ze zbioru należącego do H . Obliczamy wynikające z h prawdopodobieństwo P_h , że w wyniku losowania otrzymamy populację próbną, której będzie odpowiadać wiarygodność hipotezy H mniejsza lub równa α . Liczba P_h może być zależna od wybranej hipotezy prostej h . Niech P_0 oznacza górny kres liczb P_h . Liczba P_0 posiada tę własność, że jakakolwiek hipoteza prosta ze zbioru należącego do H byłaby prawdziwą, prawdopodobieństwo, że wynik losowania da wiarygodność hipotezy H mniejszą lub równą α , będzie nie większe od P_0 . Wobec tego prawdopodobieństwo popełnienia błędu rodzaju drugiego będzie mniejsze od P_0 .

Zaznaczyć należy, że we wszystkich zbędnych dotąd przypadkach P_h okazało się niezależnem od h .

20. Prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej. Jak to wynika z powyższego, jednym z zagadnień o kardynalnej ważności w kwestji interpretacji wyników badania statystycznego jest ustalenie związku zachodzącego pomiędzy wiarygodnością λ_0 hipotezy H a prawdopodobieństwem P , że losując z populacji przewidzianej przez tę hipotezę, otrzymamy populację próbną taką, że obliczona na jej podstawie wiarygodność hipotezy H okaże się $\leq \lambda_0$.

Zagadnienie to zostało już dla szeregu przypadków rozwiązane, jednak są to przeważnie rozwiązania przybliżone, ważne dla bardzo licznych populacji próbnych¹. Jeśli zaś chodzi o małe populacje próbne, który to przypadek jest przecież najważniejszym, to możnaby tu przytoczyć chyba tylko zagadnienie „Student'a”.

Zaznaczyć bowiem należy, że całka „Student'a” w postaci

$$2 \int_{t_1}^{\infty} \varphi(t) dt \quad (150)$$

jest niczem innym tylko interesującym nas w tej chwili prawdopodobieństwem, że losując z jakiegokolwiek ulegającej prawu Gaussa populacji, dla której średnia a posiada hipotetyczną wartość, otrzymamy populację próbną

¹ Patrz w tej kwestji: J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Use and Interpretation of Certain Test Criteria for Purposes of Statistical Inference* Biometrika, Vol. XX—A oraz J. Neyman: *Contribution to the Theory of Certain Test Criteria*. Biuletyn Międzynarodowego Instytutu Statystycznego, Warszawa 1929.

taką, że obliczona na jej podstawie wiarogodność sprawdzanej hipotezy będzie mniejsza lub równa

$$\frac{1}{(1+t_1^2)^{\frac{n}{2}}} \quad (151)$$

Jeśli więc mamy do czynienia z hipotezą złożoną H , dotyczącą średniej arytmetycznej w populacji ulegającej prawu Gaussa, to zagadnienie sprawdzenia tej hipotezy jest rozwiązane całkowicie dla wszelkich populacji próbnych. Niestety najczęściej nie mamy żadnej pewności co do prawa prawdopodobieństwa, któremu dana populacja generalna ulega i w związku z tem chodzi nam zwykle o sprawdzenie bardziej złożonej hipotezy H_1 mianowicie, że średnia wartość populacji generalnej (ulegającej prawu Gaussa, lub nie) posiada jakąś wartość przewidzianą, a_1 .

Zagadnienie to dla małych populacji próbnych nie zostało dotąd rozwiązane. Rozwiązanie przybliżone dla przypadku bardzo licznych populacji próbnych znajduje się w cytowanej już pracy autora ogłoszonej w Biuletynie Międzynarodowego Instytutu Statystycznego. Poniżej przytoczę kilka publikowanych już wyników w dziedzinie sprawdzania hipotez, przychem będę cytował miejsce pierwotnego ogłoszenia (dwie cytowane już poprzednio prace) dla krótkości albo „J. N. i E. S. P.” albo „J. N.”

Hipoteza dotycząca wartości średniej arytmetycznej w populacji generalnej.

a) Dla małych populacji próbnych (do stu osobników) i przy założeniu aktualności prawa Gaussa, wiarogodność i prawdopodobieństwo błędu drugiego rodzaju szacuje się wzorami odpowiednio (151) i (150). (J. N. i E. S. P.). Rozwiązanie jest w przybliżeniu ważne i dla populacji ulegających prawu zlekką różniącemu się od normalnego.

b) Dla populacji licznych i przy założeniu dowolnego prawa prawdopodobieństwa logarytm dziesiętny wiarogodności hipotezy równa się w przybliżeniu

$$\log \lambda = -0,21715 \times \frac{(x_0 - a)^2}{S^2} N = -0,21715 \times \chi^2 \quad (152)$$

gdzie a oznacza hipotetyczną wartość średniej w populacji generalnej, x_0 — średnią w populacji próbnej, S średnie odchylenie i N —

liczebność tejże populacji. Prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej szacujemy wartością całki

$$\frac{2}{\sqrt{2\pi}} \int_{\chi}^{\infty} e^{-\frac{t^2}{2}} dt \quad (153)$$

gdzie χ oblicza się ze wzoru (152) (J. N.).

Hipoteza o niezależności. Wzór na wiarogodność hipotezy ważny dla dowolnych populacji podany jest wyżej (132). Prawdopodobieństwo błędu drugiego rodzaju umiemy szacować tylko w przypadku liczniejszych populacji próbnych (N = około 100 i wyżej). Wzór odpowiedni dany jest przez J. N. i E. S. P., mianowicie

$$P\chi = \frac{\int_{\chi}^{\infty} t^S e^{-\frac{t^2}{2}} dt}{\int_0^{\infty} t^S e^{-\frac{t^2}{2}} dt} \quad (154)$$

gdzie $S = k + l - 4$, a znów k i l oznaczają odpowiednio liczbę kolumn i liczbę wierszy w tablicy korelacyjnej, a χ oblicza się w sposób następujący. Korzystając z oznaczeń piszemy

$$q_{ij} = \frac{n_{i0} n_{0j}}{N} \quad (155)$$

potem

$$\chi^2 = \sum_{ij} \frac{(n_{ij} - q_{ij})^2}{n_{ij}} \quad (156)$$

Jeśli populacja próbna jest liczna, to do obliczania wiarogodności hipotezy o niezależności może służyć przybliżony wzór

$$\lambda_H = e^{-\frac{\chi^2}{2}} \quad (157)$$

Hipoteza dotycząca wartości współczynnika korelacji. Zagadnienie zostało rozwiązane tylko dla licznych populacji i to w sposób przybliżony. (J. N.). Wzór na wiarogodność hipotezy ma postać (157), prawdopodobieństwo popełnienia błędu drugiego rodzaju szacuje się wartością całki (153). Dla obliczenia interwenjującej w obu wzorach χ postępujemy tak: niech R oznacza hipotetyczną wartość współczynnika korelacji, S_x i S_y — średnie

U w a g a. Często nadarzające się w praktyce zagadnienie o porównanie dwóch średnich arytmetycznych cech np. Y i Z może być rozwiązane za pomocą wzorów (150) do (155). Wystarczy oznaczyć przez X różnicę pomiędzy Y i Z i postępować jak wyżej wskazańo.

odchylenia zmiennych X i Y obliczone dla populacji próbnej i oznaczmy ogólnie przez

$$r_{ab} = \frac{\sum (x - x_0)^a (y - y_0)^b}{N S_x^a S_y^b} \quad (158)$$

gdzie a i b oznaczają dowolne liczby, x_0 i y_0 — średnie wartości cechy X i Y u osobników populacji próbnej, a suma w liczniku rozciąga się na wszystkie osobniki tejże populacji. Jeśli $a = b = 1$, to r_{11} jest zwykłym współczynnikiem korelacji, obliczonym dla populacji próbnej. Po przyjęciu tych oznaczeń χ oblicza się ze wzoru

$$\chi^2 = \frac{N(R - r_{11})^2}{r_{22} - r_{11}(r_{31} + r_{13}) + \frac{1}{4}r_{11}^2(r_{40} + 2r_{22} + r_{34})} \quad (159)$$

Hipoteza dotycząca współczynnika regresji. (J. N.) Warunki ważności rozwiązania są te same co wyżej. Wzory przybliżone dla wiarygodności hipotezy i górnej granicy prawdopodobieństwa błędu drugiego rodzaju są znów te same (157) i (153). Natomiast χ oblicza się ze wzoru

$$\chi^2 = \frac{N(A - a)^2}{r_{22} - 2r_{11}r_{31} + r_{11}^2r_{40}} \frac{S_x^2}{S_y^2} \quad (160)$$

gdzie A oznacza wartość hipotetyczną a a — wartość współczynnika regresji obliczoną z populacji próbnej.

Hipoteza o identyczności składu dwóch populacji generalnych, z których były wylosowane dwie populacje próbne. Dokładna wartość wiarygodności tej hipotezy dla dowolnych populacji próbnych była podana wyżej (143). Wzór na oszacowanie prawdopodobieństwa błędu drugiego rodzaju (J. N. i E. S. P.) jest wyprowadzony tylko dla licznych populacji.

Prócz oznaczeń, którychśmy używali przy poprzednim rozważaniu tej hipotezy, wprowadzimy jeszcze następujące: niech

$$r_i = \frac{n_i + m_i}{N + M} \quad (161)$$

dla wszystkich $i = 1, 2, \dots, s$. Prawdopodobieństwo popełnienia błędu drugiego rodzaju oblicza się ze wzoru

$$\frac{\int_{\chi}^{\infty} t^{s-2} e^{-\frac{t^2}{2}} dt}{\int_0^{\infty} t^{s-2} e^{-\frac{t^2}{2}} dt} \quad (162)$$

w którym χ ma znaczenie

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^s \frac{(n_i - Nr_i)^2}{n_i} + \sum_{i=1}^s \frac{(m_i - Mr_i)^2}{m_i} \quad (163)$$

Przybliżona wartość wiarygodności hipotezy znowu przedstawia wzór (157), do którego zamiast χ należy wstawić liczbę obliczoną z (163).

Zaznaczyć tu należy że całki (154) i (162) nie różnią się zasadniczo. Wartości ich są stabularyzowane i tablice opublikowane przez K. Pearsona w *Tables for Statisticians and Biometricians*, Cambridge 1920.

VI. Zakończenie

Rozważania powyższe zakończymy rozpatrzeniem jednego konkretnego (zmyślnego) przykładu. Z prawa dziedziczenia Mendla wynika m. i. że współczynnik korelacji pomiędzy cechami ojca a syna ma być równy 0,5 — pod warunkiem przypadkowego kojarzenia par małżeńskich. Dla sprawdzenia hipotezy, że współczynnik korelacji w populacji generalnej ojców i synów istotnie równa się 0,5, współczynnik ten obliczamy dla możliwie licznej populacji próbnej. Rachunki takie istotnie były wykonywane (patrz prace K. Pearsona ogłaszane w piśmie *Biometrika*) i wynikała przytem dla współczynnika korelacji wartość około 0,51 do 0,52. Obliczając dalej symbole r_{ab} (158) i t. d. możemy otrzymać dla wiarygodności hipotezy, że istotna wartość współczynnika korelacji jest 0,5, wartość $\lambda = 0,001$, zaś dla granicy prawdopodobieństwa popełnienia błędu drugiego rodzaju — wartość dajmy na to $P = 0,002$. Jak się ma-

my teraz ustosunkować do sprawdzanej hipotezy? Małość wiarogodności lub prawdopodobieństwa jest rzeczą względną i co może jednemu wydać się małym, ktoś inny może uznać za wielkie. Koniecznym jednak jest wyznaczyć sobie liczbę, która ma służyć za granicę pomiędzy wiarogodnościami małymi i dużymi w ten sposób, że skoro wiarogodność jakiejś hipotezy okaże się mniejszą od tej liczby, hipotezę tę będzie się uważać za wręcz niewiarogodną. Dla mnie osobiście liczba taka, nazywana współczynnikiem ufności, wynosi $0,01^1$. Z mego więc osobistego punktu widzenia rozpatrywana hipoteza, że w populacji generalnej ojców i synów współczynnik korelacji ich cech równy jest $0,5$ jest niewiarogodną i gotów jestem ją odrzucić. Przed definitywnym załatwieniem tej sprawy wypada sobie uświadomić stopień niebezpieczeństwa odrzucenia hipotezy prawdziwej. Otóż z równości $P = 0,002$ wynika, że prawdopodobieństwo popełnienia takiego błędu jest w każdym razie mniejsze od $0,002$, więc znów (z mego osobistego punktu widzenia) jest małe. Ostatecznie interpretacja wyniku badania statystycznego daje dla sprawdzanej hipotezy wynik niepomysłny i hipotezę tę odrzucamy. Stoi to zresztą w związku ze stwierdzoną przez szkołę Pearsona współzależnością pomiędzy cechami obu małżonków, inaczej mówiąc z tem, że dobór małżeńskich par nie jest w zupełnym tego słowa znaczeniu przypadkowy.

Wszystko powyższe dotyczyło zastosowania pojęć o wiarogodności hipotez do zagadnień interpretacji. W artykule następnym poruszę podstawowe pojęcia i metody nadające się do rozwiązywania zagadnień o rekonstrukcji.

VII. Notatka bibliograficzna

Byłoby bezskutecznym poszukiwać pierwszego autora myśli o konieczności wprowadzenia pewnej zasady przy wyborze cech zbiorczych, nadających się do szacowania wiarogodności hipotez. Każda myśl naukowa ma niesłychanie długą historję, którą można śledzić wstecz tak daleko, jak się podoba. Inna rzecz, że w kolejnych reinkarnacjach przybiera ona coraz to inną postać i że luka już kilku etapów może uniemożliwić zidentyfikowanie. Wymieńmy jednak parę książek.

1. J. Bertrand: *Calcul des probabilités*. Paris 1907.

Rozdział VII poświęcony jest prawdopodobieństwom a posteriori przyczyn i rozważaniom na temat zachodzących trudności. Między innymi zajmuje się autor kwestją, czy dany fakt może być uważany za przypadkowy, czy też został wywołany jakąś specjalną przyczyną. Rozważania dotyczą konkretnych zagadnień z różnych dziedzin. Myślą przewodnią jest, że sama tylko małość prawdopodobieństwa jakiejś cechy faktu zaobserwowanego nie może wystarczyć do odrzucenia hipotezy o przypadkowości tego faktu. Zacytujmy: „Si l'on trouvait, en étudiant le ciel, trois étoiles de 1-re grandeur ayant, à 1 s. près, la même ascension droite, la probabilité pour que le hasard produise un tel rapprochement est plus petite assurément que la formation fortuite du groupe des Pléiades. En concluera-t-on, avec la même vraisemblance, que ce rapprochement doit avoir une cause et que ces étoiles dont la déclinaison diffère de 40° ou 50° peut-être, sont solidaires et forment un système?... Comment définir, d'ailleurs, la singularité dont on juge le hasard incapable?”

Zdaje się, że zacytowany ustęp należy do najbardziej ogólnych w całym rozdziale. Aby ustalić jego związek z interesującymi nas zagadnieniami zauważmy, że przypadkowość kąta pomiędzy dwoma kierunkami pojmowana jest tu w ten sposób, że każda wartość tego kąta jest tak samo prawdopodobna. Oznaczmy ten kąt literą X . Hipotetyczne prawo prawdopodobieństwa na X będzie $f(X) = \frac{1}{2\pi}$; fakt zaobserwowany polegałby tu na zbiorze gwiazd pierwszej wielkości, którym odpowiadają pewne wartości kąta X :

$$X_1 X_2 X_3 \dots X_n$$

M. i. daje się stwierdzić równość $X_1 = X_2 = X_3$, i powstaje pytanie, czy nadaje się ona do rozpatrywania jako cecha faktu zaobserwowanego, charakteryzująca wiarogodność hipotezy. Odpowiedź Bertranda w tym i innych konkretnych przykładach jest raczej negatywna i daje się wyczuć powątpiewanie czy wogóle podobne zagadnienia mogą być rozwiązywane. Może jest to mylne, ale wydaje

¹ Sytuacja jest zupełnie analogiczna do tej, którą się ma, przyjmując, lub odrzucając t. zw. regułę trzykrotnego średniego błędu. Jak wiadomo, jeśli zmienna ewentualna X ulega prawu Gaussa, prawdopodobieństwo, iż jej wartość będzie się różniła od jej nadziei matematycznej więcej niż o trzykrotny średni błąd, równe jest $0,0027$. Reguła trzykrotnego średniego błędu polega na konwencjonalnym przyjęciu, że przekroczenie przez różnicę pomiędzy X a jej nadzieją matematyczną trzykrotnego błędu średniego jest zupełnie nieprawdopodobne. Osoba mniej ostrożna mogłaby nie wierzyć w dwukrotne przekroczenie średniego błędu, czemu odpowiada prawdopodobieństwo równe $0,0455$.

mi się, że pesymizm Bertranda zmalałby znacznie, gdyby treść niejasnego zagadnienia została sformułowana tak: danym jest wynik przypadkowego losowania; sprawdzić, czy prawo prawdopodobieństwa, któremu to losowanie ulegało, jest identyczne z prawem, przewidywanem przez pewną hipotezę H . U Bertranda analogiczne pytania brzmią: sprawdzić, czy dany fakt może być uważany za wynik przypadkowego losowania. Samo to zadanie, jak Bertrand słusznie zaznacza, niema sensu matematycznego.

Pesymizmowi Bertranda przeciwstawia się optymizm Borela. Z wielu książek o rachunku prawdopodobieństwa, w których są dyskutowane interesujące nas zagadnienia, wymienię tylko jedną.

2. E. Borel: *Le hasard*. Paris, 1920.

Interesujące nas zagadnienia są tu omawiane w wielu rozdziałach, jednak można się ograniczyć do uwag zawartych w rozdziale o prawdopodobieństwach przyczyn. Zagadnienie samo jest sformułowane zupełnie w ten sam sposób co u Bertranda: czy dany fakt można uważać za przypadkowy. Autor jest zdania, że zagadnienie to może być rozwiązane, przyczem jednak należy rozpatrywać cechy faktu zaobserwowanego, które są „remarquables”. „On se doit défier beaucoup de la tendance que l'on a à regarder comme remarquable une circonstance que l'on n'avait pas précisée avant l'expérience, car le nombre des circonstances qui peuvent apparaître comme remarquables, à divers points de vue, est très considérable”. Tak więc wartość kąta pomiędzy kierunkami do dwóch gwiazd nie jest podług Borela „remarquable”. „Au contraire, la question de groupement dans l'espace est une des celles, qu'il est naturel de se poser a priori; la théorie des probabilités ne permet pas de la résoudre avec certitude, mais précise les conséquences que l'on peut tirer des observations”. Z cytat tych można wnioskować, że Borel odczuwa możliwość szacowania wiarygodności hipotez na podstawie prawdopodobieństwa wartości jakiejś cechy faktu zaobserwowanego, jednak nie czyni prób zdefiniowania tych cech, któreby się do tego nadawały. Prócz książki Borela możnaby tu wymienić kilka innych francuskich późniejszych, które jednak nie istotnego nie wnoszą.

Słowo „wiarygodność” (likelihood) było po raz pierwszy zdefiniowane przez angiłika R. A. Fishera.

3. R. A. Fisher: *On the Mathematical Foundation of Theoretical Statistics*. Philosophical Transactions Vol CCXXII—A 602.

Praca ta jest poświęcona całkowicie zagadnieniu o rekonstrukcji. Chodzi więc o najwiarogodniejszą hipotezę, dotyczącą populacji generalnej. Przed pracą Fishera szkoła angielska korzystała przy rozwiązywaniu podobnych zagadnień z t. zw. metody momentów, co jednak nie było uzasadniane. Fisher dochodzi do wniosku, że ta z możliwych hipotez jest najbardziej wiarogodną, z której wynika największe prawdopodobieństwo faktu zaobserwowanego. Stąd słowo „likelihood” czyli wiarygodność, która, według definicji, jest proporcjonalna do wynikającego z hipotezy prawdopodobieństwa faktu zaobserwowanego. Niezmiernie interesująca praca zawiera dowody wielu twierdzeń o prawach prawdopodobieństwa, którym ulegają cechy zbiorcze populacji próbnych, stanowiące najwiarogodniejsze hipotetyczne wartości cech populacji generalnych. M. i. udowadnia się, że przy pewnych dodatkowych założeniach, najwiarogodniejsza wartość parametru obliczona z populacji próbnej, posiada mniejszy średni błąd niż wartość tegoż parametru obliczona metodą momentów, lub jaką inną.

4. J. Neyman and E. S. Pearson: *On the Use and Interpretation of Certain Test Criteria for Purposes of Statistical Inference*. Praca w dwóch częściach. Biometrika Vol. XX—A.

Praca ta jest całkowicie poświęcona kwestji o metodzie oceny wiarygodności hipotez. Zawiera ona uwagi o dwóch źródłach błędów przy odrzucaniu lub przyjmowaniu hipotez, definicję wiarygodności w tej formie, jak ją przedstawiam w artykule niniejszym oraz szereg twierdzeń i przykładów, których część zapożyczam, opatrując je za każdym razem odpowiednim odsyłaczem. Wymienię tu specjalnie twierdzenie o przybliżonej wartości prawdopodobieństwa odrzucenia hipotezy prawdziwej, zawarte w dodatku do drugiej części pracy.

Ten sam tom XX—A Biometriki zawiera jeszcze dwie prace, stojące w związku z teorią wiarygodności. Są to prace E. S. Pearsona wraz z N. K. Adyanthaya oraz „Sophister'a”.

Zawierają one wyniki faktycznie dokonanych losowań z różnych populacji w celu stwierdzenia, czy i o ile jest istotnym założenie, że populacja generalna ulega prawu Gaussa, z którego to założenia korzystano

częstokroć przy dowodzie twierdzeń, zawartych w pracy „On the Use and Interpretation...”

5. **J. Neyman:** *Contribution to the Theory of Certain Test Criteria*. Biuletyn Międzynarodowego Instytutu Statystycznego, 1929.

Pracę tę możnaby podzielić na dwie zasadniczo różne części. Pierwsza dotyczy prawdopodobieństw a posteriori. Mianowicie udowadnia się, że prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej może być szacowane przez obliczenie pewnego prawdopodobieństwa a posteriori, które zdąża do granicy (gdy liczebność populacji próbnej wzrasta) niezależnej od prawa prawdopodobieństwa a priori, byleby było ono dodatnie i ciągłe w jednym określonym punkcie. Okazuje się przytem, że granica ta jest jednocześnie granicą całki szacującej to samo prawdopodobieństwo, zgodnie z twierdzeniem zawartem w dodatku do drugiej części pracy „On the Use and Interpretation...”

Część druga pracy jest zupełnie niezależna od teorii prawdopodobieństw a posteriori

i zawiera dwa twierdzenia o granicy wiarogodności hipotez złożonych¹. Twierdzenia te, łącznie z cytowaniem już twierdzeniem w dodatku do pracy wspólnej z E. S. Pearsonem, pozwala obliczyć w przybliżeniu wiarogodność hipotezy i oszacować prawdopodobieństwo odrzucenia hipotezy prawdziwej za każdym razem, gdy hipoteza ta może być przedstawiona w postaci kilku równań. Kończy się praca przykładami, których część zapożyczam do pracy niniejszej i opatruję odsyłaczami.

Zasadniczo więc praca obecna jest w swojej części V-tej raczej pracą informacyjną, gdy poprzedzające rozdziały zawierają rzeczy, zdaje się, dotąd nie publikowane.

6. **Stanisław Kołodziejczyk:** *Ueber die Grenze der Glaubwürdigkeit gewisser Hypothesen*. (w druku.) Pamiętnik I-ego Kongresu Matematyków krajów słowiańskich w Warszawie, 1929.

Praca dotyczy wiarogodności hipotezy o wartości stosunku współzależnościowego oraz prostoliniowości regresji.

¹ Patrz również: J. Neyman. *Sur la limite de la vraisemblance de l'hypothèse*. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, t. 188 str. 1360, oraz *Sur une méthode de vérification des hypothèses* ibidem, str. 1467.

Contribution à la théorie de vraisemblance des hypothèses

La question de savoir si une hypothèse statistique peut être admise ou non remonte aux temps de Bayes, dont on connaît la formule, donnant la probabilité *a posteriori* de l'hypothèse considérée. On sait cependant, que pour pouvoir appliquer cette formule, on doit connaître les probabilités *a priori* des toutes les hypothèses admissibles et incompatibles. Malheureusement il nous manque en général de renseignements sur ce point, et, pour appliquer la formule de Bayes, on est conduit à admettre une hypothèse supplémentaire, tout-à-fait étrangère au calcul des probabilités ainsi qu'à la question pratique considérée, ce qui cause que les résultats des calculs qui s'ensuivent deviennent arbitraires.

Les circonstances ci-dessus ont été connues depuis longtemps et on a commencé de se méfier de la formule de Bayes et de tout ce qui pouvait paraître du même ordre d'idées. En particulier on se méfiait de considérer les hypothèses alternatives et les probabilités du fait observé, qui s'ensuivaient.

Comme les questions d'application pressaient, on a inventé une nouvelle méthode pour juger les hypothèses statistiques. Elle peut être précisée comme suit.

Soit E_1 un événement qu'on a observé, et H — une hypothèse statistique concernant E_1 . Si l'hypothèse H était vraie, il pourrait se produire outre l'événement E_1 aussi un des événements $E_2, E_3, \dots, E_n, \dots$, tous incompatibles entre eux et avec E_1 . On considère un caractère, numérique ou non, du fait E_i (pour $i = 1, 2, \dots$). Ce sera une fonction $f(E_i)$ du fait considéré. Pour que l'hypothèse H soit ce qu'on appelle une hypothèse statistique simple, il faut qu'elle détermine la probabilité de chaque événement E_i . Admettons que H est une hypothèse simple. Alors, quelle que soit la fonction $f(E)$, on pourra calculer la loi de probabilité concernant f , c'est-à-dire la probabilité P pour que

$f(E)$ ait une telle valeur donnée.

La méthode mentionnée de juger les hypothèses, que nous appellerons la méthode orthodoxe, consiste alors en ce qu'on considère l'hypothèse E comme non admissible, si la probabilité pour qu'on ait

$$f(E) = f(E_1)$$

est petite. En d'autres termes, on mesure la vraisemblance de l'hypothèse avec la valeur qu'elle détermine, de la probabilité d'un certain caractère du fait observé.

On voit, qu'en appliquant la méthode orthodoxe on ne considère pas les hypothèses alternatives, qui pourraient aussi servir pour expliquer le fait observé E_1 .

Les premières critiques de la méthode orthodoxe remontent — à ce que je sais — à Bertrand. Il remarque que dans des cas fréquents les probabilités de toutes les valeurs que peut prendre la fonction $f(E)$ sont très petites, ce qui ne pourrait empêcher l'hypothèse H d'être quelquefois vraie.

Mr. Borel, qui discute aussi des questions analogues, fait observer que la possibilité d'un jugement correct d'une hypothèse statistique dépend du choix du caractère du fait observé $f(E)$, qui doit être en quelque sorte „remarquable“. Or, cette notion, un peu vague, du caractère remarquable peut être précisée dans le cas où l'on convient de considérer aussi les hypothèses alternatives.

Le présent mémoire contient: 1^o des considérations destinées à indiquer que la méthode orthodoxe, sans une définition précise du caractère remarquable, peut conduire à des contradictions; 2^o La définition de la vraisemblance de l'hypothèse, ou de ce qu'on pourrait appeler le caractère remarquable; 3^o Le mémoire finit par des formules donnant la vraisemblance des hypothèses rencontrées fréquemment dans la pratique. Les résultats sous 2^o et 3^o ont été publiés antérieurement¹.

¹ J. Neyman and E. S. Pearson: „On the Use and Interpretation of Certain Test Criteria for Purposes of Statistical Inference“. *Biometrika* Vol. XX—A.

J. Neyman: „Contribution to the Theory of Certain Test Criteria“. *Bull. de l'Institut International de Statistique*, 1929.

J. Neyman: „Sur la limite de la vraisemblance de l'hypothèse“. *Comptes-rendus des séances de l'Académie des Sciences*, t. 188, p. 1360.

J. Neyman: „Sur une méthode de vérification des hypothèses“. *Biometrika*, p. 467.

L'intéressant comportement des mâles de *Bembex*

(Guet-danse nuptial. Orientation. Habitudes. Rythme mnémonique.)

par

ROMUALD MINKIEWICZ

(Institut Nencki, Laboratoire de Biologie Générale, à Varsovie).

Avant - propos.

1. Bien qu'une quantité d'excellents travaux ont été consacrés à l'éthologie des *Bembex*, dont ceux de Fabre, de Wesenberg-Lund, de Ferton, de Bouvier, il n'est pas un seul qui s'occupe du comportement des mâles. Bouvier ('01) avoue franchement que l'on n'en sait absolument rien. A vrai dire, l'on n'en sait pas grand' chose du comportement des mâles d'autres guêpes solitaires. On dirait, un véritable et exclusif matriarcat qui régit l'intérêt scientifique des étologues, en leur interdisant tout accès à l'androcée.

Eh bien, le côté mâle des Hyménoptères n'est pas toujours aussi négligeable, indolent, pique-assiette et idiot, comme c'est le cas de nos mellifères. Sans l'étudier et l'élucider, on risquerait de graves mésentendues dans la généralisation des conclusions, tirées de l'étude unilatérale du comportement des femelles seules. Et c'est pour mettre fin à ce précaire état de choses que je me suis décidé à publier, dès maintenant, les quelques faits, d'un intérêt — d'ailleurs — tout exceptionnel, qu'un heureux hasard m'a permis de constater, chez les mâles de *Bembex rostrata* L.

Les voici.

Faits.

2. Un matin de la seconde moitié de juillet, en procédant à l'inspection journalière de mon terrain d'études, une dune inclinée, à Sadowne (ca 70 klm au NE de Varsovie), où nidifiait bon

nombre d'Ammophiles¹⁾ dont je m'occupais passionnément, j'ai été frappé par d'étranges manoeuvres d'un *Bembex*, se démenant auprès et autour d'une petite excavation dans le sable. Une minute, il ne tenait pas sur place, bien qu'il se mettait par terre, coup sur coup. Sa position de repos à peine prise, déjà, il repartait, faisait au vol un cercle ou un demi-cercle, ou bien donnait un fort crochet d'un mètre d'envergure, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, puis s'asseyait de nouveau quelque part, pour un instant. Après une petite halte, il reprenait sa manoeuvre, se portait par ci, s'arrêtait, tournait, se portait par là, en bourdonnant fort, tout le temps. Jamais, il ne s'éloignait plus d'un mètre, au maximum, de l'excavation susdite, mais la contournait toujours, en s'abattant sur le sable, soit à l'est de celle-ci, soit à l'ouest, soit au sud, enfin (mais pas au nord, ou tout exceptionnellement!), le front dirigé invariablement vers le centre de l'excavation. Parfois, il s'approchait de celui-ci, presque à même.

Y scrutait-il une place pour y creuser un nid ?

Non pas ! Son comportement aurait été tout autre. Il ne tâtait pas le sable de ses antennes, ni de ses tarse.

Y cherchait-il, peut-être, l'entrée de son nid déjà fait ?

Pas plus ! Son comportement le défiait. Il ne grattait pas le sable. Il n'y soulevait rien de ses mandibules.

Mais voici, que je viens à y percevoir quelques éboulis et un ébranlement caractéristique du sable, poussé du dedans, par quelque femelle en train de traverser la galerie d'entrée de son nid. Et de fait, à l'instant même, il s'y montra une, émergeant du souterrain. Elle était un peu plus petite, comparée à mon *Bembex*, et portait des couleurs plus ternes, plus grisâtres.

Sitôt émergée, et ayant jeté, hâtivement, un peu de sable sur l'entrée de galerie, selon l'habitude de l'espèce, elle prit le vol, se dirigeant rapidement et tout droit vers le Nord, par delà le bois de pins²⁾. Elle ne partit pas toute seule. Notre *Bembex*

¹⁾ Ainsi que de maintes autres Sphégiens et Apiaires (*Philantes*, *Crabro Halictes* etc.).

²⁾ De l'autre côté de ce petit bois de pins, se trouvait, à une distance d'une cinquantaine de mètres, un champ de blé sarrasin, où butinaient toujours une quantité innombrable de mouches et d'autres insectes. Plus loin, commençaient les jardins potagers et fruitiers.

se jeta après elle, furieusement, et l'a suivie, presque à même, à retentissants coups de trompette.

Il m'était évident, qu'il ne faisait là que guetter la femelle.

3. Dans moins d'une demi-heure, le même bruit retentissant m'annonça le retour du couple qui venait du côté nord, de l'autre delà du bois de pins. La femelle alla tout droit vers l'entrée de sa galerie et y pénétra sans moindre hésitation; tandis que le mâle recommençait ses allures de tout-à-l'heure. Il se posait par ci, par là, pour un instant, puis changeait de place, bruyamment, s'essayait de nouveau, repartait encore, et ainsi de suite, très nerveux, fort excité, tout à guet, ses yeux dirigés constamment du côté de l'entrée du nid, attentif à tout mouvement alentour.

Un insecte se hasardait-il de ce côté (un papillon, une Philante ♀ de voisinage, une grosse mouche, même aussi forte qu'une *Laphria*), immédiatement, ceci provoquait, chez notre *Bembex*, un brusque mouvement de poursuite, un furieux crochet, de quelques mètres, parfois, et d'une infaillible efficacité sur l'ennemi qui décampait de plus belle, tandis que le *Bembex* revenait, en toute hâte, vers ce qui l'attrayait si exclusivement.

Quand je m'approchais pour mieux l'observer (lui et l'entrée du nid), il s'en écartait un peu, élargissant ainsi le rayon de ses évolutions qu'il continuait à exécuter autour de ma personne, sans rien changer, toutefois, de leur caractère spécifique.

4. Dans un quart d'heure, la femelle se montra à l'entrée du souterrain et s'envola au large, du même côté qu'auparavant, et suivie du mâle, de la même façon.

Piqué à vif de ma curiosité de behavioriste, j'attendais ce qui va suivre. Eh bien, dans une nouvelle demi-heure environ, le couple revenait, toujours du côté de bois. Et les manoeuvres de guet-danse nuptial, de recommencer, invariables.

Puis, la bésogne d'approvisionnement remplie de la mère, le couple repartit, prenant la clef de champs pour une nouvelle demi-heure.

Et ainsi de suite, plusieurs fois encore, selon un rythme d'aller et de retour presque fixe, bien que toujours anisochrone, chaque absence du couple durant ca 30' et chaque séjour auprès du nid (la femelle au nid et le mâle en guet, tout autour) ca 15'.

Plus d'une fois, j'y ai essayé de capturer le mâle afin de

m'assurer de son identité, mais je n'y ai pas réussi, n'ayant sous la main que mon chapeau, et lui se tenant trop bien à ses aguets. Vraiment, je ne le regrette pas. Car voici ce qui arriva, par la suite.

5. Au cinquième retour du couple observé, l'heureuse idée me vint de capturer la femelle, pour voir ce que fera alors le mâle. Ce ne me fût pas bien difficile, en la prenant dans une boîte d'allumettes, au moment juste de son émergence du nid.

Ceci fût, dans ses conséquences immédiates, une expérience de véritable révélation éthologique.

Bien qu'effrayé de mes manipulations insolites, le mâle demeura au voisinage, tantôt voletant autour de ma tête avec de forts bourdonnements, tantôt se posant par terre quelque part, pour changer de place, l'instant suivant.

Quand je m'en allais, enfin, avec ma capture en poche, immédiatement, le mâle s'approcha de l'emplacement du nid et s'y mit à terre tout près, pour recommencer, un instant après, ses manœuvres habituels, comme si rien n'y était arrivé.

De toute évidence, il ne se faisait aucun cas des changements produits par mon intervention, de cet état d'éboulement de la petite butte, à l'entrée du nid, au centre même de l'excavation, autour de laquelle il continuait sa danse de guet nuptiale. Bien que la voix de la femelle ne se faisait plus entendre du souterrain, il exécutait ses évolutions, tour à tour s'asseyant et voletant, tantôt élargissant ses cercles, tantôt les resserrant jusqu'à se mettre sur le lieu même de la catastrophe qu'il ne percevait pas.

Le guet, cette fois-ci, se prolongea beaucoup plus que les autres fois.

Le temps s'écoulant et la femelle ne se montrant toujours pas, notre *Bembex* devenait, manifestement, plus excité, changeait plus souvent de place et plus souvent s'approchait de l'entrée écroulée du souterrain.

Encore quelques minutes, et il s'envola au large, tout seul, mais dans une direction habituelle.

6. Je n'attendais plus rien, avouons le, en toute franchise. J'allais donc me remettre à l'étude des Ammophiles qui — heureusement! avaient leur terrain de nidification préféré tout à côté, à trois mètres de distance, au sommet de la dune, à la lisière

du bois susmentionné. Mais, y installé à peine, j'entendis la trompette bien connue de mon *Bembex* qui, voilà! revenait tout seul vers le lieu où, tant des fois, il était venu en compagnie de sa femelle.

Il commença par se mettre à terre, tout près de l'ancienne entrée du nid, maintenant obstruée des décombres. L'absence de la femelle n'a produit, dans son comportement, aucun changement, de moi appréciable. Durant un quart d'heure tout se passa, comme s'il guettait sa sortie du souterrain. A peine, s'il était un petit peu plus excité que d'habitude, plus souvent s'approchant de l'emplacement du nid...

Le quart d'heure habituel écoulé (ou un peu plus, peut-être), le mâle partit, vers le côté nord.

Dans une demi-heure, environ, il réapparut. Puis, le voici reparti, dans un nouveau quart d'heure, pour revenir une demi-heure après. Et ainsi de suite, sans discontinuer durant plusieurs heures, selon le rythme habituel à peu près fixe et anisochrone.

Une fois là, il ne faisait que continuer ses évolutions, tout bonnement, sans rien y changer. Jamais, il n'essaya de forcer l'entrée de la galerie (ce qu'aurait fait, sûrement, une femelle!), ni même de chercher la découvrir. Jamais, il n'y a pas employé ses tarsi ni ses mandibules, pour gratter ou enlever le sable. Il ne l'a pas même tâté de ses antennes. Il n'y faisait que guetter. Mais cela, il le faisait assidûment, méthodiquement, bien que ce fût en pure perte.

A quatre heures du soir, j'y l'ai vu encore. Puis, le soleil baissant, il disparut, probablement pour chercher quelque gîte nocturne, comme le font de nombreux hyménoptères solitaires.

7. Le lendemain (20 juillet), j'y étais à ma place dès le bon matin, ne sachant l'heure à laquelle les *Bembex* commencent leur journée de travail (les *Ammophiles* p. ex. n'apparaissant que vers huit heures, et encore!).

Ce n'est qu'à 9 h. 30' que mon mâle apparut. Le même comportement qu'hier. Un long guet-danse habituel, le front tourné vers l'emplacement du nid, invariablement. Puis, le départ par delà le bois de pins. Une seconde visite. Un second guet-danse. Un second départ au large.

Et puis de nouveau. Et encore... Toujours, suivant le même rythme anisochrone.

Ainsi, jusque 12 h. 30', quand soudain, il se trouva attiré par une *Bembex* ♀ qui, par hasard, passait, au vol rapide, à deux mètres au-dessus de lui, dans la direction SE, vers une partie la plus basse de la dune, semée çà et là des touffes de serpolet (*Thymus*).

Là, je vins ensuite retrouver les mêmes scènes de guet-danse du mâle, autour du nid où la femelle venait de plonger, ainsi que les mêmes départs et retours du couple, alternant d'une manière rythmique analogue.

De toute évidence, ce fût le même mâle, puisque à l'ancien endroit je l'ai attendu en vain, jusqu'au soir, et les jours suivants, aussi. Il n'y vint plus.

8. En nouveau lieu, j'ai tâché de l'attraper, plusieurs fois, sans succès. Il était trop attentif à tout ce qui se passait alentour. Et cette fois encore, je n'ai pas à le regretter. Car, en revanche, j'ai eu la chance de l'observer, vers le soir, qui cherchait à s'abriter pour la nuit et creusait le sable, à l'instar des femelles et non loin de l'une d'elles (probablement, sa compagne, car, sur mon terrain d'observation, je n'ai pas su découvrir d'autres couples).

Comme le font les femelles, le soir, il commençait et recommençait maintes fois son travail de fouissage, tantôt ici, tantôt là, pour le laisser l'instant après et le reprendre ailleurs, sans ordre suivi, sans système, sans orientation topographique précise, partout où se présentait quelque creux naturel ou quelque monticule de sable (y cherchait-il, peut être, quelque ancien abri?). Et il n'oubliait pas de sonner, en travaillant.

C'est là, enfin, que j'ai réussi à le prendre dans ma boîte d'allumettes, au moment où il se trouva juste enfoui dans un trou qu'il venait de creuser.

Corollaires.

A. Quant à l'instinct sexuel :

1. A l'encontre de la plupart de Sphégiens et d'Hyménoptères solitaires, en général, le mâle de *Bembex rostrata* L. peut contracter une liaison durable avec une femelle, au moins dans certains cas et certaines conditions.

2. Cette liaison durable se manifeste, chez le mâle, par des

traits fort caractéristiques de son comportement nuptial. Il suit sa femelle partout, où elle va, l'accompagne à ses chasses aux diptères ainsi qu'à ses travaux d'approvisionnement du nid, sans y prendre part, toutefois. Il protège le nid, quand la femelle y demeure, contre les agressions de tout insecte quel qu'il soit.

3. Toute primitive qu'elle soit, c'est, incontestablement, une prime-ébauche de la vie conjugale et, partant, du lien social.

4. Sur le lieu d'attente de sa femelle, le mâle de *Bembex rostrata* L. exécute, sans relâche, une sorte de guet-danse bien particulier qu'il continue à répéter, chaque fois qu'il y vient, bien longtemps après qu'un malheur lui ait pris sa compagne et que rien de réel ne réponde plus à son excitation sexuelle.

B. Quant à l'habitude, en général :

5. Les mâles de *Bembex rostrata* L. se trouvent aptes à contracter des habitudes de venir à des endroits déterminés et d'y accomplir des actions déterminées.

6. La vitesse de formation de ces habitudes, leur inertie de persistance ainsi que leur potentiel énergétique de réalisation, s'y montrent fort considérables. Un manque prolongé d'agent invocateur, durant plusieurs jours, ne les annule pas. Un intervalle de nuit de 17 heures, n'entame point leur force vive.

7. Du point de vue biologique général, ces habitudes ont ceci de bien particulier, qu'elles sont basées directement sur l'instinct sexuel pur et simple (c'est-à-dire, sur l'excitation et l'attraction sexuelles), tandis qu'en général, l'on a affaire à des habitudes — soit naturelles, soit provoquées par voie expérimentale — basées sur l'instinct d'alimentation, ou bien sur celui de fuite (= de conservation), ou bien encore, sur l'instinct maternel de protection de la couvée.

8. Les habitudes, contractées par le *Bembex* mâle, sont d'une complexité peu commune. Elles enveloppent, d'un côté, toute une série de composants receptuels hétérogènes (des visuels surtout = éléments d'orientation spatiale), de valeur et d'envergure diverses; de l'autre côté, une série non moins touffue d'actions disparates, de valeur et d'envergure diverses, elles aussi (= éléments de guet-danse etc.); celles-ci associées à ceux-là d'une façon distributive bipolaire, à deux termes, à deux phases

fonctionnant alternativement selon un rythme caractéristique à peu près fixe.

C. Quant à l'orientation acquise:

9. De par leurs habitudes prises, les mâles de *Bembex rostrata* L. ont révélé une capacité d'orientation spatiale toute inattendue et ne cédant en rien à celle des femelles.

10. Au cas étudié, l'orientation comprenait des éléments suivants (pour le moins!):

a) élément de direction géographique NS, en toute indépendance de la position actuelle du soleil à l'horizon,

b) élément de topographie grossière du terrain (= reconnaissance des lieux de chasse ou de nidification),

c) élément de topographie détaillée de la station stricte (= identification de l'emplacement du nid).

11. Ce qui y est bien particulier et fort instructif, c'est que ces éléments géographiques et topographiques d'une orientation n'ont pas été „choisis“ (= arrêtés) par l'individu-même, comme c'est le cas des femelles en voie de nidification, mais bien lui ont „tombés sous le nez“, absolument en dehors de ses recherches personnelles, en dehors de ses besoins immédiats et pressants, en dehors de ses tropismes ou instincts de l'heure. Etant pour le mâle d'une pure contingence, ce n'est que l'arrêt de la femelle y fixant ses travaux, qui les a mis au contact éthologique du mâle, les faisant, de par sa présence, entrer dans le cercle de sa réceptivité intéressée et leur ajoutant ainsi une marque, une saveur d'actualité réactionnelle.

12. L'orientation du mâle se calque ainsi sur celui de la femelle. Celle-ci étant nécessairement double, comportant deux termes opposés et alternants, celui d'aller à la chasse aux mouches et celui de porter les mouches paralysées à sa progéniture, l'orientation acquise par le mâle prendra, en conséquence, le même caractère bipolaire et alternant, visant à l'un bout le terrain de chasse, à l'autre — le territoire du nid, bien qu'il ne chasse pas, lui, et ne nidifie pas.

D. Quant aux associations:

13. La femelle disparue, le facteur d'attraction directe n'étant plus, l'orientation acquise du mâle demeure, néanmoins, intacte, dans toute sa complexité alternante et bipolaire.

L'état général d'excitation sexuelle persistant dans toute sa force (peut être même renforcé, maintenant, du manque des dérivatifs), les associations contractées, entre les éléments réceptuels d'orientation spatiale et les éléments réactionnels du comportement nuptial, qui se sont tramées sur cet état physiologique, persistent elles aussi, s'enchaînant et se succédant, comme par le passé.

Il est évident, qu'elles se sont séparées du facteur qui a mis, jadis, en contact direct leurs chaînons hétérogènes. Elles sont devenues autonomes. L'agent invocateur de ces associations, ayant rempli son rôle d'ouvrier soudeur, n'y est plus pour rien. Les éléments réceptuels émanants de la femelle ne sont plus nécessaires, pour déterminer les actes du comportement nuptial du mâle. Les éléments topographiques y suffisent, désormais, à eux seuls.

14. Pour rompre cet impérieux enchaînement de l'habitude prise, il faudra qu'un nouveau facteur d'attraction sexuelle directe se soit présenté, dans toute sa puissance actuelle de réalisation. Mais, en rompant d'emblée les associations d'une orientation bipolaire du mâle, l'apparition de la nouvelle femelle en a mis en branle, tout de suite, la formation d'autres, toutes analogues, mais enveloppant de nouveaux concrêts topographiques (soit à chacun de ses deux pôles, soit au pôle „nid“, seul, au cas où le terrain de chasse aurait été identique à celui de la femelle disparue).

15. Ainsi, ce serait toujours une femelle qui, seule, y aurait servie tantôt d'agent invocateur, tantôt d'agent destructeur des associations du mâle.

E. Quant au rythme mnémonique :

16. S'il est aisé, ainsi, sinon de comprendre (il s'en faut de beaucoup!), du moins de se représenter, tant bien que mal, qu'une fois venu au voisinage du nid, la simple vue de cet entourage déclenche irrésistiblement, chez le mâle, la réalisation d'une série d'actes, bien que ceux-ci aient perdu tout sens vital, ce n'est plus le cas du facteur qui, à un moment déterminé, met fin à ce terme d'orientation et qui l'invertit, pour conduire le mâle vers l'autre terme, où la vue d'un autre terrain déclenchera la réalisation d'une autre série d'actes. En d'autres mots, quel est ce commutateur, qui, périodiquement, renverse le courant

d'orientation géographique du *Bembex*, tantôt le faisant aller vers le Sud, tantôt vers le Nord?

L'on en est dans l'ignorance absolue. Mais, n'est-ce pas le cas de toute périodicité acquise, tant chez les animaux que chez les végétaux?...

17. Toutefois, la nature toute intrinsèque de ce facteur demeure hors de doute. Il suffit de se rappeler ces deux faits: 1°, que le fonctionnement périodique de cette orientation bipolaire n'a jamais eu, chez le mâle, une causalité extrinsèque propre et n'est que calqué sur le comportement périodique de la femelle, 2°, que la forme de ce rythme, cette anisochronie frappante¹⁾ et inexplicable d'elle-même, chez le mâle, ne fait qu'y reproduire fidèlement ce qui, chez la femelle, était strictement déterminé par la durée relative, forcément inégale, des deux sortes de travaux à accomplir²⁾.

18. Ainsi, la mise en jeu alternative des deux termes d'orientation, selon un rythme défini, s'étant gravée dans les centres nerveux du mâle, y fonctionne désormais d'une manière toute automatique.

Comme l'on souscrirait volontiers à ce bel énoncé de M. Pierre Janet: „La fonction est comme l'idée, un système d'images associées étroitement les unes avec les autres, de manière à pouvoir s'évoquer l'une l'autre“.

Mais, ne serait-ce pas une vaine illusion que de croire qu'on avancerait beaucoup, si l'on allait substituer à cet inexplicable rythme du fonctionnement éthologique objectif d'un *Bembex*, un rythme d'images subjectives, conjecturées par analogie, qui demanderait lui-même à être expliqué, ce que la psychologie se trouve incapable de faire, par rapport à l'homme?

¹⁾ L'on se rappelle que les auteurs, qui, depuis Francis Darwin, ont tenté de provoquer expérimentalement la persistance des divers rythmes anisochrones, chez divers organismes végétaux et animaux, y ont constamment échoué. Mais, là où l'expérience humaine se montre inefficace, la nature ne l'est pas. Et le mâle de *Bembex* en est l'un de témoins.

²⁾ Je suis heureux d'avoir trouvé, chez les observateurs de la valeur de G. W. et E. G. Peckham, les données sur la durée des séjours au nid et des absences pour la chasse d'une femelle de *Bembex* en train d'approvisionnement, qui concordent parfaitement avec les miennes non seulement quant à leur anisochronie, mais aussi quant à leurs valeurs absolues.

[Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W.]

M. Bogucki.

O regulowaniu ciśnienia osmotycznego hemolimfy równonogów morskich (*Mesidotea entomon* [L.]).

*Sur la régulation de la pression osmotique de l'hémolymphé chez les Isopodes marins (*Mesidotea entomon* [L.]).*

Rękopis nadesłany w dniu 1 XI. 1931 r.

Le présent travail avait pour but l'étude des variations de la concentration des sels minéraux dans le milieu intérieur de *Mesidotea* en fonction de la concentration du milieu extérieur.

Comme l'hémolymphé extraite de l'animal se coagule au bout de quelques minutes on était obligé d'employer pour les analyses le sérum qui se sépare de l'hémolymphé coagulée.

On a constaté que la pression osmotique du sérum est plus de deux fois supérieure à celle de l'eau de la Baltique, son Δ étant égal à -1.07°C , tandis que le Δ de l'eau de mer comporte -0.41°C .

Le tableau I nous renseigne sur la différence entre la composition minérale de l'eau de mer et du sérum de *Mesidotea*.

Pour apprécier les variations de la teneur du sérum en sels sous l'influence des différents milieux extérieurs, on déterminait la concentration du chlore dans le sérum et dans l'eau ambiante. Les résultats respectifs sont présentés dans les tableaux III et V et sur les courbes de la fig. 1 et 2.

Ces résultats nous démontrent que la concentration du Cl dans le sérum est égale à celle du milieu quand la teneur en Cl de ce dernier se rapproche de celle de l'eau de mer océanique (20 mgr. Cl/cm³). Dans les milieux dilués la teneur en Cl du sérum de *Mesidotea* devient supérieure à celle du milieu. Le rapport entre la concentration du Cl dans le sérum (Cl_s) et dans l'eau de mer (Cl_m) augmente considérablement à mesure que la concentration du milieu extérieur diminue:

	Cl _s /Cl _m
dans l'eau de l'océan (20 mgr. Cl/cm ³)	1.04
" " " " diluée à 75 p. c. (15 mgr. Cl/cm ³)	1.07
" " " " diluée à 50 p. c. (10 mgr. Cl/cm ³)	1.3
" l'eau de la Baltique (3.9 mgr. Cl/cm ³)	2.6
" " " " diluée à 25 p. c. (0.93 mgr. Cl/cm ³)	9.5

Ainsi les *Mesidotea*, suivant la concentration du milieu extérieur se comportent soit comme des animaux poecilomotiques (dans les milieux concentrés) soit - comme des animaux homéosmotiques (dans les milieux dilués).

En supportant sans troubles visibles les dilutions très basses de l'eau de mer (0.93 mgr. Cl/cm³) les *Mesidotea* succombent en peu de jours dans l'eau douce. Transférés dans ce milieu ils perdent vite les composants minéraux de leur sang comme l'indique la diminution de la teneur en chlore du sérum (fig. 3).

Les faits mentionnés nous démontrent que *Mesidotea* possède un mécanisme osmorégulateur dont le fonctionnement devient évident dans les milieux dilués.

Les recherches de DUVAL ('25), de SCHLIEPER ('29) et d'autres auteurs ainsi que les résultats des recherches présentées ici nous permettent de constater que parmi les invertébrés marins il y a de nombreuses formes pourvues d'un mécanisme osmorégulateur plus ou moins développé. Ces formes constituent une transition graduelle entre les invertébrés marins poecilomotiques et les invertébrés d'eau douce homéosmotiques.

Dotychczasowe badania, tyczące ciśnienia osmotycznego cieczy ciała organizmów wodnych w stosunku do ciśnienia osmotycznego środowiska, dały podstawę do podziału organizmów wodnych na organizmy homoosmotyczne i pojkilosmotyczne (HÖBER '26). Grupa pierwsza reprezentowana jest przez zwierzęta kręgowce, wyjąwszy ryby spouste. Dzięki specjalnym urządzeniom osmoregulacyjnym ciśnienie osmotyczne krwi tych zwierząt jest stałe i różne od ciśnienia osmotycznego środowiska naturalnego.

U organizmów morskich jest ono niższe, a u słodkowodnych wyższe, niż ciśnienie środowiska. Należą tu również bezkręgowce słodkowodne, posiadające ciśnienie osmotyczne krwi wyższe, niż panujące w środowisku.

Do drugiej grupy należą bezkręgowce morskie. Ciśnienie osmotyczne krwi tych zwierząt, według licznych autorów¹⁾, równa się ciśnieniu osmotycznemu otaczającej wody i zmienia się wraz ze stężeniem soli w niej zawartych.

¹⁾ BOTTAZZI '25, QUINTON '12, FREDERICQ '04.

Ryby spoudoste stanowią grupę przejściową, gdyż krew ich, będąc izotoniczną w stosunku do środowiska podobnie jak krew bezkręgowców morskich, jest jednocześnie o wiele uboższą w składniki mineralne, niż woda morska. Ta „hipotonja mineralna“ krwi spoudostych wyrównywana jest przez obecność w niej znacznych ilości mocznika (SCHRÖDER '90).

Według FREDERICQA ('04, '22) te różnorodne stosunki między środowiskiem wewnętrznym organizmów a środowiskiem zewnętrznym dają się sformułować w sposób następujący:

1) organizmy homoosmotyczne

a) morskie Δ krwi $<$ Δ środowiska ¹⁾

i $S^0/_{00}$ „ $<$ $S^0/_{00}$ „

b) słodkowodne Δ „ $>$ Δ „

$S^0/_{00}$ „ $>$ $S^0/_{00}$ „

2) ryby spoudoste Δ „ $=$ Δ „

$S^0/_{00}$ „ $<$ $S^0/_{00}$ „

3) organizmy pojkilosmotyczne Δ „ $=$ Δ „

$S^0/_{00}$ „ $=$ $S^0/_{00}$ „

W powyższym ujęciu pojkilosmotyczne organizmy bezkręgowców morskich różnią się od organizmów homoosmotycznych brakiem urządzeń osmoregulacyjnych.

Jednakże już na podstawie prac FREDERICQA ('04) nad krabem *Carcinus moenas*, a następnie DUVALA ('25) można było przypuszczać, że bezkręgowce morskie nie stanowią tak jednolitej grupy pod względem osmoregulacyjnym, aby można je wszystkie zaliczyć do organizmów pojkilosmotycznych. Przemawiają przeciwko temu również prace SCHLIEPERA ('29) oraz BAUMBERGA i OLMSTEDA ('28).

Nowym argumentem przeciwko powyższemu uogólnianiu są przedstawione w pracy niniejszej dane, dotyczące składu mineralnego hemolimfy oraz jej ciśnienia osmotycznego u równonoga, *Mesidotea entomon* [L].

Materiał i metody.

Mesidotea entomon [L] występuje gromadnie w wodach Polskiego Bałtyku, jako przedstawiciel fauny dennej. Zwierzęta te są bardzo odporne na zmiany warunków zewnętrznych, dzięki czemu można je było łatwo przewozić do Warszawy w wilgotnej trawie.

¹⁾ Δ oznacza obniżenie punktu zamarzania, $S^0/_{00}$ — zawartość soli w promille.

Używane do doświadczeń zwierzęta trzymane były w różnych stężeniach sztucznej wody morskiej, przyrządzonej według zmodyfikowanego przepisu MC CLENDONA ('17) o składzie następującym:

NaCl — 28,27 g/L, KCl — 0,76 g/L, CaCl₂ — 1,22 g/L, MgCl₂ — 5,1 g/L,
MgSO₄ — 7,03 g/L, NaBr — 0,08 g/L, NaHCO₃ — 0,21 g/L.

Przez pięciokrotne rozcieńczenie tak przygotowanej wody oceanicznej, otrzymywano wodę, odpowiadającą stężeniem soli w wodzie Bałtyku.

Akwarja, w których trzymano zwierzęta, były codziennie przewietrzane. Wodę zmieniano w akwariach co 4—5 dni. W tych warunkach *Mesidotea* trzyma się zupełnie dobrze. Wskazuje na to jej apetyt, ruchliwość, linienie oraz rozród, obserwowane w ciągu przeszło 5 miesięcy od lutego do lipca 1931 r.

Temperatura piwnicy, w której umieszczone były akwarja ze zwierzętami, wynosiła 5 — 10° C.

Ciśnienie osmotyczne krwi mierzone było metodą krioskopową w aparacie DECKHUYZENA.

Składniki mineralne oznaczano następującymi metodami.

K — metodą KRAMERA i TISDALLA ('21).

Na — metodą BARRENSCHENA i MESSINER ('27)

Ca — metodą DE WAARDA ('19) w modyfikacji HECHTA ('23)

Mg — metodą KRAMERA i TISDALLA ('21) skombinowaną z metodą BRIGGSA ('22) według wskazówek BIAŁASZEWICZA ('26)

Cl — metodą WHITEHORNA ('21)

P — metodą BRIGGSA ('22)

S — metodą grawimetryczną jako BaSO₄.

W każdej serji oznaczeń kontrolowano wyniki przez równocześnie dokonywaną analizę roztworów wzorcowych.

Hemolimfa podwoja była wydobywana pipetą przez nakłócie błony między 4 i 5 pierścieniem pancerza grzbietowego.

W kilka godzin po wytworzeniu się skrzepu, powstającego w ciągu kilku minut po wydobyciu hemolimfy, oddzielana była płynna słomkowego koloru surowica. Niebieskie zabarwienie, jakie przybiera surowica przy wstrząsaniu jej w próbówce, jest prawdopodobnie uwarunkowane zawartą w niej hemocjaniną.

Ciśnienie osmotyczne hemolimfy i jej skład mineralny.

Ze względu na nieznaczną ilość hemolimfy, jaką można wydobyć z jednego osobnika (ca 0,5 cm³), używano do oznaczenia obniżenia punktu zamarzania surowicę zebraną z kilkudziesięciu egzemplarzy.

Trzykrotnie dokonywane pomiary (w sierpniu, grudniu i lutym) dały następujące liczby dla obniżenia punktu zamarzania surowicy: 1,23°, 0,96° i 1,02°, czyli średnio $\Delta = 1,07^\circ$. Woda Bałtyku natomiast posiada $\Delta = 0,41^\circ$.

Ta znaczna różnica między ciśnieniem osmotycznym środowiska zewnętrznego i wewnętrznego podwoja znajduje swój wyraz w stężeniu składników mineralnych, znalezionem w wodzie Bałtyku i surowicy.

Tabela I daje nam obraz ustosunkowania się wzajemnego składników mineralnych wody środowiska i surowicy.

T a b e l a I.

Skład mineralny surowicy podwoja w porównaniu ze składem mineralnym wód Bałtyku.
Composition minérale du sérum de Mesidotea entomon [L] comparée à celle de l'eau de la Baltique.

	Surowica <i>Sérum</i> mg/cm ³	Woda Bałtyku <i>Eau de la Baltique</i> mg/cm ³
K	0.24	0.07
Na	4.64	1.88
Ca	0.50	0.11
Mg	0.28	0.24
Cl	7.30	3.60
P	0.04	—
S	0.23	0.19

Wyjąwszy Mg i S, które występują w wodzie i w surowicy w bardzo zbliżonych stężeniach oraz P — którego woda nie zawiera wcale, wszystkie inne zbadane składniki mineralne znajdują się w surowicy w stężeniu o wiele wyższym, niż w wodzie.

Przyjmując, że Mg występuje w surowicy w postaci siarczanu, zaś inne metale w postaci chlorków, zrobiony został roztwór tych soli w stężeniu, w jakim występują one w surowicy. Obniżenie punktu zamarzania takiego roztworu wynosi $\Delta = 0.83^\circ$, t. j. mniej o blisko 20% niż Δ surowicy ($= 1.07^\circ$). Można stąd wnioskować, że oprócz mineralnych składników występują w surowicy organiczne substancje osmotycznie czynne.

Z liczb tabeli I wynika, że aczkolwiek absolutne stężenie Mg w surowicy podwoja jest takie samo, jak w wodzie morskiej, to koncentracja względna tego metalu w obu cieczach różni się znacznie. Na 100 g chloru w surowicy przypada 3.84 g Mg, gdy w morzu stosunek Cl: Mg wynosi 100:6.26, jak to przedstawia tabela II, w której podane są w gramach ilości oddzielnych składników, przypadających na 100 g chloru.

T a b e l a II.

Ilości poszczególnych składników, przypadających na 100 g Cl w g.
Quantité des différents composés correspondants à 100 gr. Cl. en gr.

	Surowica <i>Sérum</i>	Woda morska <i>Eau de mer</i>
Cl	100	100
Na	63.57	52.22
K	3.29	1.94
Ca	6.85	3.06
Mg	3.84	6.66
P	0.55	—
S	3.15	5.28

Celem przekonania się, czy w składzie mineralnym hemolimfy zaznaczają się różnice indywidualne, wytoczono hemolimfę z 8 większych osobników i oznaczono Cl osobno w surowicy każdego zwierzęcia.

Otrzymane wyniki przedstawia nam tabela III.

T a b e l a III.

Wahania indywidualne ilości Cl w hemolimfie
Variations de la teneur en Cl dans l'hémolymphé.

Nr. osobnika <i>de l'animal</i>	Ilość Cl <i>Teneur en Cl</i> mg/cm ²	Uwagi <i>Adnotations</i>
1	10.6	Surowica
2	11.2	<i>Sérum</i>
3	10.0	
4	9.8	
5	11.0	
6	10.7	
7	8.3	
8	8.6	
Woda morska sztuczna <i>Eau de mer</i> <i>artificielle</i>	4.3	

Ilość Cl znaleziona w powyższych przypadkach jest nieco większa, niż znaleziona w surowicy, zebranej z kilkudziesięciu egzemplarzy (7.3 mg w 1 cm³—por. tab. I). Tłumaczy się to tem,

że oddzielnie badane osobniki (tab. III) wzięte były z wody sztucznej, która zawierała nieco więcej Cl (4.3 mg/cm³), niż woda naturalna Bałtyku (3.6 mg/cm³).

O ile pominąć ilości Cl w № 7 i 8 tabeli III, które odnoszą się do hemolimfy nieskoagulowanej, i weźmiemy pod uwagę tylko zwierzęta oznaczone № 1 — 6, to stwierdzić należy, że różnice zawartości Cl w surowicy różnych osobników dosięgają 14%. Tę okoliczność należy wziąć pod uwagę w ocenie analiz surowicy, pochodzącej od wielu osobników.

