

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen.

Von
Victor Jollos.

(Hierzu 13 Textfiguren und Tafel 10 u. 11.)

Die aus den Untersuchungen an Infusorien gewonnenen Anschauungen über Variabilität und Vererbung bei Protisten (JOLLOS 1921) hatten mich zu einer von den Ansichten von JENNINGS und seinen Schülern wesentlich abweichenden Wertung der von diesen bei Thekamöben festgestellten „Erblichkeitsverhältnisse“ geführt. Es schien aber erwünscht, die theoretische Kritik durch eigene Untersuchungen an beschalteten Rhizopoden zu überprüfen.

Als Objekt für diese Untersuchungen wählte ich die Gattung *Arcella*, einmal, da ich verschiedene hierhergehörende Arten schon seit längerer Zeit zu cytologisch-entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen verwendete, vor allem aber deswegen, weil es leicht gelingt, Arcellen unter sehr gleichmäßigen Kulturbedingungen zu züchten und so einen der wesentlichsten prinzipiellen Einwände gegen die Ergebnisse von Variabilitäts- und Vererbungsforschungen an Protisten — der zum Teil auch gegenüber den erwähnten amerikanischen Arbeiten gemacht werden konnte — von vornherein auszuschalten.

I. Material und Kulturmethoden.

Bei den im folgenden genauer zu besprechenden Beobachtungen und Versuchen handelt es sich hauptsächlich um *Arcella polypora* PÉNARD, d. h. eine vielkernige *Arcella* mit fast uhrglasförmiger, ge-

legentlich auch etwas stärker gewölbter Schale (bei der ich allerdings nicht die von PÉNARD ursprünglich beschriebenen zahlreichen feinen Öffnungen um die Mundöffnung herum feststellen konnte). In einzelnen Fällen wurden daneben auch *Arcella vulgaris* und *Arcella discoides* herangezogen.

Zuchten von allen genannten *Arcella*-Arten ließen sich sehr leicht in einer 0,01proz. Nährlösung nach BENECKE führen, zu der als Futter Abschwemmungen einer Reinkultur von *Chlorogonium elongatum* (auf alkalischem Knopagar) hinzugefügt wurde. Es handelt sich also um dasselbe Verfahren, mit dem in den letzten Jahren eine ganze Anzahl größerer Protisten zuverlässig kultiviert werden konnte (vgl. BĚLAŘ 1922, HARTMANN 1921, JOLLOS — v. PROWAZEK 1922). Sowohl in größeren Schalen wie vor allem auch im hohlgeschliffenen Objektträger vermehren sich die Arcellen unter diesen Bedingungen reichlich, und die Zuchten konnten bisher ohne jede Depression oder sonstige Störung mehrere Jahre geführt werden. Die Teilungsfrequenz ist bei den verschiedenen Arten und Stämmen recht verschieden, im allgemeinen etwa umgekehrt proportional ihrer Körpergröße. Bei *Arcella polypora* erfolgen unter diesen Kulturbedingungen bei 21° 2—3 Teilungen in 24 Stunden. In einem Punkte unterscheiden sich freilich die Individuen in sämtlichen derartigen Kulturen von den Formen aus dem Freien: die ursprünglich bräunliche Schale wird in der Kultur immer heller, auch wohl dünner und erscheint schließlich fast durchsichtig. Nur bei alten Individuen kann sie einen gelblichen Ton annehmen. Die Skulptur wird jedoch in keiner Weise beeinflusst.

Um die Zuchten dauernd in gesundem gleichmäßigem Zustande zu erhalten, ist es aber unbedingt erforderlich, das Kulturmedium häufig zu erneuern; bei Zuchten im Objektträgerausschliff täglich oder alle 2 Tage. Nur dann bleibt die Teilungsfrequenz und Größe eines Klones monatelang konstant. Kommt es aber zur Anhäufung von Stoffwechselendprodukten, so ändert sich das Verhalten der Arcellen in dieser Hinsicht in unübersehbarer Weise. Es entstehen die noch genauer zu behandelnden Formen mit abnormer Schalenbildung; es treten auch häufig Plasmogamien auf, und die Arcellen verlassen nicht selten ihre Schalen, um kürzere oder längere Zeit frei herumzukriechen. Plasmogamie und Verlassen der Schalen können sich kombinieren, so daß riesige Plasmodien mit sehr zahlreichen Kernen entstehen (vgl. Taf. 11 Fig. 1, 2).

Solche aus der Verschmelzung zahlreicher Individuen hervorgegangenen Plasmodien (die stark an *Labyrinthula*-Formen erinnern)

können sich in diesem Zustande längere Zeit erhalten und zeigen dabei die charakteristische Pseudopodienbildung der Arcellen (siehe Taf. 11 Fig. 2). In der Regel gehen sie schließlich zugrunde, wie man denn auch häufig ihre Kerne in verschiedenen Stadien der Degeneration trifft. Oder aber sie zerfallen in eine Anzahl kleinerer Stücke, die sich wieder mit einer Schale umgeben (Taf. 11 Fig. 3). Da aber der Zerfall nicht immer genau entsprechend dem früheren Zusammentritt der einzelnen Individuen erfolgt, da sich auch kleine Teile ablösen oder experimentell abgetrennt werden können, so ist es leicht begreiflich, daß derartige Zuchten im Gegensatz zu der Konstanz der „normalen“ Kulturen in jeder Hinsicht ein höchst unregelmäßiges und kaum übersehbares Verhalten zeigen.

All diese Erscheinungen lassen sich bei regelmäßiger häufiger Erneuerung des Kulturmediums leicht ausschließen. Zuchten, in denen Plasmogamien oder freie Plasmodien auftraten, sind daher bei allen Versuchen, bei denen es sich um eine statistische Aufnahme der Größe handelte, stets ausgeschaltet worden. In anderen Fällen dagegen konnte, wie wir noch sehen werden, gerade die Entstehung zeitweise unbeschalteter Stadien zur Aufklärung komplizierter Umgebungsverhältnisse mit Erfolg herangezogen werden.

II. Grössenselektionsversuche.

In einer Reihe von Versuchsserien wurde zunächst geprüft, ob die Durchschnittsgröße eines Klones durch fortgesetzte Selektion der größten oder der kleinsten Individuen abgeändert werden könnte. Zahlreiche Versuche in dieser Richtung fielen negativ aus; in vier Fällen, einmal bei *A. vulgaris*, einmal bei *A. discoides* und zweimal bei *A. polypora* gelang es jedoch, eine derartige Selektionswirkung zu erzielen und ein Klon scheinbar in zwei Linien von verschiedenen Durchschnittsgrößen zu spalten. Die Unterschiede zwischen den Zweigen des gleichen Klones blieben auch nach dem Aussetzen der Selektion in einem Falle etwa 1 Monat, in zwei Fällen etwas über 2 Monate und im vierten Falle wenigstens noch 6—7 Monate deutlich nachweisbar. Das Verhalten der beiden Abzweigungen und der ganze Verlauf des Versuches ist für diese erfolgreichste Beeinflussung auf Tab. 1 genauer wiedergegeben. Die drei anderen erwähnten Versuchsserien zeigten durchaus die gleichen Erscheinungen. Stets sehen wir, daß die Unterschiede sich im Laufe der Selektions-

Tabelle 1.
Größenselektionsversuch.

Zeitweise Verschiebung des Mittelwertes von Klon A bei fortgesetzter Selektion und Abklingen der Unterschiede nach Aussetzen der Zuchtwahl.