Odmienne skład mineralny surowicy i wody morskiej i związana z tem różnica między ciśnieniem osmotycznym wewnętrznego i zewnętrznego środowiska podwoja świadczą, że organizm ten posiada rozwinięty mechanizm osmoregulacyjny i chemoregulacyjny. Pod tym względem *Mesidotea* należy do organizmów homoosmotycznych podobnie jak bezkręgowce słodkowodne.

Według danych literatury ekologicznej (EKMAN '19 '20, GURJANOWA '30) *Mesidotea entomon* jest organizmem wybitnie euryhalicznym. Spotyka się go w morzach arktycznych przy ujściach rzek, gdzie woda podobnie jak w Bałtyku jest mniej lub więcej wysłodzona. Występuje jednak i w środowiskach słodkowodnych, jak np. w jeziorach szwedzkich (Vätter) i rosyjskich (Ładoga) oraz w rzekach syberyjskich, tworząc tam odmiany lokalne, różniące się wielkością i odmiennym ustosunkowaniem się do siebie wymiarów niektórych części ciała.

W morzach północnych o stężeniu normalnem gatunek ten występuje. Zastępuje go tam *Mesidotea sibirica* [B], od której EKMAN wyprowadza inne gatunki, należące do rodzaju *Mesidotea*.

Z doświadczeń APSTEINA ('23), robionych na podwojach Bałtyku, wynika również, że organizm ten może znosić środowisko słodkowodne przez szereg dni.

Na tle powyższych faktów powstaje pytanie, czy skład mineralny hemolimfy podwoja a wraz z tem i jej ciśnienie osmotyczne ulegają zmianom w środowiskach o różnych stężeniach soli i jaki jest ewentualny kierunek tych zmian.

W celu rozstrzygnięcia tych pytań wykonano szereg doświadczeń, których wyniki przedstawione są w rozdziale następnym.

Część doświadczalna.

W wykonanych doświadczeniach, jako wskaźnik zmian mineralnego składu surowicy, wzięto ilości chloru, występujące w surowicy zwierząt, trzymanyh w środowiskach o różnej koncentracji soli.

Środowiska te przyrządzone były przez rozcieńczenie wodą wodociągową podwójnie stężonej wody oceanicznej o składzie, podanym w części metodycznej niniejszej pracy. Kontrolowana kolorymetrycznie koncentracja jonów wodorowych tych środowisk wahała się od $\text{pH} = 7.2$ do 7.8.

Do każdego oznaczenia chloru zbierano hemolimfę z 3 — 5 osobników zależnie od ich wielkości.

Tabela IV zawiera wyniki serji doświadczeń, w których najdłuższy okres pozostawiania zwierząt w zmienionych środowiskach nie przekraczał 1 tygodnia.

Tabela IV.

Ilości Cl w surowicy podwojów, umieszczonych w różnych stężeniach wody morskiej.
Teneur en Cl du sérum des Mesidotea dans l'eau de mer à concentration croissante.

Stężenie Cl w środowisku <i>Concentration du Cl dans le milieu mg/cm³</i>	Stężenie Cl w surowicy w mg/cm ³ <i>Concentration du Cl dans le sérum p o g o d z i n a c h</i>		
	<i>après 40 heures</i>	<i>après 70 heures</i>	<i>après 168 heures</i>
20.0	18.0	19.1	19.2
12.5	13.8	13.8	14.9
10.0	11.7	14.4	13.6
3.9	10.2		
woda słodka <i>eau douce</i>	8.3 ¹⁾	6.2 ²⁾	

¹⁾ po 24 godzinach

²⁾ po 53 godzinach

Jak widzimy, ilości chloru w surowicy wzrastają w miarę zwiększania się stężenia środowiska. Zwiększanie się stężenia chloru w surowicy odbywa się dość powolnie, nowa bowiem równowaga między stężeniem chloru w środowisku zewnętrznym i wewnętrznym ustala się dopiero po kilku dniach.

Podwoje, przeniesione do środowiska izotonicznego, zawierającego takie same ilości chloru, jak ich hemolimfa, mianowicie

10 mg Cl w 1 cm³, już po 40 godzinach posiadają we krwi więcej chloru (11.7 mg/cm³), niż zawiera go nowe środowisko. Po tygodniu zawartość chloru we krwi dochodzi do 13.6 mg/cm³. Ujawnia się tu wyraźnie ze strony organizmu tendencja do osiągnięcia wyższego stężenia składników mineralnych we krwi, niż w nowym środowisku.

Tę samą tendencję dostrzega się u badanych zwierząt po przeniesieniu do środowiska hipertonicznego, zawierającego 12.5 mg Cl w 1 cm³. Surowica podwoja w takim środowisku posiada już po 40 godzinach o 10% większe stężenie chloru (13.8 mg/cm³), niż środowisko. Po tygodniu różnica ta dochodzi do 19% (14.9 mg/cm³).

Natomiast w środowisku oceanicznym (20 mg Cl w 1 cm³) stężenie chloru surowicy nie przekroczyło stężenia, panującego w wodzie, nawet po tygodniowym pozostawianiu zwierząt w tem środowisku.

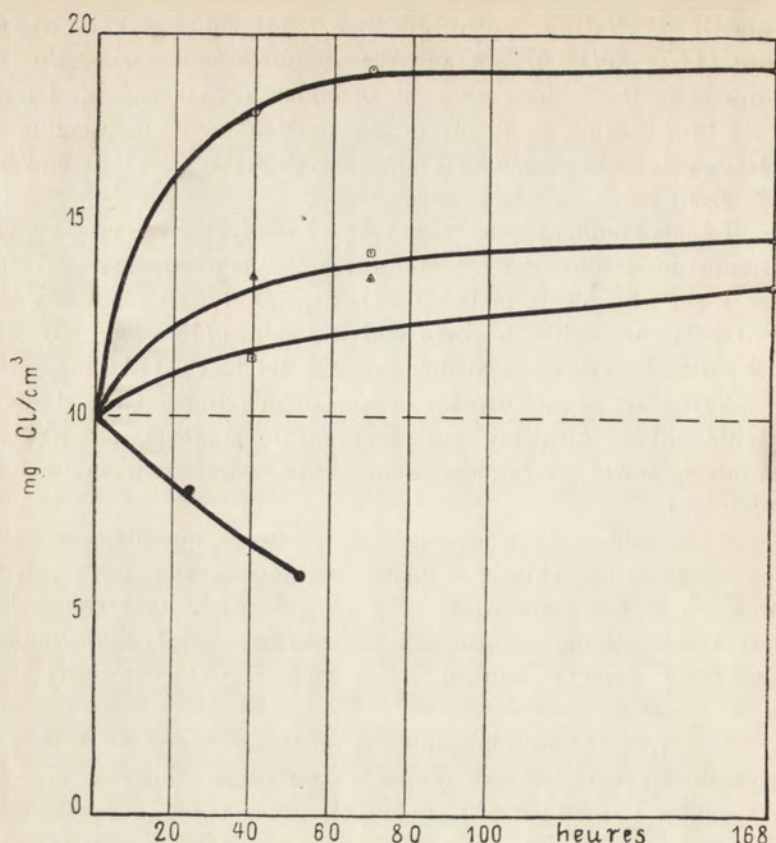
Przeniesione do wody słodkiej, podwoje posiadają w surowicy coraz mniej chloru w miarę przedłużającego się pozostawania ich w tem środowisku. Po 53 godzinach zwierzęta takie miały tylko 6.2 mg chloru w 1 cm³ surowicy, gdy ilość chloru w surowicy zwierząt kontrolnych z wody Bałtyku wynosiła 10.2 mg w 1 cm³.

Omówione ustosunkowanie się stężenia chloru we krwi podwoja do stężenia tego składnika w środowisku ilustrują krzywe na rysunku 1, gdzie na osi rzędnych przedstawione są stężenia chloru w surowicy zaś na osi odciętych czas działania środowiska na organizm.

Zależnie od stężenia soli w środowisku, w którym trzymane są podwoje, stosunek stężenia chloru w surowicy do stężenia chloru w środowisku ulega znacznym przesunięciom i po tygodniu przedstawia się jak następuje:

	$\frac{Cl_s}{Cl_w}$
1) w wodzie Bałtyku (3.9 mg Cl/cm ³)	2.6
2) w rozcieńczonej do połowy wodzie oceanu (10 mg Cl/cm ³)	1.4
3) w rozcieńczonej do $\frac{2}{3}$ wodzie oceanu (12.5 mg Cl/cm ³)	1.2
4) w wodzie oceanu (20 mg Cl/cm ³)	0.96

Liczby te wskazują, że surowica podwoja, która w warunkach naturalnych jest wybitnie hipertoniczna w stosunku do środowiska, zbliża się do izotonji w miarę zwiększania się stężenia soli w tem ostatniem. W wodzie oceanicznej następuje wyrów-



Rys. 1. Krzywe stężenia chloru w surowicy podwojów w środowiskach o wzrastającym stężeniu Cl: ● — woda słodka, --- — woda Bałtyku, □ — 50% woda oceaniczna (10 mg Cl/cm³), △ — 66% woda oceaniczna (12,5 mg Cl/cm³), ○ — woda oceaniczna (20 mg Cl/cm³).

Fig. 1. Courbes de la teneur en chlore du sérum de *Mesidotea soumis* à l'action des différents milieux: ● — eau douce, --- — eau de la Baltique, □ — eau de mer à 50% (10 mgr Cl/cm³), △ — eau de mer à 66% (12,5 mgr Cl/cm³), ○ — eau de mer (20 mgr Cl/cm³).

nanie stężenia chloru w surowicy i w otoczeniu, stosunek $\frac{Cl_s}{Cl_w}$ zbliża się w tych warunkach do jedności tak, jak to stwierdzono u większości badanych bezkręgowców morskich.

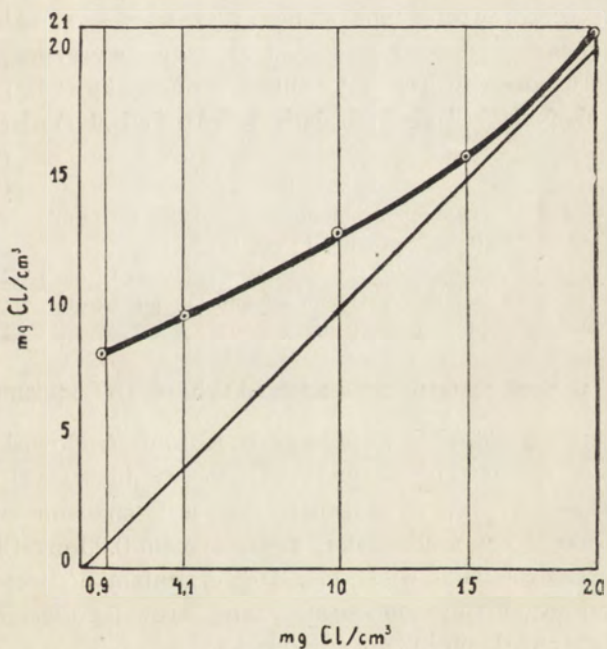
Celem przekonania się, czy dłużej trwające oddziaływanie na podwoje wzrastających stężeń wody morskiej zmienia ustalone w opisanym doświadczeniu ustosunkowanie się chloru surowicy do chloru środowiska, wykonano doświadczenie, trwające czas dłuższy, którego wyniki przedstawione są w tabeli V.

Tabela V.

Stężenie chloru w surowicy podwojów, umieszczonych w różnych stężeniach wody morskiej.
Teneur en chlore du sérum de Mesidotea provenant de l'eau de mer à concentration croissante.

Koncentracja chloru w środowisku <i>Teneur en chlore du milieu mg/cm³</i>	Koncentracja chloru w surowicy w mg/cm ³ <i>Teneur en chlore du sérum en mg/cm³</i>				
	po dniach — après				
	4	7	18	31	125 jours
28,5	27.0	—	—	—	—
20,0	20.0	20.4	21.5	20.8	20.0
15,0	15.3	16.2	16.6	16.0	—
10,0	12.3	12.3	12.4	13.0	—
4,1	9.8	—	—	—	—
0,9	—	—	—	8.6	—
woda słodka <i>eau douce</i>	5.5 ¹⁾ —4.6	—	—	—	—

¹⁾ po dniach 3 après 3 jours.



Rys. 2. Krzywa stężenia chloru w surowicy w zależności od stężenia Cl w środowisku, według doświadczenia, trwającego 31 dni (patrz tabl. V).

Fig. 2. Courbe de la teneur en chlore du sérum en fonction de la concentration du milieu extérieur. Durée de l'expérience 31 jours.

Liczby, przedstawione w tabeli V, potwierdzają w zupełności wyniki poprzedniej serji doświadczeń.

Krzywa na rys. 2 obrazuje nam wyraźnie ustosunkowanie się stężenia chloru surowicy i środowiska w zależności od koncentracji soli w tem ostatniem.

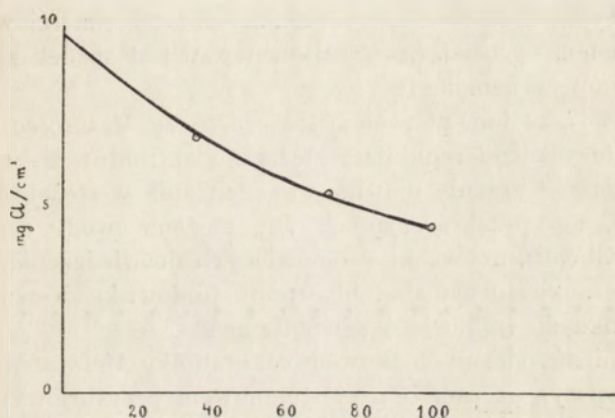
W obrębie stężeń od 15 do 20 mg Cl/cm³ w środowisku surowica podwojów ma takie samo stężenie chloru jak środowisko: krzywa stężenia chloru w środowisku i w surowicy bieżą równolegle, prawie się pokrywając. W środowiskach zaś więcej rozcieńczonych te dwie krzywe coraz więcej oddalają się od siebie w miarę zmniejszania się stężenia chloru w środowisku. Znaczy to, że w środowiskach morskich, zbliżonych pod względem koncentracji soli do warunków oceanicznych (15—20 mg Cl/cm³), podwoje zachowują się, jak organizmy pojkilosmotyczne — w tych granicach koncentracji soli w środowisku stężenie chloru we krwi podwoja jest wiernem odbiciem stężenia chloru w otaczającej wodzie. Natomiast w środowiskach więcej rozcieńczonych ujawnia się coraz więcej rozbieżność między zawartością składników mineralnych krwi i środowiska (rys. 2), czego wyrazem jest stosunek chloru surowicy (Cl_s) do chloru środowiska (Cl_w) u zwierząt, trzymanyh w ciągu miesiąca w różnych stężeniach wody morskiej.

	$\frac{Cl_s}{Cl_w}$
1) w wodzie Bałtyku rozcieńczonej do $\frac{1}{4}$ (0.93 mg Cl/cm ³)	9.5
2) w wodzie Bałtyku (3.75 mg Cl/cm ³)	2.6
3) w rozcieńczonej do połowy wodzie oceanu (10 mg Cl/cm ³)	1.3
4) w rozcieńczonej do $\frac{3}{4}$ wodzie oceanu (15 mg Cl/cm ³)	1.07
5) w wodzie oceanicznej (20 mg Cl/cm ³)	1.04

Gdy w dwu ostatnich środowiskach (4, 5) stosunek $\frac{Cl_s}{Cl_w}$ zbliżony jest do jedności, świadcząc o izotonji środowiska wewnętrznego i zewnętrznego podwoja, to w pierwszych trzech rozcieńczeniach (1, 2, 3) stosunek ten jest znacznie większy, dochodząc do 9.5 w środowisku, zawierającym 0.93 mg Cl w cm³. W tych rozcieńczeniach wody morskiej organizm podwoja zachowuje się, jak organizmy homoosmotyczne, krew jego jest wybitnie hipertoniczna w stosunku do środowiska.

Zaznaczyć należy, że tendencja w kierunku utrzymania w cieczy krwi wyższego stężenia elektrolitów, niż w otaczającym środowisku ujawnia się tylko w organizmach żywych. Surowica

osobników, które zginęły w czasie doświadczenia, zawierała ilości chloru zbliżone do ilości chloru w wodzie. Tak np. surowica zwierząt trzymanyh w wodzie Bałtyku, zawierającej 3.9 mg Cl/cm^3 , analizowana w kilka godzin po śmierci, zawierała 5.5 mg Cl/cm^3 , zamiast 10 mg , znajdujących w surowicy zwierząt żywych. Surowica zwierząt żywych, trzymanyh przez 7 dni w środowisku hipertonicznym, w którym stężenie chloru wynosiło 12.5 mg Cl/cm^3 , zawierała 14.9 mg Cl/cm^3 , natomiast w surowicy osobnika martwego, analizowanej w kilka godzin po jego śmierci stężenie chloru wynosiło 12.7 mg/cm^3 .



Rys. 3. Krzywa stężenia chloru w surowicy podwojów przeniesionych do wody słodkiej.

Fig. 3. Courbe de la teneur en chlore du sérum de *Mesidotea* mis dans l'eau douce.

W wodzie słodkiej trzymane podwoje już po kilku dniach zdradzały wyraźne osłabienie, przestawały jeść, coraz słabiej reagowały na bodźce mechaniczne i szybkość ich oddechów malała. Objawom tym towarzyszy stały spadek stężenia chloru w surowicy (rys. 3), którego ilości po 4 dniach spadają do 4.6 mg/cm^3 wobec $ca 10 \text{ mg/cm}^3$ w surowicy zwierząt kontrolnych, trzymanyh w sztucznej wodzie Bałtyku.

Dłużej niż 4 dni wytrzymały w wodzie słodkiej ($ca 0.04 \text{ mg Cl/cm}^3$) tylko pojedyncze egzemplarze mniejszych rozmiarów, co uniemożliwiało zbadanie dalszego spadku zawartości chloru w surowicy podwojów, trzymanyh w tem środowisku.

Spadek zawartości chloru surowicy zwierząt trzymany w wodzie destylowanej jest szybszy jeszcze, niż w wodzie słodkiej, o czym świadczy następujące doświadczenie.

Osobnik większych rozmiarów (ca 8 cm³ długości) po wypłókanu go w strumieniu wody destylowanej umieszczony został w wodzie destylowanej. Po 20 godzinach, gdy zwierze zdradzało jeszcze słabe oznaki życia, wzięta była krew, która zawierała tylko 5.5 mg Cl/cm³. Analiza wody destylowanej, w której zwierzę było trzymane, stwierdziła obecność w niej 8.5 mg chloru. Doświadczenie to wskazuje, że w środowiskach bardzo rozcieńczonych elektrolity hemolimfy przechodzą do otaczającej wody. Towarzyszące ubytkowi elektrolitów hemolimfy objawy śmierci występują przytem tem szybciej, im gwałtowniejszy jest spadek zawartości elektrolitów w hemolimfie.

Powyższe dane pozwalają stwierdzić, że *Mesidotea entomon* posiada mechanizm regulujący stężenie elektrolitów we krwi. Mechanizm ten wyraźnie ujawnia swe działanie w stężeniach wody morskiej, nie przekraczających 75% stężenia wody oceanicznej (15 mg Cl/cm³), używanej w omówionych doświadczeniach i działa w kierunku utrzymania hipertoni środowiska wewnętrznego w stosunku do środowiska zewnętrznego.

Istnienie odmian słodkowodnych gatunku *Mesidotea entomon* pozwala przypuszczać, że przy stopniowym przystosowywaniu się tego organizmu do wody słodkiej mechanizm osmoregulacyjny zabezpiecza go przed nadmierną utratą składników mineralnych hemolimfy. Raptowna bowiem strata tych składników, jak widzieliśmy, powoduje śmierć organizmu w ciągu krótkiego czasu.

Przedstawione wyniki badań nad zmianami stężenia soli w hemolimfie podwoja zgadzają się z wynikami prac DUVALA (25) nad szeregiem form zwierzęcych, zwłaszcza nad krabem *Carcinus moenas*. Krzywa zmian, zachodzących w stężeniu składników mineralnych hemolimfy tych zwierząt pod wpływem zmiennego stężenia środowiska, ma taki sam przebieg, jak przedstawiona w niniejszej pracy krzywa, ilustrująca te zmiany w hemolimfie podwoja.

Według SCHLIEPERA ('29), badane przez niego formy euryhaliczne jak *Erychoeir sinensis*, *Carcinus moenas*, *Cancer pagurus*, *Nereis diversicolor*, posiadają w rozcieńczonej wodzie morskiej wyższe stężenie soli w hemolimfie, niż środowisko.

HYKES ('30) stwierdza, że *Beroe ovata* znosi wodę morską

rozcieńczoną (75%) i że w hipotonicznym środowisku ciężar zwierzęcia początkowo zwiększa się, ulegając następnie redukcji poniżej swej wartości początkowej.

Z pracy BAUMBERGA i OLMSTEDA ('28) wynika, że hemolimfa krabów (*Pachygrapsus crassipes* i *Callinectes sapidus*) ma w czasie wylinki ciśnienie osmotyczne znacznie wyższe, niż woda morska.

Według MEDWEDEWOJ ('27), ciśnienie osmotyczne krwi u *Artemia salina* ulega nieznacznym wahaniom w porównaniu z wahaniami stężenia soli w środowisku.

Skala stężenia wody morskiej, w jakiej mogą żyć, według KREPSA ('26), *Balanus crenatus* i *Balanus balanoides* wynosi od 0—70‰ soli, zaś mięczak, *Haminea hydatis*, według SCORDIA ('27),¹ wytrzymuje w stanie dorosłym granice słoności od 10 do 52‰, a formy młodociane nawet do 70‰. Trudno sobie wyobrazić, by organizmy, wytrzymujące tak szeroką skalę stężenia soli w środowisku, nie posiadały odpowiedniego mechanizmu, regulującego zawartość soli w cieczach ciała.

Przytoczone przykłady dowodzą, że izotonja krwi i środowiska nie jest cechą właściwą wszystkim bezkręgowcom morskim, wiele z nich bowiem posiada zdolność uniezależniania stężenia soli krwi od ich stężenia w środowisku.

Rzeczą godną uwagi jest to, że zależność stężenia środowiska wewnętrznego od stężenia środowiska zewnętrznego ma taki sam charakter u bezkręgowców słodkowodnych, jak u wspomnianych wyżej bezkręgowców morskich euryhalicznych. Według doświadczeń CALUGAREANU ('15) nad szczeżują oraz DUVALA ('28) nad zatoczką (*Planorbis*), błotniarką (*Lymnaea*) i szczeżują (*Anodonta*), krew tych organizmów w miarę wzrastającej do pewnych granic koncentracji środowiska staje się coraz mniej hipertoniczną dochodząc wreszcie do izotonji z otaczającą wodą. Podobnie dzieje się (DUVAL '25) z krwią kraba rzecznoego, *Telphusa fluviatilis*, oraz raka rzecznoego, *Potamobius astacus* (HERMANNÓWNA '31).

Widzimy stąd, że nie tylko bezkręgowce słodkowodne posiadają możność regulowania składu mineralnego krwi, ale również wiele bezkręgowców morskich posiada mniej lub więcej rozwinięty mechanizm regulacyjny, który w znacznej mierze uniezależnia stężenie molarne ich krwi od stężenia środowiska zewnętrznego.

¹) Cytowane według ISSELA ('27).

Podnieść należy, że niezależność środowiska wewnętrznego od otoczenia ujawnia się nie tylko w różnicy stężeń składników mineralnych krwi i otaczającej wody, ale również w ich odmiennym ustosunkowaniu się wzajemnym w obrębie każdego z tych dwu środowisk. Wynika to zarówno z analizy składników mineralnych podwoja, podanej w niniejszej pracy, jak z analiz BETHEGO ('31) nad szeregiem organizmów morskich oraz badań doświadczalnych BIAŁASZEWICZA ('30) nad regulacją składu mineralnego krwi u kraba, *Maja squinado*.

Reasumując, stwierdzić można, że ogół bezkręgowców przedstawia skalę przejść od morskich organizmów pojkilomotycznych (zwierzęta stenohaliczne) do organizmów słodkowodnych homojomotycznych. Ogniwiem, łączącym te dwa krańcowe typy, są bezkręgowce morskie euryhaliczne. W środowisku oceanicznym posiadają one krew izotoniczną z otoczeniem, zaś w rozcieńczonej wodzie morskiej krew ich jest hipertoniczną w stosunku do środowiska, podobnie jak się to dzieje u bezkręgowców słodkowodnych.

Streszczenie wyników.

1°. Ciśnienie osmotyczne hemolimfy podwoja jest przeszło dwa razy większe, niż wody Bałtyku.

2°. Skład mineralny hemolimfy podwoja różni się od składu mineralnego wody morskiej zarówno pod względem stężenia soli, jak i pod względem stosunku poszczególnych jonów.

3°. Podwoje znoszą bez żadnych widocznych zaburzeń bardzo szeroką skalę stężeń wody morskiej, od wody oceanicznej (20 mg Cl/cm³) do 25% wody Bałtyku (0.93 mg Cl/cm³).

4°. Przy obniżaniu się stężenia wody morskiej, stężenie chloru surowicy podwoja maleje znacznie wolniej niż w środowisku, w wyniku czego izotoniczna z wodą oceaniczną hemolimfa staje się w środowiskach rozcieńczonych hipertoniczną.

5°. W wodzie słodkiej podwoje tracą szybko znaczne ilości chloru i po kilku dniach giną.

6°. Na podstawie otrzymanych tu wyników oraz danych innych autorów można stwierdzić, że zwierzęta bezkręgowce morskie posiadają w mniejszym lub większym stopniu wykształcony mechanizm osmoregulacyjny i chemoregulacyjny i stanowią

szeroką skalę przejść od typu organizmów pojkilomotycznych morskich do organizmów słodkowodnych homojomotycznych.

Panu A. HRYNIEWICKIEMU, kierownikowi Morskiego Instytutu Rybackiego, składam gorące podziękowanie za dostarczanie materiału doświadczalnego do niniejszych badań.

Piśmiennictwo.

- Apstein C.** 1923. Weiteres über *Glyptonotus entomon*. Wissensch. Meeresuntersuch. 15, H. 1. **Barrenscheen H. K.** und **L. Messinier** 1927. Eine kolorimetrische Mikrobestimmung des Natriums. Bioch. Zeitschr. 189 (308). **Baumberg J. P.** and **I. M. D. Olmsted.** 1928. Changes in the osmotic pressure and water content of crabs during the molt cycle. Physiol. Zool. 1 (351). **Bethe A.** 1928. Jonendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres, als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung. Pflüg. Arch. 221 (344). **Bethe A.** und **E. Berger** 1931. Variationen im Mineralbestand verschiedener Blutarten. Pflüg. Arch. 227 (571). **Białaszewicz K.** 1926. O składzie mineralnym komórek jajowych. Prace Instyt. im. Nenckiego 3. **Białaszewicz K.** 1930. Badania nad zjawiskami regulowania składu mineralnego cieczy ciała. I. Doświadczenia nad krabem *Maja squinado*. Acta Biol. Exp. 5 (57). **Bottazzi F.** 1925. Cytoplasma und Zellsäfte. Winterstein's Handb. der vergl. Physiol. 1. **Briggs A. P.** 1922. A modification of the Bell - Doisy phosphate method. Jour. of biol. Chem. 53 (13). **Calugareanu** 1915. Recherches chimiques et physico - chimiques sur le sang de l'Anodonte. Bull. Section scentif. de l'Académie Roumaine. 7 (216). **Wedtug Duvala '25.** **Duval M.** 1925. Recherches physico - chimiques et physiologiques sur le milieu intérieur des animaux aquatiques. Modifications sous l'influence du milieu extérieur. Ann de l'Inst. Océanogr. Nouvelle série 3 (233). **Duval M.** 1928 Concentration moléculaire du sang de quelques Mollusques d'eau douce. Annales de Physiol. 4 (27). **Ekman S.** 1919. Studien über die marine Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. VI. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. 8 (477). **Fredericq L.** 1904. Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus chez les animaux aquatiques. Arch. de Biol. 20 (709). **Fredericq L.** 1922. Action du milieu marin sur les Invertébrés. Arch. intern. de Physiol. 19 (309). **Gurjanowa.** 1930. Beiträge zur Fauna der Crustacea Malacostraca des arktischen Gebietes. Zool. Anzeig. 86 (231). **Hecht G.** 1923. Bestimmung des Organkalkes nach de Waard. Bioch. Zeitschr. 143 (342). **Herrmann F.** 1931. Über den Wasserhaushalt des Flusskrebses. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 14 (479). **Höber R.** 1926. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig. **Hykes O. V.** 1930. Résistance des Ctenophores du genre *Berce* dans l'eau de mer diluée. C. R. Soc. Biol. 103 (355). **Issel R. A.** 1927. A proposito di organismi eurialini e di narcosi osmotica. Boll. Mus. Genova. 7 (15). **Kramer B.** and **F. F. Tisdall** 1921. A clinical method for the quantitative determination of potassium in small

amounts of serum. Jour. of biol. Chem. 46 (339). **Kramer B.** and **F. F. Tisdall** 1921. A simple technique for the determination of calcium and magnesium in small amounts of serum. Jour. of biol. Chem. 47 (475). **Kreps E.** Über den Einfluss auf die litoralen Balanidaeformen der Veränderungen in der Salzkonzentration des umgebenden Mediums. Russkij fiziol. Žurnaf. 9 (121). **Mc Clendon J., F. C. C. Gault** and **S. Mulholland.** 1917. The hydrogen-ion concentration, CO₂ tension, and CO₂ content of sea-water. Papers from Depart. Marine Biology, of H. Carnegie Insitut. 9 (23). **Medwedewa N. B.** 1927. Über osmotischen Druck der Hämolymphe von *Artemia salina*. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 5 (547). **Quinton R.** 1912. L'eau de mer, milieu organique. 2-me éd. Paris. Masson. **Scordia C.** 1927. Eurialinità di un mollusco opisthobranchio allo stato giovanile. Riv. di Biol. 9 (17). **Schlieper C.** 1929. Über Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 9 (478). **Schröder W.** 1890. Über die Harnstoffbildung der Haifische. Zeitschr. f. physiol Chemie. 14 (576). **Wetochin J. A.** 1931 Osmotičeskoje dawlenje wnieszniej i wnutriennej sriedy žiwotnych organizmw. Izwiestja Biolog. Naucznoizsledowatielskawo Instituta pri Permskom Gosudar. Uniwersitietie. 7 (293). **Whitehorn J. C.** 1921 A system of blood analysis. Simplified method for the determination of chlorides in blood plasma Jour. of biol. Chem. 45 (449).

[Zakład Morfologii Doświadczalnej Instytutu im. Nenckiego]

J. Dembowski.

Daselbe studja nad geotropizmem *Paramecium*.

Weitere Studien über den Geotropismus von Paramecium.

Rękopis nadesłany w dniu 20.II.1931 r.

In der vorliegenden Arbeit stellt der Verf. Argumente zusammen, die zugunsten der mechanischen, bzw. der Statocystentheorie des Geotropismus von *Paramecium* sprechen.

Das Vorhandensein einer besonderen „zentrotaktischen“ Reaktion, wie sie von KOEHLER beschrieben worden ist, bleibt unbewiesen und ist sehr wenig wahrscheinlich. Das Verhalten der Tiere in den betr. Versuchen führt sich einerseits auf die gewöhnliche negativ geotropische Bewegung, andererseits auf die Reaktion des Sich-Zerstreuens der an einem Rohrpunkte zwangsmässig gesammelten Infusorien zurück.

Das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld entspricht den Voraussetzungen der mechanischen Theorie.

Verf. beschreibt eine neue Methode der Beobachtung der Paramäcien während des Schleuderns. Es wird darauf hingewiesen, dass im Zentrifugerohr ein bedeutendes Gefälle der Zentrifugalkraft je nach Entfernung vom Drehzentrum vorhanden ist, was das Verhalten der Tiere wesentlich beeinflusst. Die Verteilung der Infusorien nach dem Schleudern zeigt Fig. 3. Auf derselben bedeuten die Zahlen der ersten vertikalen Reihe die jeweilige Tourenanzahl pro Minute, die übrigen Zahlen — die Grösse der Zentrifugalkraft für drei Rohrpunkte in Gravitationseinheiten ausgedrückt. Bei einer bestimmten Grösse der Zentrifugalkraft werden die Tiere passiv zentrifugal abgeworfen (Tab. I: *Obr.* — die Tourenanzahl pro Minute, *S. O.* — die Zentrifugalkraft). In der Tab. II sind die betr. Werte für das erste zentripetale Einstellen der Tiere, sowie für das erste passive Abdrängen dersel-

ben zusammengestellt worden. Die Tab. III enthält die Werte für das erste Sich-Einstellen der Infusorien. Durchschnittlich beginnen sich die Tiere bei einer Zentrifugalkraft von 3.5 Einheiten zentripetal einzustellen, bei 9.5 Einheiten werden sie zentrifugal abgedrängt. Das Resultat spricht zugunsten der mechanischen und gegen die Statocystentheorie. Denn im gewöhnlichen Gravitationsfeld vermögen die vermeintlichen Statoliten den Tieren keine gerichtete Bewegung aufzuprägen, indem dazu eine 3.5 mal grössere Kraft erforderlich ist.

Das freie Absinken lebender Tiere entspricht den Erwartungen der mechanischen Theorie. Unter Verwendung der Fixierungsflüssigkeit von GELEI erweisen sich tote Tiere, die im Glycerin absinken, als deutlich hinterlastig.

Sämtliche von KOEHLER erwähnte Erscheinungen lassen sich vom Standpunkte der mechanischen Theorie einfach und einheitlich erklären. Die Theorie selbst muss aber modernisiert werden. Es ist zu berücksichtigen, dass die infolge der Hinterlastigkeit eintretende passive Drehung des *Paramecium*körpers von dem Tiere als Reiz rezipiert werden kann. Sollte das der Fall sein, würde auch die ursprüngliche mechanische Theorie ihren ausschliesslich mechanischen Charakter verlieren. Beide hier besprochenen Ansichten beruhen auf demselben Erklärungsprinzip, indem beide mit Reizen arbeiten. Die Kontroverse bezieht sich lediglich auf die Natur der Mechanismen, welche den wirkenden Reiz auslösen.

Z czterech istniejących teoryj geotropizmu *Paramecium* teoria ciśnienia (JENSEN) i teoria oporu (DAVENPORT) należą już tylko do historii. W chwili obecnej dyskutowane są jedynie dwie możliwości. Poglądem panującym jest teoria statocystów (LOEB), która zakłada, iż w ciele wymoczka zawarte są statolity, w postaci ziarenek cięższych od otaczającej je protoplazmy i zmieniających swe położenie w komórce pod wpływem grawitacji.

Ruch statolitów wewnątrz komórki powoduje kierunkowe podrażnienie protoplazmy, która ma dążność do odpowiadania na to podrażnienie ruchem wymocзка w kierunku, przeciwnym do kierunku przesunięcia statolitów. Teoria „mechaniczna“ (VERWORN) natomiast zakłada, że tylna połowa ciała *Paramaecium* jest cięższa i przeważa ku dołowi, nadając zwierzęciu położenie pionowe, końcem przednim ku górze. Prócz VERWORNA, w obronie teorii mechanicznej wystąpił tylko HARPER.

W dwóch poprzednich publikacjach ('28, '29) wypowiedziałem się za teorią mechaniczną, poddając jednocześnie krytyce argumenty KOEHLERA, zwolennika teorii statocystów. Ostatnio KOEHLER w pracy polemicznej utrzymuje swe poprzednie stanowisko i wyraża przekonanie, iż mimo wszystko teoria statocystów najlepiej tłumaczy zjawiska.

Wobec tego podjąłem sprawę na nowo, stosując udoskonalone z wielu względów metody badania. Celem pracy niniejszej jest krytyczne zestawienie dowodów na korzyść obu omawianych teoryj. Zacznę od zjawisk, dowodzących, zdaniem KOEHLERA, słuszności teorii statocystów.

Centrotaksja.

Jak wykazał KOEHLER ('22), po krótkim i silnym wirowaniu w rurce szklanej, wymocзки skierowują się ze wzmoczoną szybkością ku końcowi byłemu dośrodkowemu rurki, zupełnie niezależnie od położenia rurki w przestrzeni. Zjawisko jest zgodne z teorią statocystów, natomiast zaprzecza teorii mechanicznej. W nowszej pracy ('30) tłumaczy KOEHLER moje odmienne wyniki w doświadczeniach nad centrotaksją nie dość szybkim manipulowaniem przy zdejmowaniu rurki z wirówki, użyciem nie dość gęstych kultur wymoczków, oraz niedostateczną szybkością wirowania. W tych właśnie warunkach otrzymał KOEHLER te same wyniki, co ja.

Podjąłem te doświadczenia na nowo, udoskonalając jednocześnie metodę badania w myśl wskazówek KOEHLERA. Wirówkę umocowałem poziomo, dzięki czemu rurkę z wymoczkami we wszystkich krytycznych położeniach: końcem ośrodkowym ku górze, ku dołowi, oraz poziomo, można było do obserwacji ruchów pozostawić na wirówce, nie odejmując jej. W szczegółach układ doświadczenia był następujący.

Wymocзки brałem z gęstych kultur, hodowanych na pożywece sianowej, bezpośrednio z pierścienia adhezyjnego, który się tworzył w naczyniach hodowlanych w pobliżu powierzchni. Przed właściwym doświadczeniem wymocзки przez dłuższy czas pozostawały w spoczynku. Do zgęszczenia kultur nigdy nie posługiwałem się wirowaniem. Rurki, w których wiro-

wałem wymoczki, miały 5 cm długości i 2.6 mm średnicy wewnętrznej. Na jednym końcu rurki były zatopione, na drugim otwarte. Rurki takie umieszczałem na hematokrycie. Promień hematokrytu wynosił 77 mm, odległość dośrodkowego końca rurki od środka wirówki była 27 mm. Wirowałem z szybkością 2000 do 3000 obrotów na minutę, w ciągu jednej minuty. Po wirowaniu zatrzymywałem możliwie szybko wirówkę i obserwowałem zachowanie się wymoczków w różnych położeniach rurki.

Wynik wielokrotnie powtarzanych doświadczeń był zawsze ten sam. Po zatrzymaniu wirówki można widzieć gęstą masę wymoczków, wędrujących ku końcowi dośrodkowemu rurki, niezależnie od jej położenia. Jak to podał KOEHLER, ten ruch „centrotaktyczny“ jest krótkotrwały i szybko przechodzi w reakcję geotropiczną.

Reakcja początkowa odpowiadałaby więc istotnie zjawisku, opisanemu przez KOEHLERA pod nazwą „centrotaksji“. Jednak dokładniejsza obserwacja charakteru ruchów w różnych położeniach rurki stawia całe zjawisko w nowym świetle. Używałem do obserwacji poziomego mikroskopu binokularnego, o powiększeniu około 30.

a) Rurka po wirowaniu stoi pionowo, końcem odśrodkowym ku dołowi. Po zatrzymaniu hematokrytu zachodzi bardzo prawidłowy ruch kierunkowy ku górze: wymoczki płyną prostolinjowo, nie uderzając o ścianki rurki. Jest to typowa reakcja geotropiczna. Wirowanie spowodowało ustawienie się wymoczków cięższym tylnym końcem na zewnątrz i odrzucenie w tym samym kierunku zawartych w protoplazmie ciężkich ziarenek. Wskutek tego połowa tylna została obciążona jeszcze bardziej i jej silna obecnie przewaga spowodowała ustawienie się pionowe wymoczków. Zjawisko jest więc zgodne z teorią mechaniczną.

b) Rurka pionowa, koniec odśrodkowy na górze. Wymoczki po zatrzymaniu wirówki skierowują się masowo ku dołowi, ale droga ich nigdy nie jest prostolinjowa. Kierunek ruchu waha się coraz bardziej, wreszcie pierwotniaki zawracają i skierowują się ku górze. Zachodzi to po 10 — 12 sekundach, przebyta w ciągu tego czasu odległość wynosi około 2 cm. Tylko bardzo nieliczne pojedyncze wymoczki płyną dalej w dół.

Ze stanowiska teorii mechanicznej podobne zachowanie się wymoczków jest koniecznością. Wirowanie stanowi silną podniechę, na którą pierwotniaki odpowiadają wzmożoną szybkością ruchu.

Tylko droga ku dołowi jest wolna i tam też skierowują się wymoczki. Idzie tu o naturalne rozpraszanie się zebranych przymusowo w jednym punkcie rurki i silnie podrażnionych pierwotniaków. Ale podczas tego ruchu ku dołowi natychmiast wywiera swój wpływ przewaga tylnej połowy ciała. Ponieważ połowa tylna jest cięższa, ciało wymocзка płynącego w dół znajduje się w położeniu równowagi chwiejnej, co tłumaczy wahania kierunku ruchu. Początkowo ruch jest szybki i może w znacznym stopniu zrównoważyć przewagę tylnego końca. Po 10 — 12 sekundach jednak działanie podrażnienia staje się słabsze, ruch ulega znacznemu zwolnieniu i opadający tylny koniec ciała powoduje zmianę kierunku ruchu. Jeśli pojedyncze wymoczki mimo to płyną dalej w dół, to opisałem w pracy poprzedniej ('28 str. 30), że podczas wirowania pojedyncze osobniki niekiedy nie zdołają obrócić się końcem tylnym na zewnątrz. U takich osobników ciężkie ziarenka zostają odrzucone ku przodowi, co zmienia znak reakcji geotropicznej.

Różnica charakteru ruchu w rurkach o końcu odśrodkowym na dole, a na górze, jest tak wybitna, że nie pozostawia żadnych wątpliwości. Reakcja rozpraszania się oraz zwiększona szybkość ruchu jest wspólna obu rurkom, jednak w rurce pierwszej reakcja ta współdziała z geotropizmem, zaś w drugiej przeciwdziała mu. Istnienie specjalnej reakcji „centrotaktycznej“ również i w tym przypadku pozostaje nieudowodnione.

c) Rurka pozioma. Gęsta masa wymoczków skierowuje się, jak poprzednio, dośrodkowo. Jeśli jednak obserwować ten ruch nie z góry, lecz z boku, to widzi się bardzo wyraźnie, iż droga wymocзка nigdy nie jest tu linią prostą. Jak podałem już poprzednio ('28, str. 39), *Paramaecia* zakreślają szereg prawidłowych krzywych, w określonych odstępach uderzając o górną ściankę rurki. Raz jeszcze, zachowanie się wymocзка z punktu widzenia teorii mechanicznej nie mogłoby być inne. Pierwotniaki rozpraszają się, płyną zaś poziomo, ponieważ tylko ten kierunek jest dla nich otwarty. Jednocześnie ze względów mechanicznych przewaga tylnego końca powinna w tym przypadku oddziaływać szczególnie silnie, powodując wyginanie się kierunku drogi ku górze. Po zderzeniu się ze ścianką następuje odbicie, poczem znowu przewaga tyłu wygina drogę ku górze. Jest jasne, że wymoczek nie wykonywa reakcji „centrotaktycznej“, lecz zwykłą

reakcję geotropiczną, w której skutecznieniu przeszkadza mu górna ścianka rurki.

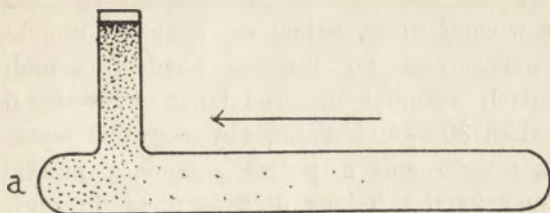
Według KOEHLERA, w podanych warunkach doświadczenia wymoczki płyną „geradlinig und parallel ohne Wandberührung die wagerechte Rohrlänge entlang bzw. die verkehrt senkrechte hinab“ (30, str. 300). Sądzę, iż sprzeczność wynika z tego, że KOEHLER używał zbyt zgęszczonych kultur, w których wymoczki przykrywają się wzajemnie i dostrzeżenie drogi pojedynczego osobnika staje się bardzo trudne. W moich próbach prawidłowe krzywe występowały zawsze i były bardzo wyraźne.

„Gdyby w punkcie zderzenia wymoczka ze ścianką ta ostatnia posiadała otwór, prowadzący w górę, oczywiście *Paramecium* skierowałoby się w górę“, pisałem w poprzedniej pracy (28, str. 39). Doświadczenie to wykonałem obecnie. Rurka szklana o 8 mm średnicy wewnętrznej i 67 mm długości była zatopiona na obu końcach. Wpobliżu jednego z końców rurki była połączona z kawałkiem rurki węższej (6 mm średnicy wewnętrznej) pod kątem prostym, jak na rys. 1. Cały przyrząd napełniałem gęstą kulturą wymoczków, aż do wierzchołka rurki bocznej, poczem wstawiałem wszystko na wirówkę. Strzałka na rys. wskazuje kierunek działania siły odśrodkowej, rurka boczna stała pionowo. Po 1-minutowem wirowaniu z szybkością 2000 obrotów na minutę, wszystkie wymoczki zostały odrzucone w okolice a na rys. Po zatrzymaniu wirówki wszystkie wymoczki zakreśliły łuk i skierowały się do rurki bocznej, tworząc na jej wierzchołku gęste skupienie geotropiczne. Tylko kilka osobników udało się w kierunku poziomym.

W myśl teorii statocystów, statolity wymoczków, skupionych w czasie wirowania w okolicy a, zostały odrzucone w kierunku działania siły odśrodkowej, zatem wymoczki powinny płynąć w kierunku odwrotnym, czyli wzdłuż rurki większej. Obecność kawałka rurki bocznej w niczem nie zmienia sposobu działania siły odśrodkowej na statolity. A jednak ta ze stanowiska teorii zupełnie obojętna okoliczność zasadniczo zmienia kierunek reakcji. Wymoczki miały do wyboru reakcję „centrotaktyczną“ i reakcję geotropiczną. Wybrały geotropiczną, działając w ścisłej zgodności z teorią mechaniczną.

W analogiczny sposób można demonstrować wybór pomiędzy reakcją „centrotaktyczną“, a reakcją rozpraszania się. Rurka

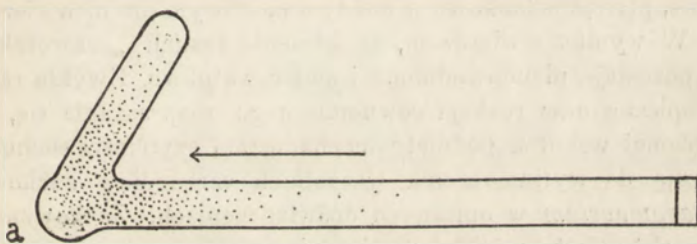
o 6 mm średnicy wewnętrznej zostaje zatopiona na jednym końcu i zgięta pod kątem około 60° , jak na rys. 2. W przegięciu, koło a, rurka posiada niewielkie rozszerzenie, symetryczne względem obu jej kolan. Rurkę umieszczałem na poziomej tarczy wirówki, w kierunku promienia, kolano krótsze leżało również poziomo. Po napełnieniu rurki kulturą *Paramecium* wirowałem ją przez



Rys. 1. Wybór pomiędzy reakcją „centrotaktyczną” a geotropiczną.

Fig. 1. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis” und dem Geotropismus. 40 Sek. nach dem Anhalten der Zentrifuge.

1 minutę z szybkością 2000/min. Zgodnie z teorią statocystów, wszystkie wymoczki po zatrzymaniu wirówki powinny wędrować dośrodkowo wzdłuż kolana dłuższego. Istotnie, wirowanie skupia wszystkie wymoczki w rozszerzeniu koło a. Te osobniki skupie-



Rys. 2. Wybór pomiędzy „centrotaksją”, a reakcją rozpraszania się.

Fig. 2. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis” und der Reaktion des Sich-Zerstreuens. 20 Sek. nach dem Anhalten der Zentrifuge.

nia, które przysły z kolana dłuższego, muszą oczywiście doń powrócić. W kolanie krótszem początkowo siła odśrodkowa przycisnęła pierwotniaki do ścianki pod kątem 30° , po paru sekundach jednak wymoczki ześlizgnęły się i dostały się do tegoż skupienia a. Oddziaływała więc na nie ta sama siła odśrodkowa, w tem samym miejscu i w tym samym kierunku, zatem reakcja powinna nastąpić ta sama.

W rzeczywistości wymoczki, po zatrzymaniu wirówki, rozpraszają się równomiernie, jednakowo skierowując się do obu kolan rurki.

Istnieje jednak możliwość, że mimo wszystko wymoczki, które przyszły z dłuższego kolana, powracają doń, gdy wymoczki z krótszego powracają do krótszego. Zaprzecza temu następujące obliczenie. Przed wirowaniem pierwotniaki były równomiernie rozproszone w całej rurce, zatem ich liczba w obu kolanach była wprost proporcjonalna do długości każdego z nich. W moich doświadczeniach stosunek długości kolan wynosił 2.6. Po wirowaniu czekałem 30 — 40 sekund, aby pozwolić wymoczkom wy dostać się z rozszerzenia a, potem zapomocą pipetki odessałem ciecz z wymoczkami z kolana dłuższego, aż do zagięcia. W tej porcji obliczyłem wymoczki, zaraz potem obliczyłem też wymoczki, pozostające w aparacie. Metoda jest mało dokładna i otrzymane liczby mają znaczenie przybliżone tylko. Nie mniej są one dość charakterystyczne. W jednym z takich obliczeń znalazłem 224 osobniki w dłuższym kolanie i 317 w krótszym, w drugim: 445 w długim na 396 w krótkim. Łącznie więc było 669 wymoczków w kolanie dłuższym, zaś 713 w krótszym. Trudno wątpić o tem, że pierwotniaki rozpraszają się równomiernie, płynąc jednakowo w każdym możliwym dla nich kierunku.

W wyniku stwierdzam, że istnienie reakcji „centrotaktycznej“ pozostaje nieudowodnione i nader wątpliwe. Zwykła reakcja geotropiczna oraz reakcja równomiernego rozpraszania się, obok wzmożonej wskutek podniety mechanicznej szybkości ruchu, wystarczają do wytłumaczenia wszystkich szczegółów zachowania się *Paramaecium* w opisanych doświadczeniach. Zachowanie się wymoczków jest w ścisłej zgodności z teorią mechaniczną.

Zachowanie się w polu magnetycznem.

Wykorzystując pomysł HARPERA, karmił KOEHLER wymoczki drobno rozartem zredukowanem żelazem i działał na nie silnym elektromagnesem. We wszystkich krytycznych położeniach rurki z wymoczkami w stosunku do bieguna magnesu: rurka pionowa, biegun u dołu, rurka pionowa, biegun u góry, rurka pozioma, przyczem linje sił pola magnetycznego przechodziły zawsze wzdłuż rurki, można było stwierdzić wpływ odpychający bieguna magne-

tycznego. Wymoczki zbierały się na końcu rurki, odwróconym od magnezu. Wynik ten nie zależał od tego, czy wodniczki żelazowe obciążały przeważnie tylny koniec ciała, czy też były zupełnie równomiernie rozproszone w komórce. Szybkość ruchu była stale zwiększona. Fakty te, zdaniem KOEHLERA, nie dadzą się pogodzić z teorią mechaniczną, stanowią natomiast ważny argument na korzyść teorii statocystów.

Wydaje mi się, iż wyniki powyższe nie mogą stanowić zarzutu przeciwko teorii mechanicznej. Przedewszystkiem należy uwzględnić trudną sprawę położenia wodniczków żelazowych w komórce. KOEHLER karmił wymoczki żelazem w jednych doświadczeniach w ciągu 5 minut, w innych w ciągu 20 do 60. Na początku karmienia świeżo utworzone wodniczki pokarmowe skierowują się ku tyłowi ciała i obciążają wówczas tylną połowę. Wędrowka takich wymoczków w kierunku od bieguna magnetycznego ze stanowiska teorii mechanicznej jest niezbędna. Bo wiem magnes oddziałuje tylko na wodniczek z żelazem, skoro zaś ten znajduje się w tyle, musi zająć zwrot komórki tylnym końcem ku biegunowi, a zatem kierunek ruchu będzie od bieguna. Gdy wymoczki pobierają żelazo przez czas dłuższy, przystępują one do defekacji, co jest zawsze poprzedzone przez skupianie się wodniczków w okolicach cytoproktu, a więc znowuż w tylnym końcu ciała. Nieostrożnie dobierając czas karmienia, mamy do czynienia z wymoczkami o silnie obciążonym końcu tylnym. Ich zachowanie się będzie zgodne z teorią mechaniczną.

Weźmy jednak przypadek, gdy wodniczki są rozproszone zupełnie równomiernie w całej komórce. W myśl teorii mechanicznej tylna połowa *Paramaecium* jest cięższa od przedniej, gdyż posiada większą objętość, zawiera więcej endoplazmy. Jak wykazałem w pracy poprzedniej ('28, str. 27), model plastyczny *Paramaecium* z plastyliny w środowisku lepkiem opada zawsze tylnym końcem ku dołowi. Jeśli wymoczek jest zupełnie równomiernie napełniony wodniczkami żelazowymi, to wskutek różnicy objętości połowa tylna będzie [z konieczności zawierała tych wodniczków więcej]. W przypadku idealnym, gdy *Paramaecium* jest całkowicie, szczelnie wypełnione żelazem, otrzymujemy rodzaj modelu wymoczek z żelaza. Model ten oczywiście tak samo zachowa się w stosunku do magnezu, jak model plastylinowy

zachowuje się w stosunku do grawitacji. W tem niema żadnego nowego zagadnienia.

Co się tyczy zwiększonej szybkości ruchu wymoczków w polu magnetycznem, to mamy tu do czynienia ze zjawiskiem o mało poznanych czynnikach. W polu magnetycznem mamy bardzo silny dekrement natężenia, w zależności od odległości od bieguna. KOEHLER nie podaje dokładnie metody pomiaru szybkości ruchu, nie podaje na jakim odcinku rurki szybkość była mierzona i czy odcinek ten znajdował się bliżej czy dalej od bieguna. Jeśli istotnie działanie magnesu było przyczyną wzmożenia ruchu, to należało spodziewać się, iż wzmożenie to będzie stało w jakimś stosunku do intensywności siły działającej, czyli szybkość ruchu tego samego wymocзка w różnych punktach rurki będzie niejednakowa. Danych tych w pracy KOEHLERA brak, wobec czego bardzo trudno jest wyrobić sobie określone zdanie o istotnych czynnikach zwiększonej szybkości ruchu. Ponadto zarówno w wodzie, jak w środowisku kultury drobno rozrtae zredukowane żelazo bardzo szybko ulega oksydacji, tracąc znaczną część swej aktywności magnetycznej. Jednocześnie zostaje przez to wprowadzony bodziec chemiczny o zupełnie nieznaney intensywności, tem bardziej, że w świeżo utworzonych wodniczках pokarmowych *Paramaecium* jest obecny kwas solny.

Ale nawet pomijając te trudności, zadaniem zarówno teorii statocystów, jak teorii mechanicznej, jest wytłumaczenie kierunku ruchu, nie zaś jego intensywności. Jeśli cząstki żelaza uciskają na protoplazmę i podrażniają zwierzę, to nie stają się przez to bynajmniej statolitami. Fakt podrażnienia może nie zawierać żadnych wskazówek co do kierunku podrażnienia i dlatego sądzę, że w istocie zwiększona szybkość ruchu w polu magnetycznem ma niewiele wspólnego z naszym zagadnieniem przyczyn ruchów pionowych.

Reasumując możemy stwierdzić, że kierunek ruchu wymoczków, karmionych żelazem, w polu magnetycznem zgadza się dokładnie z przewidywaniami teorii mechanicznej. Z tego względu uważałem za możliwe nie sprawdzać tych doświadczeń KOEHLERA,

Obserwacje podczas wirowania.

Podałem poprzednio ('28), że wymoczki, karmione ciężką zawiesiną chromianu baru i wirowane, wykazują skupienie wodniczków barowych w tylnym końcu ciała, co dowodzi, że koniec ten podczas wirowania był skierowany na zewnątrz. Istnieje możliwość, że położenie to przybierają pierwotniaki aktywnie, nie zaś skutek przewagi ciężaru tylnej połowy ciała. W pierwszej chwili wirowania siła odśrodkowa musi być niewielka i wymoczki mogą się jej przeciwstawić, aktywnie skierowując przedni koniec ciała dośrodkowo. W tym przypadku jednak istnienie przewagi tylnej połowy nie byłoby udowodnione.

Jednakże w zwykłym polu grawitacyjnym wymoczki, niepodrażnione nagłą zmianą środowiska, nie wykazują wcale ruchu kierunkowego. Trudno więc jest spodziewać się, aby przy sile odśrodkowej, niewiele odbiegającej od grawitacji, ruch taki zachodził. Sprawa ta może być rozstrzygnięta jedynie na drodze bezpośredniej obserwacji ruchów wymoczków podczas samego wirowania.

Przyjmuje się powszechnie, że działanie siły odśrodkowej jest identyczne z działaniem grawitacji. W przypadku wirowanych wymoczków, zachodzi jednak tu ważna różnica, której nieuwzględnienie przeszkadza w zrozumieniu wielu zjawisk. Gdy dla naszych stosunków grawitacja jest pewną wielkością stałą, w rurce wirówki mamy bardzo znaczny dekrement siły odśrodkowej, zależnie od wielkości promienia. W jednej i tej samej rurce ten sam wymoczek zachowa się zupełnie inaczej, gdy znajduje się w pobliżu końca dośrodkowego, niż gdy płynie w okolicach odśrodkowych rurki. Wykazują to jasno następujące doświadczenia orjentacyjne.

Rurkę o 7 cm długości i 2 mm średnicy wewnętrznej napełniałem kulturą *Paramaecium* i wstawiałem na poziomą tarczę wirówki elektrycznej. Na jednym końcu rurka była zatopiona, na drugim otwarta. Koniec dośrodkowy rurki był odległy o 2 cm od środka wirówki. Wymoczki wirowałem ze stałą szybkością w ciągu 3 minut, po możliwie szybkim zatrzymaniu wirówki notowałem ich położenie w rurce. Poszczególne doświadczenia różniły się od siebie szybkością obrotów.

1. 120 obrotów na minutę. Po 3 minutach wirowania pierwotniaki są dość równomiernie rozproszone w całej rurce. W pobliżu końca dośrodkowego istnieje zaledwie uchwytna przewaga liczebności, na końcu odśrodkowym wymoczków trochę mniej.

2. 160 obrotów na minutę. Obraz rozmieszczenia jest podobny, ale przewaga dośrodkowego końca jest trochę wyraźniejsza.

3. 200 obrotów na minutę. Wyraźna przewaga dośrodkowego końca. Na peryferji zaledwie pojedyncze wymoczki.

4. 240 obrotów na minutę. Gęste skupienie wymoczków na końcu dośrodkowym, na peryferji wymoczków brak.

5. 300 obrotów na minutę. Punkt zwrotny reakcji. Zarówno na końcu dośrodkowym, jak odśrodkowym znajduje się gęste skupienie. Obydwa skupienia, o mniej więcej jednakowej liczebności, różnią się tem, że granice skupienia peryferycznego są znacznie ostrzejsze i samo skupienie zajmuje mniej miejsca. Środek rurki jest prawie wolny od wymoczków.

6. 400 obrotów na minutę. Większość wymoczków rurki wchodzi w skład skupienia odśrodkowego, skupienie dośrodkowe jest o wiele mniejsze. W środku zaledwie parę osobników.

7. 500 obrotów na minutę. Prawie wszystkie wymoczki odrzucone ku peryferji. Na końcu dośrodkowym zaledwie około 20 osobników. Środek całkowicie wolny od wymoczków.

8. 600 obrotów na minutę. Tylko parę osobników dośrodkowo. Reszta odrzucona ku peryferji.

9. 700 obrotów na minutę. Wszystkie wymoczki odrzucone ku obwodowi.

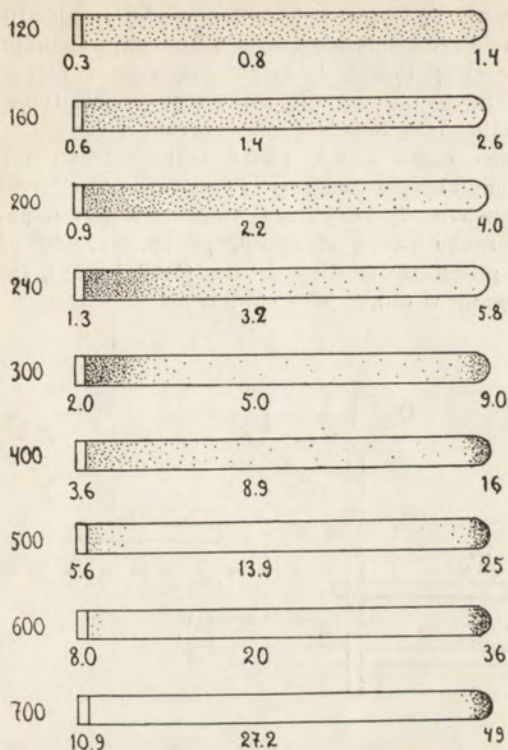
Załączony rys. 3 ilustruje te stosunki. Podaję na nim wielkość siły odśrodkowej w jednostkach grawitacyjnych dla trzech punktów rurki: promień wirowania 2 cm (koniec dośrodkowy), 5 cm (środek) i 9 cm (koniec peryferyczny). Siłę odśrodkową obliczałem według wzoru

$$c = R \left(\frac{N}{300} \right)^2,$$

gdzie R oznacza promień wirowania w centymetrach, N —liczbę obrotów na minutę.

Z rysunku widzimy odrazu, że wymoczki nie są w stanie oprzeć się sile odśrodkowej ponad 8 jednostek grawitacyjnych, natomiast w przypadku siły mniejszej płyną przeciwko jej kie-

runkowi. Jednocześnie widzimy, że siła conajmniej 2.6 jednostek jeszcze nie wystarcza, aby nadać ruchom wymoczków kierunkowość.

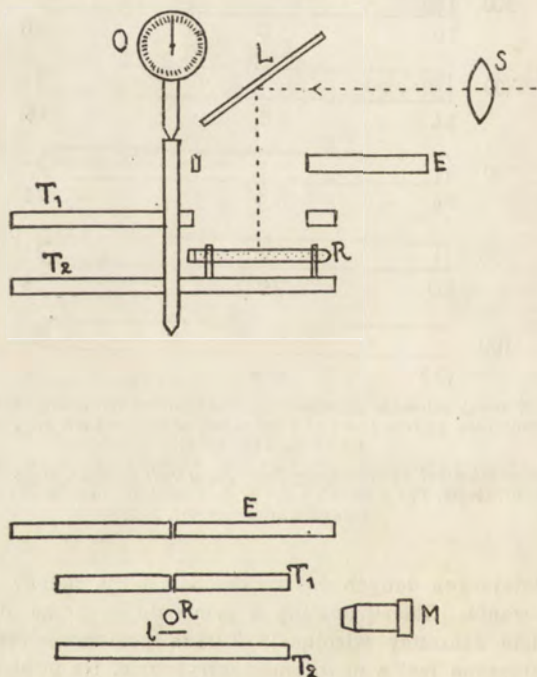


Rys. 3. W lewej kolumnie pionowej — liczba obrotów na minutę. Dla każdego doświadczenia podana jest siła odśrodkowa w jednostkach grawitacji, dla trzech punktów rurki.

Fig. 3. Verhalten bei verschiedener Zentrifugalkraft. Zahlen links bedeuten Touren pro Minute. Für 3 Punkte jedes Rohres sind die betr. Werte der Zentrifugalkraft angeführt.