1 Maßeinheit = 4,54 μ .

Zeit der Bestimmung	Anzahl der vorangegangenen Selektionsfolgen	Mittelwert der Abzweigung 1 (Auswahl der kleinsten Individuen zur Weiterzucht)	Mittelwert der Ausgangszucht	Mittelwert der Abzweigung 2 (Auswahl der größten Individuen zur Weiterzucht)
September 1921	0	—	26,25 \pm 0,15	—
Oktober 1921	0	—	26,12 \pm 0,11	—
Oktober 1921	0	—	26,39 \pm 0,13	—
November 1921	3	24,81 \pm 0,17		27,86 \pm 0,19
Dezember 1921	5	23,22 \pm 0,15		28,32 \pm 0,21
Januar 1922	7	23,21 \pm 0,17		28,58 \pm 0,17
März 1922	Weiterführung ohne Selektion	23,41 \pm 0,18		28,11 \pm 0,2
April 1922	"	24,495 \pm 0,12		27,59 \pm 0,22
Juni 1922	"	25,03 \pm 0,17		26,61 \pm 0,15
Juli 1922	"	25,27 \pm 0,19		26,23 \pm 0,15
September 1922	"	26,2 \pm 0,15		26,33 \pm 0,15
Oktober 1922	"	26,27 \pm 0,15		26,38 \pm 0,14
Dezember 1922	"	26,18 \pm 0,17	26,29 \pm 0,16	26,145 \pm 0,17

folgen nicht unbeträchtlich steigern, nach dem Aussetzen der Zuchtwahl sich aber allmählich wieder verwischen, so daß spätestens nach 8 Monaten die mittlere Größe sämtlicher Abzweigungen eines Klones ungefähr die gleiche ist und mit der vor Beginn der Selektionsversuche festgestellten Größe übereinstimmt. Eine solche vollständige Rückkehr zur Ausgangsmittelgröße stellte sich auch bei einem weiteren Versuche ein, bei dem durch Abzweigung einer von einem zufällig gebildeten extrem kleinen Individuum ausgehenden Zucht zunächst mit einem Schlage eine besonders auffällige Verschiebung gegenüber dem Verhalten der Stammkultur zu beobachten war (vgl. Tab. 2). Weitere Selektionen in gleicher Richtung führten bei dieser Abzweigung zu keiner weiteren Herabsetzung der mittleren Größe. Wohl aber sehen wir nach ihrem Aussetzen ein ständiges Anwachsen, bis auch hier nach etwa 6 Monaten die Norm wieder erreicht ist. Wir haben hier also das gleiche Ergebnis, wie bei den entsprechenden Selektionsversuchen bei Infusorien: Durch fortgesetzte planmäßige Selektion lassen sich hier wie dort aus einem Klon verschieden geartete Zweigzuchten erzielen. Die so heraus-

Tabelle 2.
Größenselektionsversuch.

Verschiebung des Mittelwertes von Klon A durch einmalige Selektion eines abnorm kleinen Individuums (Durchmesser 17 Maßeinheiten). Versagen weiterer Selektionsfolgen und Rückkehr zum normalen Mittelwert nach Aussetzen der Zuchtwahl.

1 Maßeinheit = 4,54 μ .

Mittelwert von A bei der letzten Bestimmung vor Versuchsbeginn (vgl. Tab. 1)
= 26,29 \pm 0,16.

Zeit der Bestimmung	Zahl der vorausgegangenen Selektionsfolgen	Mittelwert der Abzweigung
Januar 1923	1	20,93 \pm 0,09
Januar 1923	2	21,71 \pm 0,15
Februar 1923	3	21,26 \pm 0,12
Februar 1923	4	21,89 \pm 0,15
März 1923	5	22,13 \pm 0,18
April 1923	6	21,66 \pm 0,14
	Die Zuchtwahl wird nicht mehr fortgesetzt	
Mai 1923	"	22,84 \pm 0,16
Mai 1923	"	23,42 \pm 0,14
Juni 1923	"	23,28 \pm 0,19
Juni 1923	"	24,97 \pm 0,17
Juli 1923	"	25,21 \pm 0,14
September 1923	"	26,12 \pm 0,17
Oktober 1923	"	26,22 \pm 0,13

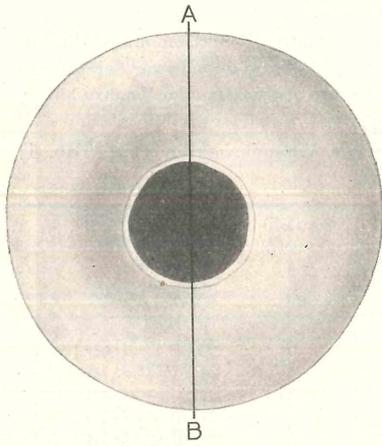
gezüchteten Unterschiede bilden sich aber nach dem Aussetzen der Selektionsprozesse nach kürzerer oder längerer Zeit wieder völlig zurück, sind somit nur als Modifikationen oder Dauermodifikationen zu werten.

III. Abnorme Schalenbildungen.

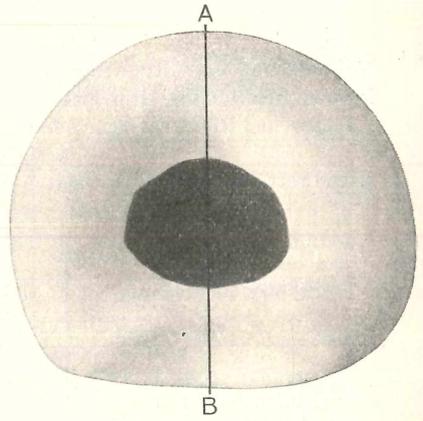
Weitere Selektionsversuche wurden alsdann mit abnorm gestalteten Individuen ausgeführt, die sich zunächst in einigen seltenen Fällen in den Kulturen von Klonen von *A. polypora* entwickelten:

1. Halbmondbildung.

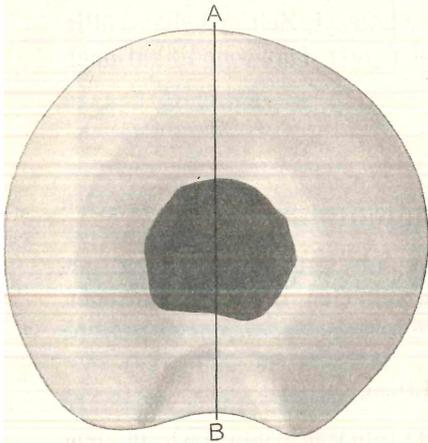
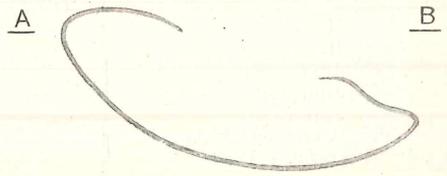
Zuerst trat in einem fast 1 Jahr geführten Klone (A), in dem bis dahin nur völlig normale Formen beobachtet worden waren, ein Individuum auf, dessen Schale an einer Seite eine flache Einbuchtung aufwies. Bei isolierter Weiterzucht dieser Form ergab es sich, daß die abnorme Bildung auch auf die Tochterarcellen übergang und bei der aus ihnen gezogenen Massenkultur in verschiedener Stärke zur