Dokładniejszych danych dostarcza obserwacja ruchów *Paramecium* podczas wirowania. Skonstruowany w tym celu przyrząd oparty jest na znanej zasadzie szczeliny wirującej. Tarcza pozioma o średnicy 18 cm (T_2 , rys. 4) połączona jest z motorem elektrycznym. Na powierzchni tarczy przytwierdzona jest w kierunku promienia rurka z wymoczkami (R). Nad tarczą do tej samej osi przytwierdzona jest druga tarcza pozioma (T_1) o tych samych wymiarach, odległość pomiędzy obydwiema tarczami wynosiła 1.5 cm. W górnej tarczy znajduje się szczelina 0.4 mm szerokości, przebiegająca równoległe do rurki, tuż nad nią, i odległa o 7 mm od górnej ścianki rurki. Obie tarcze, szczelina i rurka, wszystko to obraca się

na wspólnej osi. 8 mm ponad górną tarczą umieszczony jest poziomy nieruchomy ekran (E), posiadający drugą szczelinę o szerokości 0.4 mm. Przy odpowiednim położeniu tarcz, szczelina górna przebiega dokładnie równoległe do szczeliny dolnej i do rurki, przyczem wszystko to leży w tej samej płaszczyźnie pionowej. Jeszcze wyżej jest lustro (L), nachylone o 45° , które rzuca promienie stojące z boku lampy punktowej Zeissa (S) pionowo na szczelinę. Promienie są zogniskowane w płaszczyźnie szczeliny górnej. Gdy tarcze obracają się, rurka zostaje oświetlona tylko w chwili, gdy obie szczeliny leżą w jednej płaszczyźnie pionowej. W ciągu tego bardzo krótkiego czasu każdy punkt rurki zakreśli mały łuk, który w pierwszym przybliżeniu możemy uważać za linię prostą. Wymoczki obserwuje się zapomocą poziomego binokularu (M) o powiększeniu 10-krotnym, w kierunku ruchu obrotowego, t. zn. tak, aby oś optyczna mikroskopu była przedłużeniem linii prostej (ściślej łuku), zakreślonej przez punkt obserwowany w chwili jego oświetlenia.



Rys. 4. Schemat przyrządu do obserwacji podczas wirowania. U góry — przekrój w płaszczyźnie obu szczelin, u dołu — prostopadły do nich. T_1 i T_2 — tarcza górna i dolna, E — nieruchomy ekran, R — rurka z wymoczkami, L — górne lustro, l — lustro dolne, O — licznik obrotów, S — soczewka lampy punktowej, M — obiektyw mikroskopu.

Fig. 4. Apparat zur Beobachtung während des Schleuderns, im schematischen Durchschnitt.

Wobec wąkości szczelin, promienie lampy oświetlają tylko środkową część przekroju poprzecznego rurki. Aby oświetlić ją całą, nie rozszerzając szczelin, co spowodowałoby mniejszą ostrość widzenia, umieszczałem pomiędzy rurką z wymoczkami, a dolną tarczą małe lusterko (1), rozpraszające promienie i oświetlające rurkę z dołu. Wreszcie, z osią wirówki sprzęgnięty był licznik obrotów (O).

Jak w poprzednich doświadczeniach, rurka miała 7 cm długości i 2 mm średnicy wewnętrznej.

W tych warunkach ruchy własne wymoczków podczas wirowania dają się obserwować bardzo wygodnie. Zaletą urządzenia jest absolutna i niezależna od liczby obrotów synchronizacja ruchu rurki i ruchu szczeliny oświetlającej, które obracają się na wspólnej osi. Ostrość widzenia możnaby znacznie zwiększyć, stosując węższe szczeliny oraz odpowiednio silniejsze źródło światła. Jednakże i w podanych warunkach, jakkolwiek kontury wymoczków są nieco rozmyte, nie ma żadnej trudności w oznaczeniu ustawienia się i kierunku ruchu każdego pojedynczego wymoczka

Przechodzimy do samych obserwacji. Gdy liczba obrotów jest niewielka, ruch pierwotniaków jest zupełnie bezkierunkowy. Wymoczki pływają we wszystkich możliwych kierunkach, dokładnie tak samo, jak w zwykłej rurce pionowej nieruchomej. Gdy zwiększamy stopniowo szybkość wirowania, wymoczki zaczynają ustawiać się końcami przednimi dośrodkowo. Początkowo czynią to niektóre, potem większość. Płynąc przed siebie, *Paramaecia* skierowują się ku dośrodkowemu końcowi rurki. Zwiększając stopniowo szybkość obrotów osiągamy punkt, w którym siła rzęsek wymoczka staje się równa tej sile, z jaką wymoczki są odrzucane ku peryferji, i *Paramaecium* staje nieruchomo w stosunku do ścianek rurki. Wreszcie jeszcze większa szybkość wirowania powoduje, że szybkość, z jaką wymoczki są odrzucane na zewnątrz, staje się większa od własnej szybkości ruchu. Pomimo intensywnej pracy rzęsek, *Paramaecium* zostaje stopniowo odepchnięte w kierunku odśrodkowym. Obok takich osobników, cofających się prawidłowo pod przemożnym działaniem siły odśrodkowej, zawsze można widzieć pojedyncze osobniki, szybko przelatujące, koziołkując, przez pole widzenia. W przypadku dużej szybkości wirowania, można także widzieć wymoczki, które od czasu do czasu przytwierdzają się do ścianki rurki i stają nieruchomo, aby w następnej chwili oderwać się i odskończyć o parę milimetrów, zatrzymując się znowu.

Bardzo ciekawe wyniki dają obserwacje ilościowe. Wybrałem do obserwacji dwa punkty rurki: jeden z nich był odległy

o 32 mm, drugi o 70 mm od centrum wirówki. Dla obu oznaczyłem wielkość siły odśrodkowej, której wymoczki zaledwie mogą się przeciwstawić. Uchwycenie właściwej chwili jest dość trudne z powodu bardzo różnego indywidualnego zachowania się pierwotniaków. Dużo zależy tu od wprawy. Należy też liczyć się z błędem około 10%. W 5 doświadczeniach znalazłem:

Tabela I.

Obr. we wszystkich tabelach oznacza liczbę obrotów na minutę.
S. O. — siła odśrodkowa w jednostkach grawitacji.

Promień Radius 32 mm		Promień Radius 70 mm	
Obr.	S. O.	Obr.	S. O.
580	12.2	340	9
550	10.8	380	11.2
570	11.6	330	8.5
550	10.8	340	9
540	10.4	375	10.9
558	11.2	353	9.7

Do każdego oznaczenia używałem innej porcji wymoczków tej samej kultury. Otrzymana przeciętna siła odśrodkowa, odrzucająca wymoczki, dość dobrze zgadza się z pomiarami JENSENA.

W drugiej serii oznaczałem w każdym doświadczeniu dwie wielkości: siłę odśrodkową, powodującą pierwsze kierunkowe ustawianie się wymoczków, oraz siłę, która zaczyna je odrzucać.

Tabela II.

Promień Radius 3.2 cm				Promień Radius 7 cm			
Ustawianie Einstellen		Odpychanie Abdrängen		Ustawianie Einstellen		Odpychanie Abdrängen	
Obr.	S. O.	Obr.	S. O.	Obr.	S. O.	Obr.	S. O.
240	2.1	540	10.4	230	4.1	340	9
330	3.9	460	7.6	230	4.1	340	9
330	3.9	515	9.5	240	4.5	330	8.5
270	2.6	520	9.7	210	3.4	320	7.9
280	2.8	460	7.6	220	3.8	300	7
290	3.1	499	9	226	4	326	8.2

W serji trzeciej zestawiam znowuż pomiary siły odśrodkowej, powodującej pierwsze kierunkowe ustawianie się wymoczków.

Po obliczeniu wielkości przeciętnej ze wszystkich pomiarów otrzymamy, iż pierwsze ustawianie się kierunkowe zaczyna się od siły odśrodkowej 3.5 jednostek, gdy siła 9.5 odrzuca wymoczki ku obwodowi. Zatem przeciętnie aż do siły odśrodkowej 3.5 jednostek ruchy wymoczków pozostają zupełnie bezkierunkowe.

Tabela III.

Promień <i>Radius</i> 3.2 cm		Promień <i>Radius</i> 7 cm	
Obr.	S. O.	Obr.	S. O.
300	3.2	210	3.4
270	2.6	230	4.1
280	2.8	210	3.4
270	2.6	240	4.5
300	3.2	200	3.1
320	3.6	220	3.8
280	2.8	220	3.8
290	3.0	230	4.2
310	3.4	210	3.4
290	3.0	240	4.5
291	3	221	3.8

Wynik ten przemawia na korzyść teorii mechanicznej, zaprzecza zaś teorii statocystów. Istotnie, tylna połowa ciała *Paramecium* jest cięższa. Jednak różnica ciężaru obu połów jest nieznaczna i w przypadku normalnej działalności rzęsek ruchowych nie może być przyczyną zmiany kierunku ruchu. Dla ciała rzędu wielkości *Paramecium*, gdy siły powierzchniowe muszą odgrywać tak przeważającą rolę, jest to zupełnie naturalne. W zwykłym polu grawitacyjnym można wywołać pionowe ustawienie się wymoczków, skoro dzięki jakimkolwiek wpływom ruch rzęsek zostaje silnie zwolniony. Inna metoda po temu polega na sztucznym zwiększeniu różnicy ciężarów obu połów ciała, przez dodatkowe obciążenie tylnego końca, lub też przez zastosowanie siły odśrodkowej, znacznie większej od normalnej grawitacji. Gdy siła odśrodkowa przekracza 3.5 jednostek, wymoczki nie są w stanie utrzymać ciała w położeniu asymetrycznym w stosunku do kierunku działającej siły odśrodkowej i ustawiają się dośrodkowo. *Paramecia* płyną teraz ku centrum wirowania. Skoro

jednak siła odśrodkowa przekracza 9.5 jednostek, szybkość, z jaką wymoczki zostają biernie odrzucane, jest większa od własnej szybkości ruchu zwierzęcia i dlatego wymoczki zostają odepchnięte ku peryferji. Działanie grawitacji w czasie wirowania możemy w przypadku wymoczków normalnych pominąć, bowiem jego intensywność nie jest wystarczająca, aby wpłynąć na kierunek ruchu.

Ze stanowiska teorii mechanicznej stosunki przedstawiają się więc bardzo prosto. Natomiast teoria statocystów napotyka tu poważne trudności. Normalnie pływające wymoczki zostają zmuszone do ustawienia się kierunkowego dopiero, poczynając od siły odśrodkowej 3.5 jednostek. Jeśli statolity mogą wyjawić swoje działanie tylko poczynawszy od tej wielkości, staje się niezrozumiałe, jak może istnieć urządzenie, działające jedynie w warunkach, w normalnem otoczeniu *Paramaecium* nigdy nierużeczywistnionych. W jaki sposób statolity mogą dopomóc zwierzęciu do ustawienia się pionowego w zwykłym polu grawitacyjnem, skoro brak niezbędnej po temu siły? Dla teorii mechanicznej trudność ta nie istnieje. W warunkach naturalnych wystarcza krótkotrwałe osłabienie ruchu rzęskowego, aby spowodować przechylenie się ciała wymoczka końcem tylnym ku dołowi. Podczas wirowania potrzebna jest do tego siła większa, gdyż wymoczki pływają szybko i w tych warunkach nieznaczna przewaga tylnej połowy ciała nie może wpłynąć na kierunek ruchu, o ile siła odśrodkowa jest niedostateczna.

Inaczej przedstawia się sprawa, gdy idzie o wymoczki o sztucznie obciążonym tylnym końcu ciała. *Paramaecium*, karmione chromianem baru i wirowane, posiadają ciężkie wodniczki barowe skupione w tyle. Wymoczki takie wykazują te same ruchy pionowe, co i normalne osobniki, jednak odpowiednie zjawiska zachodzą u nich o wiele wyraźniej. Jeśli obserwować takie osobniki podczas wirowania, to łatwo jest stwierdzić, że ustawiają się one kierunkowo przy znacznie mniejszej sile odśrodkowej. Z szeregu oznaczeń otrzymałem niezbędną po temu siłę 1.2 jednostek. Zarazem w tym przypadku wyraźnie występuje jednoczesność działania siły odśrodkowej i grawitacji. Wymoczki płyną dośrodkowo i trzymają się przytem górnej ścianki rurki. Najwyraźniej *Paramaecia* mają dążność do poruszania się w kierunku wypadkowej, w czem przeszkadza im opór górnej ścianki rurki. Znacznie zwiększona różnica ciężarów obu połów ciała

oraz znacznie mniejsza siła odśrodkowa tłumaczą to zjawisko, które zgadza się ściśle z przewidywaniami teorii mechanicznej.

Zatem wyniki obserwacji wymoczków podczas wirowania przemawiają na korzyść teorii mechanicznej i przeciwko teorii statocystów.

Swobodne opadanie wymoczków.

Już w pracy poprzedniej podałem, że obserwacja wolno pływających w naturalnem środowisku kultury wymoczków wskazuje na przeważanie tylnego końca ciała. Gdy wymoczek zwolni ruch rzęsek na przeciąg paru sekund, koniec tylny zaczyna opadać ku dołowi. Opiszę obecnie dokładniej metodę i wyniki.

Z bloku parafinowego wyciąłem naczynko o przekroju kwadratowym 3×3 cm i wysokości 10 cm. W dwóch sąsiadujących z sobą ściankach u góry naczynia, wyciąłem dwa prostokątne okienka, w które wprawiłem szkiełka przykrywkowe 21×26 mm. Płaszczyzny obu szkiełek stały do siebie prostopadle. Przez lewe okienko padała wiązka prawie równoległych poziomych promieni lampy punktowej, okienko frontowe służyło do obserwacji, do której użyłem binokularu poziomego o powiększeniu 30-krotnem. W podanych warunkach w ciemnem polu widzenia jaskrawo oświetlone wymoczki widoczne są z nadzwyczajną wyrazistością. Naczynko pokryłem od zewnątrz czarnym lakierem. Niezbędne jest chłodzenie promieni (warstwa wody kilku cm), gdyż w przeciwnym razie wymoczki zostają podrażniane, a w dodatku powstają w cieczy prądy konwekcyjne, bardzo utrudniające obserwację.

Wymoczki brałem bezpośrednio z gęstej kultury sianowej, możliwie unikając wszelkich podrażnień. W cieczy kultury zawieszono są liczne cząstki: detritus, kawałki błonki bakteryjnej i t. d.; wszystko to pozostaje nieruchome, prądów cieczy niema.

W takim polu widzenia bardzo często można dostrzec wolno pływające wymoczki, które po zderzeniu się z jakąś cząstką pływającą, pozostają z nią w kontakcie. Ruch postępowy wymoczka zostaje zawieszony na przeciąg nieraz kilku minut. Jednocześnie widać bardzo wyraźnie, że tylny koniec opada ku dołowi i *Paramaecium* przybiera położenie prawie pionowe. Ściśle mówiąc, nie dowodzi to przewagi tylnego końca. Bowiem ciężar właściwy zawieszonoj nieruchomoj cząstki musi niewiele różnić się od ciężaru właściwego wody, gdy wymoczek jest wyraźnie cięższy. Kontakt przedniego końca z cząstką, lżejszą od wymoczka, powstrzymuje ten przedni koniec od opadania, dzięki czemu koniec tylny przeważa.

Ale bardzo pospolicie można dostrzec osobniki zupełnie wolne, niezwiązane z żadną cząstką i poruszające się nadzwyczaj powoli. Prawie bez wyjątku wymoczki takie mają koniec tylny skierowany nieco ukośnie ku dołowi.

W ciągu całej obserwacji (około 2 godzin) pierwotniaki nie utworzyły w naczyniu żadnego skupienia geotropicznego, nie było zatem mowy o ruchu kierunkowym. A jednak przeważająca większość wolno płynących osobników wykazuje orientację ukośnie ku górze. Zachowanie się pojedynczych osobników tłumaczy, dlaczego mimo to nie skierowują się one ku górze. *Paramaecium* płynie przez krótką chwilę poziomo, potem stopniowo droga jego wygina się ku górze, aż wymoczek przybiera położenie prawie pionowe. Nagle *Paramaecium* cofa się gwałtownie, zmienia położenie ciała i płynie ukośnie ku dołowi. I znowu droga jego stopniowo przechodzi w poziomą i wygina się ku górze, aby zmienić się raptownie po nowem cofnięciu się. Reakcja cofania się zachodzi na różnych poziomach naczynia i przebyta w kierunku ku dołowi droga ma bardzo różną długość. Właśnie dzięki temu ruch ogólny pozostaje bezkierunkowy i nie ma skupienia geotropicznego.

Obecność mechanizmów sterujących, np. w postaci rzęsek w głębi cytopharynx, jak przypuszcza KOEHLER, jest bardzo prawdopodobna, nie stanowi jednak żadnego zarzutu przeciwko przewadze tylnego końca. Obserwacja wykazuje jasno, że ażeby skierować się ku dołowi, *Paramaecium* musi zrobić pewien wysiłek, musi aktywnie zmienić swoją drogę właśnie zapomocą mechanizmów sterujących. Ale skierowanie się wymoczka w górę nie wymaga żadnego wysiłku, ponieważ następuje to wskutek przeważania tylnej połowy ciała. Całe zachowanie się wymoczka jest w ścisłej zgodności z teorią mechaniczną.

Bodaj wszyscy autorzy, którzy pracowali nad geotropizmem *Paramaecium*, podają zgodnie, iż wymoczki zabite opadają w każdym dowolnem położeniu, nie wykazując żadnej przewagi któregokolwiek końca ciała. Wynik ten otrzymuje się stale, gdy nie uwzględnia się dokładnie fizycznych warunków opadania wymoczka. Wszelkie utrwalanie zwiększa ciężar właściwy wymoczka, dzięki czemu opadanie jego jest stosunkowo szybkie. A w tych warunkach nieznaczną przewagę tylnej połowy nie zdoła się należycie uzewnętrznić. Z drugiej strony utrwalenie

powoduje nieraz silną kontrakcję ciała, podłużną i poprzeczną. Wymoczek jest zdeformowany, środek ciężkości jego przesuwają się w niewiadomym kierunku i stąd też ustawianie się podczas opadania musi być przypadkowe. Obu tych trudności można uniknąć. Mieszanina GELEI (10 części 40% formaliny i 1 część kwasu osmowego) doskonale zachowuje kształt *Paramaecium*, zwłaszcza gdy używa się nieco słabszej koncentracji mieszaniny, niż podał GELEI. Na 5 części cieczy z wymoczkami brałem 1 część mieszaniny, która za każdym razem musi być świeżo sporządzona. Jeśli po kilku minutach utrwalania wstrząsnąć rurkę z wymoczkami i obserwować ich opadanie zapomocą mikroskopu poziomego, występuje dość wyraźna, choć nieznaczna przewaga tylnego końca. W jednym takim doświadczeniu obliczyłem, że 413 osobników opadło tylnym końcem naprzód, 201 miało koniec przedni skierowany ku dołowi, zaś 145 opadało w położeniu poziomem. Przewaga tylnej połowy jest tu mało wyraźna, gdyż szybkość opadania była stosunkowo znaczna.

Dokładniejsze wyniki można uzyskać inną metodą. Wymoczki utrwalone mieszaniną GELEI przenosiłem kolejno i bardzo ostrożnie do alkoholu: 7, 15, 30, 50, 70, 90 i 95%. Następnie odciągałem pipetą prawie cały alkohol, którego pozostało nad wymoczkami około $\frac{1}{2}$ cm³, wstrząsałem rurkę i natychmiast, zanim pierwotniaki zdążyły opaść na dno, dodawałem około 2 cm³ gęstej gliceryny. Teraz nad wysoką warstwą gliceryny znajdowała się cienka warstwa alkoholu z wymoczkami. Całość poddawałem silnemu i długotrwałemu wirowaniu. Opadanie wymoczków w glicerynie jest bardzo powolne i niezbędne jest silne wirowanie. Łatwo jest uchwycić moment, gdy wymoczki są zawieszony w glicerynie, po drodze do odśrodkowego końca rurki. Takie wymoczki w około 90% skierowują swój koniec tylny ku dołowi (na zewnątrz).

Nie uważam tego wyniku za decydujący, bowiem utrwalenie, pomimo jego zewnętrznej doskonałości, napewno spowodowało szereg skurczów i przesunięć wewnętrznych, zmieniając jednocześnie znacznie ciężar właściwy. Nie mniej jest zastanawiające, iż tak bardzo różne metody stale doprowadzają do tego samego wniosku: koniec tylny *Paramaecium* jest cięższy. Być może w niektórych z podanych doświadczeń tkwi jakiś niewykryty błąd metodyczny, ale wszystkie razem nie mogą dać li tylko przypadkowo zawsze tego samego wyniku.

Uwagi ogólne.

Podane fakty pozwalają na zajęcie stanowiska w stosunku do sporu pomiędzy teorią mechaniczną, a teorią statocystów. Przeprowadzę systematyczne porównanie obu teorii pod względem uzasadnienia faktycznego oraz pod względem stosowności do tłumaczenia zjawisk.

Teoria statocystów opiera się na trzech założeniach. Pierwsze z nich, to obecność w komórce *Paramaecium* statolitów, czyli cięższych od protoplazmy ciałek. Słuszność tego założenia nie ulega wątpliwości. Każde *Paramaecium* zawiera kryształki fosforanu wapnia, które mogłyby odegrać rolę statolitów.

Drugim założeniem teorii jest, że statolity mogą zmieniać swoje położenie w komórce pod wpływem grawitacji. Ta hipoteza jest nie tylko niedowiedziona, ale i nadzwyczaj nieprawdopodobna. Nie wydaje się możliwe, aby ciała rzędu wielkości kryształów fosforanu wapnia, znajdujące się w cieczy tak bardzo lepkiej, jak protoplazma pierwotniaka, mogły ulec przesunięciom pod wpływem samej tylko grawitacji. Miss FETTER wykazała na wymoczkach karmionych żelazem, że cząstki żelaza zostają odrzucone na zewnątrz podczas wirowania dopiero po zastosowaniu siły odśrodkowej 709 jednostek grawitacyjnych. Autorka oblicza stąd lepkość protoplazmy *Paramaecium* w stosunku do wody na 8726. Nie dość na tem. Według VAN HERWERDEN pod wpływem słabych kwasów, jak np. kwas octowy, protoplazma *Paramaecium* ulega odwracalnej żelatynizacji. Ułamany koniec mikroigły szklanej sterczy w takiej protoplazmie, jak w jakimś ciele stałym. W tych warunkach przesunięcia statolitów pod wpływem grawitacji są nie do pomyślenia. A jednak właśnie w tych samych koncentracjach tego samego kwasu octowego wymoczki wykazują zaskakująco jednolitą reakcję geotropiczną. Udział w niej statolitów jest zupełnie wyłączony.

Trzecia hipoteza teorii zakłada istnienie skomplikowanego aparatu recepcyjnego i rozdzielczego, jak go widzimy w statocystach tkankowców. Tu obracamy się tylko wśród nader odległych analogij, nie posiadamy jednak absolutnie żadnych faktów na poparcie tak śmiałego przypuszczenia. Argument KOEHLERA, że u wielu tkankowców nie znamy dokładnie anatomicznego podłoża

odruchów, a mimo to nie wątpimy o udziale w nich systemu nerwowego, nie wydaje się zbyt przekonujący. Trawienie *Paramecium* wykazuje wielorakie i głębokie analogje do trawienia tkankowców, a jednak *Paramecium* napewno nie posiada ani żołądka ani trzustki. Dlaczegoż więc komórka pierwotniacza miałaby być koniecznie statocystą? Na samych analogjach trudno jest coś budować.

Możemy więc stwierdzić, że właściwie uzasadnienie faktyczne teorii statocystów wogóle nie istnieje. Sama obecność w protoplazmie ciężkich ziarenek nie jest dostatecznym argumentem.

Natomiast uzasadnienie teorii mechanicznej jest wielorakie. Przemawia za nią przede wszystkim kształt ciała normalnego *Paramecium*. Model *Paramecium* z plastyliny wykazuje przewagę tylnej połowy, co potwierdza również KOEHLER. Wymoczki karmione chromianem baru i wirowane ustawiają się tylnym końcem na zewnątrz, zaś obserwacja ruchów podczas wirowania wskazuje, iż ustawianie się to nie jest aktywne. Pod wpływem silnego chłodzenia lub roztworów NaOH przednia połowa ciała grubieje znacznie. U takich wymoczków wirowanie wpędza ciężkie wodniczki barowe do przedniego końca. Zmiana kształtu powoduje przesunięcie się środka ciężkości ku przodowi, za czem podąża równolegle ustawianie się pierwotniaków na wirówce. Wreszcie obserwacja ruchów wymoczków w środowisku kultury i w braku sztucznych podrażnień również wykazuje przewagę tylnego końca, za czem przemawia także opadanie wymoczków utrwalonych. Niewątpliwie uzasadnienie teorii mechanicznej jest nierównie głębsze, niż teorii statocystów.

Zwracamy się teraz do stosowalności obu teoryj do tłumaczenia zjawisk. KOEHLER żąda od teorii mechanicznej wytłumaczenia następujących faktów.

1°. Powstawanie skupień geotropicznych w zwykłym polu grawitacyjnym, pomimo bezkierunkowości ruchu. Musimy odróżnić tu dwa przypadki. Gdy umieszczamy wymoczki w pionowej rurce obserwacyjnej, unikając silnych podrażnień, obserwujemy ruch bezkierunkowy, a jednocześnie powstawanie w górnych warstwach cieczy gęstych skupień geotropicznych. Jak wykazałem na zasadzie obserwacji pojedynczych osobników ('29 str. 200), w rurce takiej występuje wybitna różnica zachowania się wymoczka u góry, a u dołu. Od dna rurki *Paramecium* odbija

się natychmiastowo, aby skierować się w górę, natomiast w górnych warstwach cieczy zatrzymuje się na przeciąg kilku sekund, zanim skieruje się ponownie w dół. W tych warunkach powstaje skupienie geotropiczne, które zmienia swój skład z każdą chwilą, ale pozostaje jako takie. Różnica zachowania się wymoczków na obu końcach rurki nie jest sprawą wpływu grawitacji, lecz tylko sprawą jakiegoś wpływu przyciągającego górnej części rurki.

Inaczej wygląda zjawisko, gdy wymoczki silnie podrażnić, zmieniając raptownie własności środowiska, np. przez dodanie wody wodociągowej do kultury, lub przez przepuszczanie silnego prądu powietrza, azotu, wodoru przez kulturę. Teraz następuje silne wzmoczenie szybkości ruchu i ruch staje się kierunkowy: wszystkie wymoczki ustawiają się równolegle i płyną w górę, nie uderzając o ścianki rurki. U góry tworzy się gęste i trwałe skupienie, wymoczki, które dostały się do górnych warstw cieczy, nie zwracają ku dołowi. Teraz dopiero zachodzi reakcja, zasługująca na miano geotropizmu. Jej wytłumaczenie ze stanowiska teorii mechanicznej jest proste. Nagła zmiana środowiska jest bodźcem, który powoduje chwilowe zwolnienie ruchu rzęsek. W tych warunkach połowa tylna przeważa ku dołowi, wymoczki ustawiają się pionowo, zaś wznowiony normalny ruch rzęsek, łącznie z obrotami dokoła osi podłużnej ciała, warunkuje prostoliniowość drogi, skierowanej prostopadle ku górze. Istotnie, ustawienie się geotropiczne wymoczków zachodzi nie od razu po ustaniu działania podrażnienia: konieczna jest do tego pauza 10 — 15 sekund i właśnie pauzę tę wykorzystuje *Paramecium* na ustawienie się pionowo.

Jak jednak tłumaczy to samo zjawisko teoria statocystów? Gdy przepuszczamy przez kulturę silny strumień powietrza, wymoczki są rzucane i miotane we wszystkich możliwych kierunkach przestrzennych. Jeśli mimo to odpowiadają na podrażnienie ruchem ściśle kierunkowym, to jego kierunkowość nie może być sprawą działania statolitów. Wydaje mi się to tak jasne, że nie chciałbym sprawy dyskutować dalej.

2°. Powstawanie skupień geotropicznych po nasyceniu środowiska dwutlenkiem węgla. I to zjawisko nie stanowi trudności dla teorii mechanicznej. Wprowadzenie dwutlenku węgla oznacza raptowną zmianę środowiska, na którą wymoczki reagują tak samo, jak w poprzednim przypadku. Do tego dołącza się ta

okolicość, że CO_2 działa jak narkotyk, powodujący silne zwolnienie ruchów wymocзка. Istotnie, w środowisku CO_2 , ruchy *Paramaecium* są nadzwyczaj powolne. W tych warunkach prze-waga tylnego końca ma wszelką możność spowodować pionowe ustawienie się wymocзка.

O wiele trudniejsza jest sprawa dla teorii statocystów. Przedewszystkiem twierdzenie KOEHLERA, iż obecność CO_2 jest niezbędnym warunkiem powstawania kierunkowego ruchu geotropicznego, absolutnie nie zgadza się z moimi obserwacjami. Jeśli przepuszczamy przez kulturę powietrze, które przeszło uprzednio przez roztwór ługu, albo przepuszczamy czysty azot lub wodór, to usuwamy tem całkowicie CO_2 ze środowiska. Mimo to wymocзки reagują ruchem kierunkowym. Ponadto pomiary kwasowości środowiska wykazały, iż ilość dwutlenku węgłowego, wydalana przez wymocзки nawet w bardzo gęstej kulturze, jest o wiele za mała, aby spowodować wystąpienie kierunkowego ruchu. Ruch ten zachodzi w środowisku prawie nasycionem CO_2 . Wobec tego geotropizm w doświadczeniach KOEHLERA z dwutlenkiem węgla zachodzi w warunkach, w normalnej kulturze nieobecnych.

Tłumaczenie, jakie daje KOEHLER zaobserwowanym przez siebie ruchom polega na hipotezie, iż CO_2 działa jako sensylibizator, uczulając protoplazmę na ucisk ze strony statolitów. Na poparcie tego przypuszczenia, poza nader odległymi analogjami, nie możemy przytoczyć żadnych konkretnych faktów. Kierunkowy ruch zachodzi tak samo po przepuszczeniu przez kulturę azotu, jak dwutlenku węgla, a trudno jest twierdzić, aby i azot działał na protoplazmę uczulająco. Wyższość teorii mechanicznej jest w tym przypadku oczywista.

3^o i 4^o. Zachowanie się wymoczków, karmionych żelazem, w polu magnetycznym oraz zjawiska centrotaksji omówiliśmy już przedtem. Istnienie specjalnej reakcji „centrotaktycznej“ jest bardzo wątpliwe, zaś ruchy *Paramaecium* w polu magnetycznym są zgodne z teorią mechaniczną.

5^o. Wzmóżona szybkość ruchu wymoczków wirowanych. Jak zaznaczyłem poprzednio, zadaniem obu omawianych teoryj jest wytłumaczenie kierunkowości ruchu, nie jego natężenia. To ostatnie może być skutkiem zupełnie bezkierunkowego podrażnienia. W przypadku wirowania przyczyna wzmóżenia ruchu jest

jasna i nie ma ona nic wspólnego z teorią geotropizmu. W moich doświadczeniach z centrotaksją wymoczek ulegały wpływowi siły odśrodkowej 770 jednostek grawitacyjnych. Pod wpływem tak potężnego przyciskania wymoczków do dna rurki, ciało pierwotniaka ulega częściowemu spłaszczeniu. W każdym razie stanowi ono silne podrażnienie mechaniczne. Z doświadczeń ALVERDESA wynika, iż drażnienie lokalne *Paramaecium* zapomocą igły szklanej wywołuje zwiększoną szybkość ruchu. Podobny jest efekt działania siły odśrodkowej o pewnym natężeniu.

6°. Wzmózona szybkość ruchu w polu magnetycznym. Sprawę tę omawialiśmy już poprzednio. Czynniki zjawiska pozostają niezbadane, sam zaś fakt szybszego ruchu, jak w przypadku poprzednim, nie ma żadnego związku z jego kierunkowością, a zatem nie wymaga odwołania się do jakiegokolwiek teorii geotropizmu.

Wszystkie przytoczone przez KOEHLERA fakty dają się więc wytłumaczyć zapomocą teorii mechanicznej, stanowią natomiast poważną trudność dla teorii statocystów. Faktów podobnych jest jednak więcej. Linje krzywe, zakreślane przez wymoczek wirowane, są niezrozumiałe ze stanowiska teorii statocystów. Różnica charakteru ruchu w obu położeniach rurki pionowej w doświadczeniach „centrotaktycznych“ nie da się wytłumaczyć teorią statocystów. Niezrozumiałe jest z jej punktu widzenia stałe istnienie pauzy kilkunastu sekund pomiędzy odwróceniem pionowej rurki, w której zachodzi ruch geotropiczny, a ponownym geotropiczem ustawieniem się wymoczków. Przedewszystkiem jednak nie da się wytłumaczyć wielka różnorodność czynników, wywołujących ruch kierunkowy. W wyniku możemy stwierdzić, iż teoria mechaniczna jest nierównie lepiej uzasadniona, niż teoria statocystów. Stanowi ona w chwili obecnej najlepsze, jakie posiadamy, wytłumaczenie ruchów pionowych *Paramaecium*.

„A jednak, pomimo wszystko, teoria mechaniczna z pewnością nie da się utrzymać“ pisałem w pracy poprzedniej (28, str. 128). Nie miałem bynajmniej zamiaru wygłosić paradoks. Teoria mechaniczna VERWORNA zakłada, że ciało *Paramaecium* posiada własności areometru, powracającego automatycznie do położenia równowagi stałej po odchyleniu. Nie wynika stąd wcale, aby *Paramaecium* było tylko czemś na podobieństwo areometru. Tak sądził VERWORN i właśnie dlatego jego teoria nie da się utrzy-

mać. Teoria mechaniczna musi ulec modernizacji. Jest rzeczą bardzo prawdopodobną, iż bierny zwrot ciała, spowodowany przewagą tylnej połowy wymocзка, jest związany z odpowiednim bodźcem, na który wymoczek reaguje aktywnie zapomocą swoich mechanizmów rzęskowych. Jak widzieliśmy, wymocзки utrwalone, u których wszelka aktywność jest wyłączona, także wykazują przewagę tylnego końca, jednak przewaga ta uzewnętrznia się znacznie trudniej, niż u osobników żywych. Kontrakcja ciała, spowodowana przez utrwalenie, przesunięcie środka ciężkości oraz zwiększenie ciężaru właściwego z pewnością nie są tu bez znaczenia, ale fakt zgadza się również bardzo dobrze z istnieniem pewnej aktywności w zwrotach. Przechylenie ciała może być minimalne, zaledwie uchwytnie, ale posiada ono zawsze ten sam kierunek i ten kierunek wskazuje wymoczkowi kierunek ruchu. Jeśli *Paramaecium* wykonywa ruch ujemnie geotropiczny, to musi koniecznie posiadać środki, które mu pozwalają odróżnić kierunek ku górze od kierunku ku dołowi. Wypowiedziany tu pogląd wyrażę antropomorficznie: gdy wymoczek „chce“ płynąć w górę, wstrzymuje on na chwilę ruch swoich rzęsek i na zasadzie kierunku, w jakim jego ciało zostaje biernie zwrócone, „wie“ od razu, gdzie leży góra. Możliwość to przetłumaczyć na język fizjologii, jednak punkt widzenia antropomorficzny posiada tę zaletę, że jest bardziej naoczny i daje się wyrazić krócej. Skoro zaś wymoczek „dowiedział“ się o położeniu góry, natychmiast uruchamia mechanizmy sterujące i ustawia się aktywnie ku górze.

Przewaga tylnej połowy ciała staje się dzięki temu nie przyczyną bezpośrednią ruchów geotropicznych, lecz źródłem bodźców, na które pierwotniak odpowiada. Odpowiedź zaś jego zależy od wielkiej mnogości różnorodnych czynników, od których wyczerpującego poznania jesteśmy jeszcze bardzo dalecy. Tylko w specjalnych, sztucznych warunkach zdołamy wyolbrzymić subtelne różnice ciężaru, istniejące u wymocзка normalnego. Obserwujemy wówczas zjawiska przymusowe, odznaczające się dużym stopniem prawidłowości, z których możemy dużo wnioskować o „elementach“ normalnego zachowania się pierwotniaka. W tem ostatniem jednak przewaga tylnej połowy ciała jest tylko subtelnym środkiem rozpoznawczym.

Tak ujęta teoria „mechaniczna“ zatracza swój wyłącznie mechanistyczny charakter. Dyskusja pomiędzy teorią mechaniczną

a teorią statocystów nie dotyczy bynajmniej zasady tłumaczenia ruchów pionowych. Zasada jest ta sama, gdyż obie teorie operują bodźcami i reakcjami. Niezgodność dotyczy jedynie natury tych mechanizmów, które stanowią źródło bodźców.

Streszczenie.

Praca ma na celu krytyczne zestawienie dowodów na korzyść mechanicznej teorii geotropizmu *Paramecium*, a teorii statocystów.

Istnienie specjalnej reakcji „centrotaktycznej“ (KOEHLER) jest wątpliwe. Zachowanie się wymoczków wirowanych można wytłumaczyć zwykłym geotropizmem ujemnym, bądź reakcją rozpraszania się.

Zachowanie się wymoczków, karmionych żelazem, w polu magnetycznym odpowiada przewidywaniom teorii mechanicznej.

Została opracowana metoda obserwacji *Paramecium* podczas wirowania. Aż do siły odśrodkowej 3.5 jednostek grawitacyjnych, ruch wymoczków pozostaje bezkierunkowy. Zaprzecza to możliwości miarodajnego udziału statolitów w kierunkowym ruchu, zachodzącym w zwykłym polu grawitacyjnym.

Obserwacje swobodnego opadania wymoczków żywych lub utrwalonych wskazuje na istnienie przewagi tylnej połowy ciała.

Zestawienie faktów, uzasadniających obie omawiane teorie, wypada na korzyść teorii mechanicznej.

Zwrot ciała wymocзка pod wpływem przewagi tylnego końca może być połączony ze specyficznym bodźcem, co pozbawia teorię mechaniczną jej wyłącznie mechanistycznego charakteru. U wymocзка normalnego przewaga ta nie jest bezpośrednią przyczyną ruchów pionowych, lecz jest subtelnym środkiem rozpoznawczym, źródłem specyficznych bodźców, na które *Paramecium* reaguje.

Piśmiennictwo.

- Alverdes F. 1922. Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. aus. d. Geb. d. exper. Biol. 3 (1).
Dembowski J. 1928. Ruchy pionowe *Paramecium caudatum*. I. Względne położenie środka ciężkości w ciele wymocзка. Acta Biol. Exper. 3 (19).

Dembowski J. 1929. II. Wpływ niektórych warunków zewnętrznych. *Ibid.* **3** (195). **Fetter D.** 1926. Determination of the protoplasmic viscosity of *Paramecium* by the centrifuge method. *Journ. Exper. Zool.* **44** (279). **Gelei J. v.** 1926. Cilienstruktur und Cilienbewegung. *Zool. Anz. Suppl.* **2** (202). **Herwerden M. A. v.** 1926. Umkehrbare Gelbildung und Fixation. *Nederl. tijdschr. v. geneesk.* **70** (245). (Po holendersku). **Jensen P.** 1893. Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. *Pflüg. Arch.* **54** (537). **Koehler O.** 1922. Über die Geotaxis von *Paramecium*. *Arch. f. Protistenk.* **45** (1) **Koehler O.** 1930. Über die Geotaxis von *Paramecium*. II. *Ibid.* **70** (292). **Verworn M.** 1889. *Psychophysiologische Protistenstudien* Jena, Fischer.

O zagadnieniu k prób. — On the Problem of k Samples.

Mémoire

de MM. **J. NEYMAN** ¹⁾ et **E. S. PEARSON** ²⁾,

présenté, dans la séance du 4 Mai 1931, par M. Cz. Białobrzęski m. t.

I. The Problem Considered.

The problem which we propose to discuss can be most clearly illustrated by reference to the data contained in Table I below. The figures given represent the breaking-strength under tension in lbs. of small briquettes of cement-mortar ³⁾. The cement was mixed on each of 10 different days, and the results of testing 5 briquettes made from each separate mixing are recorded in the table. The data therefore consists of 10 samples of 5. The practical problem was to determine whether the variation from sample to sample was no more than might be expected from chance causes; or whether there appeared to be significant differences from day to day such as to suggest that the process of mixing, sampling, drying etc. was not yet under satisfactory control.

The common method of dealing with this problem is to consider whether the variation in sample means is significant having regard to the observed variation among the individual values forming the samples. This leads to the test of significance of the squared correlation-ratio η^2 or, in a different terminology, to a special case of R. A. Fisher's method for the »analysis of

¹⁾ Biometric Laboratory, Nencki Institute, Soc. Scient. ac Litt. Varsoviensis, Warsaw.

²⁾ Galton Laboratory, University College, London.

³⁾ The material was kindly placed at our disposal by the Building Research Station, Watford, England.

TABLE I. Breaking-strength of Cement-mortar Briquettes.
Sample Number.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Values of Breaking- Strength measured in lbs.	518	508	554	555	536	544	578	530	590	542
	560	574	598	567	492	502	532	564	554	556
	538	528	579	550	528	548	562	536	530	590
	510	534	538	535	572	562	524	540	572	546
	544	538	544	540	506	534	548	530	525	522
Mean	534.0	536.4	560.8	549.4	526.8	538.0	548.8	540.0	554.2	551.2
Variance	324.80	459.84	463.36	127.44	754.56	404.80	384.96	158.40	607.36	498.56

variance«. This test is however not sensitive to differences in the standard deviations of the populations, from which the samples have been drawn; it assumes in fact that these standard deviations are the same and obtains an estimate of the common value by combining the separate sample variances¹⁾. In many problem this assumption may not be justified; for example in the illustration given not only the mean strength but the variability in strength may have changed from one mixing of the cement to another. Or indeed the mean may have remained sensibly constant while the standard deviation changed. A method of analysis is requested which will differentiate between these cases and we propose below to show how the test developed in an earlier paper²⁾ in the case of two samples, may be extended to apply to the general case of the analysis of k samples.

II. Application of the Method of Likelihood.

It is supposed that the data available consist of k independent samples $\Sigma_1, \Sigma_2, \dots, \Sigma_k$ in each of which the individuals have been measured for a character x . Further that Σ_t contains n_t individuals with Mean = \bar{x}_t and Standard Deviation = s_t , ($t=1, 2, \dots, k$).

¹⁾ We shall use the term »variance« for the squared standard deviation, i. e. the sum of squares of the deviations from the mean divided by their number.

²⁾ *On the Problem of Two Samples*. This Journal 1930.

It will be necessary to limit the problem by assuming that Σ_t has been drawn at random from some normal population π_t ¹⁾ having a mean, a_t , and standard deviation, σ_t , ($t = 1, 2, \dots, k$), that is to say, following the law:

$$\frac{1}{\sigma_t \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-a_t)^2}{2\sigma_t^2}} \quad (1)$$

It follows that the chance of drawing from populations $\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_k$ the samples $\Sigma_1, \Sigma_2, \dots, \Sigma_k$ with values of x lying in limits

$$x_{t,i} - \frac{1}{2}h \text{ to } x_{t,i} + \frac{1}{2}h \quad (t = 1, 2, \dots, k; i = 1, 2, \dots, n_t) \quad (2)$$

will, as h tends to zero, be asymptotic to

$$C = \left(\frac{h}{\sqrt{2\pi}}\right)^N \frac{1}{\prod_{t=1}^k \sigma_t^{n_t}} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{\sum_i (x_{t,i} - a_t)^2}{2\sigma_t^2} n_t} \quad (3)$$

where

$$N = \sum_{i=1}^k n_i. \quad (4)$$

We shall now consider the testing of three hypotheses.

(i) The hypothesis H that the populations π_t are the same; namely that

$$a_1 = a_2 = \dots = a_k \quad (5)$$

$$\sigma_1 = \sigma_2 = \dots = \sigma_k \quad (6)$$

(ii) The hypothesis H_1 that the samples have come from populations with the same variances, but with means a_t having any different values whatsoever; that is to say we wish to test whether (6) is true but are indifferent to (5).

(iii) The hypothesis H_2 ; here it is assumed that besides the populations being normal, their variances are identical, namely that (6) is true. The hypothesis to be tested is then that (5) is true.

¹⁾ Experimental evidence, which will however need fuller investigation, suggests that the tests developed are not too sensitive to changes in the population frequency law.

These are the three hypotheses considered by us previously in the case $k=2$. It will be only necessary to summarise the steps involved in applying the principle of likelihood. In each case we must fix:

(a) The set Ω of admissible populations π_t , from which the Σ_t may have been drawn.

(b) The subset ω to which the π 's must belong if H be true.

We must next obtain the maximum value of the C of (3), associated with k populations, (a) from Ω ; this is $C(\Omega \text{ max})$; (b) from ω ; this is $C(\omega \text{ max})$. Then the expression for the likelihood of the composite hypothesis H has been defined to be

$$\lambda_H = \frac{C(\omega \text{ max})}{C(\Omega \text{ max})}. \quad (7)$$

We will consider the three hypotheses in turn:

(i) H .

$C(\Omega \text{ max})$ occurs when

$$a_t = \bar{x}_t, \quad (8)$$

$$\sigma_t = s_t \quad (t = 1, 2, \dots, k). \quad (9)$$

$C(\omega \text{ max})$ occurs when

$$a_1 = a_2 = \dots = a_k = \bar{x}_0 \quad (10)$$

$$\sigma_1 = \sigma_2 = \dots = \sigma_k = s_0 \quad (11)$$

where

$$N\bar{x}_0 = \sum_{t=1}^k n_t \bar{x}_t \quad (12)$$

and

$$Ns_0^2 = \sum_{t=1}^k n_t \{s_t^2 + (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2\}. \quad (13)$$

Inserting these values into (3) and (7) it follows that

$$\lambda_H = \prod_{t=1}^k \left(\frac{s_t^2}{s_0^2} \right)^{\frac{n_t}{2}} \quad (14)$$

(ii) H_1 .

The values (8) and (9) again give $C(\Omega \text{ max})$. $C(\omega \text{ max})$ occurs when (8) is true and

$$\sigma_1 = \sigma_2 = \dots = \sigma_k = s_a \quad (15)$$

where

$$N s_a^2 = \sum_{t=1}^k n_t s_t^2. \tag{16}$$

Hence it follows that

$$\lambda_{H_1} = \prod_{t=1}^k \left(\frac{s_t^2}{s_a^2} \right)^{\frac{n}{2}}. \tag{17}$$

(iii) H_2 .

For $C(\Omega \text{ max})$ equations (8) and (15) must be satisfied, and for $C(\omega \text{ max})$ equations (10) and (11). It follows that

$$\lambda_{H_2} = \left(\frac{s_a^2}{s_0^2} \right)^{\frac{N}{2}}. \tag{18}$$

It will be noticed that

$$\lambda_H = \lambda_{H_1} \times \lambda_{H_2}. \tag{19}$$

III. Interpretation of values of λ .

Consider first λ_{H_1} . Since

$$s_0^2 = s_a^2 + \frac{1}{N} \sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2 \tag{20}$$

(18) may be written in either of the alternative forms

$$\lambda_{H_2} = \left\{ 1 - \frac{\sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2}{N s_0^2} \right\}^{\frac{N}{2}} = (1 - \eta^2)^{\frac{N}{2}} \tag{21}$$

$$\lambda_{H_2} = \left\{ 1 + \frac{\sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2}{\sum_{t=1}^k n_t s_t^2} \right\}^{-\frac{N}{2}} \tag{22}$$

where η^2 is the squared correlation ratio of x on t . The value of λ_{H_2} depends only upon the value of η^2 and tends to one as $\eta^2 \rightarrow 0$. If H_2 be true, the chance of obtaining in sampling a value of λ_H less than that observed may therefore be obtained from

the sampling distribution of η^2 ¹⁾, namely

$$\text{const} \times (\eta^2)^{\frac{k-3}{2}} (1 - \eta^2)^{\frac{N-k-2}{2}}. \quad (23)$$

The alternative form (22) connects λ_{H_2} with R. A. Fisher's methods of Analysis of Variance.

$$\frac{1}{k-1} \sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2 \quad \text{and} \quad \frac{1}{N-k} \sum_{t=1}^k n_t s_t^2 \quad (24)$$

are described by him as two independent estimates of the common population variance σ^2 , based on $k-1$ and $N-k$ degrees of freedom, respectively. If the former is significantly larger than the latter (which will occur as $\lambda_{H_2} \rightarrow 0$), then the hypothesis H_2 becomes improbable.

The form of λ_{H_1} is of considerable interest. In dealing with H_1 we are not concerned with the variation in population means: s_a^2 is the weighted mean of the sample variances; the likelihood will only approach its maximum value of unity when all the sample variances $s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2$ approach this combined value. It will be seen that

$$\lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}} = \frac{\sqrt{\prod_{t=1}^k (s_t^2)^{n_t}}}{s_a} \quad (25)$$

and is the ratio of the weighted geometric mean of the sample variances to their weighted arithmetic mean. A new conception seems here to be introduced into the analysis of variance. R. A. Fisher's tests are based upon the calculation of the ratio of two independent estimates of variance, and as we have pointed out, the test for H_2 reduces to this form. On the other hand there is a test for the hypothesis H_1 corresponding to the case $k=2$. But if a single criterion is required to test the significance

¹⁾ This distribution was first given by R. A. Fisher, *Journal of the Roy. Stat. Soc.* Vol. LXXXV, p. 605, 1922; and later independently by Harold Hotelling, *Proceedings of the National Academy of Sciences* Vol. II, p. 657, 1925. Its relation to the criterion of likelihood has been discussed by one of us in *Biometrika* Vol. XXI, p. 341, 1929.

of the differences between more than two variances, some new method of attack is needed, and it is seen that the use of the weighted geometric mean follows naturally if the criterion is decided by use of the principle of likelihood.

Finally consider λ_H ; from the form of the equation (19) it is seen to be the product of two separate parts, the one depending upon the variation among the sample variances, the other upon the variation among the sample means. Hence it cannot approach the maximum value of unity if either λ_{H_1} or λ_{H_2} be small. From (14) we can obtain

$$\lambda_H^2 = \frac{\sqrt{\prod_{t=1}^k (s_t^2)^{n_t}}}{s_0^2} \quad (26)$$

or the ratio of the weighted geometric mean of the sample variances to the variance obtained by combining all the k samples together into one sample of N . It follows that for hypothesis H to be probable none of the sample variances must differ too greatly from s_0^2 . It is seen therefore that from many points of view λ_H , λ_{H_1} and λ_{H_2} satisfy our intuitive requirements; they are criteria which tend to unity as the corresponding hypothesis becomes intuitively more probable, and tend to zero as it becomes more and more likely that the hypothesis is false.

The solution of the problem of testing hypotheses H , H_1 and H_2 must be completed by calculating the frequency distributions of λ 's determined by corresponding hypotheses ¹⁾. Without this we have no means of judging the significance of a given value of λ . In the case of H_2 the problem is already solved, since by the transformation (21) we are thrown back on the known sampling distribution of η^2 , (23). We have not so far been able to obtain the sampling distribution of λ_H and λ_{H_1} , but approximate solutions of the problem can be reached with the help of the moment coefficients of these expressions. These will be considered in the following sections.

¹⁾ See our paper in *Biometrika* Vol. XX-A, pp. 175—240 and 263—295. See also: J. Neyman: *Contribution to the Theory of Certain Test Criteria*, Bulletin de l'Institut International de Statistique, t. XXIV, pp. 44—88, 1930.

IV. The moments of the λ 's.

Further below we shall use the following notations. $P\{u_1, u_2, \dots, u_n\}$ will denote the frequency function of any variates u_1, u_2, \dots, u_n . That is to say $P\{u_1, u_2, \dots, u_n\}$ will denote such a function that the probability of having

$$a_i \leq u_i \leq b_i \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (27)$$

will be given by the multiple integral

$$\int \int \dots \int P\{u_1, u_2, \dots, u_n\} du_1, du_2, \dots, du_n \quad (28)$$

taken over the region determined by the inequalities (27). If the variates u_j are considered as uniform functions of some other variates, v_i , ($i = 1, 2, \dots, n$), then to obtain the frequency function of v 's, we have to multiply $P\{u_1, u_2, \dots, u_n\}$ by the absolute value of the Jacobian $\left| \frac{\partial(u_1, u_2, \dots, u_n)}{\partial(v_1, v_2, \dots, v_n)} \right|$:

$$P\{v_1, v_2, \dots, v_n\} = P\{u_1, u_2, \dots, u_n\} \left| \frac{\partial(u_1, u_2, \dots, u_n)}{\partial(v_1, v_2, \dots, v_n)} \right|. \quad (29)$$

Further obvious property of the frequency function consists in the fact that integrating $P\{u_1, u_2, \dots, u_n\}$ e. g. with regard to u_n over the whole range of this variate, we get $P\{u_1, u_2, \dots, u_{n-1}\}$.

(i) The case of λ_H .

Our purpose is to approximate the distribution, which would follow λ_H , were the hypothesis H true.

If the hypothesis H be true, then the k samples have been drawn from a common population with mean = a and standard deviation = σ and it is well known that the frequency function for simultaneous variations in \bar{x}_t and s_t^2 ($t = 1, 2, \dots, k$) may be expressed as follows

$$P\{\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_k, s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2\} = C \prod_{t=1}^k \frac{n_t - 3}{(s_t^2)^2} e^{-\sum_{t=1}^k n_t \frac{s_t^2 + (\bar{x}_t - a)^2}{2\sigma^2}} \quad (30)$$

where C depends on σ but is independent of the sample means and variances. Our object will be to transform the variables and integrate out for certain of them, until we are left with the

frequency function for k new variables $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_k$, defined in the equation (43) below. λ_H can be expressed very simply in terms of these variables and the values of its moments can then be readily obtained.

In the first place we shall use the following linear transformation substituting for the \bar{x}_t new variables \bar{x}_0 and $\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_{k-1}$ where

$$\bar{x}_t = \bar{x}_0 + \alpha_{1,t} \xi_1 + \alpha_{2,t} \xi_2 + \dots + \alpha_{k-1,t} \xi_{k-1} \quad (31)$$

the constants α being so chosen that ¹⁾

$$\sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2 = \sum_{i=1}^{k-1} \xi_i^2 \quad (32)$$

We easily see that the new variate \bar{x}_0 is identical with \bar{x}_0 defined in (12). The Jacobian of the transformation will be a constant, and hence, since we may write

$$\sum_{t=1}^k n_t \{s^2 + (\bar{x}_t - a)^2\} = \sum_{t=1}^k n_t \{s_t^2 + (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2\} + N(\bar{x}_0 - a)^2 \quad (33)$$

it follows that

$$P\{\bar{x}_0, \xi_1, \dots, \xi_{k-1}, s_1^2, \dots, s_k^2\} = \text{const} \times \prod_{t=1}^k (s_t^2)^{\frac{n_t-3}{2}} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{n_t s_t^2}{2\sigma^2}} e^{-\sum_{t=1}^{k-1} \frac{\xi_t^2}{2\sigma^2}} e^{-N \frac{(\bar{x}_0 - a)^2}{2\sigma^2}} \quad (34)$$

Integrating out for \bar{x}_0 between the limits $-\infty$ and $+\infty$, we have

$$P\{\xi_1, \dots, \xi_{k-1}, s_1^2, \dots, s_k^2\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^k (s_t^2)^{\frac{n_t-3}{2}} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{n_t s_t^2}{2\sigma^2}} e^{-\sum_{t=1}^{k-1} \frac{\xi_t^2}{2\sigma^2}} \quad (35)$$

We introduce now a further system of variables $\chi, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{k-2}$ writing

$$\xi_1 = \sigma \chi \prod_{i=1}^{k-2} \cos \varphi_i \quad (36)$$

$$\xi_j = \sigma \chi \sin \varphi_{j-1} \prod_{i=j}^{k-2} \cos \varphi_i \quad \text{for } j = 2, 3, \dots, k-1. \quad (37)$$

¹⁾ See: J. Neyman: *Sur une propriété de la loi de probabilité...* etc. Comptes Rendus, t. 183, p. 107.

Obviously

$$\sum_{j=1}^{k-1} s_j^2 = \chi^2 \sigma^2. \quad (38)$$

Since the Jacobian

$$\left| \frac{\partial(\xi_1, \xi_2, \dots, \xi_{k-1})}{\partial(\chi, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{k-2})} \right| = \sigma^{k-1} \chi^{k-2} \prod_{i=2}^{k-2} \cos^{i-1} \varphi_i \quad (39)$$

we have

$$\begin{aligned} P\{\chi, \varphi_1, \dots, \varphi_{k-1}, s_1^2, \dots, s_k^2\} &= \\ &= \text{const.} \times \prod_{t=1}^k (s_t^2)^{\frac{n_t-3}{2}} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{n_t s_t^2}{2\sigma^2}} \chi^{k-2} e^{-\frac{\chi^2}{2}} \prod_{i=2}^{k-2} \cos^{i-1} \varphi_i. \end{aligned} \quad (40)$$

Integrating out for φ 's between the limits

$$0 \leq \varphi_1 \leq 2\pi \quad (41)$$

$$-\frac{\pi}{2} < \varphi_i < +\frac{\pi}{2} \quad \text{for } i=2, 3, \dots, k-2 \quad (42)$$

respectively, we get

$$P\{\chi, s_1^2, \dots, s_k^2\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^k (s_t^2)^{\frac{n_t-3}{2}} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{n_t s_t^2}{2\sigma^2}} \chi^{k-2} e^{-\frac{\chi^2}{2}}.$$

We shall now perform the last transformation, writing

$$s_t^2 = \frac{N}{n_t} \theta_t s_0^2 \quad (t=1, 2, \dots, k) \quad (43)$$

whence from (13), (32) and (38) it follows that

$$\sigma^2 \chi^2 = N s_0^2 \left(1 - \sum_{t=1}^k \theta_t \right). \quad (44)$$

Further it can be easily shown that

$$\left| \frac{\partial(\chi, s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2)}{\partial(s_0^2, \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_k)} \right| = \text{const.} \times \frac{(s_0^2)^{\frac{2k-1}{2}}}{\sqrt{1 - \sum \theta_t}}. \quad (45)$$

Consequently we are left with the frequency function

$$P\{s_0^2, \theta_1, \theta_2, \dots, \theta_k\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^k \theta_t^{\frac{n_t-3}{2}} \left(1 - \sum_{t=1}^k \theta_t\right)^{\frac{k-3}{2}} (s_0^2)^{\frac{N-3}{2}} e^{-\frac{N s_0^2}{2\sigma^2}}. \quad (46)$$

Finally integrating for s_0^2 between the limits 0 and $+\infty$ we reach the frequency function desired of the k variables

$$P\{\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_k\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^k \theta_t^{\frac{n_t-3}{2}} \left(1 - \sum_{t=1}^k \theta_t\right)^{\frac{k-3}{2}}. \quad (47)$$

It follows from (14) that λ_H may be written in the form

$$\lambda_H = \prod_{t=1}^k \left\{ \frac{N}{n_t} \theta_t \right\}^{\frac{n_t}{2}}. \quad (48)$$

Denote by μ'_p the p -th moment coefficient of λ_H about zero, then

$$\begin{aligned} \mu'_p &= \int_0^1 \lambda_H^p P\{\lambda_H\} d\lambda = \\ &= \text{const.} \times \int \int \dots \int \prod_{t=1}^k \left\{ \left(\frac{N}{n_t} \right)^{\frac{p n_t}{2}} \theta^{\frac{(p+1)n_t-3}{2}} \right\} \left(1 - \sum_{t=1}^k \theta_t\right)^{\frac{k-3}{2}} d\theta_1 \dots d\theta_k \end{aligned} \quad (49)$$

where the limits of integration can be defined as follows

$$0 \leq \theta_1 \leq 1 \quad (50)$$

$$0 \leq \theta_i \leq 1 - \sum_{j=1}^{i-1} \theta_j \quad \text{for } i = 2, 3, \dots, k. \quad (51)$$

By the process of successive integration it may be shown that

$$\int \int \dots \int \prod_{t=1}^k \theta_t^{\alpha_t} \left(1 - \sum_{t=1}^k \theta_t\right)^{\alpha_{k+1}} d\theta_1, d\theta_2, \dots, d\theta_k, \quad (52)$$

where the limits are as in (50); (51) reduces to the following expression in Gamma Functions

$$\frac{\prod_{t=1}^{k+1} \Gamma(\alpha_t + 1)}{\Gamma(\sum_{t=1}^{k+1} \alpha_t + k + 1)}. \quad (53)$$

Hence after dividing by $\mu'_0 = 1$ in order to eliminate the constant factor (which is not dependent on p) we obtain the moment coefficients of λ_H

$$\mu'_p = N^{\frac{pN}{2}} \frac{\Gamma\left(\frac{N-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-1}{2}\right)} \prod_{t=1}^k \frac{\Gamma\left(\frac{(p+1)n_t-1}{2}\right)}{n_t^{\frac{pn_t}{2}} \Gamma\left(\frac{n_t-1}{2}\right)}. \quad (54)$$

A special case whose practical importance will be discussed below occurs when

$$n_1 = n_2 = \dots = n_k = n; \quad N = kn \quad (55)$$

$$\mu'_p = k^{\frac{pN}{2}} \left[\frac{\Gamma\left(\frac{(p+1)n-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{n-1}{2}\right)} \right]^k \frac{\Gamma\left(\frac{N-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-1}{2}\right)}. \quad (56)$$

(ii) The case of λ_{H_1} .

Here we are concerned with the sample variances only, and in place of (30) start from the relation

$$P\{s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^k s_t^{n_t-3} e^{-\sum_{t=1}^k \frac{n_t s_t^2}{2\sigma^2}}. \quad (57)$$

We now use the transformation

$$n_t s_t^2 = N \varphi_t s_a^2 \quad t = 1, 2, \dots, k-1 \quad (58)$$

$$n_k s_k^2 = N s_a^2 \left(1 - \sum_{t=1}^{k-1} \varphi_t\right). \quad (59)$$

It follows that

$$\left| \frac{\partial(s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2)}{\partial(s_a^2, \varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{k-1})} \right| = \text{const.} \times s_a^{2(k-1)}. \quad (60)$$

and

$$P\{s_a^2, \varphi_1, \dots, \varphi_{k-1}\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^{k-1} \varphi_t^{\frac{n_t-3}{2}} \left(1 - \sum_{t=1}^{k-1} \varphi_t\right)^{\frac{n_k-3}{2}} s_a^{N-k-2} e^{-\frac{N s_a^2}{2\sigma^2}} \quad (61)$$

$$P\{\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{k-1}\} = \text{const.} \times \prod_{t=1}^{k-1} \varphi_t^{\frac{n_t-3}{2}} \left(1 - \sum_{t=1}^{k-1} \varphi_t\right)^{\frac{n_k-3}{2}} \quad (62)$$

on integrating out for s_a^2 between the limits of 0 and $+\infty$. Further the expression (17) gives

$$\lambda_{H_1} = \left[\frac{N}{n_k} \left(1 - \sum_{t=1}^{k-1} \varphi_t\right) \right]^{\frac{n_k}{2}} \prod_{t=1}^{k-1} \left(\frac{N}{n_t} \varphi_t\right)^{\frac{n_t}{2}}. \quad (63)$$

Taking the p -th moment of λ_{H_1} about zero we have

$$\begin{aligned} \mu'_p &= \int_0^1 \lambda_{H_1}^p P\{\lambda_{H_1}\} d\lambda_{H_1} = \\ &= \text{const.} \times \prod_{t=1}^k \left(\frac{N}{n_t}\right)^{\frac{pn_t}{2}} \int \int \dots \int \prod_{t=1}^{k-1} \varphi_t^{\frac{(p+1)n_t-3}{2}} \left(1 - \sum_{t=1}^{k-1} \varphi_t\right)^{\frac{(p+1)n_k-3}{2}} d\varphi_1, d\varphi_2, \dots, d\varphi_{k-1} \end{aligned} \quad (64)$$

where the limits of integration are as follows:

$$0 \leq \varphi_1 \leq 1 \quad (65)$$

$$0 \leq \varphi_i \leq 1 - \sum_{j=1}^{i-1} \varphi_j \quad (i=2, 3, \dots, k-1). \quad (66)$$

This is a special case of the general integral (52) except that there is now one variable less. It follows that after eliminating the constant factor by dividing by $\mu'_0 = 1$ we obtain as the p -th moment coefficient of λ_{H_1}

$$\mu'_p = N^{\frac{pN}{2}} \frac{\Gamma\left(\frac{N-k}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-k}{2}\right)} \prod_{t=1}^k \frac{\Gamma\left(\frac{(p+1)n_t-1}{2}\right)}{n_t^{\frac{pn_t}{2}} \Gamma\left(\frac{n_t-1}{2}\right)}. \quad (67)$$

Again we obtain as a special case when the samples are of equal size and (55) is true,

$$\mu'_p = k^{\frac{pN}{2}} \frac{\Gamma\left(\frac{N-k}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-k}{2}\right)} \left[\frac{\Gamma\left(\frac{(p+1)n-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{n-1}{2}\right)} \right]^k. \quad (68)$$

(iii) The case of λ_{H_2} .

We may readily obtain from (21) and (23) the moment coefficients of λ_{H_2} . They will be given by

$$\mu'_p = \text{const.} \times \int_0^1 (\eta^2)^{\frac{k-3}{2}} (1-\eta^2)^{\frac{(p+1)N-k-2}{2}} d\eta^2 = \quad (69)$$

$$= \text{const.} \times B\left(\frac{k-1}{2}, \frac{(p+1)N-k}{2}\right) = \frac{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-k}{2}\right) \Gamma\left(\frac{N-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{(p+1)N-1}{2}\right) \Gamma\left(\frac{N-k}{2}\right)}. \quad (70)$$

It will be noticed from a comparison of (54), (67) and (70) that

$$\mu'_p(\lambda_H) = \mu'_p(\lambda_{H_1}) \times \mu'_p(\lambda_{H_2}) \quad (71)$$

or that if mean values are taken in repeated sets of k samples, then for all positive integer values of p

$$\text{Mean}(\lambda_H^p) = \text{Mean}(\lambda_{H_1}^p \times \lambda_{H_2}^p) = \text{Mean}(\lambda_{H_1}^p) \times \text{Mean}(\lambda_{H_2}^p) \quad (72)$$

which means, as it is easy to show, that were the hypothesis H true, the variables λ_{H_1} and λ_{H_2} would be independent, that is to say that

$$P\{\lambda_{H_1}, \lambda_{H_2}\} = P\{\lambda_{H_1}\} P\{\lambda_{H_2}\}. \quad (73)$$

V. The Limits of Moments μ' .

When the values of n_i for all samples become very large, we may use the first approximation for a Gamma Function given by Stirling's Formula, or

$$\Gamma(x) \sim x^{x+1/2} e^{-x} \sqrt{2\pi}. \quad (74)$$

From this we find upon reduction that as $n_i \rightarrow \infty$, ($t=1, 2, \dots, k$) μ' tend uniformly to the following limits

$$(i) \text{ for } \lambda_H \text{ — to } (p+1)^{-(k-1)} \quad (75)$$

$$(ii) \text{ for } \lambda_{H_1} \text{ — to } (p+1)^{-\frac{k-1}{2}} \quad (76)$$

$$(iii) \text{ for } \lambda_{H_2} \text{ — to } (p+1)^{-\frac{k-1}{2}}. \quad (77)$$

We conclude that the frequency distributions of λ 's tend at the same time to limiting forms having for their p -th moment

coefficients these values; it follows that the limiting forms of frequency functions of λ_{H_1} and λ_{H_2} are identical. But the function for which

$$\mu'_p = (p + 1)^{-m} \tag{78}$$

is

$$P\{\lambda\} = \frac{(-\lg \lambda)^{m-1}}{\Gamma(m)}. \tag{79}$$

Further upon making the transformation

$$\lambda = e^{-1/2 \chi^2} \tag{80}$$

we obtain

$$P\{\chi\} = \frac{1}{2^{m-1} \Gamma(m)} \chi^{2m-1} e^{-1/2 \chi^2}. \tag{81}$$

It follows that when dealing with very large samples we may expect to obtain approximations to P_λ from the tables of the χ^2 integral, or the Incomplete Gamma Function. Using Elderton's Tables we should enter them with $n' = 2k - 1$ when the tested hypothesis is H and with $n' = k - 1$ when dealing with the hypotheses H_1 or H_2 .

VI. Approximations to P_λ in the Case of Small Samples.

Various methods of calculating the probability integral of λ_{H_2} are available based upon the distribution (23). For instance the z -transformation of R. A. Fisher may be performed, namely

$$z = \frac{1}{2} \log \left\{ \frac{N - k \sum_{t=1}^k n_t (\bar{x}_t - \bar{x}_0)^2}{k - 1 \sum_{t=1}^k n_t s_t^2} \right\} \tag{82}$$

and his tables of 5% and 1% probability limits used ¹⁾. Other methods of procedure have been discussed by one of us in a recent paper ²⁾. It will be noted that in this case there are only two variable quantities, N and k .

¹⁾ See R. A. Fisher: »Statistical Methods for Research Workers«. London 1930.

²⁾ E. S. Pearson: »Some notes on Sampling Tests with Two Variables«. Biometrika Vol. XXI, pp. 3337-360.

When dealing with λ_{H_1} and λ_{H_2} , the general problem is more complex as the moments, and hence the respective frequency functions, depend upon n_1, n_2, \dots, n_k as well as upon k . Many of the more recent applications of statistical analysis have however been made to a class of problems in which the size of the samples can be controlled to a large extent and in fact made equal so that $n_1 = n_2 = \dots = n_k = n$. Such experiments are planned for a definite purpose; this is the case in the cement test described at the beginning of this paper; it is true for many other tests as have been described, for example, in the publications of the Bell Telephone Laboratories of New York and in the new book of R. Becker ¹⁾. It will also occur in biological experiments and in agricultural plot trials. That is to say a very useful purpose would be served, were it possible to provide for a selection of values of n and k the 5% and 1% limits ²⁾ for λ_H and λ_{H_1} .

The problem requires fuller investigation than has at present been possible; in the first place it is clear that some transformation of λ is required. For the case $k=2$ previously discussed, the distribution of λ_H tends to the so-called Rectangular Form in which all values of λ_H between 0 and 1 are equally likely to occur. But as k increases the frequency becomes more and more compressed towards the limit $\lambda_H = 0$ ³⁾. Having regard to the limiting forms, it is possible that a logarithmic transformation is desirable. An alternative method has however been explored which seems likely to be of value if n be not too large. This will now be discussed.

It is seen from (21) and (23) that $L = \lambda_{H_2}^{\frac{2}{N}}$ is distributed exactly according to the law

$$P\{L\} = \text{constant} \times L^{\frac{N-k-2}{2}} (1-L)^{\frac{k-3}{2}}. \quad (83)$$

¹⁾ R. Becker, H. Plaut and I. Runge: *Anwendungen der mathematischen Statistik auf Probleme der Massenfabrikation*. Berlin, 1930.

²⁾ Namely the limits below which values of λ would be found to lie in only 5% and 1% of sets of k samples, if the corresponding hypotheses tested were true.

³⁾ For example in the case $k=20$, $n=10$ it was found from equations (56) that

$$\text{Mean}(\lambda_H) = 0.00000070, \quad \sigma_{\lambda} = 0.00001518, \quad \beta_1 = 56815, \quad \beta_2 = 206127!$$

It seems therefore possible that $\lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}}$ and $\lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}}$ will be distributed approximately in this form of curve. To examine this point it is necessary to find the moment-coefficients of these expressions about zero. We shall consider only the case where the samples are all of size n , so that $N = nk$. The values of μ'_p may be obtained by writing $2p/N$ for p in equations (56) and (68); it is found that

$$\text{for } \lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}}, \quad \mu'_p = k^p \left[\frac{\Gamma\left(\frac{n-1}{2} + \frac{p}{k}\right)}{\Gamma\left(\frac{n-1}{2}\right)} \right]^k \frac{\Gamma\left(\frac{N-1}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{N-1}{2} + p\right)} \quad (84)$$

$$\text{for } \lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}}, \quad \mu'_p = k^p \left[\frac{\Gamma\left(\frac{n-1}{2} + \frac{p}{k}\right)}{\Gamma\left(\frac{n-1}{2}\right)} \right]^k \frac{\Gamma\left(\frac{N-k}{2}\right)}{\Gamma\left(\frac{N-k}{2} + p\right)}. \quad (85)$$

For small values of n and k these coefficients are far more manageable than those of (56) and (68), for it is found that the frequency is no longer concentrated in the neighbourhood of $\lambda = 0$. Our further investigation may be summarised as follows.

(a) We have assumed in the first place that the sampling distribution of

$$L = \lambda^{\frac{2}{N}} \quad (\text{for } \lambda_H \text{ and } \lambda_{H_1}) \quad (86)$$

may be represented approximately by the law

$$P\{L\} = \frac{\Gamma(m_1 + m_2)}{\Gamma(m_1) \Gamma(m_2)} L^{m_1-1} (1-L)^{m_2-1}. \quad (87)$$

The values of m_1 and m_2 may be expressed in terms of the first two moment coefficients of L about zero, as follows:

$$m_1 = \frac{{}_1\mu'_1(\mu'_1 - \mu'_2)}{\mu'_2 - \mu'^2_1}, \quad m_2 = \frac{(1 - \mu'_1)(\mu'_1 - \mu'_2)}{\mu'_2 - \mu'^2_1}. \quad (88)$$

Further the curves (87) have the following values for β_1 and β_2 ¹⁾:

$$\beta_1 = \frac{4(m_1 - m_2)^2(m_1 + m_2 + 1)}{m_1 m_2 (m_1 + m_2 + 2)^2}$$

$$\beta_2 = \frac{3\beta_1(m_1 + m_2 + 2) + 6(m_1 + m_2 + 1)}{2(m_1 + m_2 + 3)} \quad (89)$$

A summary of the numerical investigation is contained in Tables II and III.

TABLE II. Frequency Constants for the Distribution of $L = \lambda \frac{2}{N}$.

		True values from equations (84)				Values from equations (88)		Values from equations (89)	
n	k	Mean L	σ_L	β_1	β_2	m_1	m_2	β_1	β_2
2	20	·1618	·0676	·5678	3·6758	4·6452	24·0635	·4251	3·4283
2	109	·1446	·0283	·1451	3·1920	22·1092	130·8384	·1048	3·1177
5	2	·7854	·1721	·9706	3·4805	3·6846	1·0068	·9828	3·5025
5	10	·6429	·0930	·0464	2·8529	16·4165	9·1172	·0498	2·8618
10	20	·8111	·0388	·0966	3·0844	81·7830	19·0465	·0973	3·0868

TABLE III. Frequency Constants for the Distribution of $L = \lambda \frac{2}{N}$.

		True values from equations (85)				Values from equations (88)		Values from equations (89)	
n	k	Mean L	σ_L	β_1	β_2	m_1	m_2	β_1	β_2
2	20	·3155	·1104	·1881	2·9759	5·2786	11·4512	·1274	2·8773
5	10	·7876	·0863	·3115	3·1951	16·9110	4·5607	·3227	3·2190

(b) Comparison of the true values of β_1 and β_2 obtained from (84) and (85) with those found from (89) provides a check on the

¹⁾ If μ_2, μ_3 and μ_4 be the moment coefficients of L about the mean, then

$$\sigma = \sqrt{\frac{\mu_2}{2}} \quad \beta_1 = \frac{\mu_3}{\frac{3}{2}\mu_2^2}, \quad \beta_2 = \frac{\mu_4}{\frac{4}{2}\mu_2^3}.$$

adequacy of the assumption that the distribution of $L = \lambda^{\frac{2}{N}}$ may be represented by an equation of type (87). From general experience of curve fitting we believe that for the range of cases we have examined, it is only when $n = 2$ (or perhaps 3) that the use of (87) may be inadequate to determine probability limits with the accuracy required for most practical purposes. When n has increased to 5, where a check is available (see (c) below) it is found that the difference in the β 's is of no importance.

(c) The case $n_1^i = 5$, $k = 2$ is one which we have already considered in the paper on the Problem of Two Samples. Following the method at present under discussion, however, we shall assume that the distribution of $L = \lambda_H^{\frac{2}{N}}$ may be represented by a curve of form (87) where

$$m_1 = 3.6846, \quad m_2 = 1.0068$$

and we wish to find values $L_{0.05}$ and $L_{0.01}$ which L 's fall below in only 5% and 1%, respectively, of random sets of samples if H be true. These limits may be obtained by using R. A. Fisher's transformation ¹⁾

$$n_1 = 2m_2 = 2.0136, \quad n_2 = 2m_1 = 7.3693 \quad (90)$$

$$L = \frac{n_2}{n_2 + n_1 e^{2z}} \quad (91)$$

The 5% and 1% points for z may then be found by interpolation in his tables ²⁾. The result is as follows.

$$5\% \text{ point: } z = 0.7647, \quad L = 0.4423, \quad \lambda_H = L^5 = 0.01692$$

$$1\% \text{ point: } z = 1.1070, \quad L = 0.2856, \quad \lambda_H = L^5 = 0.00190.$$

These values of λ_H may be compared with,

(1) those found by the approximate method adopted in our previous paper, namely,

$$5\%, \lambda_H = 0.0167; \quad 1\%, \lambda_H = 0.00186$$

(2) the exact values found by quadrature, or

$$5\%, \lambda_H = 0.01695; \quad 1\%, \lambda_H = 0.00193.$$

¹⁾ The change of subscript occurs because we require the limits towards $L = 0$ and not towards $L = 1$.

²⁾ *Statistical Methods for Research Workers*, pp. 212-215.

The later method of approximation appears somewhat better than the old method and, as has been pointed out, can be used in the case of many samples, whereas the other is then no longer satisfactory.

(d) Fuller examination will no doubt show that different methods of approximation will be required for different regions of the field of variation in the sample size n and the number of groups of samples k , but the results of their preliminary investigation are encouraging.

VII. An Illustrative Example.

Finally we may apply those tests to analyse the data contained in Table I. Here $n=5$, $k=10$, $N=50$. The mean and variance of breaking-strength for each of the 10 samples are recorded in the table. In addition to these values the following quantities are required:

$$s_a^2 = 418.408; \quad s_0^2 = 517.998.$$

Whence (using logarithms in the first two cases) we obtain from (13), (16) and (17) the following results:

$$\left\{ \begin{array}{ll} \lambda_H^{\frac{2}{N}} = 0.7167, & \lambda_H = 0.0002419 \\ \lambda_{H_1}^{\frac{2}{N}} = 0.8873, & \lambda_{H_1} = 0.05033 \\ \lambda_{H_2}^{\frac{2}{N}} = 0.8077, & \lambda_{H_2} = 0.004806. \end{array} \right.$$

To judge the significance of these values we shall obtain for the hypotheses H and H_1 the 5% and 1% values of L by the method described in VI (c) above.

(i) For H .

$$\text{Table II gives } m_1 = 16.4165, \quad m_2 = 9.1172$$

$$\text{hence } n_1 = 18.2343, \quad n_2 = 32.8330$$

and interpolating in Fisher's tables of z we get

$$z_{0.05} = 0.3271 \quad z_{0.01} = 0.4160$$

whence from (91)

$$L_{0.05} = 0.4834, \quad L_{0.01} = 0.4160.$$

That is to say if H were true, then in drawing repeated sets of 10 samples of 5 from a common normal population, we should find $\lambda_{H'}^2$ less than 0.4834 in 5% and less than 0.4160 in 1% of cases. The observed value of $\lambda_{H'}^2$ is 0.7167, so that there is no evidence of heterogeneity among the samples.

(ii) For H_1 .

Table III gives $m_1 = 16.9110$, $m_2 = 4.5607$
 from which we find $z_{0.05} = 0.3862$, $z_{0.01} = 0.5446$
 and consequently $L_{0.05} = 0.6315$, $L_{0.01} = 0.5550$.

The observed value of $\lambda^{1/5} = 0.8873$ is well above the 5% limit, so that the variances in the 10 samples do not differ significantly.

(iii) For H_2 .

In this case it is simplest to take the criterion in the form of

$$\eta^2 = 1 - \lambda_{H_2}^2 = 0.1923.$$

Since for the distribution (23)

$$\text{Mean } \eta^2 = \frac{k-1}{N-1} = \frac{9}{49} = 0.1837$$

and

$$\sigma_{\eta^2} = \frac{1}{N-1} \sqrt{\frac{2(N-k)(k-1)}{N+1}} = 0.0767,$$

it is clear that the observed value does not suggest any significant variation among the means.

We may therefore conclude that, as far as the evidence of these 10 samples of 5 is concerned, there is no indication of lack of control in the mixing and construction of these briquettes of cement. Further that this is true both as regards variation in mean strength and variation about the mean strength from one series to another.

VIII. Conclusion.

In this as in previous papers we have endeavoured to point out the importance of a clear understanding of the underlying assumptions and the interpretation which may be placed on the results of various statistical tests. For this purpose we have used the likelihood ratio, to pick out the appropriate criterion by which to test a given hypothesis. This method of procedure is based

upon a principle fully discussed elsewhere which it is open to accept or to reject; it may not be accepted, but to use a colloquial expression it is a principle that appears able to »deliver the goods« in a variety of problems. It leads to a coördinated view of a great number of tests already in common use, and to the development of certain new tests.

The criterion λ_{H_2} is directly associated with R. A. Fisher's tests for the analysis of variance. Fisher himself has of course always emphasised that such tests as that given by Student in 1908, those for measuring the significance of differences between two means or between two variances, that concerned with linearity of regression etc. were all different aspects of the same problem. This association is brought out in practical form in his tables for the probability limits of the criterion z , to which all these problems can be referred.

But the criteria λ_H and λ_{H_1} lead to the solution of certain new problems. They are of course of very wide application; for example in one direction they cover a comparison of 2 large samples, in another of a large number of samples of 2. Before their simple application in practice is possible, it will be needful of course for further investigation and tabling to be carried out.

Finally we do not wish to pass over the initial assumption that the variable x is normally distributed. When the type of variation differs considerably from this form, the tests may become invalid for two reasons:

(a) because the criteria of equations (14), (17) and (18) are no longer the most appropriate;

(b) because the sampling distributions of these criteria no longer have the moment-coefficients of equations (54), (67) and (70).

The precise effect (a) is not perhaps easy to measure, but it is possible to obtain experimentally if not theoretically, a very fair appreciation of how sensitive the sampling distributions of the λ are to changes in the form of the populations sampled. Evidence already collected which will be published shortly elsewhere, suggest that the tests related to λ_{H_2} may be safely used in practice even when the variation differs considerably from the normal. The distribution of λ_{H_1} is probably somewhat more sensitive to non-normality of the population distributions.

ERRATA.

- P. 461, line 10. Write »required« for »requested«.
- P. 464, last line. Write » λ_{H_2} « for » λ_{H_1} «.
- P. 465, formula (25). Write » s_a^2 « for » s_a «.
- P. 465, bottom of page. Instead of sentence, »On the other hand... case $k=2$ « write: »The test for H_1 is also of this form the case of $k=2$ «.
- P. 467, formula (30). Write $P\{\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots\}$.
- P. 468, formula (31). Write »... + $a_{k-1,t} \xi_{k-1}$ «
 formula (33). Write » s_t^2 « for » s^2 «.
- P. 471, formula (54). Write » $\prod_{t=1}$ «.
- P. 473, 6-th line from the bottom. Write » μ' « for » μ «.
- P. 474, line 15. Write » $n=k$ « for » $n=k-1$ «.
- P. 475, first line. Write » λ_H and λ_{H_1} « for λ_{H_1} and λ_{H_2} «.
- P. 478, line 4. Write »(and perhaps 3)« for »(or perhaps 3)«.
- P. 479, line 17. Write »(14), (17) and (18)« for (13), (16) and (17)«.

ALFRED LITYŃSKI

SIEJA WIGIERSKA

Przyczynek morfologiczno-biologiczny.

Do najbardziej godnych uwagi składników fauny Wigier należy endemiczna sieja wigierska (*Coregonus lavaretus*=*Coregonus holsatus f. wigrensis*), występująca tutaj w towarzystwie dwu innych, mniejszych i pospolitszych gatunków pokrewnych: sielawy (*Coregonus albula* L.) i stynki (*Osmerus eperlanus* L.). Czwarty gatunek z tej samej rodziny, bardziej szeroko u nas i w Europie rozsiedlony pstrąg potokowy (*Trutta fario* L.) żyje dość licznie w przepływającej przez Wigry rzecze Czarnej Hańczy, skąd pojedyncze okazy mają dostawać się do części północnych samego jeziora. Wreszcie o piątym gatunku ryb łososiowatych—lipieniu (*Thymallus thymallus* Nils.) wiemy już tylko z literatury, że należał on również przed półwiekiem do ichtjofauny Czarnej Hańczy, przyczem ludność nadała mu nawet odrębną nazwę miejscową: „toperek” (A. Wałęcki 1864, s. 68). Czy żyje on tam dziś jeszcze, nie mogłem zebrać o tem żadnych danych.

Skupienie kilku reprezentantów rzadkiej naogół, „szlacheckiej” rodziny łososiowatych stanowi nader znamiennej cechę jeziora Wigierskiego i wód bezpośrednio z niem połączonych, rzucając zarazem światło na fakt odosobnionej egzystencji siei w tej, powiedzielibyśmy, klasycznej domenie ryb wymienionych. Szczegół powyższy warto z tego powodu tutaj zaznaczyć, że na tle występowania siei w Wigrach snuto różne nieuzasadnione przypuszczenia o sztucznem rzekomo jej przesiedleniu do Wigier oraz o domniemanej „rdzennej” kolebce formy wigierskiej, znajdującej się bądź w Rosji czy Prusach, bądź nawet we Włoszech (!). W związku z tem stwierdzić należy, że

jeśli mniemania takie istniały, jeżeli mogliśmy jeszcze przed kilku laty spotkać się z nimi w literaturze ichtiologicznej i krajoznawczej, jest to tylko dowodem, że w czasach nowszych zatraciliśmy niestety bliższy kontakt z dawnym naszym piśmiennictwem naukowym, gdzie właśnie w tej kwestji znajdujemy wyraźne wskazówki i obserwacje.

Wobec zapoczątkowanych w r. 1930 przez Stację Hydrobiologiczną na Wigrach pierwszych prób ze sztucznym rozmnażaniem siei wigierskiej, które to próby, mimo niepomyślnego narazie wyniku, będą nadal kontynuowane, a zwłaszcza wobec próby aklimatyzowania w Wigrach innego gatunku pokrewnego, podjętej przez Stację w r. 1931, aktualne się staje ogłoszenie drukiem materiałów, dotyczących formy tubylczej. Ścisłe scharakteryzowanie cech morfologicznych, właściwych osobnikom dziś w Wigrach żyjącym, poznanie ich liczebności oraz warunków występowania jest tem bardziej teraz na czasie, że w razie powodzenia rzeczonyj aklimatyzacji, zadomowienie się w tem jeziorze formy morfologicznie i biologicznie odmiennej nie pozostałoby zapewne bez wpływu na stan kolonji siei autochtonicznej, będącej pradawną mieszkanką Wigier—być może niegdyś również innych jezior suwalskich—obecnie zaś, od lat dziesiątków, znajdującej się na drodze do wymarcia. Względ powyższy stanowi usprawiedliwienie notatki niniejszej, ukazującej się w postaci dalekiej od pożądanego wykończenia naukowego, wobec niedostateczności materiałów zebranych.

1. Pochodzenie i liczebność kolonji wigierskiej.

W pracy uprzedniej (1923) zgromadzić usiłowałem dowody autochtonizmu siei w Wigrach występującej. Nie były mi wtedy jednak znane wartościowe, bo na bezpośredniej znajomości terenu i stosunków ówczesnych oparte materiały, zebrane i ogłoszone w r. 1858 przez B. Tykła. Z publikacji tej, jak się zdaje, zupełnie zapomnianej przytoczę kilka charakterystycznych zdań, stawiających rzecz całą na właściwej płaszczyźnie i zawierających pozatem szereg wiadomości ciekawych o liczebności i występowaniu formy omawianej przed 80-ciu laty.

Jak wynika ze słów Tykła, już w owym czasie nie brak było różnych, mniej lub bardziej dowolnych prób tłumaczenia

faktu izolowanego stanowiska siei w tem jeziorze. Na s. 61 pisze o tem autor co następuje: „niektórzy z okolicznych mieszkańców, uderzeni wyłącznością siedliska tej ryby, przypuszczają jakoby jeziora, w których się ona znajduje, miały podziemną komunikację z morzem i że w ten sposób zasilają się wodami morskimi, do utrzymania siei potrzebnymi. Drudzy znowu twierdzą, że dawniejsi zakonnicy zamożnego klasztoru Kamedulów w Wigrach, założonego w skutek ślubów króla Jana Kazimierza, sprowadziwszy z dalekich stron pierwszy zarybek siei, zapuścili go wyłącznie dla swej wygody do jeziora i że od tej epoki sieje utrzymują się w pomienionem jeziorze”. Przeciw ostatniemu pogładowi wysuwa sam autor słuszną objeckję: „Twierdzenie wszakże, jakoby jezioro Wigierskie zarybione być miało pierwotnie siejami z dalekich stron, a jakby się dorozumiewać należało, z jezior pomorskich i brandenburskich sprowadzonemi, bynajmniej nie jest przypuszczalnem, bo najprzód ryby te, jak powiedzieliśmy, w stanie żywym z miejsca na miejsce w żaden sposób przeprowadzać się nie dadzą, nie mogłyby więc rozmnożyć się sprowadzeniem narybku; a powtóre, sztuka rozmnażania ryb przez przenoszenie ikry dawnemi laty wcale nie była znana i należy do rzędu tegoczesnych wynalazków” (l. c.). Nadmienię ze swej strony mimochodem, że legendy podobne, przypisujące obecność cennej tej ryby w niektórych jeziorach Zachodniej Europy ingerencji osób panujących, bądź klasztorów, znane są również w literaturze szwajcarskiej i niemieckiej. W jednym z dzieł zoologicznych pierwszej połowy XIX stulecia znajdujemy nawet twierdzenie, jakoby również do jeziora Madnego pod Szczecinem (Madüsee) przeniesiono sieje na rozkaz Fryderyka Wielkiego z sawojskiego jeziora Bourget¹). Tymczasem sieja opisa-

¹) Szczegół ten przytacza z zastrzeżeniem Antoni Waga (Bibl. Warsz. 1858, s. 67). U tegoż autora czytamy wzmiankę, zaczerpniętą z monografji Blocha, że w wiekach średnich istniał w Szwajcjarji zwyczaj płacenia daniny klasztorom poławianemi w jeziorach tamtejszych rybami z rodzaju *Coregonus* (Waga pisze: „sielawami”). Klasztor Benedyktynów w Ingelberdze miał je otrzymywać z jeziora Lucerneńskiego, poczynając od r. 1182, a to na tej zasadzie, „ponieważ w tym roku opat Berthold przeżegnał sielawy, gdy naprzeciwko przepływającego się tamtędy w niezliczonych mnogościach wyszły, aby go powitać” (l. c. str. 70).

na została szczegółowo z j. Madnego jeszcze w r. 1779 przez Blocha, przyczem autor nietylko o jej sztucznem zapuszczeniu nic nie wie, lecz wyraźnie podkreśla, że „gatunek ten (nazwany przezeń *Salmo maraena*) w żadnej innej wodzie nie był jeszcze znany”. Conajmniej tyleż lat ma za sobą tradycja, stwierdzająca obecność siei w Wigrach. W połowie ubiegłego wieku żyli jeszcze nad jeziorem ludzie, pamiętający połowy jej, dokonywane na użytek kuchni królewskiej Stanisława Augusta ¹⁾.

Tykel wypowiada się stanowczo przeciw niesprawdzonym pogłoskom o obcym pochodzeniu siei i sądzić jest skłonny, że jest raczej ona prastarą mieszkanką Wigier. „Dlaczego sieje dostały się wyłącznie gubernji augustowskiej—pisze autor—i to do jedyne go jeziora Wigierskiego, na to z pewnością odpowiedzieć nie można. Wnosić tylko wypada, że nie kto inny, jak sama natura obdarzyła to jezioro pomienionym ryb gatunkiem...” O bystrości spostrzeżeń autora świadczy również zdanie poniższe: „Uderzającą jest także okolicznością, że w jeziorze, jak np. Wigierskie, w którym się utrzymują sieje, znajdują się niewątpliwie sielawy i stynki; tam zaś, gdzie są sielawy, są także i stynki: ale nie idzie zatem, aby w jeziorach, obfitujących w sielawy, miały się znajdować i sieje” (l. c. 61). Zauważę, iż fakty takie tłumaczą sobie obecnie badacze współcześni (Thienemann, Willer) różnym stopniem reakcji wymienionych ryb na eutrofizację wody, przyczem sieja, sielawa i stynka tworzą szereg naturalny form, o rosnącym kolejno przystosowaniu się do jezior coraz bardziej eutroficznych (por. Thienemann 1928, s. 32—33).

Interesujące dane podaje następnie Tykel o liczebności siei. „Przed dziesięcią jeszcze laty—pisze—z każdej toni, czyli za każdym wyciągnięciem wielkiego niewodu z jeziora Wigierskiego, dostawało się naraz, jak to rybacy poświadczają, od trzech do pięciu sztuk i to w każdej porze roku. Obecnie za ledwie się jedna do trzech sztuk w jednej toni znajdzie”.

¹⁾ „Opowiadają jeszcze starzy sposób, jakim ją dostarczano na stół Stanisława Augusta; wśród połowy rozkładano ogień na brzegu jeziora i złowioną rybę, skoro z wody wyjęto, na miejscu przypiekano na ruszcie. Zabezpieczoną w ten sposób od nagłego zepsucia, wysyłano jak najspieszniej do Warszawy uważaną była za osobliwą łąkoć, szczególnie w owoch słynnych obiadach czwartkowych”. (Tykel, l. c., s. 60).

Zmniejszenie się liczebności kładzie autor na karb „nieogłęd- nego i z obrazą przepisów” dokonywanego połowu tej ryby. Z liczb powyższych trudno coprawda wyrobić sobie ścisły po- gląd o wydajności ówczesnych połowów. Z tego jednak, że na ka ż d e j toni ryby te były poławiane, wnosić wolno, że skoro tryb życia pędziły one w stanie rozproszonym, ilość ogólna wobec tego musiała być w tym czasie w jeziorze pokaźna, zwłaszcza gdy się weźmie pod uwagę, że sieja i wówczas była rybą głębinową, której połów nie był łatwy, pomijając okres tarła, gdy gromadzi się ona w większej ilości w miejscach płytkich.

Nie ulega natomiast wątpliwości fakt istnienia już w tam- tych odległych czasach celowych zarządzeń władz Królestwa Kongresowego, świadczących chlubnie o troskliwej i rozumnej opiece, rozta czaranej nad fauną rybną jezior naszych. Opracowa- ne w roku jeszcze 1838 przez państwową „Kommissyę Finan- sów” zasady dzierżawienia rybołówstwa w jeziorach Królestwa Kongresowego, opatrzone zostały w osobny załącznik, przezna- czony do użytku organów nadzorczych i wyszczególniający okresy tarła siei i sielawy. Wydane następnie w r. 1860 prze- pisy uzupełniające w tym przedmiocie zawierają bezwzględny zakaz połowu siei w czasie od 3 września do końca listopada. Charakter tych przepisów stwierdza ponad wszelką wątpliwość należyte zrozumienie przez ówczesne czynniki urzędowe waż- ności och ro ny tarła, jako kardynalnego warunku zabezpie- czenia normalnego rozrodu ryb. O poważnem traktowaniu kwestji przekonywamy się zresztą również ze słów cytowanego wyżej autora, który, wspominając o tych nowych przepisach ochronnych, wyraża nadzieję, że skutkiem ścisłej kontroli po- łowów, „użyteczny i ciekawy ten gatunek nietylko nie wyginie, ale i znacznie rozmnoży się na przyszłość”.

Przewidywania te były poniekąd słuszne. Celowość zasto- sowanych podówczas środków ochronnych dokumentują wyniki połowów w latach następnych: 1860—1870, z których widzimy, że ilość siei w Wigrach w tym okresie się zwiększała. W ciągu dziesięciu lat mianowicie liczebność jej wzrosła mniej więcej 3-krotnie. W latach 1867—70 łowiono już stale około 600 ryb rocznie, kiedy poprzednio dawały połowy około 200—300 oso- bników. Wprawdzie statystyka, pozostała z tego okresu, nie

pozwała na ścisłą oceną wagi połowów, nie popełnimy jednak zapewne błędu, gdy przyjmiemy, że roczna ich wydajność w latach końcowych wspomnianego okresu wynosiła około 1000 kg. Trzeba dodać, iż statystyka ta opierała się na kontroli ogólnych odłowów, przyczem napotkane w nich sieje puszczano wszystkie w zasadzie z powrotem do wody.

Z następnego 30-lecia o liczebności siei w Wigrach nie posiadamy żadnych wogóle danych. Władze rosyjskie wydały w tym czasie różne przepisy, mające na celu ochronę tej ryby, trudno jednak ocenić obecnie, w jakiej mierze były powyższe przepisy w rzeczywistości wykonywane. Heyneman, który w r. 1900, z polecenia rosyjskiego Ministerstwa Rolnictwa, przeprowadził badania biologiczno-rybackie na jeziorze Wigierskiem, zaznacza wyraźnie (1902), iż wydajność połowów była już wówczas niska i że sieja trafiała się nawyżej w ilości 5 osobników w sieci, jako dodatek do innych gatunków ryb. Nadmienimy, że w latach poprzednich (przed r. 1900) władze stosowały tego rodzaju zasadę, iż wszystkie złowione okazy siei szły do dyspozycji państwowych organów nadzorczych, które miały puszczać zdrowe ryby z powrotem do wody, a jedynie osobniki przy połowie uszkodzone były sprzedawane na rzecz skarbu państwa. Przepisy ochronne były więc wtedy, jak widzimy, napozór dość surowe. Skoro się zważy atoli, że przy połowach masowych, odbywających się dziś, jak przed laty, na Wigrach głównie w porze zimowej, niepodobniestwem jest sprawdzać dokładnie stan gatunkowy ryb złowionych i gdy się nadto uwzględni znaną powszechnie małą żywotność siei, wydobytej raz z wody, trudno przywiązywać zbyt wielką wartość do podobnego przepisu¹⁾.

W każdym razie stwierdzić musimy, że złagodzenie rygo-

¹⁾ W literaturze polskiej i obcej znajdujemy wzmianki o tem, że osobniki siei, wylowione z większej głębokości, szybko giną. Tykel pisze na ten temat co następuje: „...zaledwie z wody wydobyta, w tejże samej chwili krwią zalewa się i żyć przestaje, a to skutkiem nagłego pęknięcia nader cienkich naczyń w jej skrzelach” (1858, s. 60). Według Dröschera następuje śmierć tutaj skutkiem gwałtownego rozszerzenia, a nawet pęknięcia pęcherza pływnego, w następstwie szybkiej zmiany ciśnienia. Jak się zdaje, ryby, łowione na tarle, wolne są od tych zaburzeń, co się tłumaczy stopniowem ich przystosowaniem się do zmniejszonego ciśnienia wody, w okresie poprzedzającym tarło.

rów ochronnych w stosunku do siebie, które weszło w życie po r. 1900, odbiło się niewątpliwie fatalnie na jej liczebności w latach następnych. Statystyka, przedstawiona przez ichtjologa rosyjskiego Eglit'a na odbytej w r. 1913 w Petersburgu konferencji rybackiej, potwierdza ów niepomysłny stan rzeczy w sposób jaskrawy i zarazem pozwala na ustalenie winy, którą ponoszą w danym razie bezspornie niewłaściwe zarządzenia władz, wynikające z nowego „kursu” polityki rybackiej, wprowadzonego po r. 1900. Istotnie statystyka ta, obejmująca 7-letnie 1901—1907, stwierdza gwałtowny i regularny spadek połowów siei w Wigrach, co unaoczniają dosadnie dwie liczby krańcowe: 706 kg w roku 1901 i 74 kg w r. 1907. Zatem spadek wydajności połowów niemal 10-krotny w ciągu lat 7-letnich! Niestety referat Eglit'a nie zawiera liczb z okresu późniejszego (1907—1913). Autor mówi jednak wyraźnie o trwającym nadal „zaniku” siei w Wigrach i apeluje do władz odnośnych o podjęcie skutecznych środków, celem „odrestaurowania tych dawnych zapasów siei i sielawy, z których słynęło niegdyś jezioro Wigry” (1914. s. 238). Za jedynie właściwy środek uważa on przejście do masowego sztucznego zarybiania. Projektuje w tym celu założenie na rzeczce Kamionce w pobliżu Wigier wylęgarni państwowej, obliczonej na wychów z ikry 10 milionów narybku siei oraz 20 milionów sielawy. Przytem, opierając się na ostatnich niepowodzeniach z importem narybku siei z Pejpusu do Wigier, referent całkiem słusznie podkreśla konieczność wyboru miejsca dla projektowanej wylęgarni w możliwie bliskim sąsiedztwie z jeziorami, dla których zarybiania ma ona służyć¹⁾.

Wybuch wojny światowej nie pozwolił na realizację powyższych nowych zamierzeń władz rosyjskich, którym, skoro idzie o okres ostatni ich gospodarki, niesposób odmówić racjonalnego i fachowego ujęcia samego zagadnienia. Natomiast

1) Zaznaczam, iż wymieniony wniosek stanowił w istocie jedynie wznowienie inicjatywy, podjętej i wcielonej już w r. 1859 w czyn przez wspomnianą Komisję Finansów Królestwa Polskiego. Założono wówczas w tej samej miejscowości wylęgarnię państwową, pierwszą z pewnością, jaka na ziemiach polskich powstała i która służyć miała sprawie zarybiania jezior Suwalszczyzny. O jej działalności nie posiadam niestety bliższych danych. Około r. 1870 wylęgarnię wspomnianą rząd rosyjski zamknął i dziś śladu po niej nie zostało.

lata wojenne oraz, jak to było do przewidzenia, pierwsze lata administracji polskiej nie zaznaczyły się dodatnio w tej dziedzinie. Przeciwnie, o ile wnosić możemy z istniejących materiałów, liczebność kolonji, żyjącej w Wigrach, uległa w czasach ostatnich dalszej niższe. Musimy z przykrością przytem wytknąć wadliwość pierwszych zarządzeń, wydanych w l. 1920—22 przez władzę polską i stanowiących, skoro idzie o ochronę siei, wyraźny krok wstecz, nawet w stosunku do zasad z roku 1860. Przepisy, umieszczone w pierwszych umowach dzierżawy rybołóstwa na jeziorach suwalskich zrywają mianowicie z zasadą bezwzględnej ochrony tej ryby, której sam byt został ostatnio poważnie zagrożony i która w stadjum obecnem przestała odgrywać jakąkolwiek rolę gospodarczą. Dzierżawców Wigier, w myśl kontraktu, obowiązywał teraz tylko zakaz poławiania siei „nieprzepisowej”, t. j. mierzącej poniżej 30 cm długości. Po tem, co powiedzieliśmy o liczebności ryby tej oraz o systemie połowów ryb wogóle, wyłączającym możność ścisłej kontroli, nie trzeba wyjaśniać, jak niewłaściwy był ten przepis. Lecz gdyby nawet stosowanie jego nie nasuwało żadnych trudności, to i wtedy ustalenie na 30 cm granicy długości, od której połów był dozwolony, stanowiło z pewnością pomyłkę, gdyż sieja tych wymiarów zazwyczaj jest jeszcze niedojrzała płciowo. Przepis ten był więc w sprzeczności z ogólnie przyjętą zasadą: zapewnienia każdej rybie spokojnego odbycia jednego przynajmniej okresu rozrodczego, godził on tedy w podstawy istnienia tego gatunku. Po upływie paru lat przepis powyższy został z umów dzierżawnych usunięty, przyczem teoretycznie przynajmniej, dzięki stanowisku, zajętemu przez miejscowy Inspektorat Rybacki, dzierżawcy zobowiązali się do całkowitej ochrony oraz do wpuszczania do wody wszystkich osobników złowionych przygodnie. Przestrzegany był ponadto zakaz połowów w okresie tarła siei, t. zn. od połowy listopada do połowy grudnia. Dopiero w całkiem ostatniej, dziś obowiązującej fazie rozwoju przepisów rybackich przestał zakaz połowów znów obowiązywać i ochronę siei ograniczono wyłącznie do samego tarła.

Niepodobna nie zauważyć, że wprowadzona ostatnio w życie zasada, może w innych stosunkach racjonalna, nie zmierziała w danym razie do celu, skoro nie zostały równocześnie

oznaczone miejsca tarła siei, jako swęgo rodzaju strefa ochronna. Nie można zaś było zrobić tego dla tej prostej przyczyny, że tarliska tej ryby nikomu, za wyjątkiem może kilku kłusowników, nie były wogóle znane. Z uwag powyższych nie trudno dojść do wniosku, że w ostatnim półwieczu nie uczyniono żadnych skutecznych kroków, mogących naprawdę przeciwdziałać trwającemu od tak dawna zanikowi siei w Wigrach. Nie należy przeto się dziwić, że w okresie lat 1920—1930, podpadających już bezpośredniej naszej obserwacji, wypadki złowienia siei stały się niezmiernie rzadkie. Według informacji, zasięganých zarówno u dzierżawców, jak rybaków, biorących udział czynny w połowach, pojedyncze osobniki tego gatunku trafiają się dziś całkiem sporadycznie, głównie w miesiącach styczniu i lutym, w ilości nie większej nad 10 okazów rocznie. Na zasadzie tych danych wypada obecną liczebność siei określić jako znikomo małą.

2. Miejsca występowania siei w Wigrach.

W cytowanej już pracy rosyjskiej Heyneman'a (1902) znajdujemy wzmiankę, głoszącą, iż sieja nie trzyma się w Wigrach ściśle określonych punktów, lecz przeciwnie wędruje na całej przestrzeni jeziora, przyczem „trafia do sieci na różnych toniach” rybackich. Nie wiem, na jakich źródłach opierał się w danym razie autor, nie ulega jednak wątpliwości, że dziś przedstawia się sprawa ta inaczej. Nie posiadam wprawdzie żadnych wskazówek o tem, gdzie przebywa sieja w miesiącach letnich, gdyż w tym czasie połowy ryb nie odbywają się niemal wcale. Wszystkie natomiast osobniki, które sam miałem w ręku, lub o których złowieniu w ciągu dziesięciolecia ostatniego słyszałem, pochodziły z okolic Plosa Zachodniego, zdaje się wyłącznie z najgłębszej jego części, znanej pod nazwą „Toni Bór”, z wyjątkiem jednego okazu, który miał być złowiony na jesieni r. 1929 przy brzegu Plosa Północnego.

Z literatury, dotyczącej ryb siejowatych, występujących autochtonicznie w jeziorach Europy północnej, wiadomo, że przebywają one zazwyczaj w większych głębokościach, skąd, na czas pewien przed mającem nastąpić tarłem, poczynają zbliżać się stopniowo ku miejscom płytszym, na których też

złożona zostaje ikra. Wędrówka powyższa z głębin ku brzegom u pokrewnej formy *scallensis*, zamieszkującej jez. Schaalsee w Meklemburgji, zaczyna się, według Dröschera (1908), w październiku lub listopadzie. Jezioro to, posiadające obecnie najliczniejszą kolonję siei w Europie środkowej, zostało dość dokładnie przez biologów niemieckich zbadane. Ponieważ forma *scallensis* należy do tej samej grupy holsztyńskiej (*Coregonus holsatus* Thienemann), co i nasza forma *wigrensis*, przypuszczać więc wolno, iż będą one do siebie również pod względem trybu życia podobne.

O zachowaniu się siei w miesiącach letnich pisze Dröschera w monografji swej o powyższem jeziorze co następuje: „Während des Sommers hält sich die grosse Maräne des Schaalsees hauptsächlich an den tiefsten Stellen des Sees auf, in den tiefen Rinnen und Kesseln in dem südlichen Hauptstück des Sees”. I dalej: „Im Oktober-November beginnt die grosse Maräne aus den Tiefen emporzusteigen und zu den benachbarten flachen, sandigen Revieren in der Uferzone, welche ihr als Laichplätze dienen, zu ziehen”. Z powyższego opisu wynika, że wędrówki godowe siei szalskiej obejmują niewielki obszar jeziora, a tarliska jej leżą w bliskiem sąsiedztwie największych zagłębień misy, gdzie ma ona stałą siedzibę. Ponieważ, jak to mogliśmy stwierdzić w r. 1930, sieja wigierska udaje się na tarło do zatoki Białczańskiej, do punktu odległego około 1 km zaledwie od wspomnianego głęboczka Toni Bór, widzimy w tem dowód pośredni przypuszczenia, że w okolicy ostatnio wymienionej winna znajdować się jej stała siedziba, którą osobniki dojrzałe dopiero późną jesienią (w październiku, lub listopadzie?) opuszczają, celem odbycia aktu rozmnażania, by na początku zimy powrócić znowu w głębinę. W każdym razie połowy, dokonywane w zimie, przekonywują niezbicie o tem, że już w styczniu dorosłe osobniki siei znajdują się ponownie na terenie wspomnianej kotliny.

Nie jest rzeczą oczywiście wykluczoną, że w dawniejszych czasach, gdy liczebność siei była większa, zamieszkiwała ona również inne głębsze punkty tego jeziora ¹⁾, gdzie była też połowiana i co mogło Heyneman'owi nasunąć myśl o rzeko-

¹⁾ W ten sposób sprawę tę przedstawia Tykel (l. c. str. 59).

mych „wędrówkach”, odbywanych przez nią po całym jeziorze. Należy jednak dodać, że według autora tego, sieja poławiała się również za jego czasów najliczniej „w południowej, głębszej części” Wigier, co może tylko oznaczać obszar dwu plos: Zachodniego (44 m) i Środkowego (43 m). Sądzę, że nie bez znaczenia będzie wobec tego zaznajomienie się bliższe z charakterem limnologicznym kotliny wspomnianej, stanowiącej wedle wszelkiego prawdopodobieństwa ostatnią obecnie ostoję niedobitków siei w Wigrach.

Południowo-zachodnie rozszerzenie jeziora Wigierskiego, noszące nazwę Płosa Zachodniego, stanowi najbardziej jego część urozmaiconą, ograniczoną na Pd archipelagiem dużych i częściowo wysokich wysp, wybiegającą zaś ku Pn w dwie półkoliste zatoki: Słupiańską na Z i Białczańską na W. Dno misy w całej tej części wybitnie jest faliste. Spotykamy miejscami zagłębienia poniżej 30 a nawet 40 m, a obok nich wznoszą się liczne, strome często mielizny („górkę”), pokryte osadami kredy jeziornej („gołe dna”), roślinności wyższej całkiem pozbawione, lub porośnięte kępami makrofitów podwodnych, głównie ramienicą (*Chara*), moczarką kanadyjską (*Elodea*), rzadziej roślinnością nawodną (głównie sitowie—*Scirpus*). Mielizny tworzą również obramienie północnych brzegów wysp wspomnianych; występują nawet luźno rozrzucone po środku misy, najobficiej—na wschodzie, gdzie niemal przez całą szerokość jeziora tworzą rodzaj rozległej barjery podwodnej, oddzielającej Płosa Zachodnie od Środkowego.

Wprost ku północy od środkowej i największej wyspy—Ostrowa, nazwanej od utworzonej z mielizn jej platformy podwodnej, znajdujemy większy obszar wody głębszej. Środek jego zajmuje właśnie Toń Bór. Głębokości wynoszą tutaj 30—40 m, osiągając na niewielkiej przestrzeni, jako maksimum—44 m. Dno kotliny pokrywa delikatny muł okrzemkowy, jasnopopielatej barwy, o dużej zawartości węgla wapniowego. Próbkę mułu tego, wziętą sondą rurową Naumann'a, wykazują profil następujący: 1) górna warstwa, grubości 2—3 cm, składająca się z brunatnego biopelu, 2) warstwa środkowa, grubości 10—15 cm, złożona z właściwego mułu popielatego i 3) warstwa dolna, miąższości nieznaną, złożona z dość jednorodnej masy jasnego, żółtawego, lub białego osadu, biologicz-

nie już nieczynnego. Próbką taką, poddana wysychaniu z dostępem powietrza, odbarwia się silnie, stając się niemal całkowicie białą, co świadczy o małej zawartości w mule składników organicznych i wybitnej zdolności jego do mineralizacji. Analiza mikroskopowa wykazuje w górnej warstwie świeżego mułu przewagę szkielecików okrzemek oraz drobnych cząstek detrytus, okruchów makroflory wodnej, wreszcie licznych drobnych odłamków zwapniałych skorupki mięczaków.

Fauna denna tej części jeziora jest bogata, reprezentowana głównie przez larwy Chironomidów oraz typowego dla Wigier kielża głębinowego *Pallasea quadrispinosa*. Pozatem spotykamy w mule w większej ilości: 2 gatunki robaków skąposzczetych: *Tubifex tubifex* i *T. barbatus* oraz kilka form małży z rodzaju *Pisidium*. Chironomidy, zwykłe w tej okolicy, są to typowe dla otwartych części Wigier formy tlenolubne: *Lauterbornia coracina*, *Monodiamesa bathophila*, *Stictochironomus* i *Sergentia*. Wreszcie ze skorupiaków widłonogich pospolity jest w strefie przydennej rośl *Cyclops gigas*.

Co się tyczy temperatury wody i zawartości w niej tlenu, stosunki nie odbiegają na Toni Bór istotnie od tego, co widzimy w innych otwartych i głębokich częściach Wigier. Dla ściślejszej charakterystyki tego właśnie punktu, załączam poniżej nieco liczb szczegółowych, dotyczących roku 1924 (Tab. I i II).

Z Tab. I widzimy, że termika tej części Wigier posiada cechy typowe dla innych głębokich części tego zbiornika, omówione przez mnie wyczerpująco w pracy dawniejszej (1926). W szczególności znamionuje je stała niska temperatura warstw głębokich (poniżej 15 m). Maksimum ogrzania wody przydennej w czasie stagnacji letniej wyraża się liczbą: 7.0—7.5°C (w głęb. 30—40 m). W listopadzie i początku grudnia obejmuje całą masę wody cyrkulacja całkowita, która doprowadza do wyrównania temperatur (homotermji) w tym okresie.

Widzimy z Tab. II, że budżet tlenowy omawianego punktu jest dość wysoki, jakkolwiek ustępuje on nieco kilku innym, bardziej głębokim punktom otwartych Wigier. W środku lata zawartość procentowa tlenu w wodzie przydennej wynosi na Toni Bór jeszcze od 55 do 60%. W październiku natomiast, w okresie jesiennego minimum tlenowego, spada zawartość gazu tego do 3 cm³ w litrze wody, co stanowi tylko 36.5%

TAB. I.

Wigry, Toń Bór. Temperatura wody. 1924.

m	23.VIII	4.IX	20.IX	23.X	27.XI	3.XII
0	18.7	16.5	15.1	10.8	5.2	4.6
5	18.2	—	—	—	—	—
7.5	17.7	16.2	—	—	—	—
10	13.7	15.0	14.8	10.8	5.2	4.5
15	8.6	—	10.0	10.7	5.2	4.5
20	7.7	7.8	8.0	8.3	5.2	4.5
30	7.2	7.3	—	7.5	5.2	4.5
35—41	7.1	7.1	7.3	7.4	5.2	4.5

stanu nasycenia. W tym samym czasie (dn. 20. X. 1924) zawartość tlenu na sąsiednim Głębozku Okuniowym wynosiła w głębokości 50 m jeszcze 4.21 cm³/l, tj. prawie 50% nasycenia normalnego.

Sieja należy, jak wiadomo, do ryb nader wrażliwych na zawartość tlenu w wodzie otaczającej, chociaż jest prawdopodobne, że różne formy mają niejednakowe wymagania w tej mierze. Przemawia za tem przypuszczeniem fakt utrzymywania się w ciągu lat dziesiątków, a nawet rozmnażania się niektórych form, aklimatyzowanych w jeziorach ze znacznym deficytem tlenowym. Między innymi nader wymowny jest pod tym względem przykład jezior Gorzyńskich w Wielkopolsce, skąd interesujące dane limnologiczne ogłosił przed paru laty Thienemann (1928), oparte na badaniach z r. 1918. Wszystkie jeziora tej grupy znajdują się w stadjum dość daleko posuniętej

TAB. II.

Wigry, Toń Bór. Wahania zawartości tlenu.

1) cm^3/l O_2 ; 2) $\%$ O_2 .

m	23.VIII	4.IX	20.IX	23.X	27.XI	3.XII
0	6.59 101.1	6.92 101.5	8.15 115.9	7.28 94.2	8.07 91.1	8.33 92.6
7.5	6.29 94.4	6.65 96.9	—	—	—	—
10	5.02 69.3	6.72 95.5	8.31 117.5	7.24 93.7	8.18 92.3	8.35 92.6
15	4.83 59.3	—	4.25 54.0	7.10 91.6	8.19 91.3	8.42 93.3
20	4.42 53.1	4.33 52.2	3.62 43.8	3.78 46.1	8.23 92.9	8.38 92.9
30	4.65 55.2	4.48 53.3	—	3.28 39.2	8.19 91.3	8.40 93.1
35—41	4.65 54.4	4.23 50.1	4.12 49.0	3.06 36.5	8.54 96.4	8.38 92.9
43	—	—	—	—	—	8.23 91.2

U w a g a. Próbkę z warstwy najgłębszej brane były wszędzie 1/2 m nad powierzchnią mułu. Przy obliczeniu $\%$ zawartości nie uwzględniono wahań ciśnienia barometrycznego.

eutrofizacji. W zgodzie z tem, ilość tlenu w warstwie podskokowej już we wrześniu spada tam do $3 \text{ cm}^3/\text{l}$, lub nawet poniżej tego. Makrofauna Chironomidów dennych należy do typu Bathophilus-Sergentia, nie zawiera natomiast w swym składzie przedstawicieli grupy Tanytarsus. Mimoto w jeziorach owych żyje od dłuższego czasu t. zw. sieja szlachetna (*Coregonus generosus* Peters). Autor dochodzi wobec tego do wniosku, że „die Sauerstoffverhältnisse für den Stand dieser Coregonenart im See keine Rolle spielen”. Wyjaśnia zaś fakt podobny w ten sposób, że sieja szlachetna jest formą planktonożerną, trzyma-

jącą się nie przy dnie, jak to czynią formy z grupy np. hol-szyńskiej, lecz przedewszystkiem w warstwie termokliny, lub pod nią bezpośrednio, gdzie właśnie w porze letniej skupia się najliczniej plankton skorupiaków, stanowiący główny pokarm tego gatunku. O ile więc powyższe twierdzenia o swoistej ekologii siei szlachetnej odpowiadają rzeczywistości, deficyt tlenu, panujący w warstwie podskokowej jezior mógłby istotnie dla tej formy być bez znaczenia. Ale w takim razie sieja ta mogłaby wogóle żyć nawet w jeziorach wybitnie eutroficznych.

Ponieważ nasza sieja wigierska, jak to stwierdziłem, żywi się wyłącznie grubszą fauną denną (*Chironomidae, Pallasea*), przebywać musi ona z konieczności w wodzie głębszej, zwłaszcza że będąc z drugiej strony rybą o charakterze północnym, nie znosi wyższych temperatur letnich, zwykłych w epilimnionie jezior środkowoeuropejskich. Mimoto nie należy sądzić, że występująca przy dnie na Toni Bór stosunkowo znaczna niżka zawartości tlenu mogłaby oddziaływać na nią szkodliwie. W istocie, jak wynika z Tab. II, spadek tlenu w wodzie przydennej zaznacza się tutaj wybitniej dopiero w końcu października, kiedy zapewne i nasza sieja rozpoczyna wędrówkę ku miejscom płytszym. Po skończonem zaś tarle, gdy opuszcza się ona ponownie w głębinę, znajduje w nich, skutkiem cyrkulacji jesiennej, znów odpowiednio dla siebie warunki tlenowe (por. rubrykę ostatnią Tab. II).

Reasumując omówione właściwości limnologiczne tej części Wigier, gdzie według posiadanych wiadomości, sieja ma stałą siedzibę, możemy stwierdzić, że ani cechy fizyko-chemiczne (temperatura, tlen), ani warunki pokarmowe (obfitość makrofauny dennej) tego środowiska nie tłumaczą faktu zmniejszenia się jej liczebności. Nasuwałyby się więc tylko jako możliwe dwie inne przyczyny tego zjawiska: degeneracja fizjologiczna kolonii wigierskiej oraz szkodliwy wpływ człowieka. Oba te przypuszczenia postaram się w dalszym ciągu, w miarę po siadanego materiału, rozważyć dokładniej.

3. Obecność siei w innych jeziorach Suwalszczyzny.

Kwestja, czy sieja występuje, względnie występowała dawniej w innych jeziorach Suwalszczyzny, przedstawia się w świe-

tle danych literatury niecałkiem jasno. W każdym razie stwierdzić i tu wypada, że pewne zamieszanie w tej dziedzinie powstaje dopiero w pracach rosyjskich i polskich nowszych czasów. Z dawnych autorów jedynie Wałęcki wspomina raz mimochodem (1864, s. 67) o domniemanym występowaniu ryby tej „w jeziorze Trockiem i Miadziole”, zaznaczając przy tem jednak wyraźnie, iż jest to tylko „podanie”, nie sprawdzone w sposób ścisły. W innych pracach tego autora, zawierających wzmianki o siei wigierskiej, brak jakichkolwiek danych o występowaniu ryb siejowatych gdzieindziej w Polsce. Natomiast w chronologicznie ostatniej z nich Wałęcki powiada kategorycznie, że Wigry jest to „jedyna w kraju miejscowość siei” (1889—90, s. 287). Zauważyć trzeba, że autor w pracach swych nie uwzględnił stosunków, dotyczących ziem polskich b. zaboru pruskiego. Ujmując obszar Polski w dzisiejszych jego granicach państwowych, będziemy musieli zdanie powyższe zasłużonego naszego ichtjologa zastąpić twierdzeniem, że Wigry są jedynym zbiornikiem śródlądowym w kraju, gdzie żyje dziś sieja niewątpliwie autochtoniczna. Nie wyłącza to rzecz prosta możliwości istnienia siei w innych jeziorach w epoce, gdy nie zdążyły one ulec jeszcze eutrofizacji w tym stopniu, co dziś.

Epoka ta jednak musiała znacznie poprzedzić w czasie okres badań Wałęckiego, kiedy to dochowały się już tylko głuche wersje o występowaniu siei w paru jeziorach kresów wschodnich. Wypadki takie stopniowego zanikania ryb siejowatych na obszarze dawnego, bardziej szerokiego ich zasięgu geograficznego w Europie północnej i środkowej dadzą się z wszelką pewnością ustalić z literatury niemieckiej i francuskiej.

Skoro mowa atoli o ziemiach polskich, wymarcie siei na domniemanych starych jej placówkach na kresach wschodnich musiało niewątpliwie nastąpić w czasach wcześniejszych od pierwszych prób aklimatyzowania tutaj form obcych. W ten sposób twierdzenie niedawne Prawdin'a (1929), jakoby sieję z jeziora Pejpusu zapuszczono do kilku jezior polskich, w których żyły równocześnie „własne lokalne ryby siejowate”, możemy uznać za uzasadnione jedynie w stosunku do Wigier. O tem bowiem, by w któremkolwiek z takich jezior występowały w czasach nowszych formy autochtoniczne z tej grupy, nie mamy żadnych wiarogodnych danych.

Natomiast jako stanowiska wtórne form pochodzenia obcego, aklimatyzowanych przez Rosjan w Suwalszczyźnie, wymienia kilka jezior, bądź położonych w pobliżu Wigier, jak Białe Wigierskie, Perty, Serwy, Krzywe Huciańskie, bądź dalszych, jak j. Rybczyzna. O fakcie rzekomego poławiania w tych zbiornikach sporadycznych osobników siei podałem wiadomość w pracy uprzedniej. Opierałem się przytem wyłącznie (prócz jednego wypadku, o którym niżej) na wiadomościach ustnych, dostarczonych mi przez rybaków miejscowych. Nie ulega wątpliwości, że wzmianki, spotykane na ten temat w pracach innych autorów, pochodziły z podobnego źródła, lub były, jak w pracy Kulmatyckiego (1924), powtórzeniem podanych w tej dziedzinie przez poprzedników wiadomości. Wobec wszystkich danych powyższych o występowaniu siei w pozostałych jeziorach suwalskich zmuszony jestem zająć obecnie wysoce krytyczne stanowisko. Każdy, kto miał możność bliższego stykania się z ludnością rybacką, wie dobrze, jak dużo w tych „informacjach”, dotyczących jezior i ich mieszkańców, bywa pierwiastku fantastycznego. Faktem niezaprzeczonym jest to tylko, że do szeregu jezior tej dzielnicy próbowano w latach 1900—1913 zapuszczać narybek siei, pochodzący albo z dawnej państwowej wylegarni w Dorpacie, albo też z wylegarni w Nikolskoje (Nikolskiej Rybowodnyj Zawod). Wynik jednak wszystkich tych poczynań, w oświetleniu źródeł rosyjskich uznano za ujemny. Jedyne w związku z dokonaniem w r. 1912 zapuszczeniem ikry siei do j. Białego Wigierskiego istniały niejaki poszlaki, że aklimatyzacja ta się powiodła. Wspomina o tem mianowicie Eglit (1914), dodając, iż, według—znowuż—„słów rybaków”, miano złowić w zimie r. 1913 w jeziorze tem „kilka malutkich siejek”.

Jezioro Białe ma zaledwie 98.6 ha powierzchni, ilość zaś zapuszczonego tam w r. 1912 narybku wynosiła 190.000. W razie więc istotnie udanej aklimatyzacji, trudno byłoby z tem dziś pogodzić fakt nie znajdowania w ciągu następnych 17-tu lat w jeziorze, coroku w zimie odławianem dużemi włokami, ani jednego okazu siei. Podobnie w innych jeziorach nie łowiono w nowszych czasach również tego gatunku.

Wyjątek jedyny stanowi j. Krzywe z grupy Huciańskiej, skąd pochodził złowiony tam w r. 1923 okaz jeden siei, opisany swego czasu przezemnie. Wobec tego, że różnił się on

morfologicznie znacznie od siebie, żyjącej w Wigrach, skłonny byłem widzieć w nim potomka zapuszczonych tutaj „sigów” rosyjskich. Pogląd taki nie wydaje mi się teraz jednak uzasadniony. Przedewszystkiem, jak wynika ze statystyki Eglit'a, dotyczącej zarybiania jezior suwalskich (1914, s. 212), do jez. Krzywego próbowali zapuszczać Rosjanie nie siebie, lecz stynkę, również zresztą bez powodzenia. O wiele więc bliższe prawdy będzie zapewne następujące wyjaśnienie tej kwestji. W latach przedwojennych (zdaje się od r. 1910) istniała nad jez. Krzywem wylegarnia prywatna p. F. Naumana, który (jak mi zakomunikował o tem w notatce, sporządzonej z pamięci przed kilku laty) sprowadził w r. 1913 do swej wylegarni 500.000 ikry „siga wołchowskiego” z Petersburga. Owóz podczas okupacji niemieckiej Suwalszczyzny żołnierze zniszczyli groble, oddzielając stawy rybne od j. Krzywego, do którego też, według świadectwa ich właściciela, ująć miały hodowane tam „sigi”.

Jezioro Krzywe, o czem wnoszę z jego cech limnologicznych, dla ryb łososiowatych nie jest odpowiednie; sieja musiała w niem stopniowo wymrzeć, a jedyny osobnik złowiony należał zapewne do ostatnich pozostałości owej obsady stawów, dzięki przypadkowi do jeziora zaniesionej. Ponieważ „siga wołchowski” jest to *Coregonus lavaretus f. baeri* Kessler, porównanie z nim naszego okazu z Krzywego mogłoby wyjaśnić bliżej słuszność tego przypuszczenia. Niestety, o ile mi wiadomo, aparat skrzelowy *f. baeri*, spotykanej jako wędrowna w rz. Wołchowcie, nie został dotąd dokładnie poznany. W każdym razie, jak to wynika z danych, ogłoszonych ostatnio przez Prawdina, stwierdzić należy, że ilość żabków na 1 łuku skrzelowym u naszego okazu leży w granicach wahań indywidualnych, właściwych *C. l. forma baeri*.