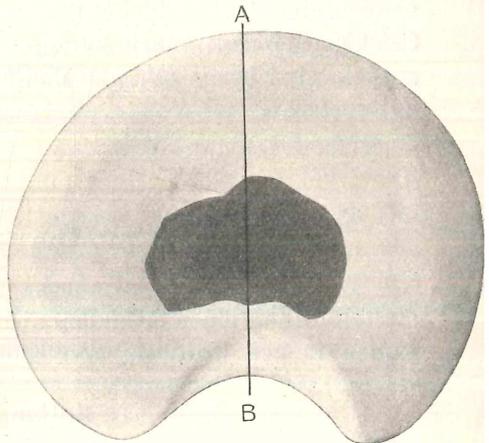
1



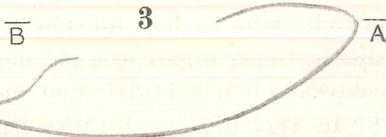
2



3



4



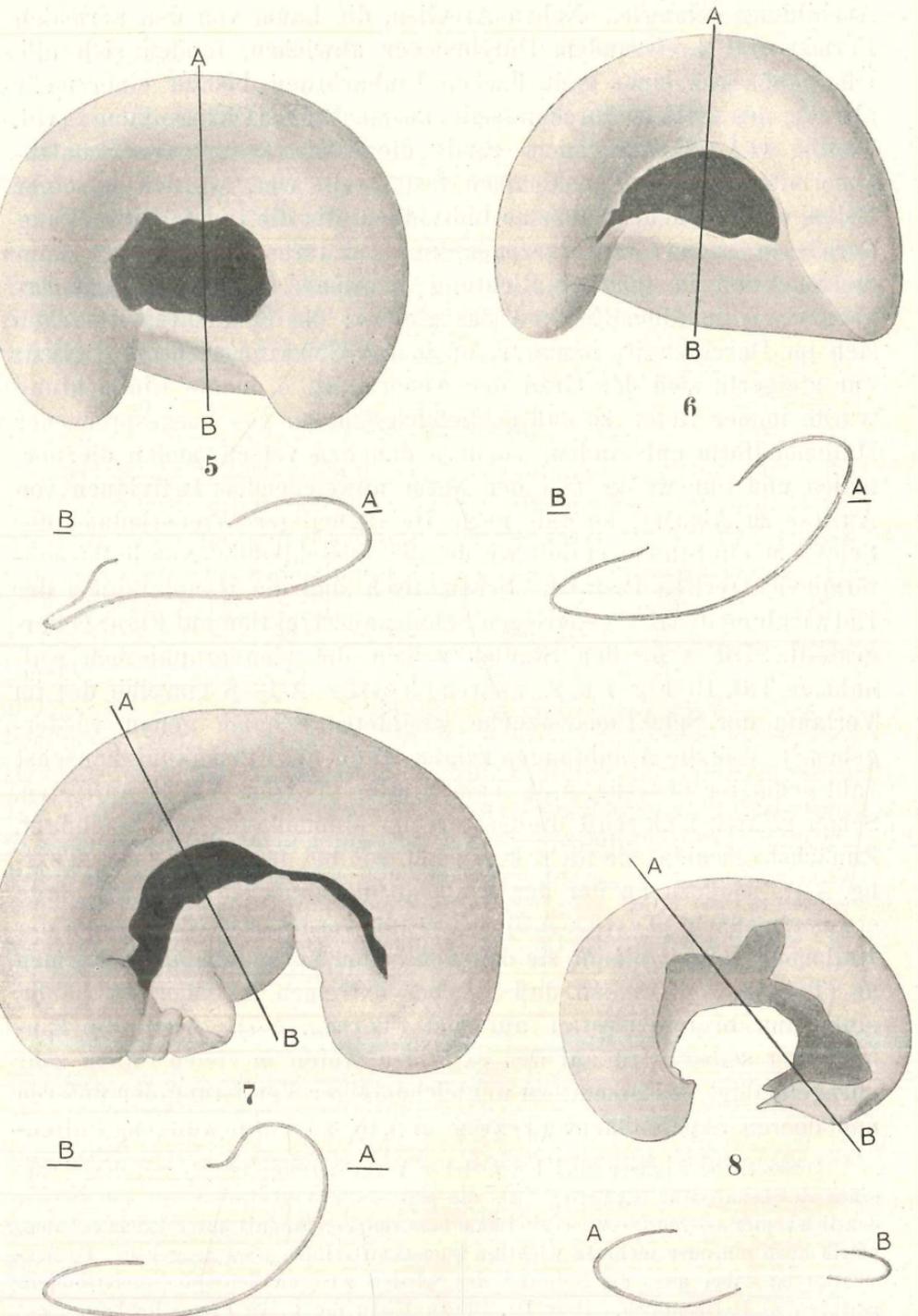


Fig. A. Verschiedene Stadien der „Halbmondbildung“.

1. Normalform. 8. Kombination von „Halbmond-“ und „Spaltbildung“.

Ausbildung gelangte. Neben Arcellen, die kaum von den normalen Formen mit kreisrundem Durchmesser abwichen, fanden sich alle Übergänge von einer ganz flachen Einbuchtung bis zu einer mehr als $\frac{1}{4}$ des Schalendurchmessers ausmachenden Einsenkung (vgl. Textfig. G 1—3). Nachdem somit die Übertragung der Schalenabnormität auf die Nachkommen festgestellt war, wurden in einer Reihe von Versuchen einzelne Individuen, die die tiefste Einsenkung aufwiesen, isoliert weitergezogen, und bei ihren Nachkommen dann die Selektion in gleicher Richtung mehrmals wiederholt. Das Ergebnis war in allen Zuchten das gleiche: der Schalentyp verschob sich im Durchschnitt immer mehr in der Selektionsrichtung. Nicht nur steigerte sich der Grad der Abnormität, d. h. die Einbuchtung wurde immer tiefer, so daß schließlich Schalen von ausgesprochener Halbmondform entstanden, sondern daneben verschwanden die normalen und nur wenig von der Norm abweichenden Individuen von Auslese zu Auslese, so daß nach 10—12 maliger Wiederholung der Selektion ein Stamm erzielt wurde, der ausschließlich aus halbmondförmigen Arcellen bestand. Schematisch sind die Hauptetappen der Entwicklung dieser eigenartigen Schalenkonstruktion auf Figur G dargestellt. Die typischen Stadien zeigen die photographischen Aufnahmen Taf. 10 Fig. 1 u. 2, während Textfig. A 1—8 einzelne der im Verlaufe der Selektionsversuche gebildeten Schalen genau wiedergeben.¹⁾ Wie die Abbildungen zeigen, kann die Einsenkung zunächst bald schmaler (Textfig. A 3), bald breiter (Textfig. A 2, 4) auftreten. Schon relativ früh wird die Gestalt der Mundöffnung mit beeinflußt. Zunächst erscheint sie nicht kreisrund, wie bei der Normalform (Textfig. A 1), sondern an der der Einbuchtung zunächst liegenden Seite etwas abgeflacht (Textfig. A 3); bei weiter vorgeschrittenen Stufen der Halbmondbildung nimmt sie dagegen immer unregelmäßigere Formen an (Textfig. A 4—8), so daß sie bei extremen Halbmonden häufig eine ganz bizarre Gestalt aufweist (Textfig. A 7). Auch die Einbuchtung selbst wird auf den extremen Stufen in vielen Fällen sehr unregelmäßig. Es kommt zu ungleichmäßiger Vertiefung der unteren und oberen Schalenfläche (Textfig. A 5, 6), zu Verdickungen, Falten-

¹⁾ Sämtliche Figuren sind bei gleicher Vergrößerung (210×) mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen. Da die plastischen Verhältnisse sich nur schwer deutlich reproduzieren lassen, so sind zum besseren Verständnis unter jedem Schalenumriß auch ein oder mehrere wichtige Querschnittsbilder wiedergegeben. Berücksichtigt ist dabei auch die Neigung der Schalen zur (an den Querschnittsbildern markierten) Horizontalen. Herr Dr. BÉLAŘ hatte die große Freundlichkeit, diese Zeichnungen für mich anzufertigen, wofür ihm auch an dieser Stelle bestens gedankt sei.

und Wulstbildungen, die der ganzen Schale an der Einbuchtungsseite ein regellos monströses Aussehen verleihen können (vgl. Textfigur A 7). Kompliziert werden diese Bilder auch noch dadurch, daß derartige extreme Halbmondstadien nicht selten mit den anderen noch zu besprechenden Abnormitäten der Schalenbildung kombiniert auftreten (Textfig. A 8).

Ehe wir auf die einzelnen Selektionsexperimente eingehen, seien daher zunächst auch die anderen beobachteten und genauer auf ihr Verhalten geprüften abnormen Schalenbildungen unserer *Arcella polypora* kurz geschildert. Im wesentlichen lassen sie sich zu drei weiteren abnormen Entwicklungsreihen zusammenfassen:

2. Spaltbildung.

Der erste dieser Typen weist anfänglich an einer Seite der Schale eine Einkerbung auf (Textfig. B 1), die sich bei vorgeschrittenen Stufen dieser abnormen Ausbildung immer mehr vertieft und schließlich einen bis zur Mundöffnung durchgehenden Spalt darstellt. Die Mundöffnung selbst erscheint verhältnismäßig regelmäßig gestaltet, jedenfalls weit regelmäßiger als bei der Halbmondbildung. Sehr charakteristisch ist aber eine Verdickung der die Mundöffnung umgebenden Schalenpartie, besonders an der dem Spalte zunächst liegenden Seite (Textfig. B 1, 3). An dieser besonderen Schalenstruktur sind die Anfangsstadien dieser Reihe (Fig. B 1, 2) leicht von beginnender Halbmondbildung zu unterscheiden, selbst wenn es sich (wie z. B. in dem in Fig. B 2 dargestellten Falle) zunächst mehr um eine Einbuchtung als um einen Spalt zu handeln scheint. Auf der extremen Stufe der Spaltausbildung kann es allerdings auch zu eigenartigen Ausbuchtungen der Mundöffnung kommen, wie sie unsere Abbildung B 4 zeigt.