Zamykając niniejszy przegląd dawniejszych prób aklimatyzowania ryb siejowatych w Suwalszczyźnie, wspomnieć wypada jeszcze o chronologicznie ostatniej próbie, dokonanej już pod zarządem polskim. W r. 1925 sprowadzono mianowicie, staraniem ówczesnego Wydziału Rybackiego Min. Rolnictwa, z Estonji ikrę zapłodnioną siei z Pejpusu, której 350.000 przeznaczono do obsady 3 jezior: Wigier, Pert i Białego Wigierskiego. Wpuszczenie ikry, z której już w czasie transportu do Suwałk poczęły się wylęgać młode rybki, nastąpiło dn. 23 marca r. 1925,

w warunkach niestety mało pomyślnych. Ponieważ ówczesny Inspektorat Rybacki w Suwałkach, który z urzędu zajął się tą sprawą, nie miał możliwości, wobec braku odpowiednich urządzeń, przechować nadesłany narybek nawet przez czas krótki, wypadło zarządzić niezwłoczne jego wpuszczenie do wody, co napotkało jednak na trudności. Lód na jeziorach był tak wątyły, że wejście nań nie było możliwe; musiano ikrę wpuścić wobec tego w pobliżu brzegu, gdzie była ona niewątpliwie narażona na liczne niebezpieczeństwa. W istocie, zaledwie w tydzień po zapuszczeniu, pod wpływem nagłej wyżki temperatury powietrza oraz wiatru, jeziora te uwolniły się całkowicie od pokrywy zimowej, przyczem wyległe, lub legnące się dopiero larwy siei zostały naraz wystawione na niszczące działanie fal w strefie przybrzeżnej. Niepomyślnym warunkom meteorologicznym, charakterystycznym zresztą dla „marcowej” pogody okresu, w którym normalnie następuje wyląg larw tego gatunku, skłonny byłbym przypisać w danym razie ujemny wynik ostatniego zarybienia, którego skutków w żadnym z jezior wymienionych nie udało się stwierdzić w latach następnych.

4. Doświadczenie ze sztucznem zapłodnieniem ikry siei wigierskiej.

Wśród omówionych, podejmowanych w różnym czasie poczynań z zarybaniem sieją Wigier i jezior sąsiednich brakło dotąd jednego: próby rozmnożenia sztucznego autochtonicznej mieszkanki tego jeziora. Za podjęciem tego rodzaju jednak próby przemawiały pomyślne doświadczenia, poczynione w analogicznych przypadkach w kilku jeziorach europejskich, gdzie również dał się zauważyć w czasach nowszych spadek połowów siei. Do jezior takich należy holsztyńskie jezioro Selentesee, zamieszkałe przez swoistą formę, pokrewną siei szalskiej. Liczebność kolonji, w latach 70-tych nader jeszcze znaczna, ku końcowi ubiegłego stulecia silnie tam spadła i zniewoliła czynniki zainteresowane do szukania sztucznych sposobów jej powiększenia. Zastosowane środki zapobiegawcze polegały na tem, że dojrzałe osobniki samic i samców, łowione bezpośrednio przed tarłem, umieszczano w specjalnych zagrodach, w samem jeziorze urządzonych w pobliżu miejsc tarliskowych. W za

grodach tych sieja odbywała tarło i tutaj też następował pierwszy okres rozwoju narybku, wystawionego, jak wiemy, najwięcej na niebezpieczeństwo ze strony licznych nieprzyjaciół. Prosty ten zabieg dał świetne wyniki i spowodował w ciągu 10 lat ów skutek, że liczebność siei w Selentersee wzrosła (1895—1905) przeszło 3-krotnie, gdy przeciwnie w poprzednim okresie z roku na rok się zmniejszała. Podkreślam, że działo się to w tym samym czasie, z którego pochodziły przytoczone wyżej liczby statystyki rosyjskiej, stwierdzające wręcz odwrotne zjawisko u nas w Wigrach.

Przytoczony przykład świadczy o tem, do jak pomyślnych wyników może doprowadzić interwencja umiejętna, a zarazem wskazuje on, że przyczyn zmniejszenia się liczebności siei niekoniecznie musimy zawsze szukać w degeneracji fizjologicznej danej kolonji, skoro sama tylko ochrona tarła oraz młodego pokolenia przed wpływami szkodliwemi wystarczyła tu w zupełności do zabezpieczenia dalszego rozrodu naturalnego.

Nasuwa się przypuszczenie, że i u nas w Wigrach bynajmniej nie pogorszenie ogólnych stosunków limnologicznych, lub też degeneracja żyjącej tutaj rasy stanowią przyczynę braku u niej naturalnego przyrostu. Okazy, łowione w latach ostatnich, nie zdradzają wcale swym wyglądem objawów jakiegokolwiek zwyrodnienia, co a priori, wobec odosobnionego w ciągu lat bytowania nielicznej kolonji endemicznej, wolno było przypuszczać, dopatrując się w tem właśnie przyczyny postępującego zmniejszania się liczebności. Analiza wymiarów, wagi i wieku okazów wigierskich wskazuje przeciwnie na dobry stan ich odżywienia i szybkie tempo wzrostu, odpowiadające, lub nawet przewyższające pod tym względem formy pokrewne z jezior szwedzkich i północno-niemieckich Schaalsee, Madüsee i Selentersee. Fakty tego rodzaju zachęcały do wykonania próby sztucznego rozmnażania siei w Wigrach. Próbę taką postanowiłem w jesieni roku 1930 wykonać.

Celem uzyskania dojrzałych produktów rozrodczych siei wigierskiej trzeba było przezwyciężyć pewne trudności lokalne. Najważniejszą była całkowita nieświadomość tego, gdzie ryba ta odbywa swe tarło. W drodze wywiadów u starych rybaków, pamiętających jeszcze czasy stosunkowo obfitych jej połowów, udało się ustalić niektóre szczegóły, dotyczące czasu trwania

i warunków tarła. Zgodnie z danymi literatury, okres tarła u siei wigierskiej ma przypadać na koniec listopada i początek grudnia; trwa jednak, o ile wierzyć wspomnieniom rybaków, dość krótko, mniej więcej dni dziesięć, przyczem najdłużej jakoby przeciągnąć się może do dnia 8 grudnia. Ponieważ jezioro niekiedy już w listopadzie zamarza, jest prawdopodobne twierdzenie jednego z rybaków, że parrotnie miał obserwować on tarło siei pod lodem. Nie jest to atoli z pewnością regułą. Ryby, ciągnące na tarliska, cechuje podobno niezwykła ostrożność, którą powodowane opuszczają one swe kryjówki, położone w pobliżu w punktach głębszych, dopiero u schyłku dnia a następnie ponownie powracają do nich o świcie. Inny rybak mówił mi, że sieja nigdy podobno nie skupia się w jednym miejscu gromadnie w czasie tarła, lecz odbywa je w stanie rozproszonym, na większej przestrzeni, ciągnąc na tarliska „parami”. Najchętniej ma wybierać na tarło noce bezwietrzne i ciemne, unika natomiast światła księżycowego i wzburzonej wody. Długotrwały niepomyślny stan pogody w tym czasie może wogóle udaremnić tarło.

Co się tyczy miejsc, gdzie tarło się odbywa, rybacy wskazywali różne punkty, między innymi: brzegi wsi Krusznik w południowo-wschodniej części jeziora, okolice małej wysepki Walenciak pod wsią Bryzgiel, cieśninę, oddzielającą wyspę Ostrów od lądu pod wsią wymienioną, następnie mielizny w zatoce Białczańskiej i u jej wylotu, wreszcie nawet brzeg Rosochatego Rogu na Plosie Północnem. Większość wymienionych punktów wydaje się jednak mocno wątpliwa. Po kilku niefortunnych próbach w pobliżu Bryzgiela i Walenciaka, połowy, dokonane przez Stację Hydrobiologiczną zostały ześrodkowane wyłącznie na terenie zat. Białczańskiej.

Połowy powyższe odbyły się w czasie od 28.XI do 4.XII. 1930, przy udziale dwu zawodowych rybaków miejscowych, którym towarzyszył stale laborant Stacji p. A. Wasylenko. Zaopatrzony w sterylizowane naczynia szklane oraz termos do przechowywania produktów rozrodczych, otrzymał on poza to dyspozycję natychmiastowego transportowania wszystkich złowionych w stanie świeżym osobników na Stację, gdzie dokonany miał być sam akt zapłodnienia ikry.

Technika połowów była następująca. Użyte do nich zo-

stały sieci zastawne, o wymiarach oczka 40—50 mm i długości ogólnej około 400 m. Sieci te zastawiano codziennie przed nocą, wyciągano zaś o świcie. Głównym punktem połowów były mielizny, położone w zachodniej części zatoki Białczańskiej, znane pod nazwą „Górki Rzepiskowej”. Przez cały czas zdołano złowić tylko 5 osobników: 1 samicę i 4 samce. Wszystkie one zostały złowione w głębokości od 1 m do 3 m, niedaleko od południowo-zachodniego brzegu zatoki. Przewaga samców zdawała się wskazywać, że mamy przed sobą dopiero początek tarła i pozwalała mieć nadzieję na obfitszą zdobycz w dniach następnych ¹⁾. Niestety 4 grudnia połowy musiały być przerwane, wobec silnego wiatru i trudności dostawania się przy pomocy niewielkiej łodzi wiosłowej do punktu połowów, odległego kilkanaście kilometrów od Stacji. Niefortunny traf bowiem zdarzył, że stacyjna łódź motorowa w samym początku kampanji uległa uszkodzeniu i nadal do tego celu użyta być nie mogła. Wypadło ograniczyć się do zapłodnienia ikry, otrzymanej od jedynej złowionej samicy, oraz do zbadania wszystkich okazów w kierunku morfologicznym.

Z 5-ciu osobników jedynie samica złowiona została i dostarczona na Stację w stanie żywym. Z samców jeden w chwili wydobywania z sieci zdradzał słabe objawy życia, lecz usnął następnie w czasie transportu. Trzy pozostałe były martwe. Jeden z tych ostatnich, jak się pokazało, miał gruczoły rozrodnicze opróżnione; drugi posiadał zaledwie znikome ilości spermy. Sperma dwu pozostałych samców użyta została do sztucznego zapłodnienia. Wszystkie okazy złowione były rosłe, dobrze odżywione, o lśniącej, srebrzystej łusce, pokrytej zarówno u samców, jak u samicy, wydatnymi, białymi guzami godowemi. Charakterystyczne jest, że ryby te prawie nie różniły się między sobą wielkością, ani wiekiem: wszystkie miały mniej więcej 50 cm długości ciała (bez płetwy ogonowej) oraz 6—7 lat skończonych. (Oznaczenia wieku dokonano na zasadzie łusek).

¹⁾ Można coprawda również to tłumaczyć stałym anormalnym ustosunkowaniem obu płci w jeziorze. Przypuszczenie takie wydaje mi się jednak z tego powodu mało usprawiedliwione, że w połowach dawniejszych siei w Wigrach przeważały odwrotnie samice, a w wyniku ogólnym ilość zbadanych samic była taka sama, jak samców.

Zarówno męskie, jak żeńskie produkty rozrodcze czyniły wrażenie dojrzałych. U samicy jaja wydobywały się z otworu płciowego samorzutnie, skoro tylko brało się ją do rąk. U samców wypływało nieco spermy w tych samych warunkach, do uzyskania jednak większej jej ilości trzeba było stosować lekki masaż okolicy brzusznej. Zapłodnienie przeprowadzono metodą suchą, w dużym wyjałowionym krystalizatorze, z zachowaniem należynej ostrożności, według zasad powszechnie przyjętych. Samica po złożeniu ikry żyła jeszcze w ciągu kilku godzin. Samce w chwili pobrania spermy wprawdzie już nie żyły, zbadanie jednak spermy pod mikroskopem wykazało obecność ruchu u plemików.

Ogólna ilość jaj, dostarczonych przez tę samicę, wynosiła nieco ponad 19000. Objętość jaja równała się 0.008 cm sz., przy średnicy przeciętnej 2.4 mm (wahania od 2.0 do 3.0 mm), Waga średnia jaja wynosiła 0.0102 g (obliczona z wagi 100 jaj, równej 1.0177 g). Waga całej ikry: 194 g. Barwa jej była intensywnie żółta, o odcieniu szafranowym. Bezpośrednio po zapłodnieniu przepłukana dokładnie wodą, zachowała ikra nadal wybitną lepkość.

Większa część ikry (około 16000) przeniesiona została do wylęgarki sys. We i s s'a; część mniejszą umieszczono w małym aparacie wylęgowym typu Ch a s e'a. Przez obie wylęgarki przepływał stale prąd wody, o szybkości 1.5—2 l/m. Niestety wobec uszkodzenia przez huragan instalacji elektrycznej na Stacji, nie można było myśleć o uruchomieniu pompy wirowej, celem doprowadzenia do wylęgarek wody z Wigier. Wypadło korzystać z wody studziennej, odznaczającej się dużą zawartością węgla wapniowego, zatem, jak zgóry należało przypuszczać, nieodpowiedniej do danego celu. Woda tego rodzaju wydziela z łatwością węglan wapnia, który osadzając się na błonach jajowych, czyni je nieprzenikliwymi dla wymiany gazowej. Należy sądzić, że to było właśnie przyczyną niepomyślnego zakończenia próby.

Początkowo, w pierwszym okresie wylęgania rozwój jaj odbywał się normalnie. Odsetek zapłodnionych, w stosunku do ogólnej ilości jaj, znajdujących się w aparatach, nie był niekorzystny, gdyż wynosił około 80%. Przyrost wagi jaj w ciągu pierwszych dni przedstawiał się jak następuje:

	Przed zapłd.	Po 48 god.	Po 70 g.	Po 76 g.
Waga przeciętna 1 jaja:	0.0102	0.0124	0.0147	0.0123
Przyrost ciężaru w stosunku do wagi pierwotnej:	—	20 ⁰ / ₀	44 ⁰ / ₀	20 ⁰ / ₀

Liczby przytoczone zdają się świadczyć o tem, że rozwój pierwotnie przebiegał prawidłowo. Wskazywał na to samo niski odsetek jaj zmełniałych. Zdaje się natomiast, że anormalne zjawisko stanowiła nadmierna lepkość błon jajowych, powodująca nieregularne krążenie ikry w obu aparatach i skłonność jej do przyklejania się do ścianek. Po upływie 70 godzin od momentu zapłodnienia, tj. w czasie, gdy ciężar jaj wzrósł o przeszło 40⁰/₀, w stosunku do jaja niezapłodnionego, wzmocniono stopniowo szybkość przepływu wody do 4 l/m. Mimo to większość ikry tworzyła obecnie zbitą kłęb, utrzymujący się nieruchomo w dolnej części aparatu.

Na 4-ty dzień po zapłodnieniu dało się zauważyć obumieranie jaj w obu wylęgarkach. W następnym dniu ilość jaj martwych wzrosła, mimo usunięcia wszystkich jaj podejrzanych. Ikra zachowywała w dalszym ciągu wybitną lepkość, zbijając się w kłęby, lub tworząc rodzaj odwróconego lejka w dolnej części aparatu Weis's'a, skąd nawet wzmocniony prąd nie był zdolny unieść jej do góry i wprowadzić w ruch obrotowy. W następnych dniach ilość jaj obumarłych stale rosła i doszła w 7-m dniu hodowli do około 75⁰/₀. Jaja zdrowe wykazywały natomiast dalszy przyrost wagi. W 7-m dniu wynosiła ona 0.0158 g. W następnym dniu ilość jaj zdrowych spadła do kilku ⁰/₀ zaledwie. W 11-m dniu reszta ikry w obu wylęgarkach obumarła.

5. Stosunki morfologiczne.

Główne wymiary ciała 5-ciu okazów zawiera Tab. III. Pomiaru zostały wykonane przez asystentów Stacji Hydrobiologicznej pp. dr. M. Gieysztora i J. Wiszniewskiego, według schematu B. Dybowskiiego (1914). Wobec małej ilości osobników zbadanych, nie można było przeprowadzić analizy biometrycznej ważniejszych proporcji ciała. Porównując jednak dane, uzyskane dla tych pięciu okazów, z moimi pomiarami dawniejszemi, możemy stwierdzić w obydwu przypadkach zasadniczo ten sam pokój morfologiczny.

W pracy uprzedniej (1923) wymieniłem, jako cechę charakterystyczną dla siei wigierskiej, nadewszystko znaczną wysokość jej ciała. Tę samą cechę widzimy u osobników obecnie zbadanych. Stosunek $\%$ -wy wysokości ciała (*altitudo corporis*) do długości (bez płetwy ogonowej) wyrażają liczby następujące: Nr. 1: 26.3 $\%$, Nr. 2: 28.6 $\%$, Nr. 3: 28.5 $\%$, Nr. 4: 27.6 $\%$, Nr. 5: 31.5 $\%$. Średnio wynosi ten stosunek: 28.70 $\%$ i jest wyższy, niż obliczony dla innych form europejskich, znanych mi z literatury. Dla przykładu przytoczę, że dla siei puckiej (*Coregonus lavaretus f. polonica* Kulmatycki) wynosi stosunek powyższy: 23.59 $\%$ (Kulmatycki 1924), dla siei okonińskiej: 24.63 $\%$ (Kulmatycki l. c.) dla siei szlachetnej z j. Gorzyńskiego: 25.24 $\%$ (tenże autor), dla *Coregonus baeri* z Wołchowa: 22.56 $\%$ (♂) i 23.38 $\%$ (♀) (Prawdina 1924), wreszcie dla *Cor. lavaretus f. sunensis* Prawdina: 23.01 $\%$ (Prawdina 1929). Również dla licznych siei, aklimatyzowanych w jeziorach włoskich, stosunek ten nie przekracza przeciętnie 25 $\%$; najwyższy jest u formy, żyjącej w j. Bolsena, gdzie wynosi 26.9 $\%$ ¹⁾ (Teresa Stolz 1929).

Nadmienię, że u jednego samca wypreparowany został przewód pokarmowy i dostarczony w formalinie do Zakładu Zoologicznego Uniw. Warszawskiego, celem zbadania pasorzytów. Nie znaleziono ich jednak tam wcale. Przejdźmy do budowy narządu skrzelowego.

Jak to wykazałem w pracy poprzedniej (1923), filtr skrzelowy siei wigierskiej wyróżnia się rzadką budową, przyczem ząbki jego są tak krótkie, jak u żadnej innej ze znanych ryb siejowatych. Jakkolwiek badania nad morfologią tych ryb w ostatnich kilku latach poczyniły znaczne postępy i szereg nowych form został w różnych krajach opisany, właściwość powyższa siei wigierskiej pozostaje nadal bezkonkurencyjną. W istocie,

¹⁾ Ryby siejowate pojawiły się w jeziorach Włoch dopiero przed 50 laty, po zapuszczeniu ich tam z jezior szwajcarskich przez Pavesiego. Ciekawe jest, że pierwsze egzemplarze, jakie w kilku jeziorach, poczynając od r. 1885, łowiono, różniły się dość znacznie budową od łowionych tam obecnie. Między innymi miała zmniejszyć się wysokość ciała u formy z jeziora Como. Takby wynikało przynajmniej z porównania osobników współcześnie poławianych, z kilkoma okazami, zachowanymi w muzeach. (Por. Rina Monti: *Biologia dei coregoni nei laghi italiani*. 1929).

TAB. III.

Coregonus lavaretus f. wigrensis.

(Wigry, 1—4. XII. 1930).

Nr.	1	2	3	4	5
Sexus	♂	♂	♀	♂	♂
Longitudo totalis	570	564	561	515	538
„ corporis	505	497	491	450	464
„ capit. super.	53	75	71	65	70
„ „ lateralis	101	100	99	87	93
„ spatii praeorbitalis	28	28	30	25	26
„ „ postorbitalis	59	56	56	48	50
Latitudo „ interorbitalis	31	31	32	26	28
Diameter oculi	17	16	17	15	16
Long. maxillae	26	27	26	24	25
Spatium inter for. nasalia	16	16	18	10	11
„ „ angul. oris	22	19	26	21	22
„ „ fin. max. et marg. oc.	10	9	9	10	9
Summa altitudo capitis	—	65	69	63	75
„ latitudo „	—	56	59	53	52
„ altitudo corporis	133	142	140	124	146
„ latitudo „	68	70	62	60	93
Alt. pedunculi caudae	40	41	39	35	43
Lat. „ „	16	22	14	14	15
Spat. praedorsale	237	227	233	207	218
„ postdorsale	216	216	234	190	205
„ praeventrale	250	251	241	232	239
„ postventrale	142	150	141	135	124
„ praeanae	386	384	380	347	357
„ postanale	66	64	67	50	53
Long. pinnae dors.	66	69	61	60	69
„ „ analis	63	68	60	56	68
„ „ ventralis	80	80	68	66	69
„ „ pectoralis	80	80	74	72	80
Alt. „ analis	62	60	57	56	59
„ „ dorsalis	80	78	68	73	74
Num. rad. pinnae dors.	11	12	13	13	14
Num. squam. in lin. lat.	91/89	95/95	91/90	95/90	92/93
Num. squam. supra lin. lat.	11	9	11	11	12
Num. squam. infra lin. lat.	13	13	12	13	14
Pondus totius	1936	2038	1700	1473	1622
Aetas (anni + menses)	7+7	7+7	7+7	6+7	6+7

wśród 58 form, przytoczonych w jednej z ostatnich prac Thiemann'a (1929) i przedstawiających, rzecz można, prawdziwą mozaikę pod względem wykształcenia aparatu filtrowego, nie ma ani jednej, u którejby średnia długość ząbków na obu pierwszych łukach skrzelowych była mniejsza. Coprawda stwierdzić dziś wypada, że znaczenie tej cechy morfologicznej nie posiada tak decydującego znaczenia w systematyce ryb omawianych, jakie jej doniedawna przypisywano. Niemniej stanowi ona w dalszym ciągu główną podstawę do praktycznego odróżnienia od siebie licznych istniejących odmian, czy ras. Z tych względów szczegółowe zbadanie budowy osobników ostatnio w Wigrach złowionych stanowiło pożądane uzupełnienie dawniejszych skąpych wiadomości w tej dziedzinie. Budowa filtrów skrzelowych u tych 5-ciu okazów przedstawiała się jak niżej:

TAB. IV.

1. Ilość ząbków skrzelowych.

(Zahnzahl)

	Nr. 1; ♂		Nr. 2; ♂		Nr. 3; ♀		Nr. 4; ♂		Nr. 5; ♂		Średnio
	p.	l.	p.	l.	p.	l.	p.	l.	p.	l.	
I łuk	28	27	28	27	27	25	24	25	27	29	27
II „	29	29	28	29	27	27	23	25	29	27	27
III „	23	24	26	24	24	25	23	23	24	25	24
IV „	23	—	22	23	22	23	20	21	21	21	21

2. Długość względna ząbków

(Relative Zahnlänge)

I „	8.2	7.9	8.0	7.3	6.5	7.6
II „	15.5	15.3	14.1	12.2	12.0	13.8

Z liczb powyższych widzimy, że wszystkie osobniki ostatnio złowione należy zaliczyć pod względem budowy narządu filtrowego do grupy holsztyńskiej. Od form pokrewnych, żyją-

cych w 2 niemieckich jeziorach: Schaalsee i Selentersee oraz w szwedzkim Wetter, różni się sieją wigierska większą ilością ząbków na 2 pierwszych łukach, mniejszą natomiast ich długością. Jeżeli porównamy dane obecne z wynikami, otrzymanymi dawniej, uwzględniając zarówno 4 okazy zbadane przeze mnie (1923), jak 1 okaz, zbadany przez Kulmatyckiego (1924), przekonamy się, że wzory filtrów w pierwszym i drugim przypadku różnią się nieco od siebie. Przyczyną tych różnic jest nietylko mała ilość zbadanych osobników, lecz, jak zobaczymy za chwilę, również ta okoliczność, że w pierwszej serji badań stosunek ilościowy samic do samców przedstawiał się, jak 4:1, w drugiej zaś serji był on dokładnie odwrotny. Pokazuje się bowiem, że obie płcie różnią się między sobą dość wyraźnie uzbrojeniem narządu filtrowego. Wzory odnośne, obliczone oddzielnie dla 5 samic i 5 samców, wyglądają w ten sposób:

		Długość względna ząbków	
		♀	♂
I łuk	8.2 (6.2—9.0)	7.4 (6.5—8.2)	
II „	12.9 (11.3—14.1)	14.0 (12.0—15.5)	

Natomiast liczby średnie dla obydwu płci wypadną następująco dla 10 okazów:

<i>Średnio (♀+♂ im Durchschnitt)</i>			
Ilość ząbków (Zahnzahl)		Długość względna ząbków (Relat. Zahnlänge)	
I łuk	27 (24—29)	I łuk	7.8 (6.2—9.0)
II „	27 (23—30)	II „	13.5 (11.3—15.5)
III „	24 (21—26)		
IV „	21 (17—24)		

Budowa filtru skrzelowego samca tem się różni zatem od budowy narządu tego samicy, że ta ostatnia ma przeciętnie na I łuku krótsze ząbki od samca, gdy natomiast na drugim łuku rzeczy się mają odwrotnie. Wprawdzie co do ilości ząbków różnic podobnych nie spostrzegamy, w każdym razie z powyższego wynika konieczność badania tych stosunków u obu płci równocześnie.

Na podstawie danych powyższych wypada stwierdzić, że typ morfologiczny siei wigierskiej przedstawia się bardzo jednolicie. Jeżeli więc z tego stanowiska, opierając się na poznanym dotąd materiale, zechcemy oświetlić zagadnienie „czystości” rasy, występującej w tem jeziorze, będziemy musieli dojść do wniosku, że materiał dotychczasowy bynajmniej nie wskazuje na to, jakoby w Wigrach miała istnieć jakaś inna forma morfologiczna, poza autochtoniczną. Nie spotkaliśmy podobnie osobników o cechach bastardów, zdradzających w budowie swej jakiegokolwiek wpływy obce, co teoretycznie byłoby do pomyślenia, gdyby omówione wyżej uśiłowania aklimatyzacyjne zostały uwieńczone powodzeniem i gdyby przypuścić u tych form możliwość krzyżowania. W związku z tem zaznaczę, że rosyjski badacz I. P r a w d i n, omawiając w świeżo wydanem obszernem studjum o siejach (1929) kwestję powyższą, nie wyłącza możliwości istnienia mieszańców siei w Wigrach, jakkolwiek uznaje on fakt występowania tutaj formy lokalnej typu holsztyńskiego. Oto odnośna cytata w przekładzie dosłownym: „... niesposób jest kwestjonować możliwości metyzacji sigów: nienapróżno istniał pogląd, że sieja wigierska jest bardzo bliska, lub nawet jednakowego pochodzenia z sieją z Pejpusu”. Nie zaprzeczamy, iż pogląd taki istniał, nie był on jednak na niczem oparty, skoro morfologia osobników, żyjących w Wigrach, nie była dawniej przez nikogo badana, jak to stwierdza w swem dziele znany ichtjolog rosyjski L. B e r g (1916, s. 94). Nie ulega wątpliwości, że wykrycie w tem jeziorze form, odchylających się w sposób widoczny od morfologicznego typu wigierskiego, stanowiłoby interesujący przyczynek do biologji ryb siejowatych, jednakowoż, powtarzamy, fakty dotąd poznane niczem nie usprawiedliwiają podobnej możliwości.

Na zakończenie tego rozdziału pozwolę sobie uczynić jeszcze parę uwag na temat systematyki ryb siejowatych. Stanowi ona oddawna jeden ze słabych punktów wiadomości naszych o tych rybach. Szereg autorów, poczynając jeszcze od C u v i e r'a, zwraca uwagę na chwiejność u nich wielu cech morfologicznych, które u innych ryb służą skutecznie do odróżnienia jednostek systematycznych. Znany badacz siej szwajcarskich V. F a t i o (1885) był bodaj pierwszym systematykiem co zwrócił baczniejszą uwagę na uzbrojenie filtru skrzelowego.

Zauważył on korelację, występującą u pewnych form pomiędzy stopniem gęstości tego narządu a położeniem otworu gębowego, i na tych cechach przedewszystkiem oparł systematykę rodzaju *Coregonus*. Rozwijając w dalszym ciągu myśli powyższego autora, Thienemann wysunął w szeregu prac, jako najważniejszą cechę systematyczną, budowę aparatu filtrowego, mianowicie ilość i długość ząbków na łukach skrzelowych, dopatrując się ścisłego związku ekologicznego między gęstością filtra a rodzajem pobieranego pokarmu. Na tym gruncie powstał podział znanych form europejskich na 3 gatunki, względnie grupy morfologiczne: 1. *Coregonus wartmanni-generosus*, 2. *C. fera-holsatus* i 3. *C. lavaretus*,—podział, wprowadzający, zdawało się, nareszcie pewien ład do tych zawikłanych stosunków morfologiczno-systematycznych.

Badania lat ostatnich zachwiały niestety podstawami powyższego systemu. Jak to wynika już z pracy Kulmatyckiego (1924), ustanowione przez Thienemanna wzory filtrów skrzelowych wykazują charakter przejściowy wielu form. Zmuszony jest to przyznać sam autor niemiecki w jednej z prac nowszych (1927), przyczem przedstawia on graficznie ciągłość zmian, zachodzących u poszczególnych form, pod względem długości oraz ilości ząbków skrzelowych. Dalszą komplikację w tej sprawie stanowi niezgodność kierunku zmienności obu cech omawianych, mianowicie ilości i długości tych utworów. Redukcji ilości ząbków nie towarzyszy bynajmniej u niektórych form skrócenie ich długości i odwrotnie. Na tem nie koniec, gdyż w paru nowszych pracach wypowiedziano pogląd, iż uzbrojenie narządu skrzelowego nie stanowi wogóle cechy dziedzicznie stałej, to zn. utrzymującej u potomstwa danej odmiany, czy rasy, w sposób trwały. Jest to rzekomo raczej cecha, związana ściśle z pewnemi, nieznanemi jeszcze bliżej warunkami środowiska lokalnego i trwająca tak długo, dopóki ryba w niem pozostaje.

Już od lat blisko 20-tu budziła wielkie zainteresowanie przyjęta nie bez zastrzeżeń obserwacja Thienemanna, dotycząca głębokich zmian, którym miała ulec budowa filtra skrzelowego u siei bodeńskiej *Coregonus fera*, przeniesionej do jez. Laacher See w Nadrenji. W ciągu kilku generacyj zaledwie ilość ząbków na I łuku, jak twierdzi Thienemann, prawie

podwoiła się (z 23 do 43), zaś długość ich powiększyła się nader znacznie (dł. wzgl. teraz wynosi 5.9, wobec dawnych 3.9).

Uderzające te zmiany komentowano w kołach fachowych przeważnie w ten sposób, że osobniki z którymi ostatnio Thie nemann miał w Laacher See do czynienia, nie pochodzą wcale od wspomnianej formy bodeńskiej, lecz od innej zgoła, tamże aklimatyzowanej. Przypuszczenie o tyle wogóle uzasadnione, że wylęgarnie, będące źródłem materiału obsadowego, nie zwykły z reguły notować zbyt skrupulatnie rodowodów form hodowanych, wylęgając nieraz wspólnie ikry siei, pochodzących z różnych jezior. Jednakowoż fakt analogiczny został ponownie opisany w r. 1921 przez Surbeck'a. Przytem ta sama forma *helveticus*, miała w ciągu krótkiego okresu przejść tym razem podwójną ewolucję: najpierw, po przeniesieniu do innego jeziora, wytworzyła większą ilość ząbków filtrowych, a następnie, zapuszczona stąd z powrotem do jeziora macierzystego, zatraciła cechę nabytą, powracając do budowy pierwotnej. Taką samą zmianę i to w pierwszej już generacji opisał niedawno Louis Kreitmänn (1929), w związku z zarzyczeniem Lemanu narybkiem, pochodzącym z ikry siei, zamieszkującej jezioro Bourget w Sawoi francuskiej. Zaznaczymy, że w ostatniem jeziorze sieja (oznaczana jako *C. wartmanni f. lavaretus*) jest autochtonem, znanym już w literaturze od r. 1553. Formę tę cechują długie, gęsto ustawione na łukach ząbki filtrowe, zbliżające ją do siei szlachetnej. Owóż u pierwszych zaraz osobników, rozwiniętych w Lemanie z zapuszczonej tam ikry, spostrzec miał Kreitmänn wyraźne zmniejszenie liczby i skrócenie długości ząbków, dzięki czemu nowa forma zbliżyła się niejako morfologicznie do właściwej temu jezioru *C. schinzii fera*. Na podstawie stwierdzonej zmienności, autor przyłącza się do wypowiedzianej już dawno opinii La Blanchere'a (1868), że „... les Corégones ... forment une espèce unique, mais mutable, indéfinie, oscillante, suivant les milieux où elle croît”. Poczem dodaje: „L'influence du milieu apparaît comme prépondérante”. Rozumie to w ten sposób, że sieja *helveticus*, zapuszczona do jeziora Sempach, upodabnia się do tubylczej *C. suidteri* (przykład Surbeck'a), zaś sieja z jeziora Bourget, aklimatyzowana w Lemanie, zbliża się morfologicznie do tamtejszej autochtonki: *C. fera*. Nawet pod

względem ekologicznym, zdaniem autora, można zauważyć upodobnienie się nowego przybysza w Lemanie do formy miejscowej. Mianowicie, nie mogąc skonstatować tarła u formy zapuszczonej, wypowiada Kreitmann przypuszczenie, iż odbywa je ona, nie w strefie przybrzeżnej, jak forma macierzysta w Lac du Bourget, lecz przeciwnie w głębinach: „à l'imitation de la Féra”.

Wyznać muszę, że przykłady i argumenty autorów wymienionych nie wydają mi się dostatecznie przekonujące. Słaba strona tych obserwacji na tem polega, że dotyczą one najpierw zapuszczenia form nowych do jezior, które były już uprzednio zamieszkałe przez siebie. Następnie, jako materiał „obsadowy” użyte tu były sieje z jezior alpejskich, znanych z występowania różnorodnych ras siejowatych i będących objektem szerokiej akcji zarybieniowej, uprawianej oddawna w sposób niezwykle intensywny przez liczne wylęgarnie szwajcarskie, francuskie i niemieckie. Skąd mamy więc pewność, że okazy, poczytywane za potomków określonej formy, od niej istotnie pochodziły? Właśnie ów fakt, który w przykładzie Kreitman n'a uderzył tak bardzo autora i wpłynął decydująco na jego konkluzje, wydaje się mocno podejrzany. Mam na myśli błyskawiczne niejako upodabnianie się przybyszów do autochtonów (u autora francuskiego już w pierwszej generacji!). Czy nie prościej „przypuścić, że zaszła tu zwyczajnie pomyłka przy oznaczaniu przynależności form badanych? Wszak Kreitmann stanowczo twierdzi, że wszelkie znane kryteria morfologiczne zawodzą w systematyce form lokalnych siei, żyjących w jeziorach alpejskich. „Si le poisson n'est pas d'une origine connue—powiada autor—sa détermination devient impossible”. Skoro tak jest, zapytać w takim razie możemy, na jakiej podstawie potrafił sam autor odróżnić formy miejscowe Lemanu od importowanej? Przytacza on wprawdzie na dowód szereg cech naprawdę chwiejnych, jak zarys ogólny ciała, barwę grzbietu, wielkość i konsystencję łusek, powołuje się wreszcie, jako na ostateczną instancję, na opinię „autorytetu praktycznego” pewnego handlarza ryb w Genewie, który uznał autentyczność genealogiczną osobników ostatnio złowionych. Czy jednak ważką konkluzją, oparta na wszystkich tych nieuchwytnych znamionach oraz na różnicy... smaku, może być istotnie dla nas

miarodajna? A wreszcie, jeśli morfologią siei rządzą wyłącznie, jak sądzi autor, lokalne prawa środowiska, kształtujące doraźnie na jedną modłę formy różne, działaniu jego poddane, jak wytłumaczymy sobie współlistnienie kilku form odrębnych w tem samym jeziorze, jak Bodeńskie lub Ładoga, gdzie żyją obok siebie zarówno sieje typu *fera-holsatus*, jak *wartmanni-generosus*? W obliczu tych sprzeczności, wydaje mi się pogląd Kreitmanna o upodabnianiu się form aklimatyzowanych „vers les types préexistants et parfaitement adaptés aux conditions locales” za nieco przedczesny. Do uporządkowania definitywnego systematyki ryb siejowatych brak nam jeszcze pozytywnych danych.

6. W sprawie ochrony siei w Wigrach.

Na zasadzie historii formy, zamieszkującej Selentersee, mogliśmy się przekonać, że fakt zanikania siei nie stanowi bynajmniej zjawiska, właściwego Wigrom jedynie. Przykładów podobnych znamy więcej w Europie. Nie stanowią w tej mierze wyjątku i zbiorniki alpejskie, zatem wody, których klasyczny oligotrofizm zdaje się szczególnie sprzyjać darzeniu się ryb siejowatych. Z terenu tego znane są jednak też wysoce wymowne przykłady zahamowania powyższego zjawiska, po zastosowaniu odpowiedniej akcji zarybieniowej. Widzimy stąd, że fakty tego rodzaju niekoniecznie musimy ujmować, jako skutki na naturalnych czynnikach biologicznych opartej regresji gatunku.

Autor cytowanej już pracy Kreitmann (1929) kreśli charakterystyczny pod tym względem obraz stosunków, dotyczących j. Genewskiego, którego część południowa należy do Francji. Materiały jego obejmują ostatnie ćwierćwiecze. Jeszcze w r. 1897, odkąd datuje się statystyka dokładna połowów siei¹⁾ w części francuskiej jeziora (ogólnej powierzchni 24 tysięcy ha),

¹⁾ W j. Genewskim żyją oddawna obok siebie dwie sieje: *C. fera* i *C. hiemalis* (nazwa miejscowa: *gravenche*), których statystyka połowów prowadzona jest łącznie. Pierwszą z nich, prócz różnic morfologicznych, cechuje przesunięcie okresu tarła na miesiące zimowe: luty—marzec; ponadto odbywa je ona nie w miejscach płytkich, jak większość głąbieli, lecz w znacznej głębokości (100—200 m).

połowy te odbywano przy użyciu całej flotyli, złożonej z kilkadziesiątu wielkich łodzi rybackich. Wynik ich roczny dał około 84 000 kg siei. Stanowiła ona w owym czasie przeszło 68% wszystkich połowów na tym obszarze. Po roku wymienionym statystyka wykazuje gwałtowny spadek i sieja w r. 1922 nie stanowi już nawet 1% połowów. W tym też roku francuski Zarząd Wód i Lasów przystąpił do akcji zarybieniowej. Wyniki jej uznać musimy za wprost imponujące: w ciągu 4-letniej połowy wzrosły dwudziestokrotnie (z 1 tysiąca na 24 tysiące kg. Nie potrzeba wyjaśniać, że do otrzymania podobnego rezultatu, ilości wpuszczonego do jeziora narybku musiały być odpowiednio wielkie. Wyraziły się one liczbą okrągłą 7 milionów.

Na zasadzie analogji spodziewać się wolno, że podniesienie stanu liczebnego siei w Wigrach mogłoby podobnie rokować powodzenie, w razie zastosowania środków odpowiednich, przede wszystkim w postaci akcji zarybieniowej. Zanim jednakowoż zdecydujemy się na jej przeprowadzenie, już dziś winniśmy się zdobyć bezwzględnie na racjonalną ochronę tego gatunku, jeśli nie mamy doczekać się całkowitej jego zagłady. Do tego, by ochrona ta była skuteczna, musimy dążyć konsekwentnie do wyeliminowania czynników dla rozwoju siei szkodliwych. Za punkt najistotniejszy uważać należy ochronę tarła tej ryby. Polegać zaś ma ona nie tylko na przestrzeganiu zakazu połowów w okolicy tarlisk w okresie od 15 listopada do 15 grudnia, lecz na ochranianiu zarazem złożonej tam ikry, przez wyłączenie z połowów wspomnianej okolicy, na cały czas miesięcy zimowych. Jest to warunek konieczny, bez którego wszelkie inne przepisy pozostaną martwą literą.

Jak dalece muszą być dla rozwoju ryby tej szkodliwe połowy tutaj właśnie odbywane, nie trudno zrozumieć, gdy uwzłędnimy zwłaszcza konfigurację dna w zatoce Białczańskiej, gdzie jak stwierdziliśmy, odbywa się tarło. Poczynając od największego zagłębienia misy na Toni Bór, dno podnosi się tu zasadniczo ku północy, w kierunku brzegów zatoki, przyczem na wspomnianych mieliznach głębokość wynosi już tylko od 1 do 2 m. Połowy zimowe dokonywane są na Wigrach przy pomocy dużych włoków, mierzących po kilkaset metrów długości i 20 lub więcej nawet metrów wysokości. W obrębie zatoki Białczańskiej połowy te odbywają się według uświęconego od lat sza-

blonu: włók zapuszczany jest w części głębokiej, na zewnątrz zatoki, wyciągany zaś wprost na północ na mieliznę (tak zwana toń „Pod Rzepiskową Górke”). Łatwo wyobrazić sobie, co dziać się musi wówczas na tej „górcie”, po przejściu podobnego niwodu, obciążonego nieraz setkami kilogramów ryb i przewlekanego z trudem, siłą dwudziestu par rąk, przez wąską szczelinę między lodem a dnem, ku przerębli końcowej („wyjście”), położonej bezpośrednio na samej mieliznie, gdzie sieja składa ikrę. Ponieważ w ciągu zimy te same tonie są kilkakrotnie zazwyczaj obławiane, rozwój embrjonalny ikry siei, wymagający w pierwszym okresie całkowitego spokoju, jest w ten sposób poważnie na szwank narażony.

Nie możemy dziś stanowczo powiedzieć, jakie mianowicie przyczyny spowodowały zanik siei w naszym jeziorze, sądzą jednak, że wiele przemawia za tem, że istotną przyczyną jest brak należytej ochrony jej tarła i tarlisk w ciągu długich lat dziesiątków. Z tem większą otuchą powitać należy pomysły w tej dziedzinie zwrot w zarządzeniach władz miarodajnych, który zaznaczył się w dobie ostatniej, od czasu przejścia jezior suwalskich pod zarząd Lasów Państwowych. Wydane zwłaszcza niedawno zarządzenia o ochronie tarlisk siei w zatoce Białczańskiej budzą nadzieję, że traktowany dotąd przeważnie po macoszemu cenny ten gatunek znajdzie się wreszcie w Wigrach pod osłoną prawa, na którą ze wszech miar zasługuje i którą cieszy się on w innych krajach oddawna.

LITERATURA CYTOWANA.

1. Berg L. S. Ryby priesnych wod Rossii. 1916.—2. Bloch M. E. Naturgeschichte der Maräne. Beschäft. Berl. Ges. naturf. Freunde. IV. 1779. pag. 60—94.—3. Dröschler W. Der Schaalsee und seine fischereiwirtschaftliche Nutzung. Ztschr. f. Fischerei. XIII. 1908. pag. 173—283.—4. Heyneman B. A. Izslidowanie jeziora Wigry. Iz Nikol. Ryb. Zaw. Nr. 6. 1902.
5. Kulmatycki W. Przyczynki do znajomości siei w Polsce. Rybak Polski 1924.—6. Kumelski N. i Górski S. Zoologja albo historia naturalna zwierząt. lil. 1837, p. 771.—7. Lityński A. Sieja i sielawa w jeziorach suwalskich. Spr. Stac. Hydr. 1923.—8. Monti R. e Stolz T. Biologia dei coregoni nei laghi italiani. Rivista di Biol. XI. 1929.—9. Pravidin I. F. Sunskij sig. 1929.—10. Thienemann A. Coregonen aus dem Ladogasee

Vanamon Julkaisuja. Osa 6. N:o 7. 1927.—11. Thienemann A. Coregonen aus dem Ladogasee. (2. Mitteilung). Ibd. Osa 8. N:o 2.—12. Tykel B. O rybach w gubernii augustowskiej poławiających się pod nazwą: sieje, sielawy i stynki. Bibl. Warsz. II. 1858. pag. 58—65.—13. Waga Antoni. Przypisy do poprzedniego artykułu. Bibl. Warsz. ibd. pag. 66—72.—14. Wałęcki A. Materiały do fauny ichtjologicznej Polski. Bibl. Warszaw. 1863.—15. Wałęcki A. Systematyczny przegląd ryb krajowych. Warszawa 1864.—16. Wałęcki A. Przyczynek do naszej fauny ichtjologicznej. Pam. Fizjogr. Warsz. 1889—90.

Zusammenfassung

Die grosse Maräne des Wigrysees

Die ersten näheren Angaben über die grosse Maräne des Wigrysees finden wir in den Arbeiten von zwei polnischen Forschern: Bronisław Tykel (1858) und Antoni Wałęcki (1863, 1864). Aus der ersteren Arbeit erfahren wir, dass das Vorkommen dieses Fisches (polnischer Name: „ssjeja”) im Wigry schon in der 2-ten Hälfte des XVIII Jahrhunderts, wegen seines hochgeschätzten Fleisches allgemeinbekannt war. Der Verfasser berichtet ausführlich über damalige ergiebige Fänge der Maräne, welche er durchaus für eine Autochthone hält, und bekämpft verschiedene unbegründete, mit ihrer Herkunft zusammenhängende Vermutungen; ferner berichtet er über ihre Grösse (Durchschnittsgewicht von 3—4 Pfund, das Maximalgewicht über 8 Pfund), über ihre Laichzeit sowie ihre Laichplätze im See. Schon gegen 1838 beobachtete man eine Verminderung des Maränenbestandes, indem in diesem Jahr zum ersten Mal einige den Fischfang regelnde Vorschriften seitens der Staatsbehörde des ehem. Königreichs Polen veröffentlicht worden sind, die mit einer besondern Pflege diesen Edelfisch behandeln wollten. Diese Massnahmen haben nur einen vorübergehenden Erfolg gehabt. Da in den darauf folgenden Dezennien keine merkliche Verbesserung der Maränenfänge stattgefunden hatte, wurde im J. 1859 im Dorf Krzywe, unweit von Wigry eine

kleine Maränenbrutanstalt eingerichtet. Diese Anstalt wurde aber nach einer kurzen zehnjährigen Tätigkeit durch die damaligen russischen Behörde liquidiert. Alsdann wurden die Maränenfänge ganz verboten und man veranliess die Fischereipächter, auch alle gelegentlich gefischten Exemplare ins Wasser wieder zu setzen.

Gegen Ende des vorigen Jahrhunderts beginnen wiederholte Versuche die Peipusmaräne im Wigry heimisch zu machen. In den Jahren 1889, 1900 und 1911 wurden manche Hunderttausende Maräneneier aus dem Peipus bezogen, in den Fischereianstalten zu Dorpat und zu Nikolskoje erbrütet und die Brut an verschiedenen Stellen des Wigrysees ausgesetzt. Doch scheiterten anscheinend alle diesen Bemühungen gänzlich, wie es auf einer amtlichen, in Petersburg 1913 stattgefundenen Fischereikonferenz durch Eglit (1914) deutlich hervorgehoben wurde. Die Zahl der Maränen im Wigry nimmt gerade in dieser Zeit, besonders seit 1900 stark ab. (Die Fangträge betragen im J. 1901 noch über 700 kg, im J. 1907 nur 74 kg!). Nach dem Weltkriege ist der Fisch noch seltener geworden.

In Zusammenhang mit den erwähnten Brutaussetzungen verbreitete sich in der polnischen und russischen Literatur eine Anschauung, die Wigrymaräne sei mit der Peipusmaräne (*Coregonus maraena*) identisch. Da aber keine morphologischen Untersuchungen unserer Fische vorlagen, blieb diese Meinung ohne eigentliche Begründung. Erst im J. 1923 ist vom Verf. eine Untersuchung von 4 Stück erwachsene Maränen vorgenommen worden. Es stellte sich heraus, dass diese Fische nach dem Bau ihres Kiemenreusenapparates nicht zur *Lavaretus-Maraena*-Gruppe, sondern zu der *Fera-Holsatus*-Gruppe Thiemann's gehörten. Ein Exemplar der Wigrymaräne wurde auch von Kulmatycki (1924) mit dem ähnlichen Erfolg untersucht.

Im Jahre 1925 wurden 200 000 Stück befruchtete Peipusmaräneneier wieder im Wigry ausgesetzt. Auch diese Aussetzung blieb, wie es scheint, erfolglos und brachte bis jetzt keine Verbesserung des Fischbestandes.

Im November und Dezember 1930 ist zuletzt von der Hydrobiologischen Wigry-Station ein Versuch gemacht worden,

Laichfische der Maräne zum Zweck der sogenan. künstlichen Befruchtung aus dem Wigrysee selbst zu gewinnen. Dieser Versuch führte zwar, wegen einiger angetroffener technischer Hindernisse, zu keinem praktischen Ergebnis, da insgesamt nur 5 Stück laichreife Fische, darunter 4 Männchen und nur 1 Weibchen, verschafft werden konnten. Trotzdem wurden die abgestreiften und befruchteten Eier (ca 19000 in der Zahl) des einzigen Weibchens in Brutapparaten aufgelegt. Alle diese Eier gingen aber nach kurzer Zeit (etwa 10 Tage) ein¹⁾.

Die abgelaideten Fische wurden in der Station morphologisch untersucht und die Ergebnisse bezüglich des allgemeinen Körperbaues sind oben im poln. Text (Tab. III, S. 26) angegeben. Alle 5 Maränen waren gut ausgewachsen und genährt und massen von 45.0 bis 50.5 cm Länge (Schnauzenspitze—Schuppenende). Sie wogen 1473—2038 g und waren 6 Jahre und 7 Monate bis 7 Jahre 7 Monate alt. Der äussere Körperbau entsprach demselben der früher untersuchten Exemplare der Wigrymaräne gänzlich. Es ist zu betonen, dass, wie dies schon in der früheren Arbeit (1923) hingewiesen wurde, die *f. wigryensis* sich besonders durch ihre beträchtliche Körperhöhe auszeichnet. Bei den jetzt untersuchten Exemplaren betrug diese Höhe von 26.3 bis 31.5% (im Durchschnitt: 28.70%) der Körperlänge ohne Schwanzflosse. Bei anderen europäischen Formen der Coregonen finden wir hier gewöhnlich kleinere Werte. So z. B. beträgt dieses Verhältnis bei der von Pravdin (1929) aus Nordrussland neu beschriebenen *f. sunensis* durchschnittlich 23.01%, bei der *f. polonica* Kulmatycki 23.6%, bei der *f. okoniensis* Kulmatycki 24.6% und als den grössten gefundenen Wert bei den italienischen Coregonen führt Monti (1929) 26.9% an. Scheinbar werden kaum grössere Werte bei den meisten Coregonen der Alpenseen gemessen.

Das ziemlich weite Kiemenfilter der Wigrymaräne zeichnet sich bekanntlich durch seine ausserordentlich kurze Zähne aus. Unter den von Thienemann (1929) angeführten 58 europäischen

1) Für den Misserfolg sollte man wahrscheinlich ein ungeeignetes Zuchtwasser und zwar ein sehr hartes Brunnenwasser (anstatt des üblichen Seewassers, welches vorübergehend nicht zur Verfügung stand) verantwortlich machen

und asiatischen Formen begegnen wir nur 2 solche Maränen, wo die relative Zahnlänge am I und II Kiemenbogen ähnlich grosse durchschnittliche Werte aufweist. Es sind: die *f. suecica* des Vättern und die finnländische „*nuottasiika*“ aus dem Ladoga-S. Bei der ersteren beträgt die Z.-Länge am I B. 7.5, bei der zweiten 7.2 im Durchschnitt. Bei der Wigrymaräne wurde dagegen dies Verhältnis nach den bisherigen Untersuchungen auf 8.0 festgelegt. Da aber diese letztere Zahl ein Mittel aus nur 5 Messungen darstellte, welchen 4 Weibchen und bloss 1 Männchen zugrunde lagen, so würde es freilich von Wichtigkeit sein, dieselben Verhältnisse auf einem reichlicheren Material verfolgen zu können.

Die für das Kiemenfilter neu berechneten Zahlen finden wir S. 27, Tab. IV. Aus diesen Zahlen folgt nun, dass die relative Zahnlänge in den früheren Arbeiten etwas zu hoch berechnet war. Es stellte sich nämlich heraus, dass dieses Merkmal bedeutende Unterschiede bei den beiden Geschlechtern zeigen vermag und zwar sind die Zähne am I Bogen beim Männchen länger, als beim Weibchen. Bei dem ersteren beträgt die R. Z. durchschnittlich nur 7.4, bei dem zweiten dagegen 8.2 und für die beiden Geschlechter (5 ♂♂ und 5 ♀♀) beträgt sie 7.8. Am II Bogen scheinen die Verhältnisse umgekehrt zu sein (s. die Tab. auf S. 28). Aus dem Angeführten geht deutlich hervor, dass die Kiemenreusenbezeichnung künftig immer unter Berücksichtigung der beiden Geschlechter untersucht werden soll.

Zur Frage der bekannten Polymorphie der Coregonen, was neulich besonders scharf durch Kreitmann (1929) hervorgehoben wurde, bemerkt der Verf., dass die diesbezüglichen Angaben über angeblich rapide Formveränderungen bei den Alpenmaränen kaum zu einem sicheren Aufschluss über das Problem der Coregonensystematik verwertet werden dürfen. In den Alpenseen sind nämlich sehr zahlreiche, häufig von unbekannter Provenienz Lokalformen vorhanden, die öfters nur mit grösster Schwierigkeit morphologisch voneinander unterschieden werden. In grossen Seen, wie Genfer- oder Bodensee, leben in der Regel mehrere morphologische Formen beisammen, welche auch vermutlich unter einander z. T. kreuzen können, wie dies z. B. für die Gangfische und Blaufelchen des Bodensees von Scheffelt und Schweizer (1926) ange-

geben wird. Mehrmalige Übersiedlungen verschiedener „Palées“, „Felchen“ und „Renken“ aus einem See in einen anderen haben hier tatsächlich eine Vermischung der Autochthonen mit den späteren Ankömmlingen verursacht und eine Bastardierung wahrscheinlich gemacht. Kreitmann behauptet sogar, dass „Les variétés ne peuvent se distinguer les unes des autres que par leur habitat et si le poisson n'est d'une origine connue, sa détermination devient impossible“ (1929, s. 431). Wenn man aber mit solch einem unsicheren, genetisch uneinheitlichen Material zu tun hat, müssen alle Verallgemeinerungen betreffend die Variabilität der neu akklimatisierten Formen mit grosser Vorsicht beurteilt werden.

Was die Wigrymaräne betrifft, so erscheint demgegenüber ihr Bautypus nach den bisherigen Untersuchungen sehr einheitlich, was darauf hinzuweisen scheint, dass die hier lebende Kolonie in gewissem Sinne eine „reine“ *Holsatus*-Rasse vorstellt, welche sich durch ihre beträchtliche Körperhöhe und die extreme Kürze ihrer Reusenzähne deutlich unterscheiden lässt. Es ist noch zu betonen, dass die Fische jetzt eine beschränkte Seepartie und zwar die sogenan. „Toń Bór“ bewohnen, welche einen bis 44 m tiefen Kessel in dem breiten Südteile des Sees umfasst. (Die Einzelheiten über die Temperaturen und den Sauerstoffgehalt in diesem Seeteile wurden in den Tab. I und II, auf den S. 13 und 14 angeführt).

Es werden sich doch vielleicht die erwähnten den Maränenbestand des Wigry betreffenden Verhältnisse bald ändern, infolge einer Einführung in den See der aus den Gorzyskie-Seen stammenden Brut der Edelmaräne. Ob diese neue im Frühjahr 1931 vorgenommene Besetzung glücklicher als die älteren Versuche war, wird das wohl erst die nächste Zukunft zeigen. Da aber die beiden Formen: die grosse Maräne des Wigry und die Edelmaräne der Gorzyskie-Seen, zwei verschiedene, gut charakterisierte Formen sind, deren Stammkolonien in morphologischer Hinsicht genauer bekannt sind, so dürfte man glauben, dass im günstigen Fall die weiteren Untersuchungen des Maränenbestandes unseres Sees interessante Ergebnisse versprechen können.

JERZY WISZNIEWSKI

SUR QUELQUES ROTIFÈRES TROUVÉS
EN ESPAGNE.

O KILKU GATUNKACH WROTKÓW, ZEBRANYCH
W HISZPANJI.

Z tablicami I i II.—Avec les planches I et II.

Streszczenie.

Notatka poniższa oparta została na materiałach, zebranych w r. 1929 z jeziora Albufera de Valencia przez p. dra. M. Gieysztorą. W 5 próbkach, zawierających próbki planktonu utrwalone formaliną, zostało naogół znalezionych 47 gatunków i odmian wrotków, z których większość nie była przedtem znana na półwyspie Pirenejskim. 18 ciekawszych gatunków zostało omówionych szczegółowiej i przedstawionych na 31 rysunkach. 4 gatunki okazały się nowymi dla Europy (*Lecane crepida*, *L. punctata*, *L. aculeata* i *Monostyla thalera*), 3 zaś zostały odnalezione po raz pierwszy od czasów ich odkrycia. Ponadto zbadany materiał pozwolił na wyjaśnienie szeregu szczegółów systematycznych: kilka form zostało zidentyfikowanych, odniesionych do synonimów, względnie podanych pod nowymi nazwami. Między innymi dokładniej zbadany został gatunek *Lecane aculeata*, opisany w r. 1912 przez Jakubskiego na podstawie jedyne go okazu, pochodzącego z Afryki i od tej pory powtórnie nieodnajdowany.

Pod względem ekologicznym zwraca uwagę znalezienie w słodkowodnym zbiorniku Albufera licznych form, związanych naogół z wodą słoną lub słonawą. Fakt ten z jednej strony zdawałby się wskazywać na znaczną zdolność przystosowania

się nawet najbardziej „stenohalinowych” form do koncentracji soli innych, niż te w których żyją one normalnie. Z drugiej strony sam zbiornik, wprawdzie zupełnie wysłodzony, lecz genetycznie związany z morzem i blisko niego położony, wykazuje być może pewne swoiste cechy ekologiczne, przyczem nie można też wykluczyć przypuszczenia że „morskie” wrotki dostały się do Albufery z morza i stamtąd dopływają coraz nowe osobniki.

Fakt znalezienia kilku gatunków, znanych dotąd jedynie z innych części świata stanowi nowy przyczynek, wskazujący na kosmopolityczny charakter rozmieszczenia wrotków.

Grâce à l'amabilité de mon collègue, M. le Dr. M. Gieysztor, j'ai eu la possibilité d'étudier quelques échantillons de plancton, pris par lui en 1929 du lac Albufera de Valencia (Espagne Méridionale). Dans ces échantillons j'ai trouvé au total 47 espèces de Rotifères dont plusieurs se trouvèrent être des espèces intéressantes et dignes d'attention.

Jusqu'à présent, la faune des Rotifères d'Espagne est connue d'une manière très insuffisante: dans la liste comprenant toutes les espèces, connues pour le moment de l'Espagne entière, Pardo (1925) en nomme 45. Le travail d'Arévalo (1918) qui constitue la base de l'étude de la faune de ces animaux en Espagne, contient une liste de 29 espèces. Ce travail est pour moi d'un intérêt spécial, car il fut basé sur des matériaux, provenant du même lac, Albufera de Valencia, dont proviennent les échantillons, étudiés dans l'ouvrage présent. Malheureusement, l'ensemble de la littérature espagnole qui se rapporte à la faune des Rotifères et se compose principalement de petites contributions, m'est inaccessible; toutefois, d'après l'information de M. le Prof. Arévalo qui m'a été communiquée par M. Gieysztor, les travaux d'Arévalo et de Pardo qui me sont connus, embrassent en grande partie l'ensemble de la question.

A mon grand regret, les matériaux dont je dispose étaient fixés dans du formol, sans être préalablement narcotisés, de sorte que de nombreux spécimens, sans doute intéressants, ne purent être définis avec toute certitude. Quant à ceux qui

étaient en bon état et pouvaient être étudiés; ils se trouvaient dans la plupart des cas en une petite quantité d'exemplaires. A cause de cela, dans la liste qui suit et qui comprend seulement les espèces qui, grâce à leur bon état de conservation, ont pu être strictement définies—figurent avant tout les espèces loriquées. Les genres *Lecane* et *Monostyla* sont représentés le plus abondamment. Pendant l'étude de ces deux genres, j'ai eu l'occasion de profiter de l'amabilité de M. David Bryce (Red Hill, Surrey) qui a bien voulu examiner les esquisses que je lui ai envoyés et qui se rapportaient à *Lecane ohioensis* var. *gorroi*, *L. sympoda*, *L. spec.* et *Monostyla obtusa*, ainsi que de me faire, dans ses lettres, de précieuses remarques.

Les matériaux que je viens d'examiner se composent de 5 échantillons, qui proviennent du lac Albufera de Valencia. Ils étaient récoltés du 25.IX jusqu'au 9.X.1929, principalement dans le lac même, en partie dans le canal, qui le réunit aux rizières.

Même dans les ouvrages nouveaux les auteurs espagnols se servent de l'ancienne nomenclature; cela m'a porté à citer les anciens noms d'après Brauer (1913) partout, où c'était possible. Les espèces, marqués d'un astérisque*, ne figurent pas dans la liste des espèces espagnoles de Pardo (1925).

Aucune des espèces nommées ci-dessous, n'apparaissait dans les matériaux étudiés en quantités plus considérables; beaucoup d'entre elles étaient représentées par des exemplaires isolés ou très peu nombreux.

LISTE DES ROTIFÈRES TROUVÉS.

- *1. *Monommata grandis* Tessin.
- 2. *Polyarthra trigla* Ehr.—*P. platyptera* Ehr.
- *3. *Trichocerca cristata* (Ehr.)—*Rattulus carinatus* Lamarck.
- *4. *Diurella tenuior* (Gosse).
- 5. *Brachionus urceus* (Linnaeus)—*B. urceolaris* O. F. Müller.
- 6. *Brachionus capsuliflorus* var. *entzii* (Francé)—*B. bakeri* var. *entzii* (Francé).
- 7. *B. polyacanthus* Ehr. var. *micracanthus* (Arévalo)—*Noteus polyacanthus* var. *micracanthus* Arévalo.
- 8. *Keratella quadrata* var. *brevispina* (Gosse)—*Anuraea aculeata* var. *brevispina* (Gosse).

9. *K. cochlearis* var. *macracantha* (Lauterborn)—*An. cochlearis* var. *macracantha* Lauterborn.
10. *Anuraeopsis fissa* (Gosse)—*A. hypelasma* Gosse.
- *11. *Euchlanis dilatata* Ehr.
- *12. *Tripleuchlanis plicata* Levander—*Euchlanis plicata* Levander.
- *13. *Lecane unguolata* (Gosse)—*Cathypna unguolata* Gosse.
14. *Lecane luna* (Müller)—*Cathypna luna* (Müller).
- *15. *Lecane papuana* (Murray)—*Cathypna papuana* Murray.
16. *Lecane ohioensis* (Herrick) var. *gorroi* (Arévalo)—*Catipna gorroi* Arévalo.
- *17. *Lecane crepida* Harring.
- *18. *Lecane hornemanni* (Ehr.)—*Distyla hornemanni* (Ehr.).
- *19. *Lecane aculeata* (Jakubski)—*Distyla aculeata* Jakubski.
- *20. *Lecane sympoda* Hauer.
- *21. *Lecane spec. cf. stichaea* Harring.
22. *Monostyla lunaris* (Ehr.).
23. *Monostyla bulla* Gosse.
24. *Monostyla quadridentata* Ehr.
- *25. *Monostyla thalera* Harring et Myers.
- *26. *Monostyla stenroosi* Meissner.
- *27. *Monostyla obtusa* Murray.
- *28. *Monostyla furcata* Murray.
- *29. *Monostyla punctata* Murray.
- *30. *Monostyla closterocerca* Schmarida.
- *31. *Monostyla arcuata* Bryce.
- *32. *Monostyla hamata* Stokes.
33. *Lepadella ovalis* (Müller)—*Metopidia solida* Gosse.
- *34. *Lepadella patella* (Müller)—*Metopidia oblonga* (Ehr.).
35. *Lepadella ehrenbergi* (Perty)—*Metopidia albuferensis* Arévalo.
- *36. *Colurella adriatica* Ehr.—*Colurella lepta* Gosse.
- *37. *Colurella uncinata* (Müller).
38. *Colurella bicuspidata* Ehr.
- *39. *Mytilina ventralis* (Ehr.)—*Salpina macracantha* Ehr.
40. *Trichotria pocillum* (Müller)—*Dinocharis pocillum* (Müller).
41. *Lophocharis oxysternon* (Gosse)—*Metopidia oxysternon* Gosse.
- *42. *Lophocharis salpina* (Ehr.)—*Metopidia salpina* Ehr.
43. *Macrochaetus altimirai* (Arévalo)—*Polychaetus altimirai* Arévalo.
- *44. *Pedalia fennica* (Levander)—*Pedalion fennicum* Levander.
- *45. *Pedalia fennica* var. *oxyuris* (Sernow)—*Pedalion oxyure* Sernov.
46. *Testudinella patina* (Hermann)—*Pterodina patina* (Hermann).
- *47. *Dissotrocha aculeata* (Ehr.)—*Philodina aculeata* Ehr.

Certaines des espèces nommés, qui méritent une attention spéciale, seront décrites ci-dessous. Chaque espèce est accompagnée de ses principaux synonymes. Par rapport aux genres *Lecane* et *Monostyla* j'ai tenu compte, en premier lieu, des

synonymes qui n'ont pas été cités par Haring et Myers (1926).

Brachionus polyacanthus Ehr. var. *micracanthus* (Arévalo).
(Planche II, Fig. 19).

Noteus polyacanthus (Ehr.) var. *micracanthus* Arévalo 1918.
Brachionus polyacanthus var. *Fadejew* 1925.

Cette variété diffère de l'espèce-type par les épines latérales postérieures de la lorica, qui sont bien plus courtes. De même les épines du bord antérieur sont quelque peu réduites. Toutes les autres marques spécifiques ne diffèrent pas de celles, qui caractérisent l'espèce typique.

Déjà Wierzejski (1893) a remarqué la variabilité des épines postérieures chez *Brachionus polyacanthus*. La Fig. 92 de son ouvrage représente un spécimen aux épines seulement un peu plus longues que chez la variété *micracanthus*.

Tripleuchlanis plicata Levander.

Tripleuchlanis plicata Myers 1930.
Euchlanis plicata auct.

Parmi les matériaux étudiés cette espèce était représentée par plusieurs exemplaires qui, par rapport à leur morphologie, étaient tout à fait conformes à la description de Myers.

Ce Rotifère, assez largement répandu, se rattache habituellement aux milieux salés ou saumâtres. Myers le considère comme espèce exclusivement marine (l. c. page 359 et 380), quant à Remane (1929 a), cet auteur la place parmi les espèces propres avant tout aux eaux saumâtres. Dans le cas cité, il est intéressant de constater la présence de l'espèce en question dans un bassin d'eau douce. Puisque, outre cette espèce, j'en ai trouvé à Albufera d'autres, qui sont propres plutôt aux saumâtres, je reviendrai encore à ce sujet.

Lecane papuana (Murray). (Planche I, Fig. 7 et 8).

Lecane papuana Haring et Myers 1926.
Lecane pupuana (lapsus!) Tarnogradsky 1930.

Tous les exemplaires de cette espèce, trouvés au nombre de plusieurs, montrent une complète conformité avec la description de Haring et Myers. Avant peu, ce Rotifère était connu seulement d'un fort petit nombre de milieux de la Nouvelle Guinée et de l'Amérique; en Europe sa présence fut constatée seulement dernièrement par Tarnogradsky du

Caucase. Dimensions: longueur de la lorica 115 μ , largeur—95 μ , longueur des orteils 45 μ .

Lecane ohioensis (Herrick) var. *gorroi* (Arévalo), (Planche II Fig. 16—18).

Catipna gorroi Arévalo 1918, Pardo 1924.

Lecane ichthyoura Hauer 1925, Vavilov 1928, Remane 1929a.

Hauer (1925) trouva dans les bassins saumâtres de Oldesloe (Holstein) un Rotifère, qu'il identifia avec *Lecane ichthyoura* (Andersson et Shephard); plus tard Vavilov trouva des spécimens pareils dans les bassins saumâtres des régions Sud-Ouest de la S. S. S. R. Déjà en 1918 Arévalo constata la présence de ce même Rotifère dans le lac Albufera et le décrivit comme espèce nouvelle—*Catipna* (lapsus répété constamment par les auteurs espagnols au lieu de *Cathypna*) *gorroi*. Cette description n'était pas connue de Haring et Myers 1926. Les dessins de tous les auteurs cités prouvent que sans aucun doute ils avaient sous les yeux une même espèce, malgré que chez Arévalo et Vavilov le dessin des plaques de la lorica n'est pas marqué. Ce manque peut probablement s'expliquer par la manière d'esquisse dont ces dessins ont été exécutés. Maintenant je viens de trouver deux exemplaires, qui sont tout à fait conformes aux descriptions des auteurs cités. La marque spécifique la plus caractéristique—l'appendice caudal de la lorica—montrait chez les deux exemplaires certaines différences de forme, qui sont expliquées par la Fig. 18.

Quant à la place, occupée par cette espèce dans le système, elle diffère nettement de *Lecane ichthyoura* comme l'ont décrite Haring et Myers (1926) et, d'accord avec les suppositions de ces auteurs, je la considère plutôt comme une variété de l'espèce *Lecane ohioensis* (Herrick). Donc, le nom donné par Arévalo peut être maintenu tout au plus comme celui de la variété. M. Bryce, à qui j'ai envoyé mes esquisses, confirma mon opinion sur l'identité du Rotifère en question avec l'espèce *Lecane ohioensis*, en me communiquant en même temps, qu'il possède parmi ses matériaux un spécimen, trouvé dans le Winnipeg Beach par Rousselet en 1909 et défini comme *L. ohioensis*. Ce spécimen par la forme de son appen-

dice caudal de la lorica, est tout à fait conforme aux dessins de Hauer et aux miens. En même temps M. Bryce m'envoya la copie de la description authentique de la *Distyla ichthyoura* par Andersson et Shephard (1892) qui jusqu'à présent ne m'était pas connue. Il en résulte, que le Rotateur en question ne peut être identifié avec l'espèce, décrite par ces auteurs, qui d'ailleurs diffère également de la description de Haring et Myers par la forme des orteils. (D'après Andersson et Shephard: „each toe possessing a one-shoulder red tapering claw”). Enfin, la comparaison des exemplaires provenant de l'Albufera avec ma préparation de la *Lecane ohioensis* typique que je possède de la Polésie polonaise, m'a définitivement persuadé que l'unique marque spécifique, qui distingue les exemplaires espagnols de celui de la Polésie est seulement la forme de l'appendice caudal qui, d'ailleurs, même chez ces spécimens en principe ne diffère pas trop du type propre à l'espèce *L. ohioensis*. La Fig. 18 représente la partie terminale de la lorica des trois exemplaires que je possède; le spécimen marqué sur ce dessin par la lettre „a” provient de la Polésie, les deux autres—du lac Albufera. Si on compare la forme de ces appendices, on peut aisément remarquer, que la Fig. 18 b constitue, pour ainsi dire, une forme intermédiaire entre la *L. ohioensis* typique de la Fig. 18a et le spécimen de la Fig. 18 c, qui répondrait le mieux aux figures d'Arévalo et de Hauer. C'est donc encore un argument pour ranger le Rotifère en question parmi les représentants de l'espèce *Lecane ohioensis*.

Quant à ce qui concerne la répartition géographique de *L. ohioensis* var. *jorroi*, il faut remarquer, que jusqu'à présent cette forme fut citée de Oldesloe (par Hauer), de Kamysch Samara (par Vavilov), de Winnipeg Beach (d'après les informations de M. Bryce), ainsi que de l'Espagne, dans les lacs Almenara (Pardo) et Albufera (Arévalo et mes spécimens). C'est, je crois, un fait à n'en pas douter, que cette espèce est particulière aux eaux saumâtres. Il est vrai, que le lac Albufera contient de l'eau douce, mais la faune des Rotifères qui y vit, comprend de nombreuses espèces propres aux eaux saumâtres. Il est possible, que lorsque Decksbach (1924) et Karsinkin (1924) citaient *L. ohioensis* parmi les espèces trouvées dans

des bassins d'eau saumâtre, l'un des steppes Kirghiz, l'autre de l'Aral, tous deux rencontrèrent la variété en question.

Dimensions du spécimen, représenté sur les Fig. 16 et 17: longueur de la plaque dorsale 100 μ , longueur de la lorica avec l'appendice et les épines antérieures 143 μ , largeur de la plaque dorsale 84 μ , largeur de la plaque ventrale 70 μ , distance entre les épines antérieures 50 μ , longueur des orteils 41 μ .

Lecane aculeata (Jakubski). (Planche I, Fig. 1—2).

Distyla aculeata Jakubski (1912).

Lecane gissensis ex part. Hanning 1913, Hauer 1924.

Parmi les matériaux étudiés j'ai trouvé un seul spécimen de cette espèce. Elle fut décrite par Jakubski, également d'après un seul individu provenant d'Ussangu (Afrique Orientale). L'exemplaire, trouvé par moi, possède de longues épines caractéristiques sur le bord antérieur de la lorica. Dans ses traits généraux, la forme du corps diffère un peu du dessin de Jakubski, ce qui, probablement, peut s'expliquer par la déformation de l'exemplaire africain. Outre cela, Jakubski écrit, que chez son spécimen, la surface de la lorica était lisse, tandis que le mien possède un dessin assez distinct, mais je suppose, que ce détail pouvait facilement passer inaperçu de l'observateur. Quant à la forme des épines antérieures, ainsi qu'à la forme caractéristique du second article du pied de mon exemplaire, il faut remarquer, que ces détails sont tout à fait conformes au dessin de Jakubski. Je donne plus bas la description de l'espèce *Lecane aculeata* d'après le spécimen trouvé.

La lorica a la forme d'un ovale allongé, dont le bord antérieur est coupé droit. Sa largeur compte un peu moins des $\frac{3}{4}$ de sa longueur. Les bords antérieurs des deux plaques coïncident exactement. La lorica possède des deux côtés de sa partie antérieure deux fines et longues, épines, qui sont un peu recourbées en dedans. La plaque dorsale est convexe, dans sa partie postérieure arrondie, sa surface est couverte d'un dessin, qui est représenté sur la Fig. 1. La plaque ventrale est un peu plus étroite que la plaque dorsale; dans sa partie antérieure les bords latéraux sont presque parallèles, immédiatement après les épines antérieures, plus loin ils prennent l'aspect de lignes plissées, sans contours fixes, et qui

tendent lentement à se réunir dans la partie postérieure. Sur la plaque ventrale on peut également constater la présence d'un dessin délicat. Le segment postérieur est arrondi, il ne dépasse pas de beaucoup la plaque dorsale. Les plaques coxales sont peu distinctes, arrondies. Le premier article du pied est grand, il a une forme irrégulière. Le second article est très grand; son contour se présente sous l'aspect d'un trapèze irrégulier, dont la partie inférieure est séparée par une incision bien distincte, ce qui est également visible sur le dessin de Jakubski. Les orteils sont cylindriques; leur longueur compte un peu moins que $\frac{1}{3}$ de la longueur de la lorica. Ils sont terminés par des dents bien distinctes, fines et pointues. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 62 μ , longueur de la plaque ventrale (sans épines) 68 μ , largeur de la plaque dorsale 48 μ , largeur de la plaque ventrale 46 μ , largeur du bord antérieur de la lorica 46 μ , longueur des épines antérieures 14 μ , longueur des orteils 27 μ , longueur de la dent terminale 5 μ .

Cathypna aculeata, décrite par Murray (1913), ensuite citée par Haring (1914) sous le nom de *Lecane arcula*, montre une grande similitude avec l'espèce que je viens de décrire. Parmi les différences qui existent entre elles il faut remarquer les suivantes:

1. La partie antérieure de la plaque ventrale, ainsi que la forme des épines antérieures de la lorica sont différentes chez les deux espèces; les épines de *L. aculeata* sont bien plus longues. 2. *L. aculeata* est un peu plus allongée. 3. Le second article de son pied est plus grand et possède une forme caractéristique. 4. Sa plaque ventrale est un peu plus étroite que sa plaque dorsale. — Ces différences semblent montrer, que, conformément à l'opinion de Haring et Myers (1926) nous avons devant nous deux espèces distinctes. Toutefois, l'exiguité des matériaux ne me permet pas d'exclure sans restriction la possibilité d'amener les différences citées à la variabilité individuelle dans les limites de l'espèce *Lecane aculeata*.

Jusqu'à présent *L. aculeata* est connue seulement au nombre de deux exemplaires: l'un provient de l'Afrique Orientale, l'autre—qui vient d'être décrit—du lac Albufera. *L. arcula* a été trouvée jusqu'à présent en Amérique et en Australie.

Lecane crepida Harring. (Planche II, Fig. 20—21).

Lecane crepida Harring et Myers 1926.

Distyla gissensis Jennings 1900 non Eckstein.

Parmi les matériaux étudiés j'ai trouvé seulement un spécimen, mais bien typique, de cette curieuse espèce. Seulement quelques petits détails dans le parcours des lignes du dessin à la surface de la lorica le distinguaient des dessins de Harring et Myers. Dimensions: longueur de la lorica 100 μ , larg. 68 μ , long. des orteils 40 μ , long. de la dent termin. 10 μ .

Jusqu'à présent cette espèce n'était pas mentionnée en Europe avec toute certitude. Peut-être était-elle citée sous le nom de *Distyla gissensis*, car auparavant ce nom était employé pour diverses formes munies d'épines sur le bord antérieur de la lorica qui, maintenant, sont considérées comme appartenant à des espèces différentes. Hofsten (1909) avait probablement rencontré cette espèce, car il remarque, que ses exemplaires de *D. gissensis* sont conformes à la description de Jennings.

Lecane hornemanni (Ehrenberg). (Planche I, Fig. 12—13).

Distyla hornemanni auct.

Lecane hornemanni Harring et Myers 1926, Remane 1929a.

Cette espèce, en général peu fréquente, fut trouvée au nombre de deux exemplaires, qui sont conformes à la description de Harring et Myers. La longueur de la lorica 95 μ , la longueur des orteils 30 μ . Le dessin de la plaque ventrale n'a pu être étudié dans ses détails.

Lecane sympoda Hauer. (Planche I, Fig. 3—4).

Lecane sympoda Hauer 1929.

Cette espèce, décrite depuis peu de l'Allemagne, apparaissait en un assez grand nombre—relativement—dans les échantillons du lac Albufera, j'avais donc l'occasion de bien étudier ce curieux représentant du genre *Lecane*, muni d'orteils soudés à leur base.

Tous les exemplaires étudiés diffèrent sous un rapport de ceux, qu'a décrit Hauer: le bord antérieur de la lorica ne forme pas de dents latérales saillantes. En outre, les carapaces des individus espagnols sont relativement un peu plus larges. Mais à part cela, tous les détails de la structure indiquent que ces

Rotateurs appartiennent à l'espèce nommée, je suis donc d'avis, qu'il faut considérer l'absence de dents saillantes comme un fait occasionné par la variabilité individuelle dans les limites de l'espèce. De cette manière, les limites entre *Lecane sympoda* et *Lecane inopinata* Harring et Myers s'effacent un peu, mais comme différences bien distinctes restent encore: le dessin de la plaque dorsale chez *L. sympoda*, ainsi que la soudure des orteils au $\frac{1}{4}$ de leur longueur; *L. inopinata* possède au contraire une plaque dorsale lisse et des orteils soudés au $\frac{1}{8}$ de leur longueur. Il faut citer encore un petit détail, qui distingue les individus espagnols: c'est un étranglement faible, mais toujours présent, qui se trouve dans la $\frac{1}{8}$ de la partie supérieure de l'orteil. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 78 μ , longueur de la plaque ventrale 82 μ , largeur de la plaque dorsale 73 μ , largeur de la plaque ventrale 68 μ , longueur des orteils 34 μ , longueur de la partie soudée 8 μ , longueur des dents 8 μ .

M. Bryce a eu l'amabilité de confirmer la définition de cette espèce d'après mes dessins.

Lecane spec. cf. stichaea Harring. (Planche I, Fig. 5—6).

Un des représentants du genre *Lecane* n'a pu être identifié avec aucune des espèces qui me sont connues. La forme du corps montre une certaine ressemblance avec *L. stichaea*, toutefois elle diffère de cette espèce par la structure de la partie antérieure de la lorica (qui d'ailleurs n'a pu être étudiée d'une manière précise, à cause de la contraction incomplète de l'animal), par la forme du second article du pied, ainsi que par ses dimensions. Une certaine ressemblance peut être également constatée par rapport à l'espèce *L. methoria* Harring et Myers. Le spécimen en question est de la même dimension que ceux de l'espèce nommée, mais il en diffère très nettement par la forme des orteils. Provisoirement je décris cette espèce sous le nom de *Lecane spec.*, tout en insistant sur sa ressemblance avec *L. stichaea*, ce qui a été également remarqué par M. Bryce, à qui j'ai envoyé des dessins, représentant l'exemplaire en question. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 64 μ , longueur de la plaque ventrale 68 μ , largeur de la plaque dorsale 43 μ , largeur de la plaque ventrale 32 μ , longueur des orteils 27 μ , longueur de la dent 5 μ .

Monostyla thalera Haring et Myers (Pl. I, Fig. 9—11).

Monostyla thalera Haring et Myers 1926, Remane 1929a.

Parmi les matériaux étudiés cette espèce était représentée par plusieurs dizaines d'individus. Dans les détails de la structure de la lorica tous montraient certains écartements par rapport à la description de Haring et Myers. Cela regarde avant tout la forme de la lorica, qui, dans sa partie médiane, est bien plus faiblement renflée; grâce à ce détail, elle rappelle un peu l'espèce parente *M. lamellata*. La forme de l'orteil diffère aussi, car ses dents latérales sont un peu plus petites, et la dent terminale n'a même pas de trace du sillon longitudinal médian. La forme de la partie antérieure de la lorica montre des différences selon le degré de contraction de l'animal (voir Fig. 10). Malgré les différences citées, d'autres marques spécifiques de la structure du corps correspondent bien à la description authentique, je suppose donc, que les exemplaires d'*Albufera* peuvent être très bien comptés parmi les représentants de l'espèce *M. thalera*. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 135 μ , longueur de la plaque ventrale 173 μ , largeur de la plaque dorsale 116 μ , largeur de la plaque ventrale 113 μ , largeur du bord antérieur 68 μ , longueur de l'orteil 82 μ , longueur de la dent 22 μ .

Jusqu'à présent ce Rotateur n'était point connu en Europe, bien que Remane (1929 a) suppose, que sa présence dans la Mer du Nord ou la Mer Baltique soit possible. C'est une espèce caractéristique pour les eaux saumâtres.

Monostyla stenroosi Meissner (Planche II, Fig. 27—28).

Monostyla bicornis auct.

Monostyla stenroosi Haring et Myers 1926, Manfredi 1927, Retowski 1929, Fadeew 1929, Kalita 1930 ?, Wiszniewski 1931.

Les exemplaires trouvés ne diffèrent en rien de la description et des dessins de Haring et Myers, seulement la dent terminale ne possède pas de sillon longitudinal distinct. Dernièrement cette espèce fut assez souvent trouvée en Europe.

Monostyla obtusa Murray (Planche I, Fig. 14—15).

Monostyla obtusa Haring et Myers 1926, Kordé 1927, Oparina—Charitonowa 1928.

J'ai trouvé deux spécimens de cette espèce, qui, en général, sont tout à fait conformes à la description de Har-

ring et Myers; seulement les épines latérales du bord antérieur de la lorica font défaut, par contre ils possèdent deux raies longitudinales sur la plaque ventrale, qui ne sont pas mentionnées par les auteurs cités. Malgré ces différences, ces individus sont sans aucun doute des représentants de l'espèce en question, d'autant plus, que l'absence d'épines latérales chez cette espèce fut déjà constatée antérieurement par Oparina-Charitonowa. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 78 μ , longueur de la plaque ventrale 82 μ , largeur de la plaque dorsale 73 μ , largeur de la plaque ventrale 62 μ , longueur de l'orteil 34 μ , longueur de la dent 6 μ . M. Bryce a bien voulu confirmer la définition de cette espèce.

Monostyla furcata Murray.

Monostyla furcata Haring et Myers 1926, Fadeew 1925, 1929, Oparina-Charitonowa 1928, Kordè 1928, Hauer 1929, Retowski 1929, Tarnogradsky 1930, Wiszniewski 1931.

Dans les matériaux étudiés ce Rotifère était représenté par trois individus, qui se caractérisaient par les dents de l'orteil placées à une certaine distance les unes des autres, relativement pas très grande. J'ai traité ce fait d'une manière plus approfondie en parlant des exemplaires trouvés par moi en Polésie polonaise (1931). Dimensions: longueur de la plaque dorsale 76 μ , longueur de la plaque ventrale 78 μ , largeur de la plaque dorsale 70 μ , largeur de la plaque ventrale 63 μ , longueur des orteils 26 μ , longueur de la dent 5 μ .

Monostyla punctata Murray. (Planche II, Fig. 25—26).

Monostyla punctata Haring et Myers 1926, Remane 1929a.
Monostyla lunaris Arévalo 1918.

Les trois spécimens qui ont été étudiés sont tout à fait conformes à la description de Haring et Myers. Seulement le bord antérieur de la plaque dorsale est, chez ces individus, un peu plus convexe, la partie postérieure de la lorica s'aminuit vers la fin moins fortement et l'orteil est un peu plus gros. Dimensions: long. de la plaque dors. 81 μ , long. de la plaque ventr. 83 μ , larg. de la plaque dors. 70 μ , larg. de la plaque ventrale 65 μ , larg. du bord antér. dorsal 38 μ , larg. du bord antér. ventr. 57 μ , long. de l'orteil 32 μ , long. de la dent 5 μ .

Cette espèce, propre aux eaux saumâtres, jusqu'à présent ne fut point constatée en Europe avec toute certitude, bien

que Remane suppose sa présence dans les mers du Nord. Le Rotifère, défini par Arévalo comme *M. lunaris*, peut être, à en juger par son dessin (fig. 21), compté plutôt parmi les représentants de l'espèce en question.

Monostyla arcuata Bryce. (Planche II, Fig. 23—24).

Monostyla arcuata Harring et Myers 1926, Retowski 1929, ? Tarnogradsky 1928, Kalita 1930 ?.

J'ai trouvé cette espèce au nombre de quelques exemplaires qui étaient bien conformes à la description de Harring et Myers. De petites différences dans la forme de la partie antérieure de la lorica peuvent être facilement expliquées par un différent degré de contraction des animaux. Les individus trouvés par moi sont un peu plus grands et relativement plus larges que les spécimens représentés par les auteurs cités. Dimensions: longueur de la plaque dorsale 68 μ , longueur de la plaque ventrale 73 μ , largeur de la plaque dorsale 70 μ , largeur de la plaque ventrale 51 μ , longueur de l'orteil 30 μ .

Lepadella ehrenbergi (Perty)¹⁾. (Planche II, Fig. 22).

Lepadella ehrenbergii Harring 1916.

Metopidia ehrenbergi Weber et Montet 1918, Virketis 1927.

Metopidia albuferensis Arévalo 1918.

Quelques représentants de ce Rotifère étaient tout à fait conformes aux dessins d'Arévalo, qui décrit cette forme du lac Albufera comme espèce nouvelle. Les exemplaires, provenant d'Espagne, montrent une grande similitude avec le dessin authentique de Perty (reproduit chez Hudson et Gosse 1889). Les différences, indiquées par Arévalo, relatives à la forme d'un orifice dans la lorica, par lequel passe le pied, ainsi que dans les appendices latéraux de la lorica, qui sont un peu moins pointus, ne sont pas essentielles à tel point, qu'elles puissent justifier l'indépendance de ce Rotateur comme espèce nouvelle. Les dessins de Harring et de Hofsten (1909) diffèrent dans les détails assez nettement aussi bien du dessin authentique, que des spécimens, que j'ai eu l'occasion d'examiner. Il faut donc supposer, que dans les limites de l'espèce *L. ehrenbergi* peut régner une variabilité

¹⁾ Seulement les synonymes qui n'ont pas été cités par Harring 1916.

individuelle assez considérable. Dimensions: longueur de la lorica 86 μ , largeur maximale 77 μ , longueur du 3-me article du pied 22 μ , longueur de l'orteil droit 22 μ , longueur de l'orteil gauche 27 μ .

Macrochaetus altamirai (Arévalo). (Planche II, Fig. 29).

Polychaetus altamirai Arévalo 1918.

Macrochaetus esthonicus Riikojä 1925.

Cette espèce, décrite pour la première fois par Arévalo du lac Albufera de Valencia, peut être caractérisée de la manière suivante:

La forme de la lorica rappelle celle d'un cœur irrégulier, avec un contour plutôt ovale, faiblement allongé, avec le bord postérieur coupé et avec une échancrure antérieure peu profonde. Les bords latéraux de la lorica sont munis sur toute leur longueur d'une dentelure délicate qui, dans la partie antérieure, se transforme en une suite de dents bien nettes, dirigées vers le devant. Le nombre de ces dents est variable. Vers la partie postérieure la lorica forme deux faibles incisures, qui se dirigent vers le bord postérieur, coupé droit. Dans les coins extérieurs de la partie postérieure sont placées deux fortes épines. Parmi ces épines, vers le milieu, est placée une autre paire d'épines, encore plus grandes que les précédentes. Dans sa partie dorsale, la lorica est munie de six épines fortes, mais minces et légèrement recourbées, fixées sur les plis de la lorica, qui forment une sorte de base pour chaque épine. Quatre épines sont placées à peu près au même niveau, les deux dernières—un peu vers la partie postérieure. Le pied se compose de deux articles; le premier est muni d'éperons, le second est très allongé et étroit; il est terminé par deux orteils longs et un peu élargis dans leur partie médiane. D'autres détails, concernant la structure des animaux n'ont pu être étudiés sur les matériaux dont je disposais. Dimensions: longueur totale 140 μ , longueur de la lorica 86 μ , largeur maximale 76 μ , larg. du bord postér. 51 μ , larg. de l'orifice cephalique 41 μ , long. du second article du pied 14 μ , long. des orteils 24 μ .

Les détails qui viennent d'être décrits, constatés sur quelques exemplaires, trouvés par moi, étaient en général bien marqués sur le dessin authentique d'Arévalo, bien qu'ils ne fussent pas mentionnés dans sa description. En 1925 Riikojä

trouva en Esthonie un Rotifère, qu'il décrit comme espèce indépendante sous le nom de *Macrochaetus esthonicus*. Ce Rotifère montre une si grande conformité avec l'espèce espagnole, que je trouve indispensable de considérer ce nom comme un synonyme de *M. altamirai*, en admettant, que les deux auteurs avaient la même espèce sous les yeux. La forme de la lorica, le nombre des épines sur la partie dorsale, la forme du pied et des orteils sont tout à fait conformes. La présence d'éperons plus forts sur le second article du pied des exemplaires espagnols constitue une petite différence entre ces deux formes. Je suppose toutefois, qu'on ne peut pas attribuer une signification plus considérable à cette différence, car la grandeur des éperons chez les espèces apparentées du genre *Macrochaetus* qui ont mieux été connues, semble être susceptible à une variabilité individuelle. Je rappellerai en cette occasion que Hofsten (1909) trouva des spécimens de l'espèce *M. subquadratus*, et Manfredi (1927) des spécimens de l'espèce *M. collinsi* dépourvus d'éperons qui, habituellement, existent chez les représentants de ces espèces.

M. altamirai ressemble beaucoup à l'espèce *M. serica* (Thorpe). Cette ressemblance a été analysée par Riikojä. Ces deux espèces possèdent, contrairement aux deux précédentes, des orteils plus fortement développés. Parmi les différences qui existent entre elles, il faut souligner avant tout le nombre des épines dans la partie dorsale, qui seulement chez *M. altamirai* compte au total 10, pendant que *M. collinsi* et *M. serica* en possèdent 8, et *M. subquadratus*—12.

Quant à son apparition, ce Rotifère est connu maintenant du lac Albufera de Valencia, ainsi que de la baie Matsal en Esthonie. Il faut remarquer, que la baie Matsal contient de l'eau salée; puisque la faune du lac Albufera contient des espèces propres aux eaux salées ou saumâtres, je crois pouvoir supposer, que *M. altamirai* est une espèce qui vit habituellement dans les eaux saumâtres.

Pedalia fennica (Levander). (Fig. de texte 1).

Pedalion fennicum Levander 1892, 1895, Skorikow 1896, Beauchamp 1907, Weber et Montet 1918, Wibaut-Isebrée 1922, Neiswestnowa-Shadina 1923, Spandl 1923, 1924, Decksbach 1924,

Tarnogradsky 1925, Behning 1926, 1928, Vavilov 1928, Retowski 1929, Fadeew 1929.

Pedalia fennica Harring 1913, Riikojä 1925, Remane 1929 a, Wiszniewski 1929.

? *Pedalion mirum* Stepanow 1886 (d'après Vavilov 1928).

? Arévalo 1918.

Pedalia fennica, espèce assez souvent notée au cours de ces dernières années, surtout par les auteurs russes—se trouvait dans les échantillons du lac Albufera au nombre de quelques exemplaires. Toutes les marques extérieures de leur structure étaient conformes à la description détaillée de Levan der (1895). La disposition caractéristique des soies sur l'appendice locomoteur ventral, le manque des appendices glandulaires digitiformes postérieurs, mais surtout la présence de sept dents dans l'uncus—tous ces détails distinguent très bien cette espèce de l'espèce *P. mira* (Hudson), de même que de l'espèce *P. intermedia* Wiszniewski. Toutefois, *P. fennica* possède une marque commune avec cette dernière espèce: notamment le manque de la „lèvre” du côté ventral de l'appareil rotateur. La structure de l'appendice locomoteur dorsal est peu caractéristique, parce que chez *P. mira* les soies y peuvent être parfois aussi disposées deux par deux, comme cela a toujours lieu chez l'espèce en question (voir Wiszniewski 1931).

Je n'ai point trouvé de représentants de l'espèce *P. mira* dans les matériaux étudiés. Cette espèce fut trouvée dans le lac Albufera par Arévalo, mais le dessin qu'il en donne (Fig. 41) est assez étrange: l'individu qui y est représenté a un appendice ventral tout à fait comme chez un représentant typique de l'espèce *P. fennica*, c'est à dire, que les soies y sont disposées distinctement deux par deux. Par contre, la partie postérieure du corps est munie d'appendices glandulaires digitiformes bien distincts, qui caractérisent l'espèce *P. mira*, mais qui manquent totalement chez *P. fennica*. Jusqu'à présent on ne connaît point d'espèce, qui réunisse ces deux marques spécifiques, donc, ou bien Arévalo avait devant lui une espèce jusqu'ici inconnue, ou bien son dessin repose sur un malentendu. Puisque parmi les matériaux, qui provenaient de ce même lac Albufera, où Arévalo a trouvé son spécimen, je trouvais seulement des exemplaires typiques de l'espèce *P. f.* je suis plutôt enclin à accepter la seconde supposition.

P. fennica est à présent connue de beaucoup de contrées européennes, surtout de ses parties orientales. S p a n d l la trouva en Arménie; l'Espagne—c'est son poste occidental le plus avancé. Les spécimens de l'espèce *P. oxyuris*, dépourvus d'appendice en forme de glaive, qui furent trouvés par Murray (1913) en Amérique du Sud, étaient probablement identiques avec *P. fennica* (voir plus bas).

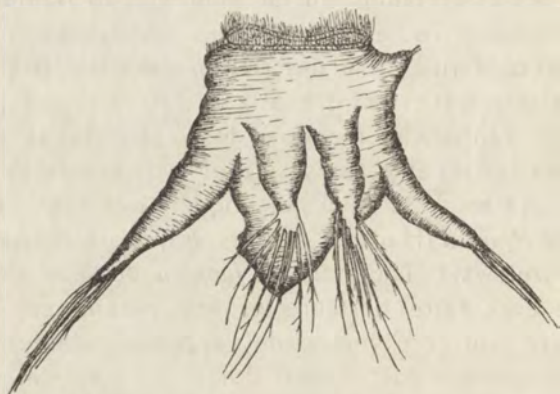


Fig. 1. *Pedalia fennica* (Levander) vu de côté.

P. fennica est propre surtout aux eaux saumâtres, bien qu'elle fut trouvée quelques fois dans des eaux douces (Retowski, Tarnogradsky).

Pedalia fennica (Levander) var. *oxyuris* (Sernov). (Fig. de texte 2).

Pedalion oxyure Sernov 1903, Murray 1913, Decksbach 1924, Välinkangas 1924, Vavilov 1928.

Pedalia oxyure Harring 1913, Bryce 1924, Hauer 1925.

Pedalia oxyuris Remane 1929 a, Wiszniewski 1929.

Pedalion mucronatum Daday 1908.

Parmi les matériaux étudiés j'ai trouvé seulement deux exemplaires de cette espèce. Tous les deux avaient la partie postérieure du corps terminée par un appendice en forme de glaive bien distinct. Outre cette seule marque, je n'ai pu constater de différences parmi ces individus et les spécimens de *P. fennica* sans appendice. La comparaison de la description précise de *P. oxyuris* d'après Hauer avec la description très détaillée de *P. fennica* d'après Levander (1895) ne montra également point de marques plus considérables, qui puissent

distinguer ces deux espèces. Avant tout on peut faire remarquer la même structure des trophi, organe qui, chez chacune des autres espèces du genre *Pedalia*, possède un nombre différent de dents dans les unci. Si, à part cela, nous considérons la constatation de Murray sur la longueur de l'appendice



Fig. 2. *Pedalia fennica* var. *oxyuris* (Sernov) vu du côté dorsal. Les dessins 1 et 2 ne montrent que les détails de la structure extérieure.

en forme de glaive qui, selon cet auteur est susceptible à une grande variabilité individuelle et même, d'après ses observations, peut complètement disparaître—je pense, que la supposition, exprimée par Välin kangas (page 339) que *P. fennica* et *P. oxyuris* „sollten dem Formenkreis einer einzigen Art zugehören” est des plus judicieuses et en vue de cela, j'ai nommé le Rotifère en question *Pedalia fennica* var. *oxyuris*. En outre, Hauer mentionne aussi la variabilité de la dimension de l'appendice en forme de glaive.

Les données sur la répartition géographique de ce Rotateur furent rassemblées depuis peu par Välin kangas. Depuis ce temps cette espèce fut encore trouvée par Bryce dans le Devils Lake, par Decksbach dans les steppes Kirghiz et par Vavilov dans le lac Kamysch-Samara. Tous les postes de ce

Rotifère, qui ont été constatés jusqu'à présent, contiennent de l'eau saumâtre. Le lac Albufera est, à ce qu'il me semble, le premier bassin d'eau douce, où cette espèce apparaît. Plus bas je reviendrai encore à ce fait.

Parmi les matériaux du lac Albufera, très exigus par rapport à leur quantité, j'ai réussi à trouver, comme il résulte des remarques précédentes, plusieurs espèces de Rotifères assez intéressantes. Quatre d'entr'elles, qui sont: *Lecane crepida*, *L. punctata*, *L. aculeata* et *Monostyla thalera*—n'étaient jusqu'à présent point connues en Europe, à ce qu'il me semble. Trois espèces furent maintenant retrouvées pour la première fois depuis leur découverte (*Lecane aculeata*, *L. symпода* et *Monostyla thalera*), enfin, les matériaux étudiés me permirent d'éclaircir quelques détails concernant le système et la taxonomie.

Outre cela, ces matériaux sont également curieux par rapport à l'éthologie. Le fait, qu'en Europe furent trouvés des Rotifères, précédemment décrits de l'Amérique, n'est pas en lui-même très curieux: il constituerait seulement une contribution qui confirmerait l'opinion de Beauchamp qui, je crois, ne peut être mise en doute, que les Rotifères „n'ont pas de véritable répartition chorologique ou topographique” (1928, p. 100).

Dans le cas présent il serait plutôt intéressant de constater dans le lac Albufera la présence d'espèces connues uniquement ou principalement des eaux salées ou saumâtres, tandis que ce lac, bien que situé non loin du bord de la mer et s'y rattachant par son origine, contient de l'eau douce¹⁾.

Parmi ces espèces il faut nommer avant tout: *Pedalia fennica* et *P. fennica* var. *oxyuris*, *Lecane ohioensis* var. *gorroi*, *Tripleuchlanis plicata*, *Lecane punctata*, *Monostyla thalera* et probablement *Macrochaetus altamirai*. Surtout les deux premières espèces sont considérées comme stenohyalines (voir Remane 1929 a). La découverte de leur présence dans un

1) J'ai puisé les données sur le lac Albufera de Valencia dans l'ouvrage d'Arévalo C. „La vida en las aguas dulces”. Colección Labor. Barcelona—Buenos-Aires. 1929.—J'ai profité également des nombreux renseignements, que M. Gieysztor m'a donné personnellement.

lac d'origine maritime, mais complètement dessalé, prouve, d'un côté, une certaine capacité d'adaptation à la vie dans de l'eau, dont la concentration de sels ne leur convient pas, même chez des espèces les plus stenohyalines. D'un autre côté, il faut remarquer, que ce bassin possède un certain caractère particulier, car „en la Albufera de Valencia viven varias especies de peces de condición absolutamente marina” (Arévalo 1929, page 171). Il est donc chose intéressante, que les Rotifères „maritimes” y forment aussi une colonie assez nombreuse.

Les composants de cette colonie vivent-ils peu de temps et sont-ils constamment remplacés par de nouveaux arrivants, qui affluent de la mer voisine (comme le suppose Hauer pour des faits analogues, 1925)—voilà une question qu'il est—naturellement—impossible de résoudre sans une étude plus approfondie du lac Albufera, qui comme il me semble s'y prête d'une manière excellente. Il me serait très agréable, si cette note pouvait attirer sur cette question l'attention des investigateurs espagnols, qui, naturellement, peuvent disposer de matériaux infiniment plus riches que ceux, que j'ai pu étudier, grâce à l'obligeance de M. Gieysztor. Pour l'amabilité, avec laquelle il mit ses matériaux à ma disposition, ainsi que pour les nombreux renseignements qu'il a bien voulu me donner, je voudrais, en terminant cet ouvrage, lui exprimer ma sincère gratitude. Je dois aussi exprimer la reconnaissance que je ressens envers M. David Bryce, pour les informations pleines de bienveillance et d'érudition qu'il a eu l'obligeance de m'envoyer.

Station Hydrobiologique de Wigry. Juillet 1931

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les travaux, marqués d'un astérisque (*) ne m'étaient pas accessibles dans leur texte authentique.

1. Arévalo C., 1918. Algunos Rotíferos planktónicos de la Albufera de Valencia. *Anales del Inst. General y Técnico de Valencia* Nr. 3—
2. Beauchamp P. de, 1907. Seconde liste des Rotifères observés en France.—*Bull. Soc. Zool. France*. T. XXXII.—
3. Beauchamp P. de, 1928. Coup d'oeil sur les recherches récentes relatives aux Rotifères et sur les

méthodes qui leur sont applicables. Bull. biol. de la France et de la Belgique T. 62, Fasc. 1.—4. Behning A. L., 1926. Ueber die Mikrofauna der Gewässer der Umgebung des Elton-und Baskuntschaksees. (Vorläuf. Mitt.) Russ. Hydrobiol. Zeitschr. T. V. (Russe)—5. Behning A. L., 1928. Ueber das Plankton des Tschalkar-Sees. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. Bd. VII. (Russe).—6. Brauer red., 1912. Rotatoria und Gastrotricha. Die Süßwasserfauna Deutschlands. H. 14.—7. Bryce D.,* 1924. The Rotifera and Gastrotricha of Devil's and Stump Lakes, North Dakota, U. S. A. Journ. Quekett Micr. Club. vol. 15 Ser. II.—8. Daday E., 1908. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Turkestans. V. Trav. Soc. Imp. Nat. Petersbourg. Vol. 39.—9. Decksbach N. K., 1924. Seen und Flüsse des Turgai-Gebietes (Kirgisien-Steppen). Verh. Int. Verein. theor. angewandte Limnologie. II.—10. Fadejew N. N., 1925. Sur la connaissance de la faune des lacs de Transcaucasie. Trav. de la Stat. Biol. du Caucase du Nord. T. I Nr. 1 (Russe).—11. Fadeew N. N., 1929. Katalog wodnych žiwotnych, najdennych w bassienie r. Doncza etc.—Trav. Soc. Nat. Charkow. V. LII.—12. Harring H. K., 1913. Synopsis of the Rotatoria. Smiths. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 81.—13. Harring H. K., 1916. A revision of the Rotatorian genera *Lepadella* and *Lophocharis* with descriptions of five news species. Proc. U. S. Nat. Mus. vol. 51.—14. Harring H. K. & Myers F. J., 1926. The Rotifer fauna of Wisconsin. III. A Revision of the Genera *Lecane* and *Monostyla*. Trans. Wisc. Acad., Sc. Arts, Lett. vol. XXII.—15. Hauer J. 1924a. Zur Kenntnis des Rotatorien-Genus *Colurella* Bory de St. Vinc. Zool. Anz. Bd. 59.—16. Hauer J., 1924 b. *Lecane lauterborni* n. sp. und einige für die deutsche Fauna neue *Lecane*-und *Monostyla*-Arten. Zool. Anz. Bd. 61.—17. Hauer J., 1925. Rotatorien aus den Salzwässern von Oldesloe (Holstein). Mitt. Geogr. Ges. Naturhist. Mus. Lübeck Ser. II, Heft 30.—18. Hauer J., 1929. Zur Kenntnis der Rotatoriengenera *Lecane* und *Monostyla*. Zool. Anz. Bd. 83.—19. Hauer J., 1931. Zur Rotatorienfauna Deutschlands II. Zool. Anz. Bd. 93.—20. Hofsten N. von., 1909. Rotatorien aus dem Mästermyr (Gottland). Arkiv för Zoologi Bd. 6 Nr. 1.—21. Jakubski A. W., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Süßwassermikrofauna Ostafrikas. I. Die Rädertiere der Ussangusteppe. Zool. Anz. Bd. 39.—22. Kalita S.* 1930 ? Material zur Erforschung des Zooplanktons des Wasserbeckens „der Alte Kuban“ bei Krasnodar (Stadt im Nord-Kaukasus). (Cité par Tarnogradsky, 1930),—23. Karsinkin G. S., 1924. Le plancton de l'angle du Sud-Ouest de la mer d'Aral. Russ. Hydrobiol. Zeitschr. Bd. III (Russe)—24. Kordé N. W., 1927. O nieskolkich kolowratkach iz rodow *Lecane* i *Monostyla* nowych dla fauny Rossii.—Izw. Iwan.-Wozniess. Polit. Inst. T. X—25. Kordé N. W., 1928. Cladocera, Rotatoria i Turbellaria Peszczeewa (Pereslawskogo) oziera Wladikawskoj gub.—26. Levander K. M., 1892. Eine neue *Pedalion*-Art. Zool. Anz. Bd. XV.—27. Levander K. M., 1895. Beiträge zur Kenntnis der *Pedalion*-Arten. Acta Soc. Fauna et Flora Fen. Vol. XI Nr. 1.—28. Manfredi P., 1927. Prima nota intorno alla fauna della Gora di Bertónico. Boll. pesca. piscicolt. idrobiol. Suppl. mem. Nr. 1.—29. Murray J.,* 1913. South American Rotifera. Journ. Roy. Micr. Soc.—30. Neiswestnowa—

- Shadina K., 1923. Das Zooplankton des Oka-Stromes bei Murom i d. J. 1919—1922. Arb. Biol. Oka-Stat. zu Murom. Bd. III Nr. 1. (Russe).—31. Oparina—Charitonova N. J., 1928. Über einigen seltenen und für Russlands Fauna neuen Rotatorien. Bull. de l'Inst. des rech. biol. etc Perm. T. VI. Nr. 1.—32. Pardo L.* 1924. Las Lagunas de Almenara (Castellón). „Iberica“ vol. XII.—33. Pardo L., 1925. Los Rotíferos españoles. Annales de Biol. Lacustre. T. XIV.—34. Remane A., 1929. Rotatorien, Gastrotrichen und Kinorhynchen. Bronn's Klas. u. Ordn. d. Tierreichs. Bd. IV, Abt. II, Buch 1, Lief. 1.—35. Remane A., 1929 a. Rotatoria. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lief. XVI.—36. Retowski L., 1929. Materjaly do biologji planktonu zbiorników zalewowych na zasadzie badań w delcie rzeki Wolgi. Arch. Hydrobiol. Ryb. T. IV Nr. 1/2.—37. Riikoja H., 1925. A List of the Rotatoria of the Bay of Matsal with the Description of a new Species. Mater. zur Erforsch. d. Seen Estlands.—38. Sernov S. A.* 1903. Über das Thierplankton des Aralsees auf Grund der von L. Berg im Jahre 1900 gesammelten Materialien. Izv. Turk. Otd. Imp. Russ. Geogr. Obszcz. Taszkent, Vol. IV.—39. Skorikov A. S.,* 1896. Rotateurs des environs de Kharkov. Trav. Soc. Nat. de Kharkov. V. XXX.—40. Spandl H.* 1923. Zur Kenntnis der Süßwasserfauna Vorderasiens. Ann. Naturhist. Mus. Wien.—41. Spandl H., 1924. Hydrobiologisches aus Armenien. Verh. Int. Verein. theor. angew. Limnologie. II.—42. Stepanov P. T.,* 1886. Materjaly k izuczenju Slawjanskich ozier. Bull. Soc. Nat. Moscou.—43. Tarnogradsky D., 1925. Les Rotifères des étangs de Trek. Trav. Stat. Biol. du Caucase du Nord. T. I, Nr. 1. (Russ)—44. Tarnogradsky D. A., 1928. Gewässer des Kurorts Teberda in bezug auf die Malaria. Trav. Stat. Biol. du Caucase du Nord. T. II Nr. 2/3.—45. Tarnogradsky D., 1930. Zur Rotatorienfauna des Nord-Kaukasus aus der Genera *Lecane*, *Monostyla* und *Colurella*. Trav. Stat. Biol. du Caucase du Nord. T. III Nr. 1/3.—46. Välinkangas I., 1924. Über die Verbreitung von *Pedalion oxyure* Sernow. Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. Bd. XII H. 5/6.—47. Vavilov I. F., 1928. Die Rotatorienfauna der Seen von Kamysch-Samara. Arb. Biol. Wolga-Stat. Bd. X Nr. 2 (Russe).—48. Virkettis M. A., 1927. On the Zooplankton of the Aral Sea. Bull. Bur. Applied Ichthyol. vol. V fasc. 2. (Russe)—49. Weber E. F. & Montet G., 1918. Rotateurs. Cat. des Invert. de la Suisse. Fasc. 11.—50. Wibaut-Isebree Moens N. L.,* 1922. Radertieren. Flora en Fauna der Zuidersee. Helder.—51. Wierzejski A., 1893. Rotatoria (Wrotki) Galicyi. Rozpr. Wydz. mat.-przyr. Akad. Um. t. XXVI.—52. Wiszniewski J., 1929. Zwei neue Rädertierarten: *P. dalia intermedia* n. sp. und *Paradiceranophorus limosus* n. g. n. sp. Bull. Ac. Pol. Sc. Lett. Ser. B.—53. Wiszniewski J., 1931. Przyczynek do znajomości fauny wrotków Polesia. Arch. Hydrobiol. Ryb. T. V, Nr. 3/4.

Tous les autres ouvrages, qui se rapportent aux Rotifères d'Espagne sont cités chez Pardo (1925); les ouvrages, qui se rapportent à la faune des Rotifères marins et habitant les bassins d'eau saumâtre—chez Haueer (1925) et Remane (1929 a).

EXPLICATION DES PLANCHES.

Tous les dessins ont été exécutés à l'aide de l'appareil à dessiner d'après les spécimens contractés.

Les grossissements des figures sont différents; les dimensions exactes des spécimens dessinés ont été données dans le texte.

Planche I.

- Fig. 1.—*Lecane aculeata* Jakubski vu du côté dorsal.
 Fig. 2.—*Lecane aculeata* Jakubski " " " ventral.
 Fig. 3.—*Lecane sympoda* Hauer " " " dorsal.
 Fig. 4.—*Lecane sympoda* Hauer " " " ventral.
 Fig. 5.—*Lecane* sp. cf. *stichaea* Harring " " dorsal.
 Fig. 6.—*Lecane* sp. cf. *stichaea* Harring " " ventral.
 Fig. 7.—*Lecane papuana* (Murray) vu du côté dorsal.
 Fig. 8.—*Lecane papuana* (Murray) " " " ventral.
 Fig. 9.—*Monostyla thalera* Har. et Myers " dorsal.
 Fig. 10.—*Monostyla thalera* Har. et Myers

partie antérieure de la lorica.

- Fig. 11.—*Monostyla thalera* Har. et Myers vu du côté ventral.
 Fig. 12.—*Lecane horremanni* (Ehr.) " " " dorsal.
 Fig. 13.—*Lecane hornemanni* (Ehr.) " " " ventral.
 Fig. 14.—*Monostyla obtusa* Murray " " " dorsal.
 Fig. 15.—*Monostyla obtusa* Murray " " " ventral.

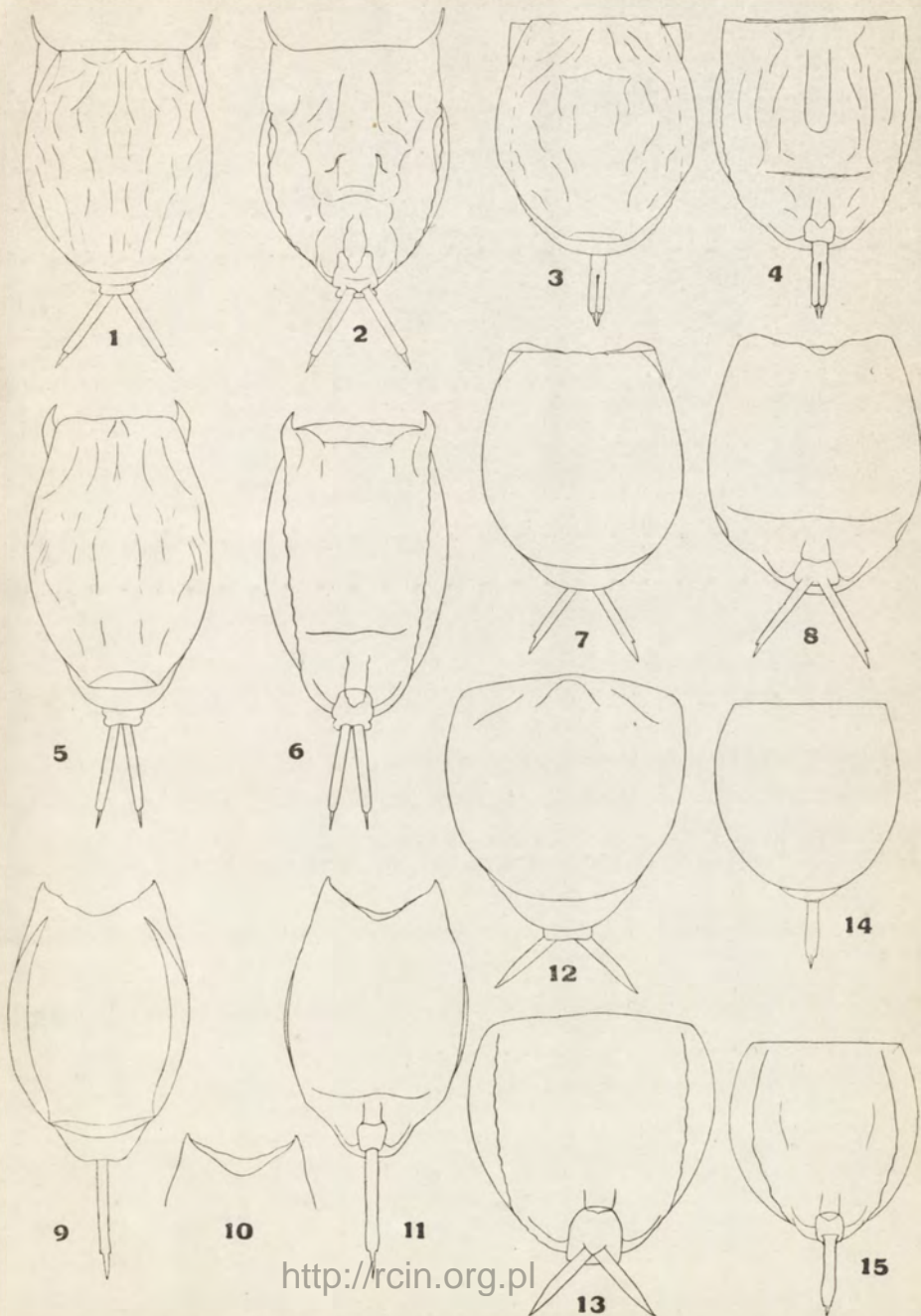
Planche II.

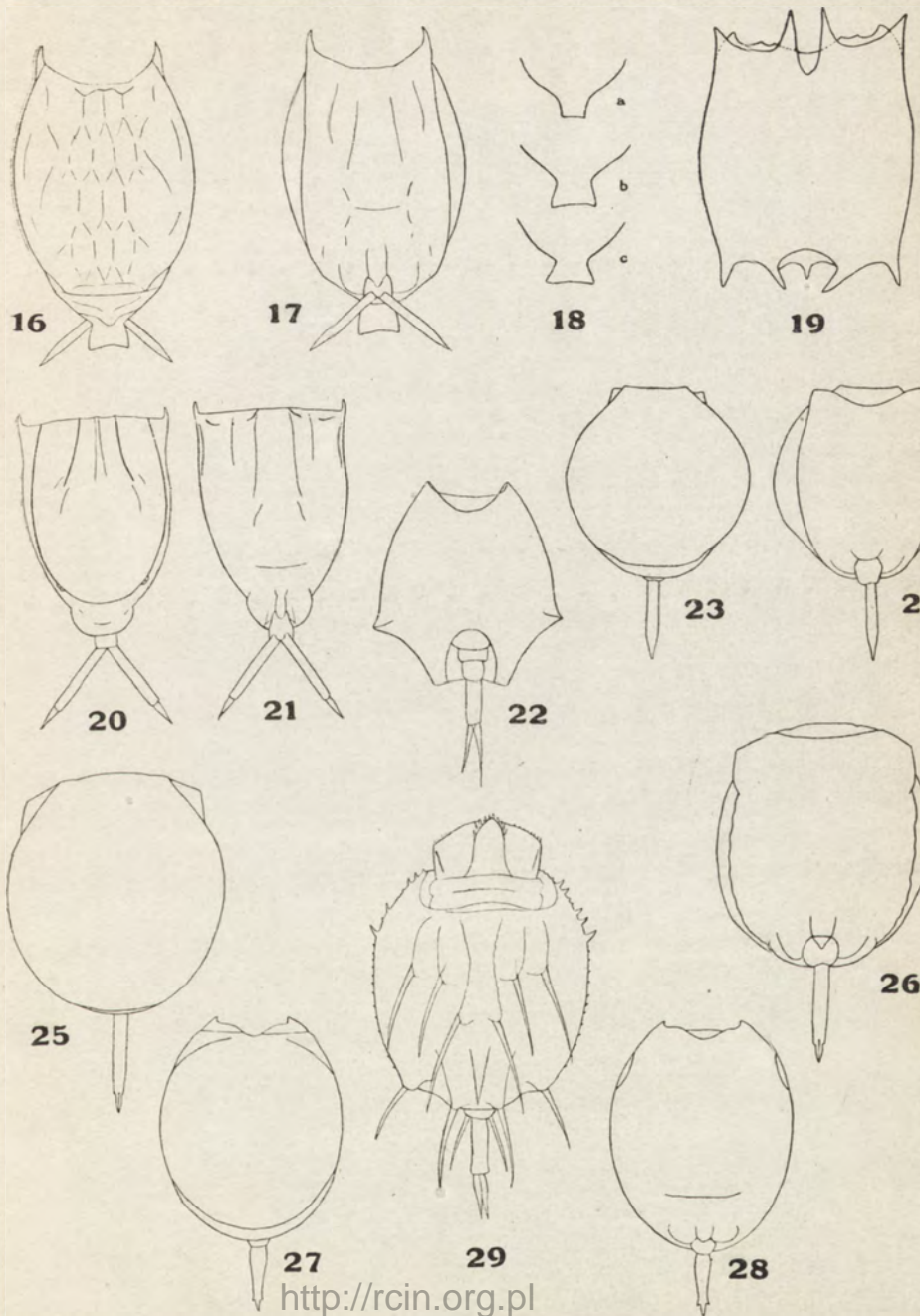
- Fig. 16.—*Lecane ohioensis* var. *gorroi* (Arévalo) vu du côté dorsal.
 Fig. 17.—*Lecane ohioensis* var. *gorroi* (Arévalo) " " " ventral.
 Fig. 18.—*Lecane ohioensis* (Herrick):

a) appendice caudal de la forme typique, provenant de la Pologne;

b) et c) appendice caudal de la var. *gorroi*, 2 exemplaires provenant du lac Albufera.

- Fig. 19.—*Brachionus polyacanthus* var. *micracanthus* (Arévalo).
 Fig. 20.—*Lecane crepida* Harring vu du côté dorsal.
 Fig. 21.—*Lecane crepida* Harring " " " ventral.
 Fig. 22.—*Lepadella ehrenbergi* (Perty) vu du côté ventral.
 Fig. 23.—*Monostyla arcuata* Bryce " " " dorsal.
 Fig. 24.—*Monostyla arcuata* Bryce " " " ventral.
 Fig. 25.—*Monostyla punctata* Murray " " " dorsal.
 Fig. 26.—*Monostyla punctata* Murray " " " ventral.
 Fig. 27.—*Monostyla stenroosi* Meissner " " " dorsal.
 Fig. 28.—*Monostyla stenroosi* Meissner " " " ventral.
 Fig. 29.—*Macrochaetus altamirai* (Arévalo) vu du côté dorsal.





[612.014.48 .88]

Reçu le 19 décembre 1930.

LES LOIS DU KINÉTOTROPISME

PAR

Romuald MINKIEWICZ

(Laboratoire de Biologie générale de l'Institut Nencki, Varsovie)

I. — PRÉLIMINAIRES

1. *Phénomène du Kinétotropisme animal.* — Bien des animaux appartenant aux groupes et classes les plus disparates, sont très sensibles à des objets (vivants ou morts) qui se meuvent dans le rayon de leur réceptivité visuelle, en y répondant par des translations de leur propre corps, soit positives (+), les rapprochant de l'objet mobile, soit négatives (—), tendant à les en éloigner.

A ce phénomène qui, par bien des côtés, est aisément assimilable à d'autres formes des tropismes (prenant la notion de « tropisme » au sens purement objectif et le plus large, sans y mettre une restriction théorique quelconque), j'assigne le nom de « *Kinétotropisme* » animal.

Considérant le phénomène d'une manière aussi vague, on ne voit pas d'abord parmi les nombreuses variables pouvant caractériser un objet en translation (telles : grandeur, forme, couleur, vitesse, distance), lesquelles seraient responsables de l'effet kinétotropique provoqué. Il s'agissait donc, tout d'abord, de faire ressortir ce qui serait essentiel et caractéristique du phénomène, et de déterminer nettement ce qui n'y serait qu'accessoire et contingent, et ce qui y serait commun à d'autres modalités des tropismes (le phototropisme, le chromatotropisme, le géotropisme, etc.) et, par conséquent, non-spécifique. Ce n'est qu'après avoir fait cette besogne préliminaire qu'on pouvait passer au stade ultérieur d'analyse, à savoir : procéder à établir des relations constantes, s'il y a lieu, entre les variables caractéristiques de l'excitant objectif et l'effet kinétotropique.

Justement, mes études expérimentales de ces dernières années, effectuées, de préférence, dans les conditions naturelles de l'existence des animaux, m'ont permis d'établir, dans le phénomène en question, une série de relations entre l'excitant et l'effet que je suis arrivé à analyser et à représenter sous forme de quelques lois, aussi simples que possible.

2. *Matériel.* — Bien que plus d'une constatation, relative à ce qu'on va trouver dans la suite, a pu être faite sur des animaux appartenant à telle ou autre des classes (entre autres, sur des Hyménoptères Sphégiens et Apiaires sur des Odonates, larves et adultes, sur des Araignées Salticides,

sur des Poissons de mer et d'eau douce, sur des Batraciens, sur des Oiseaux comme *Passer Domesticus*, etc.), ce n'est qu'une Ablette, *Leucaspius delineatus* Sieb⁽¹⁾, d'un côté, et une petite Mouche domestique, *Fannia canicularis* L.,⁽¹⁾ de l'autre qui ont fixé mon attention sur le phénomène du kinétotropisme, en me révélant son caractère particulier et sa portée éthologique et physiologique générale.

J'ai tous les fondements, il me semble, de considérer et de recommander les mâles dansants de *Fannia canicularis*, comme objet « classique » de ce genre d'études, très facile à expérimenter, se trouvant spontanément sous la main, dans les habitations durant une bonne moitié de l'année et ne demandant pas de soins quelconques.

3. *Méthode.* — La méthode employée dans mes expériences est des plus simples. Elle consiste, en principe, à faire mouvoir avec une vitesse voulue, un objet de forme, grandeur et couleur définies, attaché à un fil quelconque.

En pratique, c'était, de préférence (sauf des cas spéciaux), un objet sphérique n'offrant pas à la vision de l'animal d'indésirables variations de diamètre, lors des changements de position réciproques. Le plus facile et le plus maniable, c'est d'employer des boules de papier, afin de leur donner le plus de légèreté, fixées au bout d'une fine tige d'acier. La tige pourrait être droite ou bien coudée sous un angle de 90°, selon le besoin : droite, si l'on veut imprimer à la boule un mouvement rectiligne, coudée au cas de mouvement circulaire.

L'on fait mouvoir la tige soit à la main, tout simplement, soit, si l'on veut préciser la vitesse appliquée, à l'aide d'un mécanisme de translation ou de rotation. L'on peut varier le plan de translation de la boule, tantôt le faisant parallèle au plan sagittal de l'animal, tantôt perpendiculaire ou incliné de diverses façons.

Enfin, on peut expérimenter sur un animal en mouvement (un mâle dansant de *Fannia*, par exemple) ou au « repos actif » (R. MINKIEWICZ, 27, p. 35) (par exemple, un *Fannia* fixé sur une suspension, la tête en bas) ou bien encore, à l'état d'engourdissement ou de sommeil (par exemple, un mâle de *Fannia* se tenant immobile, la tête en haut).

II. — CONSTATATIONS NÉGATIVES (= LIMITATIVES)

1. La réaction kinétotropique d'un animal ne dépend pas de la qualité chromatique de l'objet en translation qui la provoque. Un changement de couleur le plus radical (par exemple, du blanc en noir, ou inversement) n'y a aucun effet : la réaction demeure invariable.

2. La réaction kinétotropique, en ce qu'elle a de caractéristique, ne dépend pas de la forme de l'objet en translation. Une substitution d'une

(1) Je tiens à remercier, à cette place, M. E. SÉGUY, du Muséum de Paris, d'avoir eu l'amabilité de vouloir vérifier ma détermination de la *Fannia canicularis* L., ainsi que M. TAD. WOLSKY, du Musée Zoologique Polonais, pour la détermination du *Leucaspius delineatus* Sieb.

forme fantastique, déchiquetée, à une forme sphérique ou ellipsoïdale de tout à l'heure, n'y fait rien, pourvu que les dimensions de l'objet soient du même ordre de grandeur.