3. Einfache „Umklapper“.

Eine dritte abnorme Entwicklungsreihe ist dadurch charakterisiert, daß sich an einer Stelle der Unterseite der Schale ein wulst- oder zahnartiger Auswuchs bildet. Anfänglich nur klein (Fig. C 1), wächst er auf weiteren Stufen immer mehr nach unten und innen vor und überdeckt damit bei Betrachtung von unten die Mundöffnung erst teilweise (Fig. B 3, 4), in extremen Fällen (Fig. B 5) völlig, so daß die ganze *Arcella*-Schale nach unten und innen zusammengeklappt erscheint. Häufig gewinnt man dabei den Eindruck, daß tatsächlich, auch abgesehen von der Bildung des Auswuchses,

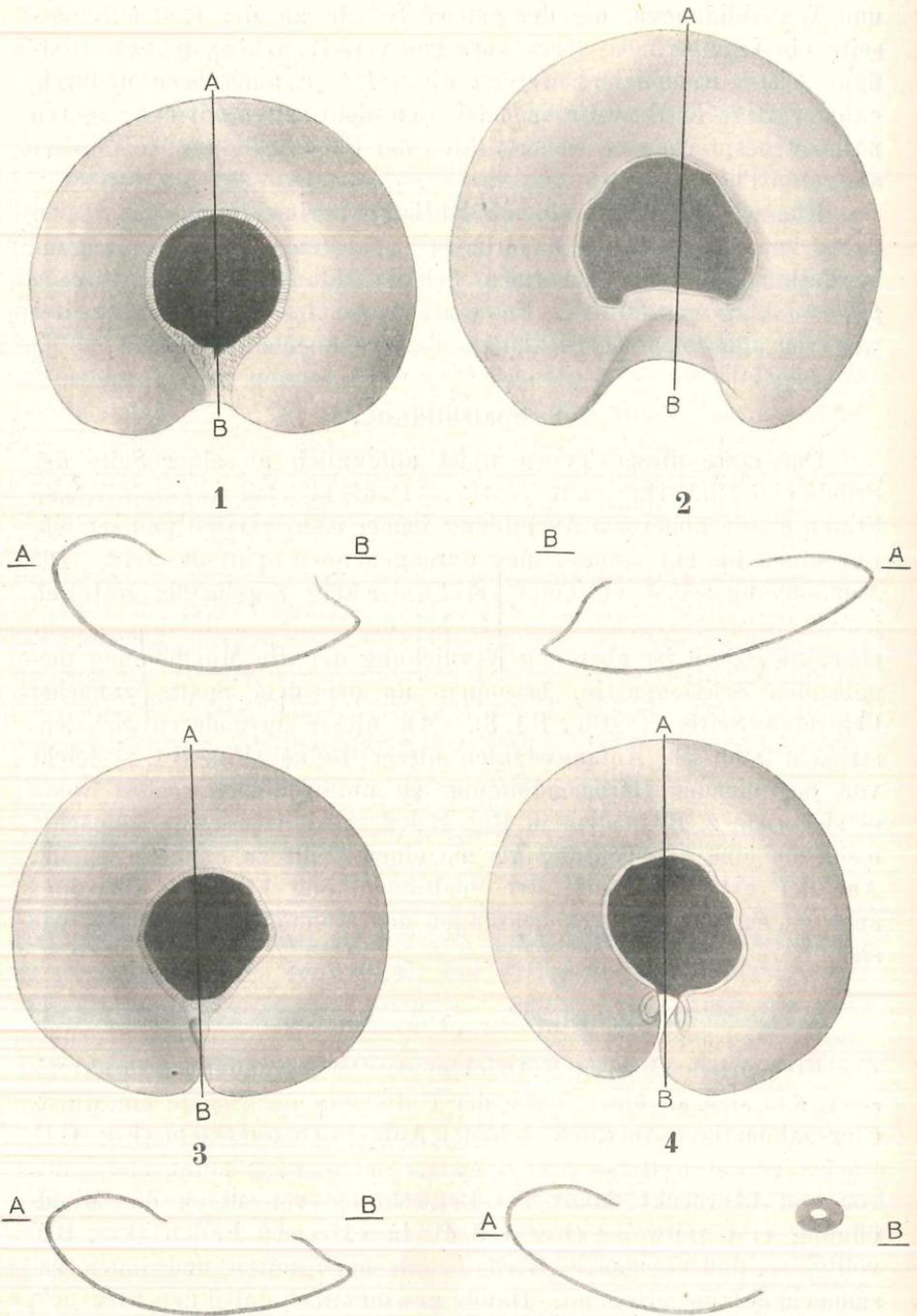
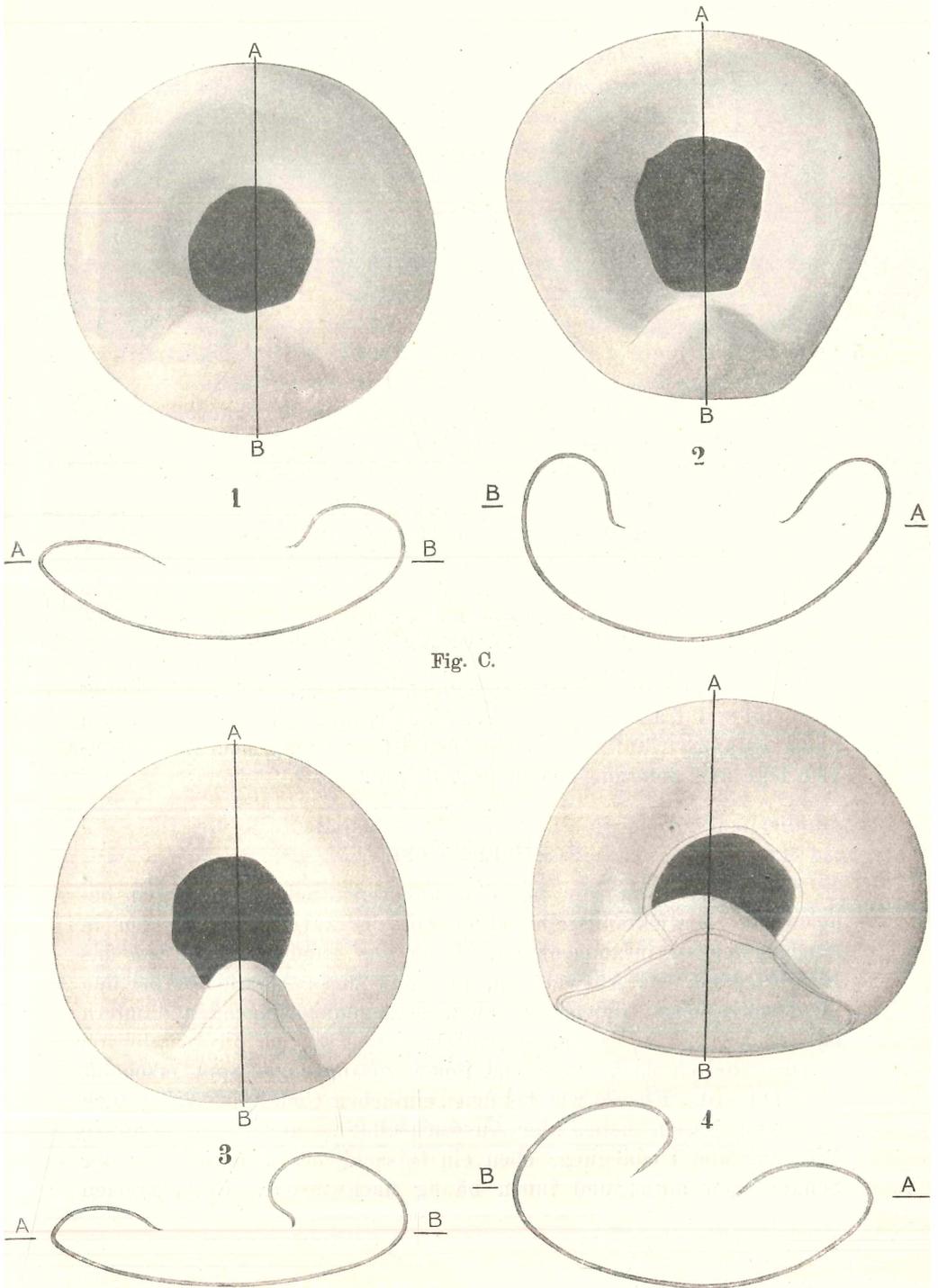


Fig. B. Verschiedene Stadien der „Spaltbildung“.



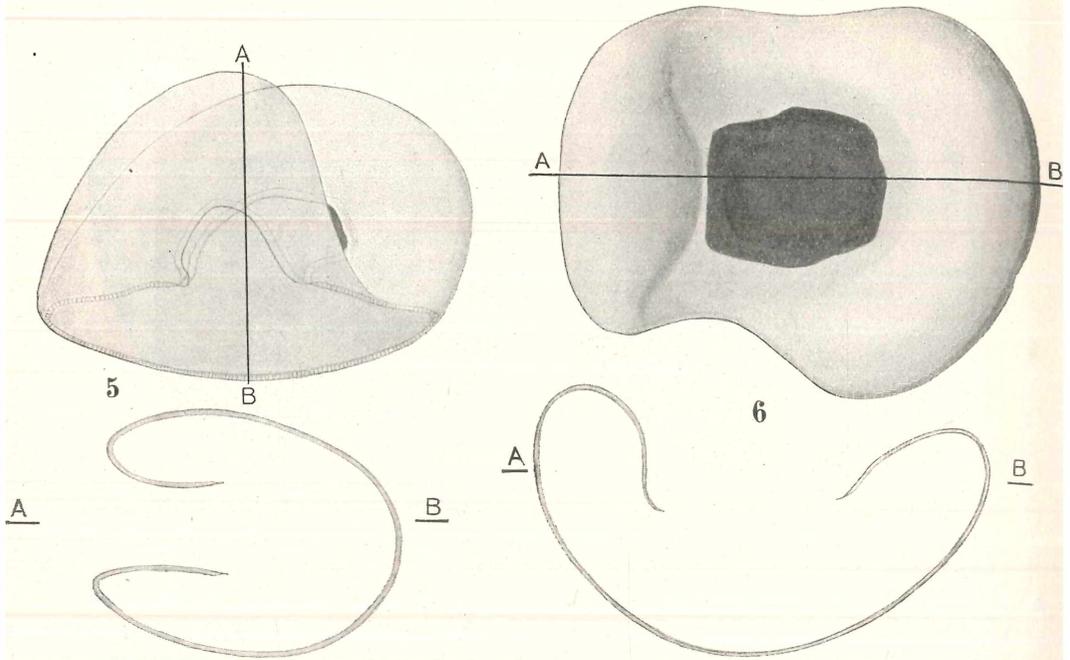


Fig. C. Verschiedene Stadien der „einfachen Umklapperbildung“.

die Schale nach innen und unten umgebogen ist. Die Mundöffnung erscheint auf frühen Stufen dieser Entwicklung gegenüber der Norm kaum verändert, auf vorgeschrittenen ist sie immer mehr zusammengedrückt und deformiert (vgl. Fig. B 4, 5).

4. „Doppelklapper.“

Die letzte von mir bei den abnormen Schalenbildungen beobachtete Entwicklungsreihe steht mit der zuvor geschilderten in einem gewissen Zusammenhang. Auch hier handelt es sich um das Hervortreiben von Auswüchsen, nur daß diese Auswüchse bei den „Doppelklappern“ gleichzeitig an zwei gegenüberliegenden Rändern entstehen (Fig. D), so daß bei ihrem Größerwerden die Schale von beiden Seiten nach unten und innen zusammengeklappt erscheint (Fig. D 1—5). Ebenso wie bei den „einfachen Umklappern“ ist auch in diesen Fällen neben der Auswuchsbildung auch eine stärkere Wölbung und Umbiegung, eben ein tatsächliches „Umklappen“ der Schale nach unten und innen häufig nachweisbar. Bei extremen

Ausbildungsstufen dieser Reihe wird somit die Mundöffnung von beiden Seiten stark überdeckt und es bleibt nur ein verhältnismäßig schmaler Spalt zwischen den beiden vorgeschobenen Rändern frei (Fig. D 4, 5). Die Mundöffnung selbst erscheint in ähnlicher Weise wie bei den einfachen Umklappern zusammengedrückt.

Charakteristisch für die meisten Schalen dieser Reihe ist auf frühen Ausbildungsstufen eine Verlängerung des durch die Vortreibungen vergrößerten Schalendurchmessers, auch abgesehen von den beiden Auswüchsen, bei gleichzeitiger etwas stärkerer Wölbung der ganzen Schale und teilweiser Verkürzung des zu den Auswüchsen queren Durchmessers. Daher besitzen die Anfangsstufen der „Doppelklapper“bildung sehr häufig eine eigenartig gestreckte und nierenförmig eingeschnürte Gestalt (vgl. Fig. D 2). Ähnliche charakteristische Formen finden sich, wenn auch etwas seltener, auch bei den einfachen Umklappern (Fig. C 6), ein Umstand, der schon auf gewisse Beziehungen zwischen diesen beiden Abnormitäten hinweist, Beziehungen, die sich noch klarer aus den später zu schildernden Umbildungsprozessen ergeben werden.

Bei seitlicher Betrachtung erscheinen derartige „Doppelumklapper“ mittleren Grades halbmondförmig und können daher — besonders bei Lupenvergrößerung — leicht mit den zuvor geschilderten echten Halbmondbildungen verwechselt werden, eine Verwechslung, die bei Drehung der einzelnen Individuen und (an konserviertem Schalenmaterial) bei Beachtung der Stellung der Mundöffnung ohne weiteres vermieden wird.

Die geschilderten vier Haupttypen der abnormen Schalenbildung unserer *Arcella polypora* finden sich nun nicht nur gesondert, sondern auch in allen möglichen Kombinationen: Es gibt einfache und Doppelklapper mit Halbmondbildung (Fig. E 1—3) oder Spaltbildung (Fig. E 4, 5 und Fig. F). Ebenso Halbmond- und Spaltbildung bei dem gleichen Individuum (ein Fall, der wohl schon bei der in unserer Abbildung A 8 wiedergegebenen *Arcella* vorliegen dürfte). Ja, derartige Kombinationen sind vor allem auf den extremen Stufen so häufig, daß es nicht immer leicht ist, aus Massenkulturen extreme Vertreter eines einzigen Types in völlig reiner Ausprägung zu erhalten. Dieser Umstand erklärt sich vor allem wohl daraus, daß die extremen Stufen in der Regel nur unter besonderen Versuchsbedingungen erzielt wurden, die die Entstehung der verschiedenen Abnormitäten in gleicher Weise begünstigen. —

Bei allen vier Entwicklungsreihen (und ebenso bei ihren Kombinationen) läßt sich endlich eine Herabsetzung der Teilungsintensität