3. La réaction kinétotropique, en ce qu'elle a de spécifique, ne dépend pas de la trajectoire décrite par l'objet en translation qui la déclenche. Le mouvement de celui-ci peut bien être rectiligne ou circulaire, pourrait être dirigé de haut en bas ou de bas en haut, de droite à gauche ou inversement, etc., sans que la réaction de l'animal subisse de ce chef un changement essentiel.

4. La réaction kinétotropique ne dépend pas, généralement parlant, de la position de repos ou de mouvement de l'animal considéré, pourvu qu'il soit actuellement apte à réagir, c'est-à-dire, qu'il ne soit pas dans une de ses périodes réfractaires. Ainsi, par exemple, un mâle de *Fannia canicularis* L. au cours de ses évolutions choréiques sous une suspension de la chambre réagira de la même façon qu'un mâle fixé, la tête en bas (sa position caractéristique de « repos actif »), sur un fil de verre de cette suspension.

III. — CONSTATATIONS POSITIVES (= AFFIRMATIVES)

A. — Lois des relations fondamentales (caractéristiques du phénomène).

5. Comme, au cas du chromatotropisme animal, ce n'est que la longueur d'onde λ (ou, si l'on préfère, la fréquence d'oscillation ν) du rayonnement qui, seule, représente le paramètre caractéristique objectif du phénomène (voir, R. MINKIEWICZ, 1906, 1908, 1912), bien qu'il y en ait d'autres (par exemple, celui de l'intensité du rayonnement) qui y exercent une influence considérable et même, dans certaines conditions, prépondérante, — de même, au cas du kinétotropisme, le paramètre objectif le plus caractéristique est donné par la vitesse angulaire V de l'objet en translation qui sert d'excitant, bien que ses deux autres paramètres, la grandeur de l'objet (r) et la distance (D) qui le sépare de l'organe de la vision de l'animal, y jouent eux aussi, un rôle fondamental, primant, parfois, le premier.

L'on aura donc à préciser dans la suite, en premier lieu, les relations kinétotropiques relevant du facteur « vitesse ».

6. *Première loi du kinétotropisme ou loi des vitesses (= loi de E. et P. Fischer* ⁽¹⁾). Première approximation. — La réaction kinétotropique R

(¹) Venant de prendre connaissance, grâce à l'aimable information de M. E. SÉGUY, de l'intéressant travail de MM. E. et P. FISCHER (« Observations et expériences sur les évolutions des mouches pendant le vol », *Bull. Biolog.* LXI, 1927, 396-427), où se trouvent, sur l'action de la vitesse, des données analogues aux miennes, je donne, en toute loyauté, à mon énoncé ci-dessus, le nom de *la loi de E. et P. Fischer*, bien que ces auteurs refusent, au phénomène en question, le caractère d'un tropisme, ce en quoi ils ont bien tort, comme l'on verra par la suite. Mais, MM. FISCHER n'ayant pas pris en considération ni l'action puissante des dimensions de l'objet, ni celle de sa distance, ce n'est qu'à cette première approximation de la loi, fort incomplète et applicable dans les limites fort restreintes, que leur nom pourrait être assigné.

(sa présence ou absence, son caractère positif ou négatif) est déterminée par la vitesse angulaire V de l'objet en mouvement, par rapport à l'organe de la vision de l'animal considéré. Elle change, quand la vitesse de l'objet change. Elle est fonction de la vitesse :

$$R = f(V) \quad (1)$$

Dans des conditions déterminées, la vitesse de l'objet étant très petite, la réaction kinétotropique n'aura pas lieu. Elle apparaîtra, quand la vitesse de l'objet atteindra une certaine valeur (= *seuil kinétotropique brut*) et — comme règle générale — elle portera alors le caractère négatif (—).

La vitesse augmentant encore, la réaction négative diminue; elle va changer de caractère (= de signe), devenant positive (+), quand la vitesse prendra une valeur suffisante (= *seuil kinétotropique différentiel*).

Puis, avec une certaine vitesse d'objet maxima, toute réaction de l'animal cessera définitivement (= 0). C'est la *limite supérieure de réceptivité kinétotropique* pour les vitesses.

Voilà la loi. Mais ce n'est qu'une première approximation. Sous cette forme un peu vague, la loi n'est vraie que pour des conditions toutes spéciales qu'un hasard pourrait, seul, réaliser. Car ceci fait abstraction de tous les autres paramètres d'un objet dans l'espace, excepté sa vitesse de translation. Ce qui demanderait, purement et simplement, qu'on tombe juste sur l'objet des dimensions appropriées et posé à une distance juste nécessaire. Or, la réalité biologique et expérimentale se trouve toute autre. Elle nécessite qu'on prenne état d'autres conditions, qu'on introduise, dans la formule, d'autres variables. Elle donne lieu à d'autres lois.

7. *Deuxième loi du kinétotropisme ou loi des distances* (formulation provisoire). — La vitesse de translation de l'objet considéré étant donnée, la réaction kinétotropique (sa présence ou absence, son caractère positif ou négatif) serait déterminée par la distance D qui sépare l'objet (ou le plan de sa translation), de l'organe visuel de l'animal. La réaction change, quand la distance change. Elle est fonction de la distance :

$$R = f(D) \quad (2)$$

Dans des conditions déterminées, quand la distance serait très petite, la réaction (R) aura toujours lieu et portera un caractère négatif (—). La distance de l'objet augmentant, la réaction changera de signe, devenant positive (+) à une valeur déterminée de celle-là (= *seuil kinétotropique différentiel*).

Puis, avec une distance maxima, la réaction tombe à un zéro définitif (= *limite supérieure de distance kinétotropique active*).

Donc, pour que notre première loi soit applicable sans restrictions, il faut que l'objet se meuve à une distance déterminée.

8. *Deuxième approximation de la loi des vitesses* (incomplète, elle aussi). — Avec une distance d'objet (ou du plan de sa translation) déterminée, la réaction kinétotropique sera fonction de la vitesse angulaire de l'objet, par rapport à l'organe visuel de l'animal :

$$R_D = f(V) \quad (3)$$

Mais, ceci ne serait vrai, encore, qu'à condition qu'on y fasse abstraction des dimensions (r) de l'objet considéré, ce qu'on n'a pas le droit de faire et, de facto, ne saurait faire d'aucune manière, les animaux réagissant naturellement à une foule d'objets mobiles dont la grandeur varie à l'infini.

Ce fait donne lieu à de nouvelles constatations positives qui demandent à être traitées à part, pour être introduites ensuite dans l'énoncé de la loi fondamentale.

9. *Troisième loi du kinétotropisme ou loi des dimensions* (énoncé provisoire). — La vitesse de translation de l'objet visé, ainsi que sa distance étant données, la réaction kinétotropique de l'animal (sa présence ou absence, son caractère positif ou négatif) serait déterminée par les dimensions (r) de l'objet. Les dimensions changées, la réaction change elle aussi. Elle est fonction des dimensions :

$$R = f(r) \quad (4)$$

Ses dimensions étant très petites, l'objet en translation ne provoquera (dans certaines conditions) aucune réaction de l'animal. Les dimensions de l'objet ayant atteint une certaine valeur, il se produira une réaction positive (= seuil kinétotropique différentiel).

Les dimensions augmentant encore, la réaction de l'animal changera de caractère, devenant négative (—). Et ceci sera une *limite supérieure de grandeur kinétotropique active*, au delà de laquelle la réaction ne changera plus de signe, demeurant négative (1).

Ainsi donc, pour que notre première loi (celle des vitesses) soit applicable sans restrictions, l'objet en translation doit présenter des dimensions déterminées.

10. *Troisième approximation de la loi des vitesses* (mais non définitive, encore). — Les dimensions actives (r) de l'objet en translation, ainsi que sa distance (ou celle de son plan de translation) par rapport à l'organe visuel de l'animal, étant données, la réaction kinétotropique (sa présence ou absence, son caractère positif ou négatif) sera déterminée par la vitesse angulaire de l'objet :

$$R_{r,D} = f(V) \quad (5)$$

Mais, ici encore, il y a des conditions à envisager et des développements à faire.

11. *L'interdépendance des facteurs « grandeur » (r) et « distance » (D)*. — Les facteurs r et D ne présentent pas des entités hermétiques « an und für sich », mais bien interdépendent l'un de l'autre, fort sensiblement.

Avec certaines dimensions très petites de l'objet, sa distance kinétotro-

(1) Mais, elle peut changer d'aspect éthologique, en devenant une fuite panique hors du champ d'observation et souvent, non suivie de retour. Un *Leucaspius* peut sauter de l'aquarium, un *Carassius* se sauver dans des touffes d'herbes ; un *Fannia* volera aux fenêtres ou dehors, etc. La même observation s'applique au cas de facteur « distance » (D), mais en relation inverse. La distance de l'objet devenant trop petite, l'animal prendra la fuite pour de bon.

pique active diminue si fort, pour toute vitesse de translation, qu'elle peut, pratiquement, tomber à zéro, c'est-à-dire, que l'animal ne réagira qu'au moment, où l'objet viendra le toucher. Inversement, les dimensions de l'objet croissant, la distance kinétotropique active augmente elle aussi, et pour toute valeur du paramètre V , c'est-à-dire, pour des réactions positives aussi bien que pour des négatives. Le seuil s'abaisse et la limite réactionnelle supérieure recule.

Réciproquement, plus la distance à laquelle l'objet se meut est grande, plus grandes seront, nécessairement, les dimensions kinétotropiques actives, tant pour des réactions négatives que pour des positives, et ceci pour toute vitesse de translation. Le seuil réactionnel monte, tandis que la limite supérieure recule.

Là, où un objet se mouvant avec une vitesse déterminée à une certaine distance, provoque une réaction positive (+) de l'animal, — un objet plus volumineux (les autres paramètres demeurant invariables) provoquerait une réaction négative (—), tandis qu'un objet de moindre taille que le premier, pourra rester sans aucun effet (= 0). De même, si un objet de certaines dimensions se mouvant avec une vitesse déterminée déclenche, à une certaine distance, une réaction positive (+) de l'animal, à une distance moindre il déclenchera une réaction négative (—), tandis qu'à une distance plus grande il demeurera sans effet (= 0).

Ceci dit, l'on est enfin en état de donner une formule définitive à nos lois du kinétotropisme.

12. *Énoncé définitif des lois fondamentales du kinétotropisme.* — Première loi, ou loi des vitesses:

$$R_{D,r} = f(V) \quad (5)$$

Deuxième loi, ou loi des distances :

$$R_{V,r} = f(D) \quad (6)$$

Troisième loi, ou loi des dimensions :

$$R_{V,D} = f(r) \quad (7)$$

Ceci sous condition que les variables V , r et D soient, toutes les trois supérieures à zéro :

$$V > 0, D > 0, r > 0.$$

13. *Formule totalisée des lois du kinétotropisme.* — A l'énoncé qui précède, l'on peut donner une forme plus condensée, plus générale, en résumant les trois lois ci-dessus en une seule formule totalisée que voici :

$$R = f(V, r, D) \quad (8)$$

où les interdépendances des trois variables objectives, *relativement à leur effet positif (+) seul*, se présentent de la sorte, que le rapport de D à r , ou réciproquement, ainsi que celui de V à r , ou réciproquement, relèvent de la *proportionnalité directe*, tandis que le rapport de V à D relève de la *proportionnalité inverse*.

Mais, avec ceci l'on n'a épuisé que les relations primordiales, fondamentales et caractéristiques du phénomène.

B. — *Lois des relations accessoires (non caractéristiques du phénomène)*

14. En admettant même une stabilité des paramètres spatiaux de l'objet en translation, servant d'excitant, la réaction kinétotrope de l'animal ne sera pas toujours nécessairement identique. C'est qu'elle dépend encore, sensiblement, des états internes de l'animal, ou plus strictement, des états physiologiques de son système ganglionnaire central.

Ces états neurologiques d'un animal kinétotrope relèvent d'une somme de facteurs, dont les uns sont de nature extrinsèque (E), les autres de nature plutôt intrinsèque (I).

15. *Facteurs extrinsèques des états kinétotropiques de l'animal.* — Il y a, pour le moins, trois facteurs extrinsèques (E) à envisager : a) *La lumière*, c'est-à-dire, l'intensité du jour (L_i), qui influe, sur une réaction kinétotrope, de deux façons : premièrement, en déterminant la valeur visuelle active des paramètres objectifs r et D à savoir, — moindre est l'intensité du jour, plus grandes doivent être les dimensions et moindre la distance de l'objet agissant ; deuxièmement, en déterminant le niveau de réactivité générale de l'animal qui demande un certain éclairage pour faire sortir d'engourdissement son système neuro-moteur central.

b) *L'état de l'atmosphère*, de la pression barométrique (A_p) surtout. Pendant un orage, par exemple, avec toutes les valeurs des paramètres V , r et D , la réaction kinétotrope d'une *Fannia canicularis* demeurera nulle.

c) *La température de l'ambiance* (T^0). Au-dessous d'une certaine température minima, le seuil kinétotrope, aussi bien spécifique (+) que brut (—) monte rapidement. Un mâle de *Fannia* cesse de réagir au voisinage de 12^0 C, quelles que valeurs qu'auraient eues les paramètres caractéristiques de l'objet en translation.

Aussi, pour éviter des mécomptes avec la réalité biologique, il faut avoir présent à l'esprit que, toutes choses égales, la réaction kinétotrope de l'animal peut échouer, si les facteurs extrinsèques (E) n'avaient pas été pris en considération. C'est ce qu'on pourrait représenter de la manière suivante :

$$R_{V,r,D} = f(E) \quad (9)$$

où E serait une somme des facteurs, tels que l'intensité de lumière (L_i), pression atmosphérique (A_p) et température (T^0) :

$$E = (L_i + A_p + T^0).$$

16. *Facteurs intrinsèques des états kinétotropiques de l'animal.* — En ce qui concerne l'influence des facteurs intrinsèques (I) sur les états physiologiques des centres nerveux et, partant, sur la réactivité kinétotrope

d'un animal, il y a lieu de prêter attention à trois d'entre eux, pour le moins, à savoir :

a) *Le rythme nyctéméral (N/H) spécifique.* Lié étroitement au rythme nyctéméral cosmique (surtout, à ce qui y relève de la lumière solaire) comme à sa cause première, le facteur N/H , dans sa réalité actuelle, se montre en être sensiblement affranchi, autonomisé, ce qui est aisé à démontrer chez bien des animaux disparates. Un changement de comportement vespéral, caractérisé, entre autres, par une chute brusque de réceptivité et de motricité bien des heures avant le coucher de soleil ; un engourdissement matinal durant fort longtemps dans la journée, en sont chez les Hyménoptères solitaires, par exemple, une expression objective des plus manifestes.

La réalisation du kinétotropisme pourrait, parfois, s'en ressentir beaucoup.

b) *Le passé réactionnel (P_R) de l'animal.* — Voici un facteur intrinsèque, vraiment puissant et qui comporte toute une série de modalités et de dépendances.

L'état actuel des centres nerveux, en ce qui concerne la réactivité kinétotropique de l'animal, dépend, *premièrement*, du nombre (N) et de la fréquence (f) des réactions qui l'ont immédiatement précédé ; *deuxièmement*, du nombre (N^1) et de la fréquence (f^1) des présentations d'excitant objectif qui ont précédé sa présentation actuelle ; *troisièmement*, du temps (t) écoulé depuis la dernière réaction kinétotropique et depuis la dernière présentation d'excitant ; *quatrièmement*, enfin, du rapport numérique (n) entre les valeurs actuelles des paramètres objectifs r et D et celles du passé kinétotropique immédiat.

Ainsi, pour ne citer que quelques exemples des plus communs, une répétition d'excitations, coup sur coup, peut amener un changement radical du *type de réaction*, soit, 1^o au cas le plus simple, un refus de réagir (un zéro réactionnel) malgré les valeurs normalement actives des paramètres V , r et D ; soit, 2^o un changement de position du corps de l'animal, identique à un passage subit dans une de ses courtes périodes d'engourdissement (un *Fannia canicularis*, par exemple, se mettant la tête en haut) ; soit, 3^o une fuite de l'animal hors du champ d'action de l'excitant, tantôt passagère, tantôt définitive.

Donc, même en condition pleinement hémérale (H), la réaction kinétotropique, toutes choses égales, dépend beaucoup du facteur « passé réactionnel » de l'animal :

$$R_H = j(P_R) \quad (10)$$

où P_R est une somme des divers composants ($N_R j + N^1_{exc} f^1 + t + n_{r,D}$) ci-dessus énumérés, dont le total a atteint une certaine valeur.

c) *La phase éthologique (φ).* — Une réaction kinétotropique peut changer d'aspect selon que l'animal (une femelle surtout) passe par telle ou telle autre des phases d'un cycle éthologique spécifique. Une femelle d'*Ammophila sabulosa* L. ne réagira pas de la même façon à un objet mobile qui se présenterait au commencement de ses travaux de forage, ou bien lors de

l'occlusion de son trou de nid. Une *Mellinus arvensis* L. (pour ne parler que des Hyménoptères solitaires), très réceptive aux objets volumineux en mouvement aux environs de sa butte à cheminée, l'est bien moins sur les terrains de chasse et y devient absolument insensible à la phase de piquer sa proie, son système ganglionnaire étant alors entièrement monopolisé (voir R. MINKIEWICZ, 29, p. 6) sur une seule qualité réceptive, sur un seul complexe d'actions à réaliser.

Quant aux facteurs intrinsèques tels que race, espèce, période évolutive etc., leur influence sur le phénomène du kinétotropisme, quelque grande qu'elle pourrait être, sort du cadre de notre problème, étant d'un ordre tout différent et ne pouvant varier au cours d'expériences, ni changer d'action d'un moment à l'autre.

17. *Résumé des lois du kinétotropisme, dans leur ensemble définitif.* — En résumant tout ce qui vient d'être développé, sur les relations fondamentales et caractéristiques du phénomène aussi bien que sur celles qui y sont additionnelles et non spécifiques, en une formule condensée et totalisée, l'on arrive à l'expression suivante:

$$R = f(V, r, D, \Sigma) \quad (11)$$

Les variables V, r, D sont autant de paramètres objectifs d'un corps en translation servant d'excitant ($V =$ vitesse, $r =$ grandeur, $D =$ distance), tandis que la variable Σ représente le total d'états neurologiques intimes de l'animal considéré, étant fonction de la somme de facteurs extrinsèques (E) et intrinsèques (I):

$$\Sigma = f(E + I)$$

Les variables E et I sont, à leur tour, des sommes algébriques d'une série de composants que voici :

$$E = (L_i + A_p + T^o)$$

$$I = (N/H + P_R + \varphi)$$

où $L_i =$ intensité de la lumière du jour, $A_p =$ pression atmosphérique, $T^o =$ température de l'ambiance; N/H représente le rythme nyctéméral, $\varphi =$ la phase éthologique de l'animal et $P_R =$ le passé réactionnel de l'animal, très complexe lui-même, à savoir :

$$P_R = (N_{Rf} + N_{exc} f^1 + t + n_{r,D})$$

N_{Rf} étant le nombre et la fréquence des réactions kinétotropiques immédiatement précédentes, $N_{exc} f^1 =$ nombre et fréquence des présentations d'excitant, $t =$ temps écoulé depuis les dernières réactions (resp. les dernières présentations d'excitant), et $n_{r,D} =$ rapport entre les valeurs actuelles des paramètres « grandeur » et « distance » et celles des réactions (ou présentations) précédentes.

Ainsi, l'on ne pourrait étudier avec certitude une relation entre la vitesse de translation d'un objet et la réaction kinétotropique provoquée chez un animal, qu'en s'assurant de l'identité foncière des conditions qui découlent de la formule totale précitée. Ce n'est que si Σ est normal et les paramètres r et D demeurent invariables, que la formule $R = f(V)$ de notre première loi répondra à la réalité expérimentale. Autrement parlant, la loi des vitesses, la plus caractéristique du phénomène, n'est pleinement vraie qu'étant exprimée comme ceci :

$$R_{\Sigma,r,D} = f(V) \quad (12)$$

IV. — REMARQUES FINALES

18. *Vitesse, trajectoire et amplitude de l'excursion kinétotropique de l'animal.* — Tout le long de l'exposé de nos lois nous n'avons parlé que de la présence ou absence de la réaction kinétotropique, et de son caractère positif ou négatif. Il n'y était pas question, ni de la vitesse du mouvement de l'animal ni de l'amplitude ou de la trajectoire du chemin parcouru. C'est que ces composants de la réaction ne sont pas caractéristiques du phénomène et partant, ne montrent pas de relations univoques, traitables en lois, avec les facteurs qui le déterminent.

Ainsi, la trajectoire de l'excursion kinétotropique d'un animal ne paraît pas dépendre des paramètres V , r et D de l'objet en translation. Le chemin parcouru par l'animal ne dépend pas du facteur objectif « vitesse » ; quant à sa dépendance des facteurs « grandeur » et « distance », elle paraît être fort complexe : pour le premier, elle est en rapport de proportionnalité directe lors d'une réaction négative et en rapport inverse, lors d'une réaction positive ; pour le second, c'est le contraire qui y a lieu (rapport direct, au cas de réaction positive ; rapport inverse, au cas de réaction négative).

Enfin, les relations de la vitesse du mouvement kinétotropique, avec les trois facteurs objectifs, se montrent plus complexes encore, changeant non seulement avec le signe (+ ou —) de la réaction, mais même au cours d'une excursion de l'animal. La vitesse du mouvement de l'animal paraît beaucoup dépendre du facteur « grandeur » de l'objet, surtout au cas de réaction négative, où elle se montre en rapport direct avec lui.

Au même cas de réaction négative, elle est en rapport inverse avec les valeurs du facteur « distance », et ne paraît pas dépendre de celui-ci au cas de réaction positive. Quant au facteur « vitesse » de translation de l'objet, la vitesse de l'excursion de l'animal ne paraît en dépendre qu'au cas de réaction positive, mais ici, pour un objet assez volumineux, elle ira en diminuant à mesure que l'animal s'approche de celui-ci.

Mais ceci ne repose, d'ailleurs, que sur des observations sommaires n'étant d'aucune importance pour le problème que nous nous sommes proposé de traiter.

19. *Le kinétotropisme comme méthode d'études.* — Une simplicité du dispositif expérimental ; une facilité de pouvoir faire varier, avec une gradation et précision voulues, les valeurs relatives des trois paramètres fonda-

mentaux de l'excitant objectif; une non moindre facilité de provoquer, à tout instant, la permutation de réaction positive (+) en négative (—) ou inversement, — tous ces avantages font du phénomène de kinétotropisme un champ d'études particulièrement indiqué à qui voudra s'occuper de physiologie générale des tropismes.

D'autre part, les facteurs objectifs V , r et D (= vitesse, grandeur et distance) étant, tous trois, d'un ordre optique et spatial, voici donc une excellente méthode, en faisant varier leurs rapports réciproques (et on peut le faire, à partir du zéro et jusqu'à l'infini, presque), d'étudier la vision objective des animaux inférieurs (insectes, araignées, etc.), en tant, du moins, qu'elle se manifeste dans leurs réactions motrices. La possibilité de substitution des facteurs D , r et V , les uns à la place des autres, sans en faire changer l'effet kinétotropique, n'en dit-il pas déjà beaucoup ?

Les mêmes avantages du kinétotropisme, comme méthode d'études, permettent de traiter encore un problème d'allure toute générale. Les seuils réactionnels d'un facteur objectif, demeurent-ils constants lors des changements de caractère d'une réaction, de positive en négative et inversement, ou bien dépendent-ils du sens de changement, étant autres pour un passage de (+) en (—) que pour celui de (—) en (+) ? En d'autres termes, la réceptivité kinétotropique d'un animal se trouve-t-elle la même au cas des valeurs de paramètre montantes qu'au cas des celles baissantes, ou bien serait-elle conditionnée par la direction de leur variation ? Ce serait l'occasion de soumettre la loi de Weber-Fechner à une nouvelle vérification sous un jour nouveau.

20. *Les degrés de réaction et le seuil kinétotropique absolu.* — Dans ce qui vient d'être dit, ainsi que tout le long de notre étude, l'on avait affaire toujours à des *seuils relatifs*, tantôt bruts, tantôt différentiels, les valeurs liminaires des facteurs objectifs V , r et D ayant été considérées par rapport à une réaction kinétotropique développée (= manifestée par une translation de l'animal).

Mais, au voisinage du zéro kinétotropique, il y aurait lieu de distinguer plusieurs degrés de réaction, non développée en translation de l'animal, néanmoins réelle et ayant ses caractéristiques motrices particulières. Pour un *Fannia canicularis* L. au « repos actif », ces degrés inférieurs de réactions kinétotropique se présentent, dans leur ordre successif croissant, comme ceci : un mouvement de tête, une trépidation d'accroupissement, un détachement momentané de la première paire des pattes, un détachement des deux premières paires des pattes. Pour un poisson (une ablette, *Lêucaspis delineatus* Sieb.), ce serait : un mouvement d'yeux, une immobilisation momentanée des nageoires, une courbure de corps, un demi-tour.

Ainsi, s'il était nécessaire de parler du seuil kinétotropique absolu, ceci ne pourrait avoir lieu que par rapport au premier et minime degré de réaction. Et alors, il n'y aurait plus à distinguer entre un seuil différentiel et un seuil brut, la réaction, à ce degré, ne pouvant présenter ni caractère positif ni négatif manifestes.

TRAVAUX CITÉS

FISCHER, E. et P. Observations et expériences sur les évolutions des mouches pendant le vol. *Bull. Biolog.*, 1927, LXI, 396-427. — MINKIEWICZ, R. Sur le chromotropisme et son inversion artificielle. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1906, CXLIII, n° 21. — Chromotropism and phototropism. *Journ. of Neurol. a. Compar. Psychol.*, 1907, XVII, n° 1. — L'apparition rythmique et les stades de passage de l'inversion expérimentale du chlorotropisme des Pagures. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1908, CXLVII, n° 24. — Une expérience sur la nature du chromotropisme chez les Némertes. *Ibid.*, 1912, CLV, n° 3. — Potentialité autochromatique de l'œil humain : Chromatentopsie autogène, endogène et exogène. 1^{re} partie : Au seuil de la perceptibilité. *Trav. Instit. Nencki* (Varsovie) 1927, IV, 3, n° 61, 1-64. — Les lois du polybolisme nerveux et la définition physiologique des névroses hystériques et psychasténiques. *Recueil de trav. offert à E. Flatau* (Varsovie), 1929, 444-463 (1-22 du tiré à part).

Romuald Minkiewicz. Les lois du kinétotropisme. (Prawa kinetotropizmu). Arch. internat. de Physiol. Vol. XXXIV. fasc. 1 (1931).

I. Na pojawiające się w polu widzenia przedmioty w ruchu (żywe lub martwe), zwierzęta licznych grup i klas odpowiadają własnym ruchem postępowym, już to dodatnim (+), zbliżającym je do przedmiotu, już to ujemnym (-), oddalającym je odeń. Zjawisku temu nadaję miano „kinetotropizm“ i w drodze badań doświadczalnych, przeprowadzonych głównie nad samcami tanecznymi muszki *Fannia canicularis* L., wyanalizowuję jego zależności charakterystyczne i prawa niemi rządzące. Za przedmiot w ruchu służyły mi głównie kule papierowe, osadzone na cienkich prętach stalowych.

II. Stwierdzenia ograniczające. Reakcja kinetotropijna zwierzęcia nie zależy od jakości barwnej, ani od kształtu wywołującego ją przedmiotu. W istotnej swej treści nie zależy również od drogi (trajektorji) przedmiotu ani od tego, czy zwierzę jest samo w ruchu czy w bezruchu (byle nie przechodziło wtedy fazy bezwładu spoczynkowego).

III. Stwierdzenia dodatnie. A. Prawa zależności podstawowych (charakterystycznych dla zjawiska):

1. Prawo szybkości (zwane przeze mnie prawem E. i P. Fischerów), dające się, po kilku kolejnych etapach przybliżeń, sformułować tak: przy danych wymiarach (r) przedmiotu, poruszającego się kątowno w płaszczyźnie o danej odległości (D) od organu wzroku zwierzęcia, reakcja kinetotropijna R , mianowicie jej obecność czy brak, jej charakter dodatni czy ujemny, jest określana przez szybkość kątową (V) przedmiotu: $R_{r, D} = f(V)$.

2. Prawo odległości, w sformułowaniu ostatecznym, po kilku przybliżeniach, głosi: przy danej szybkości kątowej ruchu (V) i przy danej wielkości (r) przedmiotu, reakcja kinetotropijna zwierzęcia jest determinowana przez odległość (D) płaszczyzny ruchu przedmiotu od organu wzroku zwierzęcia: $R_{r, V} = f(D)$.

3. Prawo wymiarów, wreszcie, została w podobny sposób zależność reakcji kinetotropijnej, przy danej szybkości kątowej i danej odległości płaszczyzny ruchu przedmiotu, od wymiarów (r) przedmiotu: $R_{V, D} = f(r)$.

B. Prawa zależności wtórnych (dla zjawiska niecharakterystycznych, niemniej życiowo i badawczo ogromnie ważnych). Idzie tu o stany nerwowe ośrodkowe zwierzęcia, zależne, popierwsze, od czynników zewnętrznych (E), jak ciśnienie powietrza (A_p), temperatura otoczenia (T°); zwłaszcza siła oświetlenia (L_i), określająca z jednej strony, wartość absolutną parametrów czynnych przedmiotu

(r i D), z drugiej, stopień pobudliwości ogólnej zwierzęcia; — powtóre, od czynników wewnętrznych (I), z których trzy przynajmniej muszą być brane pod uwagę, mianowicie: swoista dla każdego gatunku okresowość dziennie-nocna (N/H) pobudliwości, poważnie, w godzinach rannych i przedwieczornych zmieniająca reakcyjność zwierzęcia; następnie, najbliższa przeszłość kinetotropijna (P_R) zwierzęcia, określona przez liczbę i częstotliwość pobudzeń i reakcyj, oraz przez stosunek wielkości parametrów przedmiotowych obecnych do wielkości tychże parametrów w reakcjach poprzedzających; no i wreszcie, faza etologiczna, jaką osobnik w danym momencie przechodzi.

By nie wejść w rozdzwięk z rzeczywistością, suma wszystkich tych czynników, zewnętrznych i wewnętrznych ($E + I$), określająca stan ośrodkowy kinetotropijny (Σ) zwierzęcia, uwzględniana być musi. Całkowity tedy determinizm reakcji kinetotropijnej zwierzęcia będzie ujęty przez wzór: $R = f(V, r, D, \Sigma)$.

IV. Szybkość, rozmach (amplituda) i droga spowodowanej wycieczki (ekskursji) zwierzęcia nie stanowią cech charakterystycznych reakcji kinetotropijnej i mają inny, nieraz bardzo zawyły związek zależności z parametrami przedmiotowymi V , r i D , częściowo zaś są od nich niezależne.

W reakcjach kinetotropijnych należy wyróżniać: granicę górną pobudliwości zwierzęcia na wielkość danego czynnika przedmiotowego, np. szybkości kątovej V ; próg reakcji ujemnej ($-$), próg różniczkowy reakcji dodatniej ($+$), wreszcie próg kinetotropijny absolutny, gdzie reakcja, nie rozwinięta w formę ruchu postępowego zwierzęcia, wyraża się w dostrzegalnym drgnięciu zwierzęcia, wzgl. w lekkiej zmianie pozycji któregoś z jego narządów.

R. Minkiewicz.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(M. NENCKI-Institut für experimentelle Biologie Warschau.)

Die Vertikalbewegungen von *Paramecium caudatum*.

III. Polemisches und Experimentelles.

Von

Jan Dembowski.

(Hierzu 6 Textfiguren.)

In zwei Publikationen (1929) verteidigte ich die Ansicht, daß Paramäcien hinterlastig sind und ich suchte darauf deren vertikale Bewegungen zurückzuführen. An vergrößerten homogenen *Paramecium*-Modellen aus Plastilin, deren Absinken beobachtet wurde, habe ich nachgewiesen, daß der üblichen Schleudermethode in sich verengenden Röhrcchen wichtige Fehlerquellen anhaften, welche sie zur Entscheidung über die Lage des Gleichgewichtszentrums im Körper des Infusors ungeeignet machen.

Ferner fütterte ich die Tiere mit schwerem BaCrO_4 und schleuderte sie in breiteren Röhren. Bei den sofort darauf fixierten Infusorien waren die Ba-Vakuolen vorwiegend (bei 91,7 Proz. aller Tiere) im Hinterende gesammelt, was beweist, daß dieses Ende während des Schleuderns nach außen gerichtet war. Solche Tiere mit künstlich beschwerten Hinterenden zeigten eine auffallend einheitliche und energische gerichtete Bewegung nach oben. Die wenigen dagegen (3,5 Proz.), bei welchen das Zentrifugieren zur Belastung des vorderen Körperendes führte, schwammen vorwiegend nach unten.

Starke Kühlung (-1^0) bedingt eine bedeutende Kontraktion des Zelleibes, wobei das Vorderende oft keulenförmig aufgetrieben erscheint. Die Tiere werden auch nach solcher Behandlung vor-

wiegend mit den Vorderenden nach außen abgeschleudert. Ähnliche Resultate lieferten die Lösungen von NaOH, in welchen sich das Hinterende verschmälert (Zipfelbildung). Das Schleudern drängt alsdann die Ba-Vakuolen nach vorn. Das Zeichen der Reaktion ändert sich den Formveränderungen parallel, was zugunsten der mechanischen Theorie (VERWORN) spricht.

Die Erscheinung der „Zentrotaxis“ (KOEHLER) vermochte ich nicht zu beobachten. Vielmehr waren meine Tiere nach dem starken Zentrifugieren stets bestrebt nach oben zu schwimmen bzw. sich gleichmäßig zu zerstreuen und ihre tatsächliche Schwimmrichtung hängt wesentlich davon ab, welcher Weg ihnen offen steht.

Die Voraussetzung der mechanischen Theorie ist in der Hinterlastigkeit von *Paramaecium* gegeben. Die Theorie gilt jedoch nur für spezielle künstliche Bedingungen, aber für ein normales Tier „stellt das Überwiegen des Hinterendes nur ein feines Mittel der Unterscheidung zwischen oben und unten dar“ (1929, p. 128). Die Gravitation ist an sich unvermögend dem Infusor, sofern es sich um normale Bedingungen handelt, eine gerichtete Bewegung aufzuzwingen. Der Geotropismus, als eine Zwangsbewegung, ist auch bei einem solchen Tier nicht vorhanden.

In einer vor kurzem erschienenen interessanten Arbeit wendet sich KOEHLER (1930) gegen die Beweiskraft meiner Argumente. Er erhält seine früheren Resultate aufrecht und er vertritt die Ansicht, daß die Statocystentheorie die beste Erklärung der Vertikalbewegungen von *Paramaecium* liefert.

Ich habe nun die wichtigsten meiner Versuche wiederholt und ich muß sagen, daß ich an meiner Formulierung der Schlüsse nichts wesentliches zu ändern habe. Indem zugleich die Untersuchungsmethode vielfach vervollkommnet wurde, habe ich einige interessante neue Resultate zu verzeichnen. Die ganze theoretisch wie experimentell so schwierige Frage nach den Ursachen der geotropischen Bewegung bietet ein großes wissenschaftliches Interesse und es dürfte, wie ich glaube, von einigem Nutzen sein die alten Kontroversen im neuen Zusammenhange zu besprechen.

Nur noch eine Bemerkung. Ich muß gestehen, daß ich trotz der anscheinend gegenteiligen Meinung KOEHLER'S keinen triftigen Grund sehe „Geotaxis“ statt „Geotropismus“ zu schreiben. Die zoologische Nomenklatur bleibt von der botanischen unabhängig und zudem haben wir auf diesem Gebiete die klassische Tropismentheorie. Wenn sich die moderne Kritik fast durchweg gegen die LOEB'SCHE Auffassung wendet, so darf dabei nicht vergessen werden,

daß die Kritik lediglich den ungenügenden Erklärungswert der Tropismenlehre, nicht aber das Nicht-Vorhandensein der zwangsmäßigen, auf physikalisch-chemischer Grundlage ablaufenden Bewegungsreaktionen feststellt. Die LOEB'schen Tropismen wirken in den Organismen und sie erklären uns einen guten Teil ihres Verhaltens. Es ist zugleich ganz klar, daß neben den Tropismen viele andere und zum Teil bedeutend wichtigere Ursachen an dem Zustandekommen gerichteter Reaktionen mitspielen. Indem ich das Wort eben im klassischen Sinne anwende, möchte ich auch die klassische Terminologie beibehalten. Übrigens ist eine Verständigung darüber noch lange nicht erreicht worden.

Ich beginne mit den Beweisen KOEHLER's zugunsten der Statocystentheorie. In der Hauptsache sind es deren zwei: die „Zentrotaxis“ und das Verhalten der Tiere im magnetischen Kraftfelde.

Die „Zentrotaxis“.

Unter diesem Namen beschrieb KOEHLER bekanntlich eine eigentümliche Reaktion. Nach einer kurzen und starken Zentrifugierung wandern die Paramäcien in der Richtung der Zentrifugenachse, und zwar ganz unabhängig davon, welche Lage im Raum das Zentrifugeröhrchen einnimmt. Im senkrechten Rohr wandern die Tiere nach oben, im verkehrt senkrechten nach unten, im horizontalen horizontal zentralwärts. Diese Bewegung ist streng gerichtet und sie erfolgt mit vergrößerter Geschwindigkeit, ist aber von kurzer Dauer. Bald weicht die „zentrotaktische“ Reaktion der gewöhnlichen geotropischen. Die Erscheinung bildet den Hauptbeweis der Statocystentheorie.

In seiner neueren Schrift erklärt KOEHLER (1930) meine abweichenden Resultate durch ein ungenügend rasches Manipulieren beim Abnehmen des Röhrchens von der Zentrifuge, durch Verwendung weniger dichter Kulturen sowie durch ungenügende Tourenzahl. Tatsächlich erhielt er unter Beibehaltung eben dieser Bedingungen auch meine Resultate.

Die Versuche habe ich von neuem aufgenommen. Die Methode KOEHLER's habe ich im Sinne seiner Empfehlungen noch weiterhin vervollkommnet, indem ich die Zentrifuge horizontal befestigte und in vertikaler Ebene drehte, was sich ganz einfach durch Anbringung derselben an der ausgezogenen Schublade des Arbeitstisches erzielen läßt. Es wird dann möglich das Röhrchen zur Beobachtung in allen kritischen Stellungen: senkrecht, verkehrt senkrecht und

horizontal, an Ort und Stelle zu belassen, ohne dasselbe abnehmen zu müssen. Meine Versuchsanordnung war im einzelnen die folgende.

Die Tiere stammten aus einer dichten auf Heuaufguß gezüchteten Kultur. Zu Versuchszwecken wurden sie mit einer Pipette von dem Adhäsionsring, welcher sich stets in der Nähe der Flüssigkeitsoberfläche im Kulturgefäß bildete, genommen und verschieden lange Zeit vor dem eigentlichen Versuch (5 Minuten bis 24 Stunden) in Ruhe belassen. Die Zentrifugeröhrchen waren 5 cm lang, deren Innenweite betrug 2,6 mm. An einem Ende waren sie zugeschmolzen, am anderen offen. Die Röhrchen befestigte ich an einem Hämatokriten. Der Radius desselben betrug 77 mm, der Abstand der Zentrifugenachse von dem zentralen Rohrende 27 mm. Die Tourenanzahl meiner Handzentrifuge konnte bis 6000 in der Minute betragen, jedoch wurden die meisten Versuche bei 3000 in der Minute ausgeführt. Die Dauer des Schleuderns betrug meist 1 Minute. Nach dem Schleudern wurden die Röhrchen möglichst rasch in gewünschter Lage aufgehalten und an Ort und Stelle untersucht.

Das Ergebnis der mehrmals wiederholten Versuche war stets das gleiche. Nach dem Anhalten der Zentrifuge sieht man tatsächlich dichte Paramäcienscharen, welche sich zentralwärts begeben, und zwar in sämtlichen Lagen des Röhrchens. Diese „zentrotaktische“ Bewegung ist von kurzer Dauer. Im verkehrt senkrechten Rohr erfolgt schon nach 8—10 Sekunden eine Umkehr und die Tiere richten sich allmählich nach oben. Nur ganz vereinzelte Exemplare erreichen das untere (zentrale) Rohrende. Im senkrechten Rohr bilden sie eine dichte negative Ansammlung. In dem horizontalen erreichen nur wenige Tiere das zentrale Ende und nachdem dieses geschehen ist, sind die Infusorien im ganzen Röhrchen gleichmäßig zerstreut.

Die Anfangsreaktion dürfte somit der Erscheinung entsprechen, welche KOEHLER als „Zentrotaxis“ bezeichnete. Nimmt man jedoch das Mikroskop zur Hand, so erscheint die ganze Reaktion im neuen Lichte. Mit Hilfe eines horizontal gestellten Binokulars läßt sich bei etwa 30facher Vergrößerung die Bewegung in allen Einzelheiten studieren.

a) Senkrecht es Rohr. Nach dem Anhalten des Hämatokriten erfolgt eine streng gerichtete Bewegung nach oben: die Tiere schwimmen geradlinig, ohne an die Rohrwände anzustoßen. Das ist eine typische negativ geotropische Reaktion. Das Zentrifugieren hatte bei den Tieren die schweren Einschlußkörper nach

hinten befördert und das nunmehr stark belastete Hinterende bedingte eine vertikale Einstellung der Paramäcien. Das Vorhandensein einer „Zentrotaxis“ ist in diesem Falle unbewiesen.

b) Verkehrt senkrecht Rohr. Die Tiere begeben sich nach dem Anhalten der Zentrifuge in einer dichten Schar nach unten, aber ihre Bahn ist niemals eine geradlinige. Vielmehr ist die Schwimmrichtung eine schwankende, was sich allmählich verstärkt. Schließlich drehen die Protozoen um und sie begeben sich nach oben. Das geschieht höchstens nach 10 Sekunden, die in dieser Zeit zurückgelegte Wegstrecke beträgt etwa 20 mm. Nur ganz vereinzelte Exemplare schwimmen weiter nach unten. Vom Standpunkte der mechanischen Theorie ist dieses Verhalten nicht nur verständlich, sondern geradezu notwendig. Das Zentrifugieren bedeutet einen starken mechanischen Reiz, welcher von den Tieren durch rasche Bewegungen beantwortet wird. Nur der Weg nach unten bleibt offen und er wird auch eingeschlagen. Denn wohin sonst sollten sich ja die Tiere begeben? Die an einem Rohrpunkte zwangsweise gesammelten Infusorien zerstreuen sich einfach. Dabei tritt aber sofort die Hinterlastigkeit ins Spiel. Indem das Hinterende schwerer ist, befindet sich der Körper eines nach unten eilenden *Paramecium* im Zustande des labilen Gleichgewichtes. Hieraus ergibt sich die schwankende Schwimmrichtung. Nach 10 Sekunden aber ist die Nachwirkung des mechanischen Reizes teilweise abgeklungen, die Bewegung wird nachgewiesenermaßen langsamer und das stark überwiegende Hinterende bewirkt eine Drehung des Zelleibes mit dem Hinterende nach unten. Wenn einzelne Individuen doch nach unten gelangen, so habe ich doch früher beschrieben und mit Zahlen belegt (1929, p. 112 ff.), daß während des Zentrifugierens einzelne Infusorien, wahrscheinlich zwischen anderen gepreßt, sich nicht der Gewichtsverteilung gemäß umdrehen können. Bei solchen Tieren gelangen die schweren Einschlußkörper in das Vorderende, wodurch die Tiere vorderlastig werden.

Der Unterschied im Bewegungskarakter der Paramäcien im senkrechten und im verkehrt senkrechten Rohre ist so deutlich, daß er keine Zweifel aufkommen läßt. Die Reaktion des Sich-Zerstreuens sowie die gesteigerte Schwimmgeschwindigkeit sind den beiden Röhren gemeinsam, aber im senkrechten Rohr summiert sich diese Wirkung mit der Wirkung der Hinterlastigkeit, wogegen im verkehrt senkrechten Rohr sich die beiden Wirkungen entgegenarbeiten. Auch in diesem Falle bleibt die „Zentrotaxis“ unbewiesen.

c) Horizontales Rohr. Auch hier schwimmt eine dichte Infusorienmasse zentralwärts. Wenn wir jedoch das Rohr nicht von oben, sondern in horizontaler Richtung beobachten, so ist es leicht zu bemerken, daß die Tiere niemals geradlinig schwimmen. Wie von mir früher angegeben, beschreiben sie ziemlich regelmäßige Bogenkurven, indem sie wiederholt an die obere Wand des Rohres anprallen. Und nochmals könnte vom Standpunkte der mechanischen Theorie die Bewegung keine andere sein. Das stark gereizte Tier begibt sich in horizontaler Richtung, weil ihm nur dieser Weg offen steht. Aus rein mechanischen Gründen muß in diesem Falle die Hinterlastigkeit viel wirksamer sein, als im Falle des vertikalen Schwimmens. Das Hinterende überwiegt und es bedingt eine Drehung des Körpers mit dem Hinterende nach unten. Das Tier wendet sich nach oben, doch bevor die vertikale Einstellung erfolgen konnte, stößt es an die obere Wand des Röhrchens. Es erfolgt eine Reflexion, *Paramaecium* schwimmt eine kurze Strecke schief nach unten, und wiederum krümmt sich dessen Bahn nach oben aus, wodurch ein zweiter Zusammenstoß eintritt usw. Es ist klar, daß das Tier nicht eine „zentrotaktische“, sondern eine geotropische Bewegung ausführt, nur wird es an derselben von der oberen Rohrwand behindert.

Nach KOEHLER ist es aber unter Beibehaltung seiner Versuchsbedingungen keine Rede vom Bogenschwimmen, „vielmehr rasten sie geradlinig und parallel ohne Wandberührung die wagerechte Rohrlänge entlang bzw. die verkehrt senkrechte hinab“ (1930, p. 300). Ich glaube der Widerspruch erklärt sich dadurch, daß KOEHLER zu viele Tiere nahm. Wenn die wandernde Schar zu dicht ist und wenn sich die Tiere gegenseitig verdecken, wird es sehr schwer, die Bahn des Einzeltieres zu verfolgen. Man sieht gewissermaßen eine Resultante der allgemeinen Bewegung, welche die Geradlinigkeit vortäuscht. Sobald man aber ein bestimmtes Infusor im Auge behält, sieht man die Bögen mit aller Klarheit.

In meiner früheren Arbeit habe ich geschrieben: „Hätte die Rohrwand am Punkte, wo das *Paramaecium* dieselbe berührt, eine nach oben führende Öffnung, so würde sich das Tier selbstverständlich nach oben begeben, also eine negativ geotropische Reaktion ausführen“ (1929, p. 122). Diesen Versuch habe ich nunmehr tatsächlich vorgenommen. Ein Glasrohr von 8 mm Innenweite und 67 mm Länge war an beiden Enden zugeschmolzen. In der Nähe des einen Endes war es mit einem kurzen Stück eines engeren Rohres (6 mm Innenweite) rechtwinklig verbunden, wie es die Fig. 1 anzeigt. Das

ganze füllte ich mit dichter Paramäcienkultur bis zum oberen Rande des Seitenrohres. Der Apparat wurde auf der horizontalen Drehschreibe einer elektrischen Zentrifuge befestigt, und zwar so, daß das weitere Rohr horizontal in der Richtung des Drehradius lag, das kleinere aber vertikal nach oben weiste und sich an dem der Peripherie näheren Ende des größeren Rohres befand. Während des Schleuderns muß man das kleinere Rohr mit einem Stöpsel verschließen, um das Verspritzen der Flüssigkeit zu vermeiden. Nach dem Schleudern nahm ich den Stöpsel heraus, was übrigens für das Ergebnis belanglos ist. Nach 1 Minute des Schleuderns (2000 Touren in der Minute) sah ich stets, wie die Infusorien, welche in die kurze Sackgasse des weiteren Rohres abgedrängt waren, sich in

dichter Masse in das vertikale Röhrrchen begaben, um an der freien

Flüssigkeitsoberfläche eine dichte negative Ansammlung zu bilden. Nur ganz vereinzelte Exemplare schwammen dem weiten Rohre entlang. Es ist noch dazu zu bemerken, daß die meisten Tiere einen regelmäßigen Bogen beschrieben und in das vertikale Rohr gelangten, ohne an die Rohrwände anzustoßen.

Hier hatten die Tiere zwischen einer „zentrotaktischen“ und einer geotropischen Schwimmrichtung zu wählen, und sie haben praktisch alle die geotropische gewählt! Vom Standpunkte der mechanischen Theorie ließe sich dieses Verhalten einfach voraussagen, und tatsächlich wurde es von mir während der Konstruktion des Apparates vorausgesagt. Der Statocystentheorie dagegen bietet der Fall eine kaum zu überwindende Schwierigkeit. Für dieselbe bildet doch das kleinere vertikale Rohr gar keine Änderung der Einwirkung der Zentrifugalkraft auf die Statoliten. Sie werden nach außen abgedrängt und das Protoplasma müßte in einer entgegengesetzten Richtung reagieren, also eine Parallelbewegung dem größeren Rohre entlang bewirken. Ein ganz nebensächlicher Umstand: das Vorhandensein des vertikalen Rohres, vernichtet die „zentrotaktische“ Bewegung.

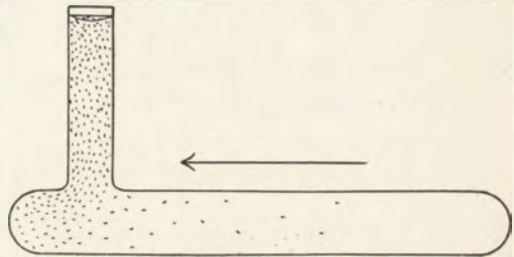


Fig. 1. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und dem Geotropismus. 20 Sekunden nach dem Anhalten der Zentrifuge. Der Pfeil gibt die Richtung der Zentrifugalkraft an. Natürliche Größe.

Auf eine analoge Weise läßt sich die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und der Reaktion des Sich-Zerstreuens demonstrieren. Ein Rohr von 6 mm Innenweite wird an einem Ende zugeschmolzen und gebogen, wie auf der Fig. 2. An der Ecke befindet sich eine kleine Ausbuchtung, die den beiden Rohrschenkeln gegenüber symmetrisch ist. Der Winkel zwischen den Schenkeln beträgt ca. 60°. Das Rohr wird auf der Zentrifugenscheibe horizontal in radialer Richtung befestigt, das gebogene Ende ist nach außen gerichtet. Der kürzere Seitenschenkel liegt ebenfalls horizontal. Das Ganze wird mit *Paramecium*-Kultur gefüllt, 1 Minute lang zentrifugiert (2000 Touren Min.) und dann an Ort und Stelle beobachtet. Welches Verhalten sollten hier die Infusorien nach der Statocystentheorie zeigen? Alle Paramäcien werden dabei abgeschleudert und sie sammeln sich in der Ausbuchtung bei **a**. Diejenigen Tiere, welche

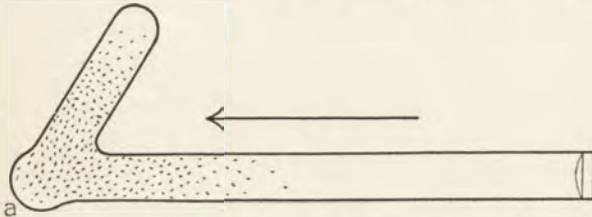


Fig. 2. Die Wahl zwischen der „Zentrotaxis“ und der Reaktion des Sich-Zerstreuens. Das Bild 20 Sek. nach dem Anhalten der Zentrifuge. Ansicht von oben.

aus dem langen Schenkel gekommen sind, sollten eine „zentrotaktische“

Bewegung ausführen, somit in das längere Rohr zurückkehren.

Die Tiere aus dem kürzeren

Schenkel waren zunächst an die Außenwand desselben unter einem Winkel von ca. 30° gepreßt, dann glitten sie aus und gelangten ebenfalls in die Ausbuchtung. Ihre Statoliten waren genau in derselben Richtung beeinflußt, wie die Statoliten der Tiere aus dem langen Schenkel, um so mehr, als das Ausgleiten nur wenige Sekunden dauert. Von da ab befanden sich aber diese Infusorien unter der Einwirkung derselben Kraft und an demselben Orte. Kurz, wäre es zu erwarten, daß sämtliche Tiere zentralwärts dem längeren Rohrschenkel entlang schwimmen werden.

Das tatsächliche Verhalten war jedoch ein ganz anderes. Von der Ausbuchtung begaben sich die Tiere ganz wahllos in die beiden Röhren. Vielleicht kommen doch die Paramäcien aus dem langen Schenkel in denselben zurück, wogegen die Tiere des kürzeren Schenkels sich in diesen letzteren richten? Hierzu aber die folgende Berechnung. Vor dem Schleudern waren die Protozoen im ganzen Apparat gleichmäßig zerstreut. Folglich mußte die Anzahl der

Tiere in beiden Schenkeln der Länge derselben direkt proportional sein. Das längere Rohr maß 78 mm, das kürzere 31 mm, somit 2,6 mal weniger. Nun habe ich nach dem Schleudern ca. 40 Sekunden gewartet, bis alle Tiere die Ausbuchtung verlassen hatten, dann zog ich mit einer Pipette die Flüssigkeit aus dem längeren Schenkel aus, bis zur infusorienfreien Ausbuchtung. In dieser Portion zählte ich die Tiere. Dann zählte ich auch diejenigen, welche im Apparate noch geblieben sind. Die Methode des Absaugens ist freilich ziemlich ungenau und die erhaltenen Zahlen können nur als Schätzungen betrachtet werden. Immerhin sind sie charakteristisch genug. In einem Falle erhielt ich 224 Tiere im langen Schenkel und 317 im kurzen; im zweiten Falle waren es 445 im langen und 396 im kurzen. Insgesamt erhielt ich somit 669 im langen Rohrschenkel und 713 im kurzen. Es ist nicht darüber zu zweifeln, daß sich die Tiere nach dem Schleudern einfach zerstreuen, wobei sie ganz wahllos jede Richtung einschlagen, welche ihnen offen steht. Hätte man den längeren Schenkel nach dem Schleudern in der Richtung der Zentrifugalkraft verlängert, würden sich die Tiere auch zentrifugalwärts begeben. Leider ist das nicht so leicht experimentell zu machen.

Das Vorhandensein einer „Zentrotaxis“ bleibt unbewiesen und ist sehr wenig wahrscheinlich. Die gewöhnliche gerichtete geotropische Reaktion, sowie das Sich-Zerstreuen der durch das Schleudern an einem Orte gesammelten Tiere genügen, um sämtliche in diesem Kapitel erwähnte Erscheinungen in allen Einzelheiten zu erklären. Die Erklärung bleibt mit der mechanischen Theorie in strengster Übereinstimmung.

Das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfelde.

Die Idee HARPER'S aufnehmend, fütterte KOEHLER Paramäcien mit Eisenpulver (verriebenes ferrum reductum) und beobachtete ihre Bewegung im Kraftfelde eines starken Elektromagneten. Die Hauptresultate waren die folgenden. a) Das Beobachtungsröhrchen steht senkrecht, der wirkende Pol des Magneten befindet sich unmittelbar unter dem Röhrchen. Es kommt eine rasch eintretende negative Ansammlung am oberen Rohrteile zustande, wobei die Reaktion merklich rascher verläuft, als in der ebenso gefütterten, aber magnetferner Kontrollportion. In der ersten Zeit nach der Fütterung sind die Eisenvakuolen am hinteren Körperende gesammelt, dann zerstreuen sie sich ganz gleichmäßig im ganzen Zelleibe.

Jedoch bleibt die Bewegung im Magnetfelde von dieser verschiedenen Verteilung der Eisenvakuolen unabhängig. Stets wirkt der Pol abstoßend. Die beobachtete Beschleunigung der geotropischen Reaktion läßt sich, nach KOEHLER, mit der mechanischen Theorie nicht vereinbaren. b) Das Rohr liegt horizontal, der Magnetpol wirkt von der Seite, wobei die Kraftlinien das Rohr entlang durchsetzen. Es kommt wiederum eine Ansammlung am polfernen Rohrende zustande. c) Das Rohr steht verkehrt senkrecht, der Magnetpol wirkt von oben. Niemals entsteht dabei eine negative Ansammlung. In einigen Fällen hatte KOEHLER sogar eine Ansammlung am unteren, polfernen Rohrende beobachtet. In Versuchen mit Einzeltieren stellte es sich heraus, daß deren Bewegung im Kapillarrohre stets ungerichtet war und mit einer gesteigerten Geschwindigkeit erfolgte. Diese Verhältnisse seien vom Standpunkte der mechanischen Theorie unverständlich. Das polferne Wandern der Infusorien bei jeder Verteilung der Eisenvakuolen im Zellkörper lasse sich mit derselben nicht vereinbaren. Auch die Beschleunigung der Bewegung bliebe mechanisch unerklärt.

Es will mir scheinen, daß diese Ergebnisse unvermögend sind, die mechanische Theorie irgendwie zu erschüttern. Wenn es sich um Tiere handelt, die nur eine kurze Zeit mit Eisen gefüttert waren, so befinden sich bei ihnen die Eisenvakuolen vorwiegend im Hinterende des Körpers. Das polferne Wandern solcher Tiere ist vom Standpunkte der mechanischen Theorie notwendig. Das Hinterende wird vom Pole angezogen und das Tier stellt sich in der Richtung der Kraftlinien ein, mit dem Hinterende polwärts. Dann muß es vom Pole wegschwimmen, falls es die magnetische Anziehung überwinden kann. Dieses Wandern bleibt von der Lage des Röhrchens im Raume unabhängig, vorausgesetzt, daß die magnetische Anziehung groß genug ist. Nehmen wir jedoch den Fall, wo die Eisenvakuolen gleichmäßig zerstreut sind. KOEHLER bemerkt (1930 p. 289 Fußnote), daß bei Fütterung mit Chrombarium schon in der ersten Stunde ein guter Teil der Tiere die Nahrungsvakuolen vorwiegend in der hinteren Körperhälfte enthält. Die Fütterungsdauer in den Eisenversuchen betrug bei KOEHLER in einigen Fällen 5 Minuten, in anderen 20—60 Minuten. Am Anfang der Fütterung liegen die Vakuolen hinten. Nach einer gewissen Zeit beginnt das Tier diese Vakuolen abzustößen und dann sammeln sie sich wiederum hinten. Wenn also der Augenblick des Magnetversuches etwas unvorsichtig gewählt wird, so erhält man Tiere mit künstlich beschwertem Hinterende, woraus sich das Verhalten im Magnetfelde der mechanischen

Theorie gemäß unmittelbar ergibt. Wollen wir nun annehmen, daß die Eisenvakuolen tatsächlich vollkommen gleichmäßig im ganzen Zelleibe verteilt sind. Dies läßt sich übrigens sicher erzielen. Aber auch in solchem Falle bleibt die mechanische Theorie unanfechtbar. Ihre Voraussetzung ist, daß die Paramäcien hinterlastig sind, und zwar auf Grund ihrer Körperform. Das beweisen meine Modellversuche, welche auch KOEHLER bestätigte. Wenn das spezifische Gewicht in allen Körperteilen des Infusors ungefähr dasselbe ist, muß das Tier hinterlastig sein. Die hintere Körperhälfte ist voluminöser, sie enthält mehr Entoplasma. Bei vollkommen gleichmäßiger Vakuolenverteilung muß daher die hintere Hälfte mehr Eisenvakuolen enthalten. Die anziehende Kraft des Magneten wirkt nur auf das verschlungene Eisen. Wenn wir nun ein *Paramecium* mit Eisen ganz ausfüllen, so erhalten wir eine Art „*Paramecium*-Modell“ aus Eisen. Dieses wird selbstverständlich dem Magneten gegenüber ebenso hinterlastig sein, wie ein Plastilinmodell sich der Erdschwere gegenüber als hinterlastig erweist. Es ist das genau dasselbe Problem und für die mechanische Theorie erhellen hieraus gar keine Schwierigkeiten.

Was die erhöhte Schwimgeschwindigkeit im Magnetfelde anbelangt, so bildet dieselbe eine komplizierte Frage. Solange es sich um qualitative Angaben handelt, kann die Frage diskutiert werden. Aber mit Messungen im Magnetfeld muß man sehr vorsichtig sein. KOEHLER gibt die Messungsmethode nicht näher an und man erfährt nicht, an welcher Strecke die Bewegungsgeschwindigkeit gemessen wurde, sowie ob sich diese Strecke polnahe oder polfern befand. Im magnetischen Kraftfeld herrscht ein sehr starkes Gefälle der Intensität, dessen Berechnung eine der schwierigsten physikalischen Aufgaben bildet. Sollte es sich herausstellen, daß die Erhöhung der Schwimgeschwindigkeit in allen Rohrteilen dieselbe war, so würde das sicher keine Stütze der Statocystentheorie bilden. Bei so bedeutenden Schwankungen der Intensität der vermeintlichen Ursache (Anziehungskraft) sollte man unbedingt Schwankungen der Folge (Bewegungsgeschwindigkeit) erwarten. Das war aber nicht untersucht worden. Eine weitere Schwierigkeit bildet der Umstand, daß sich das fein verriebene ferrum reductum im Wasser oder in der Kulturflüssigkeit sehr rasch oxydiert, wobei es einen guten Teil seiner magnetischen Aktivität verliert und zugleich chemisch aktiv wird¹⁾. Es entstehen dadurch ganz

¹⁾ Insbesondere als die Reaktion des Inhaltes einer Nahrungsvakuole anfangs ausgesprochen sauer ist.

unberechenbare Schwankungen der Anziehungskraft und zugleich wird ein chemischer Reiz von unbekannter Intensität eingeführt. Bei solchen Umständen ist es wirklich schwer etwas Bestimmtes über die Bedeutung der von KOEHLER festgestellten Steigerung der Bewegungsgeschwindigkeit auszusagen. Wenn diese Erscheinung in Gegenwart eines stromlosen Magneten nicht auftrat, so schafft die magnetische Kraft, welche auf das fein verteilte Eisen einwirkt, so komplizierte Verhältnisse, daß das Wesen des hierbei wirksamen Reizes kaum ermittelt werden kann.

Lassen wir aber diese Schwierigkeiten beiseite. Etwas anderes ist hier von Wichtigkeit. Sowohl die Statocysten- wie die mechanische Theorie haben die gemeinsame Aufgabe die Bewegungsrichtung, nicht aber die Bewegungsintensität zu erklären. Wenn Eisenteilchen auf das Protoplasma drücken und das Tier reizen, so werden sie dadurch noch nicht zu Statolithen. Sie bilden höchstens eine sehr allgemeine Ursache der Bewegungsintensität, in welcher die Richtung der Bewegung gar nicht enthalten ist. Daher glaube ich, daß die erhöhte Schwimgeschwindigkeit der Eisentiere mit dem uns hier interessierenden Problem nach den Ursachen des Geotropismus eigentlich nicht viel zu tun hat.

Zusammenfassend möchte ich feststellen, daß die Bewegungsrichtung der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld mit der mechanischen Theorie genauestens übereinstimmt. Aus diesem Grunde habe ich es unterlassen die Experimente KOEHLER'S nachzumachen.

Somit sind aber die beiden Beweise KOEHLER'S zugunsten der Statocystentheorie als nicht entscheidend zu betrachten.

Beobachtung während des Schleuderns.

Als einen möglichen Einwand gegen meine zwecks Bestimmung der Lage des Gleichgewichtszentrums ausgeführten Schleuderversuche habe ich das aktive Sich-Einstellen der Tiere während des Zentrifugierens erwähnt. Am Beginn des Schleuderns gibt es eine Periode der schwachen Zentrifugalkraft, welche die Infusorien zum Einstellen des Körpers peripherewärts ausnutzen könnten. In diesem Falle würde die Tatsache, daß bei der überaus größten Mehrzahl der zentrifugierten Ba-Tiere die Nahrungsvakuolen nach hinten abgedrängt werden, die Hinterlastigkeit nicht notwendigerweise beweisen.