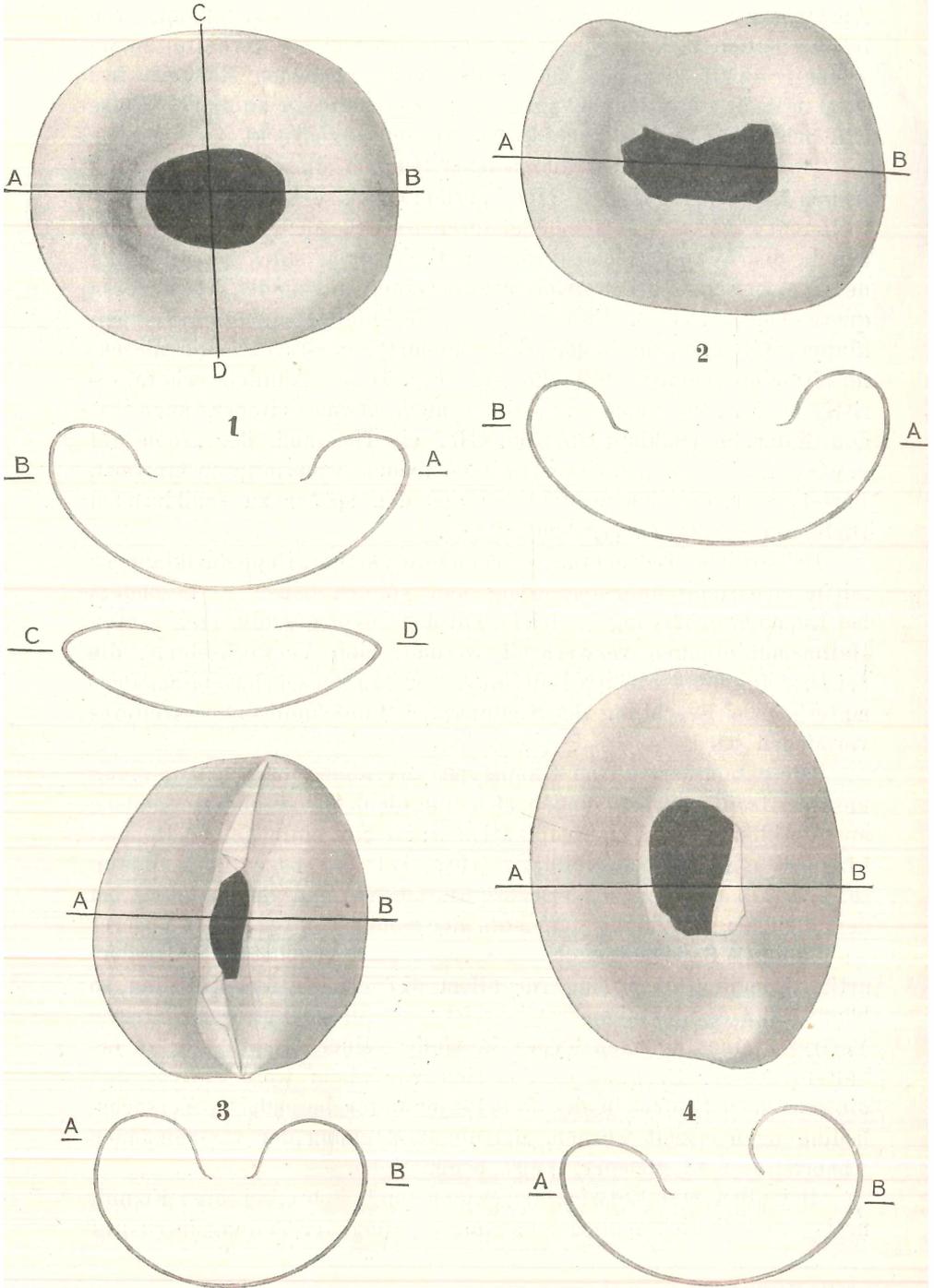


Fig. D.

feststellen, die entsprechend der Steigerung der Schalenabnormität im allgemeinen immer deutlicher hervortritt, am stärksten bei der Doppelklapperbildung. Extreme Doppelklapper teilen sich bei 21° statt 2—3 mal wie die Normalform in der Regel höchstens einmal in 24 Stunden. Doch finden sich hier wie auch bei den anderen abnormen Formen gelegentlich auch Ausnahmen, bei denen eine Herabsetzung der Teilungsfrequenz kaum oder überhaupt nicht nachweisbar ist.

Sämtliche hier geschilderten abnormen Schalentypen von *A. polypora* traten zunächst nur bei einzelnen Individuen und nur in sehr schwachem Grade auf. Die extremen Ausbildungsstufen wurden dagegen nur bei planmäßigen Selektionsversuchen oder unter besonderen Außenbedingungen erzielt.

Wie schon erwähnt, fand sich die Anlage zur Halbmondbildung zuerst bei einer einzigen *Arcella* des damals schon fast 1 Jahr geführten und sonst stets nur normale Formen aufweisenden Klones A. Diese erste abnorme Form entsprach ungefähr unserer schematischen Figur G 1.

Entsprechend zeigte sich die Spaltbildung bei einem einzigen Individuum des von einer anderen Ausgangspopulation abgeleiteten Klones B, der bei dem ersten Auftreten der Abnormität schon 7 Monate von mir gezüchtet worden war.

Der Beginn der einfachen Umklapperbildung trat in einem dritten, von einer ganz anderen Fundstelle stammenden Klone M bei zwei Arcellen auf, die beide eine Abnormität etwa des auf unserer schematischen Figur J 2 wiedergegebenen Grades aufwiesen.

In allen diesen Fällen wurden die abweichend gestalteten Individuen isoliert weitergezüchtet, und stets zeigte es sich, daß auch ihre Nachkommen die entsprechende abnorme Schalenbildung auf-

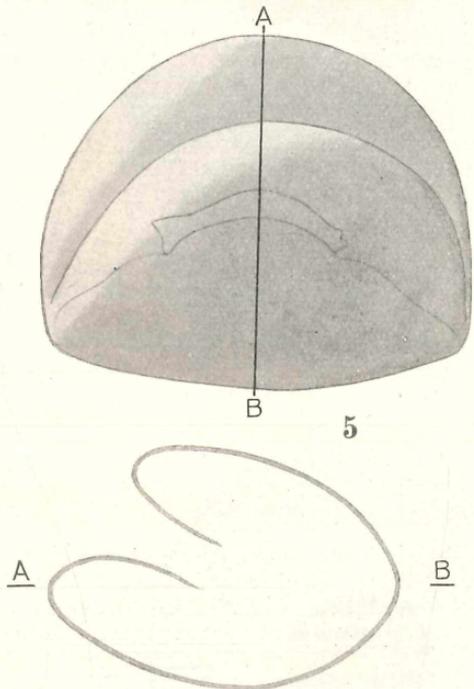


Fig. D (Schluß). Verschiedene Stufen der „Doppelklapperbildung“.

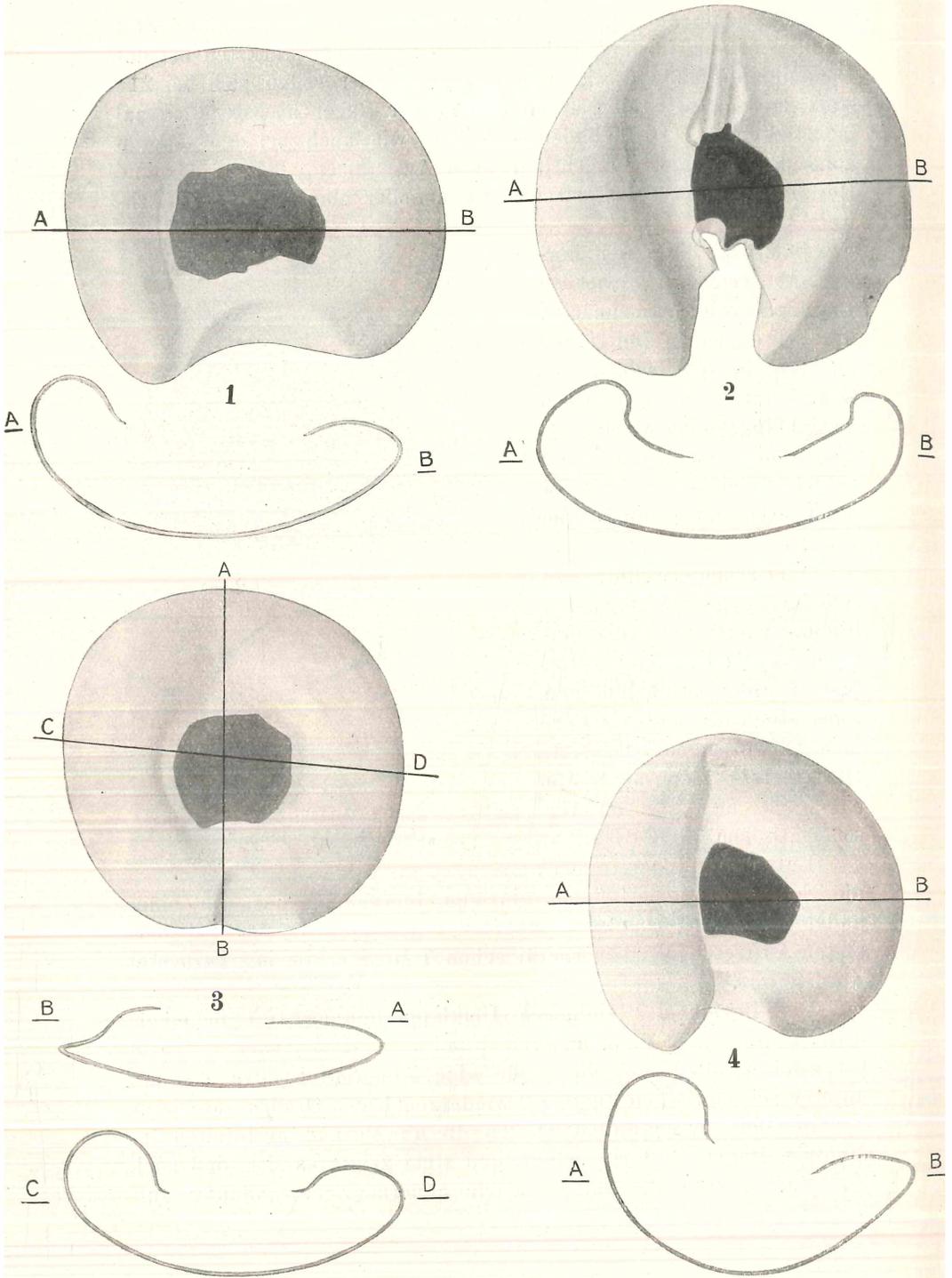


Fig. E.

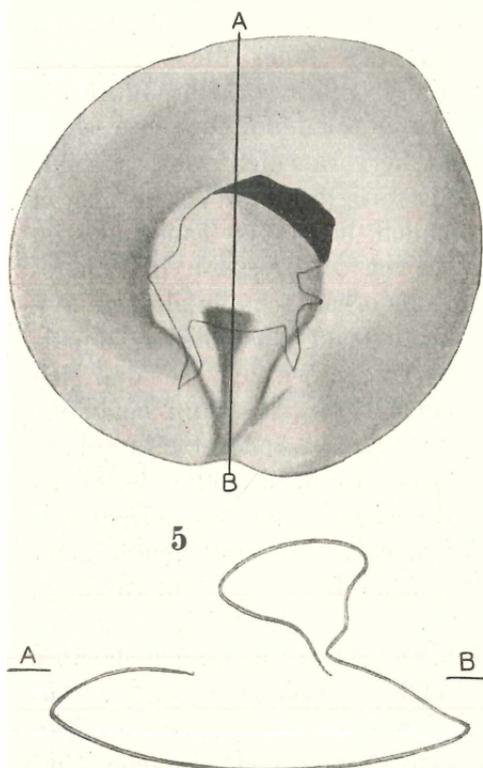


Fig. E (Schluß).

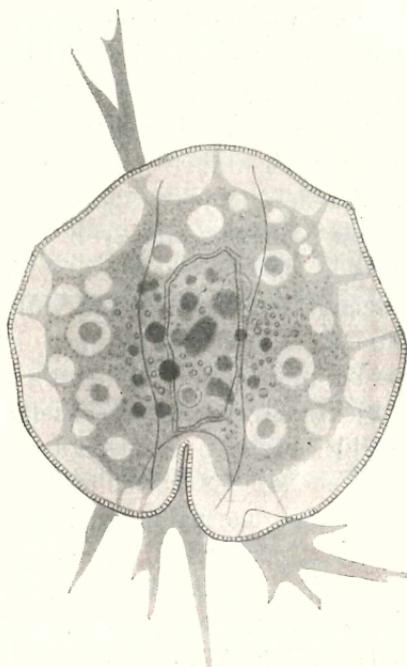


Fig. F.

Fig. E. Verschiedene Formen der Kombination von Schalenabnormitäten.
 1—3 Halbmond- und Umklapperbildung. 4 Spalt- und Doppelklapperbildung.
 5 Spalt- und Umklapperbildung (?).

Fig. F. Kombination von Spalt- und Doppelklapperbildung (nach dem Leben).

wiesen. In den in jedem Falle angelegten Massenkulturen fanden sich aber bald verschiedene Abstufungen der abnormen Schalen-gestalt, so daß die Möglichkeit zu Selektionsversuchen unter Verwendung klarer morphologischer Charaktere in großem Umfange gegeben war.

Die Beobachtung der in verschiedener Weise — teils in größeren Gefäßen, teils in hohlgeschliffenen Objektträgern — geführten Abzweigungen der Nachkommen solcher abnormer Arcellen führte sehr bald zu der Feststellung, daß eine Steigerung der verschiedenen abnormen Ausbildungen am sichersten und schnellsten erzielt werden konnte, wenn die Arcellen längere Zeit im Objektträgerausschliff ohne Wechsel des Kulturmediums, aber bei ständig erneuter Zufuhr von *Chlorogonium* als Futter gehalten wurden. Unter diesen Bedingungen muß es in der relativ geringen Flüssigkeitsmenge bei

der starken Vermehrung der Arcellen zu einer Anhäufung von Stoffwechsellendprodukten kommen. Es lag daher die Vermutung nahe, daß eben durch den Einfluß dieser Stoffwechselprodukte die Entstehung und Verstärkung der abnormen Schalenbildungen wesentlich begünstigt, vielleicht sogar direkt hervorgerufen würde. Zahlreiche daraufhin angestellte Versuche bestätigten diese Vermutung in vollem Umfange; in keinem Falle nämlich, unter den Tausenden im Laufe der Jahre geführten Zuchten von *A. polypora* in hohlgeschliffenen Objektträgern, trat eine abnorme Schalenbildung auf, wenn längstens alle 2—3 Tage die Arcellen auf einen neuen Objektträger mit frischer Kulturlösung übertragen wurden, so daß sich niemals mehr als 30 Individuen in einem tiefen Ausschiff befanden, und auch diese Zahl noch keine 24 Stunden. Andererseits gelang es bei planmäßiger Anlegung von Massenkulturen in hohlgeschliffenen Objektträgern ohne Wechsel des Mediums, nicht nur wiederholt aus völlig normalen Abzweigungen des Klonen A die Halbmondbildung und ebenso aus normalen Zuchten von Klon B die Spaltentwicklung, sowie aus normalen Zuchten von Klon M, die Entstehung von einfachen Umklappern wieder zu erzielen, sondern es war auch darüber hinaus noch möglich, unter dem Einflusse derartiger starker Anhäufung von Stoffwechsellendprodukten aus normalen Abzweigungen des Klonen A auch Arcellen mit Spaltbildung und einfache Umklapper zu erhalten, und andererseits aus normalen Abzweigungen von Klon B auch Halbmondformen. Endlich trat in all diesen genannten Klonkulturen, d. h. also sowohl in Zuchten von Klon A wie B, wie M, die zuvor geschilderte Doppelklapperbildung auf. Überhaupt war die Doppelklapperbildung die unter den angegebenen äußeren Bedingungen in sämtlichen Zuchten am häufigsten zu erzielende Schalenabnormität. Außer in den genannten drei Klonen war sie auch aus entsprechenden Zuchten eines 4. Klonen (O), der wiederum von einer ganz anderen Fundstelle als A, B und M stammte, wiederholt zu gewinnen. (Die gleiche abnorme Schalenbildung, die hier von uns als Doppelklapper bezeichnet worden ist, hat offenbar unlängst auch REYNOLDS beobachtet und abgebildet, mit dessen Untersuchungen wir uns noch auseinandersetzen haben werden.)

Um aber keine falschen Vorstellungen aufkommen zu lassen, sei noch besonders betont, daß diesen positiven Ergebnissen natürlich eine wesentlich größere Anzahl von Versuchen mit anderen Stämmen von *A. polypora* gegenüberstehen, bei denen es niemals, auch nicht unter den Bedingungen der starken Anhäufung von

Stoffwechselendprodukten, zur Entstehung irgendeiner der geschilderten abnormen Schalenbildungen kam. Und ebenso wurden auch weder bei *A. vulgaris* noch bei *A. discoides* irgendwelche auf die Nachkommen übergehende Abnormitäten des Schalenbaues beobachtet oder experimentell ausgelöst. Ferner muß noch erwähnt werden, daß unter den angegebenen das Auftreten der Abnormitäten begünstigenden Bedingungen auch noch mannigfache andere Veränderungen der Schalengestalt in den Objektträgerkulturen beobachtet werden konnten, Veränderungen, die aber nicht in gleicher Weise auf die Nachkommen deformierter Individuen übergingen und daher für die uns hier beschäftigenden Probleme natürlich keinerlei Bedeutung haben.

Am klarsten tritt uns die Begünstigung der abnormen Schalenbildung durch die gewählten Zuchtbedingungen (im Objektträgerausschliff ohne Flüssigkeitswechsel) im Verfolg der verschiedenen Selektionsversuche entgegen, denen wir uns nunmehr zuwenden wollen.