Dieser Einwand wurde von KOEHLER aufgenommen, wobei er meinen Versuch mit allmählich anwachsender Zentrifugalkraft (1929

p. 117) übergeht, indem er denselben als ungenau in der Angabe über die Reizstärke bezeichnet. Es handelt sich jedoch hier nicht um die Reizstärke, sondern darum, daß bei einer sofortigen raschen Zentrifugierung noch 86,9 Proz. der Tiere ihre Ba-Vakuolen im Hinterende enthielten. Die hierbei angewandte Zentrifugalkraft betrug ca. 578 Gravitationseinheiten, welche Kraft das aktive Sich-Einstellen absolut ausschließt. Auch war hier die Periode der schwachen Schleuderkraft am Beginn des Zentrifugierens mit Bruchteilen einer Sekunde zu messen und während dieser Zeit könnten sich die Paramäcien unmöglich einstellen. Die unmittelbare Beobachtung sowohl im unbeweglichen, wie im geschleuderten Rohr, worüber weiter unten die Rede sein wird, zeigt, daß die Tiere zu einer geotropischen bzw. zentrifugalen Orientierung zumindestens mehrere Sekunden brauchen.

Ferner habe ich ausgeführt, daß eine aktive gerichtete Bewegung zentralwärts eigentlich gar nicht zu erwarten ist. „Es läßt sich . . . mit größter Wahrscheinlichkeit sagen, daß bei einer schwachen Zentrifugierung die im Zentrifugenröhrchen enthaltenen Tiere dasselbe Bild zeigen werden, das sie in demselben Rohr, welches ohne jede Zentrifugierung senkrecht steht zeigen. In diesem letzteren Falle ist aber von einer Massensorientierung der Paramäcien mit dem Hinterende nach unten keine Rede“ (1929 p. 124). Demgegenüber nimmt KOEHLER das gerichtete Schwimmen auch während des Schleuderns an. „DEMBOWSKI dürfte mit seiner Annahme ungerichteten Schwimmens während des Schleuderns wohl ziemlich allein stehen“ (1930 p. 291).

Ich bin nunmehr in der Lage positive Beweise zugunsten meiner Auffassung beizubringen und auch jetzt bin ich nicht genötigt in meiner früheren Darstellung auch nur ein Wort zu ändern. Wohl aber vieles hinzuzufügen.

Es wird ganz allgemein anerkannt, daß die Wirkung der Zentrifugalkraft derjenigen der Schwerkraft wesensgleich ist. Physikalisch ist das aber ganz unrichtig und das Übersehen des Unterschiedes zwischen beiden erschwert uns das Verständnis vieler Erscheinungen. Im Schleuderröhrchen haben wir nämlich ein starkes Gefälle der Zentrifugalkraft, wogegen die Erdschwere für unsere Verhältnisse eine konstante Größe hat. Bei konstanter Tourenanzahl ist die Zentrifugalkraft dem jeweiligen Drehradius direkt proportional. Unter solchen Verhältnissen wird sich das Infusor ganz verschieden benehmen, je nach dessen Entfernung von dem Drehzentrum.

Zunächst habe ich orientierende Versuche angestellt um festzustellen, wie sich die Paramäcien bei verschiedener Schleuderkraft verhalten werden. Zu diesem Zwecke nahm ich einseitig zugeschmolzene Röhrchen von 2 mm Innenweite und 7 cm Länge. Solche mit dichter Infusorienkultur gefüllte Röhrchen befestigte ich in radialer Lage auf der horizontalen Scheibe der elektrischen Zentrifuge. Das zentrale offene Ende des Röhrchens war stets 2 cm von dem Drehzentrum entfernt. In jedem einzelnen Versuch wurden die Tiere 3 Minuten lang mit konstanter Geschwindigkeit geschleudert, nach dem raschen Anhalten wurde alsdann deren Lage im Rohr bestimmt. Versuche habe ich mehrmals wiederholt und sehr gut übereinstimmende Zahlen erhalten.

1. Geschwindigkeit von 120 Umdrehungen in der Minute. Nach 3 Minuten sind die Infusorien im ganzen Röhrchen ziemlich gleichmäßig zerstreut, in der Nähe des zentralen Rohrendes sieht man ein sehr schwaches Überwiegen der Paramäcienanzahl.

2. 160 Touren in der Minute. Ein ähnliches Bild, doch ist das Überwiegen des Zentralendes etwas deutlicher.

3. 200 Touren in der Minute. Ein klares Überwiegen der ganzen Zentralhälfte des Rohres, am peripheren Rohrende nur wenige Infusorien vorhanden.

4. 240 Umdrehungen in der Minute. Eine ziemlich dichte Ansammlung am zentralen Rohrende, an der Peripherie nur ganz vereinzelte Tiere.

5. 300 Touren in der Minute. Wendepunkt der Reaktion. Sowohl am zentralen wie am peripheren Rohrende befindet sich eine dichte Ansammlung. Die beiden Ansammlungen unterscheiden sich dadurch, daß die Grenzen der peripheren viel schärfere sind und die ganze Ansammlung weniger Raum einnimmt. Die Infusorienzahl in beiden Ansammlungen ist schätzungsweise dieselbe. Rohrmitte fast infusorienfrei.

6. 400 Umdrehungen in der Minute. Die allermeisten Tiere befinden sich an der Peripherie, am Zentralende ist die Ansammlung viel weniger dicht. Rohrmitte fast infusorienfrei.

7. 500 Umdrehungen in der Minute. Praktisch alle Tiere abgeschleudert. Am Zentralende bleiben höchstens 20 Individuen. Rohrmitte infusorienfrei.

8. 600 Touren in der Minute. Nur ganz vereinzelte Tiere zentralwärts, die übrigen glatt abgeschleudert.

9. 700 Touren in der Minute. Glattes Abzentrifugieren.

Um ein übersichtliches Bild der gewonnenen Resultate zu erzielen, stelle ich dieselben tabellarisch zusammen, wobei neben der Tourenanzahl auch die Größe der jeweiligen Zentrifugalkraft in Gravitationseinheiten (d. h. normale Schwerkraft gleich 1 gesetzt) für drei Punkte des Röhrchens: zentrales Ende (Drehradius 2 cm), Rohrmitte (Radius 5 cm) und peripheres Ende (Radius 9 cm) angeführt wird. Die Zentrifugalkraft berechnete ich nach der Formel: $R \left(\frac{N}{300} \right)^2$, wo R-Radiuslänge in Zentimeter, N-Tourenanzahl pro Minute bedeuten.

Tabelle 1.

ZK-Zentrifugalkraft in Gravitationseinheiten.

Touren Min.	Radius 2 cm		Radius 5 cm		Radius 9 cm	
	ZK	Infusorien	ZK	Infusorien	ZK	Infusorien
120	0,3	zerstreut	0,8	zerstreut	1,4	zerstreut
160	0,6	zerstreut	1,4	zerstreut	2,6	zerstreut
200	0,9	schw. Ansammlung	2,2	zerstreut	4,0	wenige
240	1,3	Ansammlung	3,2	wenige	5,8	vereinzelt
300	2,0	Ansammlung	5,0	vereinzelt	9,0	Ansammlung
400	3,6	schw. Ansammlung	8,9	vereinzelt	16,0	dichte Ansammlung
500	5,6	vereinzelt	13,9	abwesend	25,0	dichte Ansammlung
600	8,0	Einzeltiere	20,0	abwesend	36,0	dichte Ansammlung
700	10,9	abwesend	27,2	abwesend	49,0	dichte Ansammlung

Aus der Tabelle ergibt sich unmittelbar, daß sich die Paramäcien einer Zentrifugalkraft von 8—9 Gravitationseinheiten nicht zu widersetzen vermögen und von derselben passiv abgedrängt werden. Bei 300 Touren in der Minute wirkt in der peripheren Hälfte des Rohres eine Zentrifugalkraft dieser Größenordnung und daher werden die daselbst vorhandenen Infusorien zentrifugal abgeworfen. In der zentralen Hälfte dagegen ist diese Kraft eine viel geringere und die Paramäcien schwimmen derselben entgegen, somit versammeln sich zentralwärts. Zugleich ersehen wir aus der Tabelle, daß eine Zentrifugalkraft von mindestens 2,6 Gravitationseinheiten noch nicht genügt, um den Tieren eine gerichtete Schwimmreaktion aufzuzwingen.

Genauere Daten liefert die Beobachtung der Bewegungen während des Schleuderns. Zu diesem Zwecke habe ich eine ziemlich komplizierte Versuchsanordnung treffen müssen. Eine horizontale Scheibe von 18 cm Durchmesser ist mit einem Elektromotor verbunden, welcher gestattet bis 3000 Umdrehungen der Scheibe in

der Minute zu erzielen. Über dieser Scheibe, an deren Oberfläche das Beobachtungsröhrchen befestigt wird, befindet sich eine zweite horizontale Scheibe von demselben Durchmesser, welche mit derselben Achse verbunden ist. Die Entfernung zwischen beiden Scheiben betrug bei mir 1,5 cm. Die obere Scheibe besitzt einen radialen Schlitz von 0,4 mm Breite. Der Schlitz liegt genau über dem Beobachtungsröhrchen und diesem parallel, in einer Entfernung von 7 mm von der oberen Rohrwand. Die beiden Scheiben rotieren

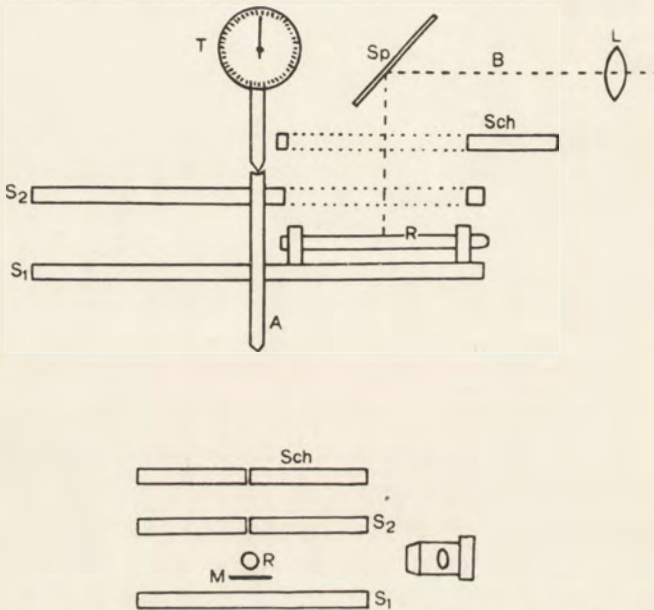


Fig. 3. Schema der Anordnung zur Beobachtung während des Schleuderns. Oben radialer Schnitt, unten tangentialer Schnitt des Apparates. S_1 untere, S_2 obere Drehscheibe, Sch der unbewegliche Schirm mit Schlitz, A die gemeinsame Achse, Sp der obere Spiegel, R das Beobachtungsrohr, L Frontallinse der Zeiss' Punktlichtlampe, B Lichtstrahl, T Tourenzähler, M der untere Spiegel, O Objektiv des Horizontalmikroskopes.

zusammen. Zirka 8 mm über der oberen Scheibe befindet sich ein unbeweglicher horizontaler Schirm, welcher einen zweiten Schlitz von 0,4 mm Breite trägt. Bei entsprechender Einstellung der beiden Drehscheiben liegt der obere Schlitz in derselben vertikalen Ebene wie der untere und dem letzteren parallel. Noch weiter oben befindet sich ein um 45° geneigter Spiegel, welcher die Strahlen einer ZEISS' Punktlichtlampe vertikal auf den oberen Schlitz wirft. Dreht man die Scheiben, so wird das Röhrchen nur in demjenigen

Momente beleuchtet, in welchem sich die beiden Schlitze in derselben vertikalen Ebene befinden. Bei der angegebenen Scheibengröße kann der in dieser Zeit beschriebene Bogen in erster Annäherung als eine Gerade betrachtet werden. Das Röhrchen beobachtete ich mit Hilfe eines Horizontalbinokulars (die sog. Fernrohrlupe von SEIBERT) bei etwa 10facher Vergrößerung. Das Mikroskop wurde so aufgestellt, daß dessen optische Achse und die während der Beleuchtungszeit beschriebene Gerade (Bogen) sich auf derselben Geraden befanden, d. h. die Infusorien wurden in der Richtung ihrer Drehbewegung beobachtet. Die Genauigkeit der Anordnung ließe sich freilich wesentlich erhöhen durch Anwendung engerer Schlitze sowie entsprechend stärkerer Beleuchtung. Doch genügt für unsere Zwecke auch die beschriebene Anordnung.

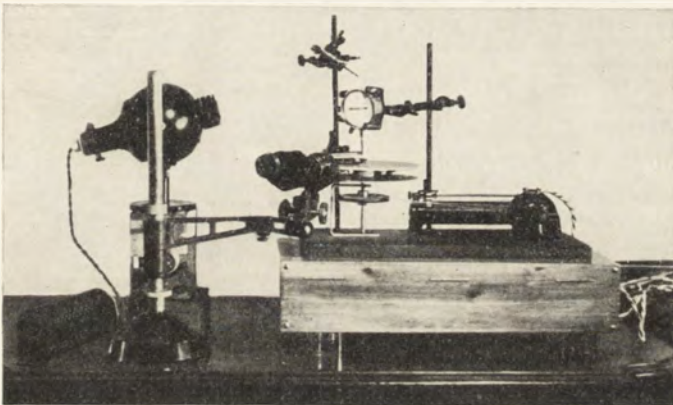


Fig. 4. Anordnung zur Beobachtung während des Schleuderns. Übersichtsbild.

Bei der Enge der Schlitze treffen die Lichtstrahlen nur den zentralen Teil des Röhrchendurchmessers. Um die ganze Rohrweite zu beleuchten und zugleich den Schlitz nicht breiter zu nehmen, was eine Verminderung der Scharfe bedeuten würde, habe ich unter dem Röhrchen einen horizontalen Spiegel befestigt, welcher die einfallenden Strahlen etwas zerstreut und so das ganze Röhrchen von unten beleuchtet. Schließlich war mit der Drehachse der Tourenzähler der Firma HASLER (Bern) verbunden.

Das Beobachtungsrohr selbst war 7 cm lang, seine Innenweite betrug 2 mm.

Bei dieser Anordnung lassen sich die Bewegungen der Infusorien während des Schleuderns bequem beobachten. Ihr besonderer Vorteil besteht in der strengen Synchronisierung der Bewegung des

Rohres und des beleuchtenden Schlitzes, welche auf derselben Achse rotieren. Die Synchronie bleibt selbstverständlich von der Schleudergeschwindigkeit unabhängig. Allerdings erscheinen dabei die Konturen der Paramäcien nicht ganz scharf, aber man findet keine Schwierigkeit, richtige Aufstellung des Mikroskopes vorausgesetzt, die Bahn und die Einstellung eines Einzeltieres während einer gewissen Zeit zu sehen.

Nun folgen die Beobachtungsergebnisse. Zunächst qualitativ.

Bei einer geringen Umdrehungszahl sieht man sehr deutlich eine völlig ungerichtete Bewegung der Infusorien. Die Tiere schwimmen durcheinander, genau so, wie sie das im gewöhnlichen vertikalen Rohr ohne jede Zentrifugierung tun. Steigert man allmählich die Tourenzahl, so beginnen sich die Tiere mit ihren Vorderenden zentralwärts einzustellen, zunächst einige, dann die allermeisten. Sie überwinden die Zentrifugalkraft und schwimmen zentralwärts. Bei noch größerer Geschwindigkeit gibt es ein Moment, in welchem die „absolute Kraft“ der Paramäcien derjenigen Kraft, mit welcher sie das Zentrifugieren abdrängt, gleich wird. Dann bleiben sie in bezug auf die Rohrwände unbeweglich. Wir steigern die Schleudergeschwindigkeit. Paramäcien arbeiten anscheinend mit der ganzen Kraft ihres Cilienkleides, aber die von ihnen erreichte eigene Schwimgeschwindigkeit ist geringer als die Geschwindigkeit, mit welcher sie abgeworfen werden. Infolgedessen bewegen sie sich langsam peripheriewärts mit ihren Hinterenden voran. Neben solchen regelmäßig nach außen abgedrängten Tieren gibt es auch solche, die von der Zentrifugalkraft hingerissen und durcheinander geworfen werden. Bei noch größerer Schleudergeschwindigkeit werden die Infusorien meist nicht allmählich, sondern ruckweise abgeworfen. Von Zeit zu Zeit bleiben sie unbeweglich, dann schnellen sie einige Millimeter peripheriewärts, um sich wiederum anzuhalten. Offenbar suchen sich die Tiere an den Rohrwänden festzuhaften, aber sie werden immer wieder fortgerissen. Schließlich wird das Gesichtsfeld infusorienfrei.

Von großem Interesse ist die quantitative Betrachtung der Erscheinung. Zur Beobachtung habe ich zwei Punkte am Rohre gewählt: einer davon war 3,2 cm, der andere 7,0 cm vom Drehzentrum entfernt. Für beide Punkte habe ich die Größe der Zentrifugalkraft bestimmt, welche die Tiere eben abzudrängen beginnt. Die Erfassung des richtigen Momentes, in welchem die Umdrehungsgeschwindigkeit am Tourenzähler abgelesen wird, ist etwas schwer, indem sich die Tiere recht verschieden individuell

verhalten. Es gehört eine gewisse Übung dazu, um in jeden Versuch annähernd dasselbe Stadium des Abdrängens zu bestimmen. Es ist auch mit einem Fehler von etwa 10 Proz. zu rechnen. In fünf Versuchen habe ich gefunden:

Tabelle 2.

Radius 3,2 cm		Radius 7 cm	
Touren	ZK	Touren	ZK
580	12,2	340	9,0
550	10,8	380	11,2
570	11,6	330	8,5
550	10,8	340	9,0
540	10,4	375	10,9
558	11,2	353	9,7

Zu jedem einzelnen Bestimmungsversuch wurde das Rörhchen von neuem mit Paramäcien gefüllt, wobei die Tiere derselben Kultur entnommen worden sind. Die erhaltene „absolute Kraft“ des *Paramecium* stimmt mit JENSEN'S Angaben gut überein.

In einer weiteren Versuchsserie habe ich in jedem einzelnen Schleuderversuch zwei Zahlen ermittelt: die Zentrifugalkraft, bei welcher das erste einigermaßen deutliche Einstellen der Tiere gegen die Wirkung derselben erfolgt und die Kraft, welche sie abzudrängen beginnt.

Tabelle 3.

E das erste Sich-Einstellen der Tiere, A das Abdrängen derselben.

Radius 3,2 cm				Radius 7 cm			
E		A		E		A	
Touren	ZK	Touren	ZK	Touren	ZK	Touren	ZK
240	2,1	540	10,4	230	4,1	340	9,0
330	3,9	460	7,6	230	4,1	340	9,0
330	3,9	515	9,5	240	4,5	330	8,5
270	2,6	520	9,7	210	3,4	320	8,0
280	2,8	460	7,6	220	3,8	300	7,0
290	3,1	499	9,0	226	4,0	326	8,3

Die Tabelle 3 zeigt etwas niedrigere Werte für diese zweite Größe als die Tabelle 2, was sich dadurch erklärt, daß in diesem Versuch Infusorien einer anderen Kultur untersucht worden sind.

Schließlich umfaßt die Tabelle 4 die Resultate noch einer Versuchsserie, in welcher wiederum die Zentrifugalkraft bei dem ersten Sich-Einstellen bestimmt wurde.

Tabelle 4.

Radius 3,2 cm		Radius 7 cm	
Touren	ZK	Touren	ZK
300	3,2	210	3,4
270	2,6	230	4,1
280	2,8	210	3,4
270	2,6	240	4,5
300	3,2	200	3,1
320	3,6	220	3,8
280	2,8	220	3,8
290	3,0	230	4,1
310	3,4	210	3,4
290	3,0	240	4,5
291	3,0	221	3,8

Wenn wir für sämtliche Bestimmungen den Mittelwert nehmen, so ergibt sich, daß bei einer Zentrifugalkraft gleich 3,48 Gravitations-einheiten das erste Einstellen erfolgt, wogegen bei 9,55 die Infusorien abgedrängt werden. Also durchschnittlich bis zu 3,48 Gravitations-einheiten bleibt die Bewegung der Paramäcien völlig ungerichtet. Dabei ist zu bemerken, daß sich diese Zahl auf das erste Einstellen bezieht. Der entsprechende Wert für das Einstellen der Mehrzahl der Tiere eines Rohres würde wesentlich höher ausfallen.

Dieses Ergebnis spricht sehr deutlich zugunsten der mechanischen Theorie, denn gerade vom Standpunkte derselben lassen sich alle Einzelheiten der Bewegung geschleuderter Tiere leicht verstehen. Das Tier ist hinterlastig. Jedoch ist der Schwereunterschied der beiden Körperhälften ein geringer und bei normaler Tätigkeit der Cilien kommt derselbe überhaupt nicht zum Vorschein. Für die Größenordnung eines *Paramaecium* ist das ganz natürlich. Im gewöhnlichen Erdschwereversuch läßt sich das vertikale Einstellen erzwingen, sobald durch irgendwelche Einflüsse die Cilienarbeit stark verlangsamt wird. Ein anderes Mittel hierzu besteht in der künstlichen Vergrößerung des bestehenden Schwereunterschiedes, sei es durch Mehrbelastung des Hinterendes, sei es durch Anwendung einer der Erdschwere bedeutend überlegenen Zentrifugalkraft. Wird die letztere ca. 3,5 mal größer als die Gravitation, so vermögen die Infusorien ihren Körper in unsymmetrischer Lage in bezug auf die

wirkende Schleuderkraft nicht zu erhalten und sie stellen sich zentralwärts ein. Jetzt schwimmen sie gegen die Zentrifugalkraft. Erreicht aber die letztere eine Größe von ca. 9,6 Gravitations-einheiten, so übertrifft die Geschwindigkeit des Abdrängens die eigene Schwimgeschwindigkeit der Protozoen, welche auch mit den Hinterenden voran peripheriewärts abgedrängt werden. Die stets wirkende Erdschwere können wir im Zentrifugierungsexperiment vernachlässigen, indem ihre Intensität zu gering ist, um dem Tiere eine gerichtete Bewegung aufzuzwingen.

So einfach und klar gestalten sich die Verhältnisse. Für die Statocystentheorie bestehen aber hier große Schwierigkeiten. Die unmittelbare Beobachtung zeigt, daß normal schwimmende Tiere erst bei einer Zentrifugalkraft von 3,5 Einheiten zur Ausführung gerichteter Bewegung gezwungen sind. Wenn somit die Statoliten erst von dieser Kraft ab zu wirken imstande sind, so bleibt es ganz unverständlich, wieso eine Einrichtung vorhanden sein kann, welche unter Bedingungen arbeitet, die in der Natur niemals vorkommen! Wieso können die Statoliten dem Tiere verhelfen im normalen Gravitationsfelde eine vertikale Lage anzunehmen, wenn die dazu notwendige Kraft fehlt? Für die mechanische Theorie besteht diese Schwierigkeit nicht. In der Natur genügt eine kurz andauernde Verlangsamung der Cilienbewegung, um dank der Hinterlastigkeit eine Körperdrehung zu erreichen. Auf der Zentrifuge braucht man eine größere Kraft, weil die Tiere lebhaft schwimmen und die Hinterlastigkeit sich viel schwerer auswirken kann.

Wie erwähnt, besteht ein anderes Mittel die Hinterlastigkeit hervortreten zu lassen in der künstlichen Mehrbeschwerung des Hinterendes. Die mit Chrombarium gefütterten und stark zentrifugierten Tiere zeigen alle diejenigen Erscheinungen, welche man auch bei normalen Infusorien beobachtet, jedoch sind diese Erscheinungen bedeutend intensiver. Werden solche Tiere in das Röhrchen des Schleuderapparates gebracht, so läßt es sich bestimmen, daß sie sich bei einer erheblich geringeren Zentrifugalkraft einstellen, wie das übrigens mechanisch zu erwarten war. Aus mehreren Bestimmungen erhielt ich die dazu erforderliche Zentrifugalkraft gleich 1,2 Gravitationseinheiten. Eine interessante Einzelheit kommt hinzu. Es tritt nämlich eine Zusammenwirkung der Zentrifugalkraft und der Gravitation klar hervor, indem die Tiere zentralwärts und zugleich der oberen Rohrwand entlang schwimmen. Die Protozoen sind offenbar bemüht eine Resultantenrichtung ein-

zuschlagen, werden aber daran durch die obere Rohrwand behindert. Der viel bedeutendere Schwereunterschied der beiden Körperhälften der Ba-Tiere, sowie die erheblich geringere Zentrifugalkraft erklären die Erscheinung, welche mit den Erwartungen der mechanischen Theorie genauestens übereinstimmt.

Die Ergebnisse der Beobachtung geschleuderter Tiere sprechen somit zugunsten der mechanischen und gegen die Statocysten-theorie.

Das freie Absinken.

Es wurde von mir angegeben (1929, p. 125), daß bei der Beobachtung sehr langsam schwimmender Tiere mit Hilfe eines Horizontalmikroskopes das Überwiegen des Hinterendes unmittelbar

festgestellt werden kann. Es kommt nämlich vor, daß das Infusor für einige Sekunden die Tätigkeit seiner Cilien stark verlangsamt, wobei das Hinterende passiv abzusinken beginnt. Wird jedoch die Cilienarbeit wieder aufgenommen, so hört sofort das Absinken auf. Diese Beobachtung konnte KOEHLER nicht bestätigen. Er sagt mit Recht, daß aus der Nichtbeobachtbarkeit der Cilienbewegung auf deren tatsächliches Fehlen geschlossen werden darf. Er ver-

mochte auch das Einstellen der Cilienarbeit nie, selbst für den kürzesten Augenblick mit Sicherheit festzustellen. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß bei eingestellter Cilientätigkeit eine Bewegung der im Grunde des Cytostoms gelegenen Cilien bestehen könnte, die vielleicht steuernd wirkt. Die von mir mitgeteilte Beobachtung wäre somit nicht beweisend.

Tatsächlich war meine Mitteilung zu kurz gefaßt. Ich möchte nun die Methode und die Resultate ausführlicher beschreiben. Die Beobachtungen waren im Dunkelfeld ausgeführt. Aus einem Paraffinblock schnitt ich ein Gefäß von 10 cm Höhe, je 3 cm breit und lang. In zwei benachbarten Wänden schnitt ich im oberen Teile

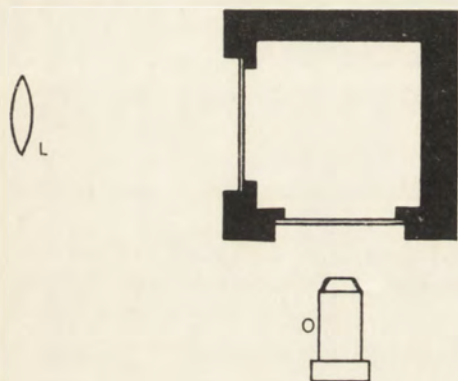


Fig. 5. Einrichtung zur Beobachtung des freien Absinkens, im Querschnitt. L Frontallinse der ZEISS' Punktlichtlampe, O Objektiv des Horizontalmikroskopes.

des Behälters zwei rechteckige Fenster aus, in welche ich zwei Deckgläser 21 auf 26 mm eingekittet habe. Die beiden Fenster befanden sich auf derselben Höhe und die Ebenen der Deckgläser standen rechtwinklig zueinander. Das linke Glas diente zur Beleuchtung; ein nahezu paralleler Strahlenbündel einer ZEISS' Punktlichtlampe fiel dort ein. Das frontale Glas diente zur Beobachtung. Ich bediente mich eines horizontalen Binokulares (Fernrohrlupe von SEIBERT) bei etwa 30facher Vergrößerung. Im dunklen Felde sieht man bei richtiger Aufstellung der Lampe und des Mikroskopes die grell beleuchteten Infusorien mit außerordentlicher Klarheit. Es ist ratsam den ganzen Behälter von außen schwarz zu bestreichen. Notwendig ist dabei die einfallenden Strahlen zwecks Kühlung durch eine Schicht Wasser zu leiten, denn sonst werden die Tiere gereizt, und zudem entstehen in der Flüssigkeit Konvektionsströmungen, welche die Beobachtung ganz vereiteln können. Die Infusorien entnahm ich einer dichten Kultur, wobei sich ein schonendes Manipulieren empfiehlt. In einer solchen direkt von einer Kultur stammenden Flüssigkeit sind reichlich Teilchen des Detritus, Stücke der Bakterienhaut u. dgl. vorhanden. Alles das schwebt fast unbeweglich, Strömungen sind nach einiger Zeit nicht zu verzeichnen.

Und nun die Beobachtungen. Wenn ein langsam schwimmendes Tier mit seinem Vorderende an ein größeres schwebendes Teilchen anstoßt, so bleibt es oft an demselben haften, wobei der Cilien-schlag sehr stark verlangsamt wird. Dessen Sichtbarkeit ist allerdings unsicher, aber die Abschwächung folgt einfach daraus, daß sich das Infusor nicht vom Fleck rührt. Dabei sinkt das Hinterende ab und die Lage des Zellkörpers wird fast vertikal. Streng genommen, beweist das die Hinterlastigkeit nicht, weil das spezifische Gewicht eines unbeweglich schwebenden Teilchens demjenigen der Kulturflüssigkeit ungefähr gleich sein muß, wogegen das Infusor bedeutend schwerer ist. Durch Verbindung des Vorderendes mit dem Teilchen wird dieses Ende erleichtert und das Hinterende sinkt ab.

Es sind jedoch oft genug Tiere zu sehen, die ganz frei sind und sich äußerst langsam fortbewegen, fast schweben. Solche Tiere haben nahezu ausnahmslos das Hinterende etwas schief nach unten gerichtet. Bei der hier angewandten Beleuchtung sieht man deutlich jedes kleinste Teilchen und es ist ganz ausgeschlossen, daß auch in diesem Falle das vordere Körperende durch Anhaften an irgendeinem leichteren Körperchen in seinem Absinken aufgehalten wäre.

Die Lage verdankt das Tier seiner Hinterlastigkeit. Diese Beobachtung gelingt sehr leicht.

Während der ganzen Beobachtungszeit (ca. 2 Stunden) haben die Paramäcien im Gefäß keine negative Ansammlung gebildet, es ist also keine Rede vom gerichteten Schwimmen. Doch zeigt die überwiegende Mehrheit der langsam schwimmenden Tiere jene schiefe Orientierung. Das Verhalten der einzelnen Infusorien erklärt uns, warum die Tiere trotzdem nicht nach oben kommen. Das Tier schwimmt eine kurze Strecke horizontal, dann krümmt sich seine Bahn allmählich nach oben bis die Lage fast vertikal wird. Plötzlich macht das Tier eine energische Ruckbewegung („Schreckreaktion“), ändert die Körperlage und begibt sich schief nach unten. Aber fast sofort krümmt sich seine Bahn wiederum nach oben, wo-

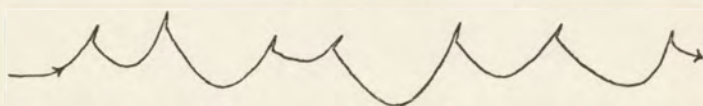


Fig. 6. Schematische Bahn eines langsam schwimmenden Normaltieres, in seitlicher Ansicht.

nach eine zweite Ruckbewegung erfolgt usw. Diese Ruckbewegungen desselben Tieres erfolgen auf verschiedenen Höhen des Gefäßes, auch ist die nach unten durchschwommene Strecke sehr verschieden lang. Die Gesamtdauer der Bewegung nach unten ist geringer als diejenige der Bewegung nach oben, woraus folgt, daß man das Infusor öfter mit dem Hinterende nach unten als nach oben orientiert antreffen muß. Die typische Bahn des Einzeltieres ist auf Fig. 6 dargestellt worden.

Das Vorhandensein unsichtbarer Steuermechanismen ist durchaus möglich, aber das bildet gegen die Hinterlastigkeit sicher keinen Einwand. Um sich nach unten zu begeben, muß das *Paramaecium* eine Anstrengung machen, es muß eben durch Steuermechanismen seine Bahn aktiv und plötzlich ändern. Die Bewegung nach oben verlangt aber keine Anstrengung, indem die Hinterlastigkeit eine ganz allmähliche Krümmung der Bahn nach oben bewirkt. Auch dieses Verhalten entspricht genauestens den Anforderungen der mechanischen Theorie, vorausgesetzt freilich, daß es sich um sehr langsam schwimmende Tiere handelt.

„Daß tote Tiere, die man mit den verschiedensten Reagentien fixiert hatte, in jeder beliebigen Raumlage absinken, haben ungefähr sämtliche Autoren ausnahmslos übereinstimmend angegeben, zuletzt

wohl SCHAEFER. Ich kann es aus alter und vielfach erneuter eigener Erfahrung bestätigen“ (KOEHLER, 1930, p. 292). Dieses Resultat erhält man tatsächlich, wenn die physikalischen Bedingungen des Absinkens nicht genügend berücksichtigt werden. Wie das KOEHLER richtig bemerkt, bedingen die üblichen Fixierungsmittel eine Deformation und folglich eine Änderung der Schwereverteilung. Andererseits ist dabei das Absinken zu rasch, um eine ausgiebige Wirkung der Hinterlastigkeit zu ermöglichen. Beides kann vermieden werden. Die Mischung von GELEI erhält ganz ausgezeichnet die normale *Paramecium*-Form, man glaubt wirklich lebende Tiere vor sich zu haben. Es ist jedoch günstig, eine schwächere Lösung derselben zu gebrauchen, als von GELEI angegeben. Ich nehme für 5 ccm Kulturflüssigkeit 1 ccm der Mischung (zehn Teile einer 1 proz. Osmiumsäure und ein Teil 40 Proz. Formol). Die Mischung muß frisch bereitet werden. Wenn man einige Minuten nach der Fixierung das Rohr schüttelt und das freie Absinken der Infusorien beobachtet, so ergibt sich eine deutliche, wenn auch nicht besonders starke Wirkung der Hinterlastigkeit. In einem solchen Versuch habe ich gezählt: 413 Tiere sanken mit den Hinterenden voran (54,4 Proz.), 201 mit den Vorderenden voran (26,5 Proz.) und 145 in der horizontalen Lage (19,1 Proz.). Unter den angegebenen Bedingungen kann sich die Hinterlastigkeit nur schwer auswirken, weil die Fallgeschwindigkeit ziemlich bedeutend ist. Doch ist hier die Zahl der mit dem Hinterende voran absinkenden Tiere größer, als die Zahl aller übrigen zusammen.

Eine andere Methode erlaubt genauere Daten zu gewinnen. Nach der angegebenen Fixierung werden die Infusorien sukzessiv und sehr vorsichtig in Alkohole von 7, 15, 30, 50, 70, 90 und 95 Proz. überführt. Das macht man am besten auf der Zentrifuge. Dann saugt man den 95 proz. Alkohol mit einer Pipette ab, bis im Zentrifugenröhrchen etwa $\frac{1}{2}$ ccm desselben geblieben sind. Jetzt schüttelt man das Rohr und sofort, noch bevor die Tiere abgesunken sind, gießt man etwa 2 ccm dickes Glycerin hinein. Es bildet sich eine dickere Schicht Glycerin unten und eine dünnere Schicht Alkohol mit Paramäcien oben. Das Ganze kommt auf die Zentrifuge und wird einige Minuten lang stark geschleudert. Das Absinken der Infusorien im Glycerin ist sehr langsam und es muß tüchtig zentrifugiert werden. Es ist unschwer den Moment zu erfassen, wo die Infusorien unterwegs zum Rohrboden mitten im Glycerin schweben. Unter einem Horizontalmikroskop sieht man dann, das etwa 90 Proz. aller Tiere ihre Hinterenden nach außen (unten) richten.

Ich möchte dieses Resultat nicht als entscheidend betrachten, weil die Fixierung, trotz ihrer äußeren Vollkommenheit, sicherlich verschiedene Kontraktionen und innere Verschiebungen bedingt hatte. Auch wird dabei das spezifische Gewicht des Tieres verändert. Immerhin gibt es zu denken, daß bei so unendlich mannigfaltigen Versuchsaufstellungen immer wieder hartnäckig dasselbe Resultat herauskommt: *Paramaecium* ist hinterlastig. Vielleicht haften den einzelnen Versuchen verschiedene Fehlerquellen an, jedoch alle zusammen können nicht auf bloßem Zufall beruhen.

Was die geschleuderten Ba-Tiere anbelangt, so ist bei ihnen die Hinterlastigkeit so deutlich, daß sie keiner Diskussion unterliegen kann.

Allgemeiner Teil.

Auf Grund sämtlicher bekannter Tatsachen wird es möglich, eine Entscheidung zwischen der Statocystentheorie und der mechanischen Theorie zu treffen. KOEHLER wirft mir vor, ich habe übersehen, daß die Frage nicht rein alternativ entschieden werden darf. *Paramaecium* kann sehr gut hinterlastig sein, aber das schließt die Statocystentheorie nicht aus. Ich habe jedoch nirgends gesagt, daß sich die beiden Ansichten ausschließen. Es handelt sich nur darum, welche von den beiden besser begründet ist und welche die Tatsachen besser erklärt. Nur diesen Standpunkt möchte ich vertreten. Sobald es sich herausstellt, daß eine davon genügt, um alle Erscheinungen zu erklären, wogegen die andere auf beträchtliche Schwierigkeiten stößt, wird dadurch für einen Naturforscher die Entscheidung zwingend.

Daß die tatsächlichen Grundlagen der Statocystentheorie durchaus hypothetischer Natur sind, erkennt auch KOEHLER an. Die Ansicht gründet sich auf mehrere Annahmen.

Die erste Annahme lautet, daß im *Paramaecium*-Körper Statoliten, d. h. Einschlüsse von größerem spezifischen Gewicht als das umgebende Protoplasma, enthalten sind. Das ist allerdings sicher. Verschiedene schwere Einschlüsse, vor allem die Phosphatkrystalle, sind in jedem *Paramaecium* vorhanden.

Die zweite Annahme ist, daß diese Statoliten im Körper frei beweglich sind, wobei sie ihre Lage unter dem Einfluß der Schwerkraft zu verändern vermögen. Sonst wären sie ja keine Statoliten. Nun ist diese Annahme nicht nur unbewiesen, sondern außerordentlich unwahrscheinlich. Teilchen von der Größenordnung eines SCHEWIAKOFF-Kristalles, welche sich in einem so zähen Medium, wie

das Protoplasma unseres Infusors befinden, können unmöglich durch die bloße Einwirkung der Erdschwere verlagert werden. Jedenfalls würde eine solche Verlagerung eine sehr lange Zeit beanspruchen. Nach FETTER werden Teilchen von ferrum reductum im *Paramaecium*-Körper erst nach 2,5 Minuten dauernder Zentrifugierung mit einer Kraft von über 700 Gravitationseinheiten abgeworfen. Die Verf. berechnet hieraus die Viskosität des Protoplasmas, welche 8726 Male größer als diejenige des Wassers sein soll! Das sind die Verhältnisse, mit welchen die Statocystentheorie zu arbeiten hat. Ja, noch mehr. Nach VAN HERWERDEN erfolgt in einer 0,01 Proz. Essigsäure eine Gelatinisierung des Protoplasmas. Eine abgebrochene Glasnadel bleibt in solchem Protoplasma, wie in einem festen Körper stecken. Hier ist die freie Beweglichkeit der Einschlüsse ganz ausgeschlossen. Zugleich aber zeigen die Paramäcien gerade in solchen Lösungen (Kohlensäure, Essigsäure) eine wunderbar einheitliche negativ geotropische Reaktion. Wenn KOEHLER Bedenken darüber äußert, ob sich ein Körper von *Paramaecium*-Größe unter dem Einfluß der Erdschwere vertikal einzustellen vermag, so sind diese Bedenken unvergleichlich mehr berechtigt, wenn es sich um die freie Beweglichkeit um so vieles kleinerer Körper handelt, zumal sich dieselben in einem um so vieles visköserem Medium befinden.

Die dritte Annahme der Statocystentheorie ist, daß die Bewegungen der Statoliten einen komplizierten und koordinierten Leitungsmechanismus in Gang setzen, wie wir einen solchen in den Statocysten höherer Tiere kennen. „Hinderlich ist nur“, sagt KOEHLER, „daß wir bei *Paramaecium* die zur näheren Ausführung der Analogie erforderlichen „Reflexoid“-Bögen nicht kennen und auf ihre Entdeckung wohl noch lange werden warten müssen (1930 p. 301). Hier ist alles bloße Analogie, die sehr leicht verführen kann. Die Statocysten von *Branchiomma* und *Convoluta* liefern nicht den geringsten Beweis, daß auch bei *Paramaecium* Statocysten wirksam sind. Daß wir bei mehreren Vielzelligen die „Reflexoid“-Bögen nicht kennen und doch an der Auslösung der Kompensationsbewegungen durch die Statocysten nicht zweifeln, ist wohl nicht sehr überzeugend. Die Verdauung bei *Paramaecium* zeigt mannigfaltige und tiefe Analogien zu derjenigen bei Vielzelligen, und doch besitzt das Infusor keinen Magen und keine Pancreas. Warum sollte es eine Statocyste darstellen? Auf Analogien können wir nicht bauen.

Im großen ganzen sind die tatsächlichen Grundlagen der Statocystentheorie einfach nicht gegeben. Das Vorhandensein schwerer Einschlüsse bildet an sich keine genügende Begründung.

Die Begründung der mechanischen Theorie ist eine unvergleichlich tiefere. Zunächst spricht dafür die normale Form des *Paramaecium*. Naturgetreue *Paramaecium*-Modelle sind sicher hinterlastig, was auch KOEHLER bestätigte. In Anbetracht der halbflüssigen Konsistenz des Entoplasmas, sowie der Rotation desselben sind keinerlei größere lokale Schwereunterschiede anzunehmen. Wenn die Kristalle nicht immer durch die Strömung mitgerissen werden, so liegen sie in den Fällen, wo sie nicht im ganzen Zellkörper gleichmäßig zerstreut sind, vorwiegend im Hinterende. Bei insgesamt 992 normalen Paramäcien habe ich gefunden, daß bei 520 die Kristalle zerstreut waren, bei 384 beschwerten sie das hintere Körperende und nur bei 88 lagen sie vorwiegend in der vorderen Hälfte (1929 p. 111). Somit verstärken eher die etwa vorhandenen Schwereunterschiede die Formhinterlastigkeit.

Die Zentrifugierung der Ba-Tiere drängt die schweren Vakuolen bei rund 92 Proz. aller Tiere nach hinten. Indem, wie oben ausgeführt, das aktive Sich-Einstellen dabei sicher keine große Rolle spielt, muß das Überwiegen des Hinterendes angenommen werden.

Bei Anschwellung des Vorderendes in den Kühlungsversuchen gelangen die Ba-Vakuolen zentrifugierter Tiere vorwiegend in das Vorderende. KOEHLER vermochte dabei keine besonders regelmäßige Formveränderung festzustellen, er übergeht jedoch meine NaOH-Versuche, in welchen das Hinterende verschmälert wird, und welche dasselbe Resultat wie die Kühlungsversuche zeitigten. Bei 77,8 Proz. der Tiere waren die Vakuolen vorn und nur bei 15,3 Proz. hinten gesammelt (1929 S. 118). Eine Verschiebung der plasmatischen Masse nach vorne hatte Vorderlastigkeit mit allen Konsequenzen derselben nach sich gezogen.

Schließlich sprechen die Beobachtungen des freien Absinkens sowohl lebender wie fixierter Tiere deutlich zugunsten der Hinterlastigkeit.

So gestaltet sich die Frage nach der Begründung. Wollen wir nunmehr untersuchen, welcher erklärende Wert den beiden Theorien zugemessen werden kann. KOEHLER fordert von der mechanischen Theorie eine Erklärung folgender Tatsachen:

1. Das Zustandekommen „scheinbar-ungerichteter“ Bewegung, welche doch im normalen Schwerefeld zur Bildung einer negativen Ansammlung führt. Die Erklärung habe ich aber im II. Teile meiner Untersuchungen gegeben (1929 p. 253). Es sind hier verschiedene Fälle zu unterscheiden. Wenn eine dichte *Paramaecium*-Kultur in ein vertikales Röhrchen möglichst schonend gesetzt wird,

wobei man jede Veränderung des Mediums vermeidet, so bleiben die Bewegungen der Tiere daselbst sehr langsam und in Masse ungerichtet. Es wird auch keine negative Ansammlung gebildet. Doch lehrt die genaue Beobachtung, daß sich hier die Hinterlastigkeit bis zu einem gewissen Grade auswirkt. Die schiefe Stellung der meisten Tiere sowie ihre Ruckbewegungen wurden schon oben beschrieben (S. 176). Das ganze Verhalten solcher Tiere stimmt mit der mechanischen Theorie überein. Einen zweiten Fall haben wir, wenn das Medium etwas verändert wird, z. B. durch geringen Zusatz von Leitungswasser oder durch unvorsichtiges Gießen in das Versuchsrohr, wobei Luft mitgerissen wird. Die Bewegungsgeschwindigkeit wird gesteigert, aber wenn der Reiz ein schwacher war, kommt es nicht zu der eigentlichen gerichteten Bewegung bzw. klingt dieselbe bald ab. In den mittleren Rohrteilen wird jetzt keine Schwimmrichtung sichtbar vor den anderen bevorzugt, es ist jedoch ein bedeutender Unterschied im Verhalten an den beiden Rohrenden zu bemerken. Unten prallt das Tier sofort von dem Boden ab, um sich gleich nach oben zu begeben, oben dagegen wird die Bewegung stark verlangsamt und das Infusor hält sich daselbst mehrere Sekunden auf. Das zeigen meine Zahlentabellen (1929, p. 221 ff.) ganz klar. Auf diese Weise kommt eine negative Ansammlung zustande. Wenn die Straßenpassanten in beiden Gehrichtungen gleichmäßig eilen, aber ein jeder von ihnen sich an einem Schaufenster 5 Sekunden lang aufhält, so bildet sich dort eine Ansammlung, in welcher die Individuen ständig abwechseln, die Ansammlung selbst aber bestehen bleibt. Auch diese Reaktion des *Paramecium* stellt keinen Geotropismus dar, indem die Bewegung ungerichtet ist. Es handelt sich vielmehr um irgendeinen anziehenden Einfluß der freien Flüssigkeitsoberfläche bzw. des Stöpsels, falls das Rohr mit einem solchen verschlossen war. Derartige Wirkungen kennen wir beim *Paramecium* zur Genüge. Einen dritten Fall bilden schließlich die stark gereizten Tiere, z. B. nach einem starken Schütteln mit Luft oder nach einer ausgiebigen Durchgasung der Kultur. Die Tiere stellen sich vertikal ein und es kommt zu einer sehr regelmäßigen gerichteten Bewegung. Erst jetzt erfolgt die geotropische Reaktion und erst jetzt braucht die mechanische Theorie einzugreifen. Dieselbe liefert auch eine einfache Erklärung des Verhaltens. Die dabei eintretende plötzliche Veränderung des Mediums bildet einen starken Reiz, welcher vom Infusor durch temporäre Verlangsamung der Cilienbewegung beantwortet wird, wobei die Hinterlastigkeit eine Drehung des Körpers

bedingt. Wir sehen auch in der Tat, daß die gerichtete Bewegung der Tiere niemals sofort nach dem Aufhören des Reizes einsetzt, es ist hierzu eine Pause von 5—10 Sekunden unbedingt notwendig. Dann nehmen die Cilien ihre normale Tätigkeit auf und die Rotationen sorgen für die Beibehaltung der eingenommenen vertikalen Stellung.

Es ist jedoch ganz interessant zu fragen, wie die Statocystentheorie dieselbe Erscheinung erklärt? Wird die Kultur mit Luft geschüttelt oder wird durch dieselbe ein starker Luftstrom geleitet, so wird der Inhalt des Rohres aufgewirbelt. Die Paramäcien werden dabei in allen erdenklichen Raumlagen hin- und hergeworfen. Nach dem Aufhören des Reizes wäre nach der Statocystentheorie ein vollkommenes Chaos zu erwarten. Jedoch gerade nach einer solchen Behandlung zeigen die Infusorien eine ganz besonders schöne gerichtete Bewegung! Die Tatsache bildet einen Prüfstein für die Statocystentheorie. Es helfen hier keine Zusatzhypothesen, wollen wir den Begriff der Statocyste nicht ganz entstellen, müssen wir anerkennen, daß derartige Erscheinungen mit der Statocystentheorie absolut unvereinbar sind.

2. „Wie erklärt... die mechanische Theorie den Übergang zu gerichtetem Schwimmen im CO₂-Rohre oder in BOZLER's Versuch?“ (KOEHLER, 1930, p. 302). Die Erklärung ist eine naheliegende. Die CO₂-Lösung wirkt als Narkotikum, welches die Cilienbewegung stark verlangsamt. Bekanntlich sind die Schwimmbewegungen der Tiere in solchen Lösungen äußerst langsam. Unter diesen Bedingungen kann sich die Hinterlastigkeit sehr gut auswirken und eine vertikale Stellung des Tieres verursachen.

Betrachten wir aber zum Vergleich die Erklärung der Statocystentheorie. KOEHLER möchte in der CO₂-Wirkung den notwendigen Begleitreiz jeder geotropischen Bewegung sehen. Dagegen sprechen wichtige Gründe. Um eine gerichtete Bewegung zu erzwingen, muß man die Kulturflüssigkeit mit CO₂ fast sättigen. Das p_H derselben betrug bei mir 5,3—5,5, wogegen ich bei voller Sättigung p_H gleich 5,2 fand. Ein solcher Aziditätsgrad wird in einer unbehandelten Kulturflüssigkeit, in welcher die Tiere normal leben, niemals auch annäherungsweise erreicht, obwohl die Tiere daselbst unter Umständen eine schöne geotropische Bewegung ausführen können. Die Menge der selbst in maximal verdichteter Kultur erzeugten CO₂ ist viel zu gering, um eine Sättigung des Mediums und somit eine gerichtete Bewegung zu erzwingen. Überträgt man die Tiere in reines Leitungswasser (p_H 7,2—7,3), so zeigen

sie eine stark ausgeprägte negativ geotropische Bewegung, obwohl die CO_2 -Menge daselbst eine minimale ist. Wenn man Paramäcien stark zentrifugiert oder stark schüttelt und dann im Röhrchen stehen läßt, so sammeln sie sich zunächst oben. Aber schon bald sinken sie ab und sie bilden am Boden einen dichten Niederschlag. In der nächsten Umgebung solcher auf engstem Raume zusammengepferchten Tiere muß eine hohe CO_2 -Spannung vorherrschen und dennoch bleiben die Infusorien mehrere Stunden lang am Boden, ohne auch die geringste Spur einer negativen Bewegung zu zeigen. Wenn man schließlich durch eine *Paramecium*-Kultur einen starken Strom kohlenstoffreier Luft oder von reinem Stickstoff bzw. Wasserstoff leitet, so erhält man wiederum eine scharf ausgeprägte negative Bewegung. Und doch ist hier die Reaktion mit einer nahezu restlosen Verdrängung der CO_2 verbunden. Dies alles zusammen liefert den endgültigen Beweis, daß die CO_2 keinen notwendigen Begleitreiz darstellt.

In ganz bestimmten hohen Konzentrationen derselben wird allerdings die gerichtete Bewegung beobachtet, wie das KOEHLER zuerst angegeben hatte. Deren Zustandekommen erklärt KOEHLER dadurch, daß die CO_2 sensibilisierend auf Paramäcien einwirkt und so die Reaktion des Protoplasmas auf den Druck oder Zug der Statoliten verstärkt. Die Hypothese bleibt unbewiesen und auch wenig wahrscheinlich. Einen sensibilisierenden Einfluß des Stickstoffes werden wir wohl nicht annehmen, und doch leistet der Stickstoff ungefähr dasselbe, indem er eine gerichtete Bewegung hervorruft. Mit dem Unterschied übrigens, daß diese Bewegung nach einer Stickstoffbehandlung sicher eintritt, wogegen im Falle der CO_2 „das Versuchsergebnis einigermmaßen launisch sein kann“ (KOEHLER, 1930, p. 305).

3. Die Frage nach der „Zentrotaxis“ haben wir schon früher eingehend besprochen. In den „Zentrotaxis“-versuchen verhalten sich die Paramäcien genau der mechanischen Theorie gemäß. Die „Zentrotaxis“ führt sich auf die gewöhnliche geotropische Reaktion bzw. auf die Reaktion des Sich-Zerstreuens restlos zurück.

4. Die polferne Ansammlung der Paramäcien im Magnetfeld bildet dasselbe Problem, wie die gewöhnliche geotropische Reaktion. Wie auf S. 162 ff. dargestellt worden ist, werden die Erscheinungen von der mechanischen Theorie auf eine ganz analoge Weise erklärt.

5. Die erhebliche Beschleunigung der Bewegung nach einem starken Schleudern hat an sich weder mit der mechanischen noch mit der Statocystentheorie etwas zu tun. Während eines intensiven

Zentrifugierens werden die Tiere nach außen abgedrängt und an den Boden des Röhrchens mit einer Kraft gepreßt, welche z. B. in meinen „Zentrotaxis“-versuchen ca. 770 Gravitationseinheiten betrug. Unter einem so mächtigen Druck muß der Zelleib stark abgeflacht werden, jedenfalls bildet derselbe einen intensiven mechanischen Reiz. Es ist ganz natürlich, daß die Tiere einen solchen Reiz mit vergrößerter Schwimgeschwindigkeit beantworten. Berührt man das *Paramecium* mit einer Glasnadel, wie in den Versuchen von ALVERDES oder preßt man gar dasselbe mit der Nadel gegen die Glaswand, so wird sofort die Schwimgeschwindigkeit vergrößert. Es ist nicht einzusehen, warum sich das Tier im Zentrifugierungsversuch anders verhalten sollte.

6. Die beschleunigte Bewegung der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld stellt eine komplexe Erscheinung dar, deren Faktoren nicht genügend untersucht worden sind. Chemische Reize, dann das kolossale Gefälle der magnetischen Anziehungskraft erschweren die Interpretation in hohem Maße. Auch bildet die Erscheinung nicht das Arbeitsgebiet der mechanischen Theorie, deren Aufgabe in der Erklärung der Bewegungsrichtung besteht. Die vermehrte Bewegungsgeschwindigkeit bildet eine Folge einer allgemeinen Reizung, die nicht notwendigerweise gerichtet zu sein braucht.

Sämtliche von KOEHLER erwähnte Erscheinungen werden demnach auf Grund der mechanischen Theorie einfach und einheitlich erklärt. Andererseits genügt eine einzige Tatsache: das gerichtete Schwimmen nach einer Durchgasung bzw. nach dem Schütteln der Kultur, um die Unzulänglichkeit der Statocystentheorie ganz evident zu machen. Wenn der Reiz absolut ungerichtet, die Reaktion dagegen streng gerichtet ist, so kann deren Gerichtetwerden nicht auf einer „Nachwirkung“ des Reizes beruhen. Das scheint mir so klar, daß ich die Sache nicht weiter diskutieren möchte.

Es gibt aber außerdem noch eine ganze Reihe von Tatsachen, welche mit der Statocystentheorie unvereinbar sind. So das Bogenschwimmen der geschleuderten Tiere, die Tatsache, daß die Richtungsänderung bei Umkehrung des Rohres, in welchem eine gerichtete Bewegung stattfindet, erst nach 5—10 Sekunden eintritt, der schlagende Unterschied zwischen dem Schleuderresultat in sich verengenden Röhren und in breiteren Zentrifugenröhren, vor allem aber die große Mannigfaltigkeit der Einwirkungen, welche eine gerichtete Bewegung bedingen. Auch vermochte die Theorie nicht zu erklären, wieso die „scheinbar-ungerichtete“ Bewegung zur Bildung einer negativen Ansammlung führen kann. Alles Tatsachen,

deren Bestehen vom Standpunkte der mechanischen Theorie notwendig ist.

„Und doch, trotz alledem, ist die mechanische Theorie sicher unhaltbar“ habe ich geschrieben (1929, p. 128). Diese anscheinend paradoxe Äußerung möchte ich auch jetzt aufrecht erhalten. Es ist hier keine Rede davon etwa das Arbeitsfeld als Trümmerhaufen zu verlassen. Im Gegenteil, wir nähern uns dadurch einem Verständnis der so oft und mit so wechselndem Erfolg untersuchten und diskutierten Erscheinung.

Wenn ein *Paramecium* dank seiner Hinterlastigkeit Bojeneigenschaften besitzt, so braucht es dadurch noch nicht nur eine Boje zu sein. Dieses letztere hatte die klassische mechanische Theorie behauptet, und eben aus diesem Grunde ist sie sicher unhaltbar. Nicht nur, weil sie den Antrieb nicht berücksichtigte, wie das KOEHLER meint, sondern weil sie einem Organismus das Organische abgesprochen hatte. Daß bei dem vertikalen Sich-Einstellen Steuermechanismen mitwirken können, bin ich fest überzeugt. Gerade diese Frage darf nicht rein alternativ entschieden werden und das Vorhandensein von Steuermechanismen ist mit der Hinterlastigkeit auf keine Weise unvereinbar. Erst beide zusammen liefern eine wirkliche Erklärung des Benehmens. Wir haben ja gesehen, daß auch fixierte Tiere hinterlastig sind, zugleich aber daß bei denselben das vertikale Sich-Einstellen schwerer als bei lebenden Tieren eintritt. Zum Teil hängt dieser Unterschied wohl mit einer Kontraktion des Körpers sowie einer Verschiebung des Gleichgewichtszentrums nach vorn zusammen, aber die Tatsache ist auch dem Vorhandensein wirkender Steuermechanismen beim lebenden Infusor günstig.

Wenn sich die Paramäcien gerichtet nach oben begeben, so müssen sie Mittel haben, um oben von unten zu unterscheiden. Hierzu eben dient die Hinterlastigkeit, welche bei langsamer Eigenbewegung des Tieres eine entsprechende Drehung des Körpers bedingt. Diese Drehung braucht ganz gering, vielleicht kaum merklich zu sein, aber sie besitzt stets eine bestimmte Richtung und diese zeigt dem Infusor an, wo sich oben befindet. Um antropomorph zu sprechen, sobald sich das Tier nach oben begeben „will“, so verlangsamt es die Propagationsbewegung und aus der nunmehr eintretenden Körperdrehung „weiß“ es sofort, wo oben liegt. Dann setzen die Steuermechanismen ein und erst sie bewirken das Eintreten einer vollkommenen vertikalen Stellung. Das könnte man auch physiologisch umschreiben, jedoch hat die anthropomorphe Darstellung den Vorteil der Kürze und der Anschaulichkeit. Die Drehung

kann sehr gut mit einem Reiz verbunden sein und dadurch verliert die „mechanische“ Theorie ihren ausschließlich mechanischen Charakter. Sie behält freilich die mechanische Komponente, ebenso übrigens, wie die Bewegung der vermeintlichen Statoliten unter dem Einfluß der Schwer- bzw. Zentrifugalkraft mechanische Erscheinungen sind, aber das Prinzip der Erklärung bleibt für die beiden diskutierten Ansichten wesensgleich. Die beiden Theorien arbeiten mit Reizen und die Kontroverse bezieht sich lediglich auf die Natur der Mechanismen, welche den Reiz auslösen.

In extremen Fällen, wie z. B. nach energischer Zentrifugierung, nach einer plötzlichen Milieuänderung u. dgl., gewinnt gewiß die mechanische Komponente des Benehmens die Oberhand. Dann erfolgt eine gerichtete zwangsmäßige Bewegung, welche als Tropismus sensu stricto bezeichnet werden kann. Aber für ein normales unbehandeltes Tier bildet die Hinterlastigkeit nur ein „feines Mittel der Unterscheidung zwischen oben und unten“, sie stellt lediglich eine Reizquelle dar, nicht die unmittelbare Ursache der Bewegungsrichtung.

Ob der empfangene Reiz die Steuermechanismen in Gang setzt und in welcher Richtung, das hängt mit vielen und mannigfaltigen Bedingungen zusammen, die wir in ihrer Gesamtheit noch lange nicht kennen. Nur unter speziellen künstlichen Umständen beherrscht die Hinterlastigkeit das ganze Benehmen.

Zusammenfassung.

Den Einwänden von KOEHLER gegenüber werden die in zwei früheren Arbeiten mitgeteilten Resultate aufrechterhalten.

Die „Zentrotaxis“ ließ sich nicht bestätigen. Die Erscheinung führt sich teils auf den negativen Geotropismus, teils auf die Reaktion des Sich-Zerstreuens zurück.

Das Verhalten der Eisentiere im magnetischen Kraftfeld entspricht den Erwartungen der mechanischen Theorie.

Es wird ein neuer Apparat zur Beobachtung der Tiere während des Schleuderns beschrieben. Bis zu einer Zentrifugalkraft von ca. 3,5 Gravitationseinheiten bleibt die Bewegung total ungerichtet. Künstlich stark hinterlastig gemachte Tiere stellen sich schon bei ca. 1,2 Gravitationseinheiten zentripetal ein. Das Verhalten stimmt mit der mechanischen Theorie überein und es widerspricht der Statocystentheorie.

Die Wirkung der Hinterlastigkeit beim freien Absinken wird erneut bestätigt.

Die Begründung der mechanischen Theorie ist unvergleichlich breiter, als diejenige der Statocystentheorie. Sie erklärt auch sämtliche in der Arbeit erwähnte Erscheinungen, insbesondere das Zustandekommen negativ geotropischer Ansammlungen normaler Tiere, den Übergang zum gerichteten Schwimmen in CO₂-Röhren, das Beharren in den „Zentrotaxis“-versuchen, die polferne Ansammlung der Eisentiere im Kraftfeld eines Magneten.

Hinterlastigkeit schließt die Mitwirkung von Steuermechanismen nicht aus. Die mechanisch bedingte Drehung des Körpers kann mit einem Reiz verbunden sein. Die Kontroverse zwischen der mechanischen und der Statocystentheorie bezieht sich lediglich auf die Natur der Mechanismen, welche den Reiz auslösen.

Die modernisierte mechanische Theorie liefert zur Zeit die beste Erklärung der gerichteten Vertikalbewegungen von *Paramecium*.

Literaturverzeichnis.

- ALVERDES, F. (1922): Zur Lokalisation des chemischen und thermischen Sinnes bei *Paramecium* und *Stentor*. Zool. Anz. Bd. 55 p. 19.
- DEMBOWSKI, J. (1929): Die Vertikalbewegungen von *Paramecium caudatum*. I. Die Lage des Gleichgewichtszentrums im Körper des Infusors. Arch. f. Protistenk. Bd. 66 p. 104.
- (1929): II. Einfluß einiger Außenfaktoren. Ibid. Bd. 68 p. 215.
- FETTER, D. (1926): Determination of the protoplasmic viscosity of *paramecium* by the centrifuge method. Journ. Exp. Zool. Vol. 44 p. 279.
- V. GELEI, I. (1926): Cilienstruktur und Cilienbewegung. Zool. Anz. Suppl. Bd. 2 p. 202.
- HARPER, E. H. (1911): The geotropism of *Paramecium*. Journ. of Morphol. Vol. 22 p. 993.
- (1912): Magnetic control of the movements of *Paramecia* which have ingested iron. Sc. N. S. Vol. 35 p. 939.
- VAN HERWERDEN, M. A. (1926): Umkehrbare Gelbildung und Fixation. Nederl. Tijdschr. v. Geneesk. Bd. 70 p. 245 (Holländisch).
- JENSEN, P. (1893): Die absolute Kraft einer Flimmerzelle. PFLÜG. Arch. ges. Phys. Bd. 54 p. 537.
- KOEHLER, O. (1922): Über die Geotaxis von *Paramecium*. I. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 p. 1.
- (1930): Über die Geotaxis von *Paramecium*. II. Ibid. Bd. 70 p. 279.
- VERWORN, M. (1889): Psychophysiologische Protistenstudien. Jena.
-