IV. Selektionsversuche.

1. Halbmondbildung.

Wie schon erwähnt, stellten sich in den Massenkulturen, die von dem isolierten Einzelindividuum mit einer flachen Einbuchtung der Schale gewonnen worden waren, verschiedene Stufen der abnormen Ausbildung ein, Verschiedenheiten, die ohne weiteres eine Handhabe für die Selektion boten. Um nun für die zur Beurteilung der Selektionswirkung erforderlichen statistischen Aufnahmen eine feste Grundlage zu erhalten, wurden bei der von uns zuvor geschilderten Halbmondbildung vier Stufen unterschieden, die vom ersten Beginn der Abnormität bis zum extremen Halbmond führen, und deren Einteilung aus der schematischen Fig. G ohne weiteres

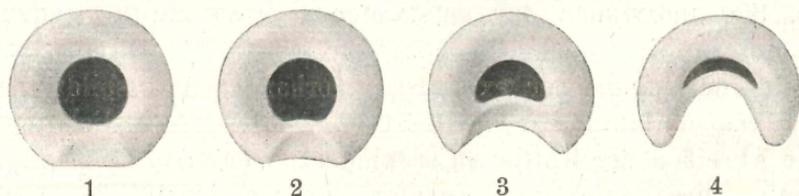


Fig. G, Stufen der „Halbmondbildung“ (schematisch).

zu ersehen ist. Die Ausleseversuche erfolgten stets in der Weise, daß jede Woche, bei schwacher Vermehrung auch in längeren Inter-

Tabelle 3.

Steigerung der „Halbmondbildung“ bei fortgesetzter gleichgerichteter Selektion. A unter normalen Kulturbedingungen, B bei Fortwirkung der die Abnormität begünstigenden äußeren Verhältnisse.

Ausgangsmaterial: 2 Arcellen (Mutter- und Tochterindividuum) aus Klon B.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A					B				
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen				
		0 Norm- Form)	1	2	3	4	0 (Norm- Form)	1	2	3	4
	30. X. 1922		1					1			
1	8. XI.	75	↓ 219	6	—	—	22	↓ 203	56	19	—
2	16. XI.	24	267	↓ 7	2	—	5	107	101	↓ 87	—
3	27. XI.	5	207	59	↓ 29	—	—	9	98	↓ 164	29
4	5. XII.	—	82	101	↓ 117	—	—	2	7	86	↓ 205
5	13. XII.	—	34	113	↓ 144	9	—	—	—	12	↓ 288
6	22. XII.	1	24	68	186	↓ 21	—	—	—	3	↓ 297
7	3. I. 1923	—	10	7	75	↓ 208	—	—	—	—	↓ 300
8	15. I.	6	11	—	80	↓ 203					
9	25. I.	—	—	2	43	↓ 255					
10	5. II.	—	—	—	21	↓ 279					
11	15. II.	—	—	—	8	↓ 292					
12	1. III.	—	—	—	—	↓ 300					

Die Pfeile zeigen hier wie in allen folgenden Tabellen an, von welcher Gruppe ein Individuum zur Weiterführung der Zucht benutzt wurde.

vallen, 300 Individuen der entstandenen Massenkultur genau geprüft und in die verschiedenen Stufen eingereiht wurden, worauf dann ein Individuum der extremsten vorhandenen Ausbildungsstufe der Halbmondbildung zur Weiterzucht diente. (Natürlich mußten, um ein Abreißen der Kultur zu verhindern, mehrere Zweige angelegt werden.) Diese selektiven Zuchten wurden einmal in größeren Kulturschalen unter häufiger Erneuerung der Nährlösung gezogen, daneben aber auch in hohlgeschliffenen Objektträgern, teils mit, teils ohne ständige Erneuerung des Kulturmediums. Wie nun die

Tabelle 4.

Steigerung der „Halbmondbildung“ bei der Nachkommenschaft zweier Arcellen (Geschwisterindividuen) des Klonen A. Versuchsanordnung wie bei Tabelle 6.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A					B				
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen				
		0 (Norm.-Form)	1	2	3	4	0 Norm.-Form)	1	2	3	4
	5. XI. 1923		1 ↓					1 ↓			
1	12. XI.	122	164	14	—	—	27	208	27	38	
2	19. XI.	89	174	37	—	—	—	10	42	156	92
3	29. XI.	—	176	101	23	—	—	—	—	29	271
4	15. XII.	—	108	182	10	—	—	—	—	—	300
5	24. XII.	—	—	55	216	29					
6	8. I. 1924	4	9	6	115	166					
7	18. I.	—	—	11	86	203					
8	30. I.	—	—	11	38	251					
9	11. II.	—	—	3	52	245					
10	21. II.	—	—	—	33	267					
11	3. III.	—	—	—	—	300					

Tabellen 3 und 4 ohne weiteres lehren, konnte in allen Fällen eine Steigerung der Schalenabnormität bis zum Extrem erzielt werden, d. h. bis zur Gewinnung von Kulturen, die ausschließlich aus Arcellen der 4. Abnormitätsstufe bestanden. Während aber bei Zucht in größeren Gefäßen und unter ständigem Mediumwechsel zur Erzielung dieses Resultates 4 Monate und 10—12 Selektionen erforderlich waren, ließ sich in den ohne Mediumwechsel gehaltenen Objektträgerkulturen das gleiche Ergebnis bereits nach 4—6 Selektionsschritten im Laufe von 2 Monaten, gelegentlich sogar in noch kürzerer Zeit erreichen. Im allgemeinen waren dabei, wie unsere Tabellen 3 und 4 zeigen, Abzweigungen von Klon A etwas leichter und rascher umzuwandeln, als entsprechende Zweigzuchten anderer Klone, ein Unterschied, der sich auch bei den anderen untersuchten Schalenabnormitäten meist nachweisen ließ.

Tabelle 5.

Steigerung der „Spaltbildung“ bei fortgesetzter gleichgerichteter Selektion. A unter normalen Kulturbedingungen. B bei fortgesetzter Einwirkung der die Schalenabnormität begünstigenden äußeren Faktoren.

Ausgangsmaterial: 2 Geschwisterindividuen aus Klon B.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A				B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen (vgl. Fig. H)				Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Normalform)	1	2	3	0 (Normalform)	1	2	3
1	4. X. 1922	133	158	9	—	90	188	22	—
2	11. X.	98	170	32	—	76	137	87	—
3	20. X.	51	221	28	—	12	133	124	31
4	27. X.	59	215	26	—	—	27	168	105
5	6. XI.	17	234	49	—	2	2	92	204
6	15. XI.	—	198	102	—	—	—	28	272
7	24. XI.	—	149	137	14	—	—	7	293
8	8. XII.	9	102	131	58	—	—	6	294
9	18. XII.	—	43	191	66	—	—	—	—
10	29. XII.	—	24	161	115	—	—	—	—
11	12. I. 1923	—	28	174	98	—	—	—	—
12	22. I.	4	10	148	138	—	—	—	—
13	3. II.	2	—	96	202	—	—	—	—
14	16. II.	—	4	34	262	—	—	—	—
15	28. II.	—	—	36	264	—	—	—	—
16	13. III.	—	—	12	288	—	—	—	—
17	22. III.	—	—	15	285	—	—	—	—
18	7. IV.	—	—	11	289	—	—	—	—

2. Spaltbildung.

Ähnlich war das Verhalten des zweiten abnormen Schalentyps: auch hier ließ sich bei den Nachkommen der einzelnen isolierten Arcellen mit schwacher Einkerbung durch planmäßige Zuchtwahl

Tabelle 6.

Steigerung der Spaltbildung (wie in Tab. 8) bei der Nachkommenschaft zweier Geschwisterarcellen aus Klon A.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A				B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen				Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Normalform)	1	2	3	0 (Normalform)	1	2	3
1	15. XI. 1922	119	124	57	—	—	243	57	—
2	24. XI.	51	201	48	—	—	89	189	22
3	8. XII.	—	205	95	—	—	—	166	134
4	18. XII.	13	203	84	—	—	—	72	228
5	30. XII.	—	188	112	—	—	—	15	285
6	12. I. 1923	—	157	143	—	—	—	2	298
7	22. I.	—	136	160	4				
8	3. II.	—	121	152	27				
9	16. II.	8	103	170	19				
10	28. II.	—	69	209	22				
11	10. III.	—	84	196	20				
12	22. III.	—	75	197	28				
13	2. IV.	—	68	191	41				
14	12. IV.	—	64	179	57				
15	23. IV.	—	26	240	34				
16	5. V.	—	—	248	52				
17	16. V.	—	18	221	61				
18	31. V.	—	9	228	63				
19	12. VI.	—	11	227	62				
20	21. VI.	—	28	213	59				
21	28. VI.	—	5	228	67				
22	5. VII.	—	—	239	61				
23	17. VII.	—	—	240	60				
24	24. VII.	—	—	228	72				
25	31. VII.	—	—	237	63				

eine Steigerung der Abnormität bis zum Durchbruch des Spaltes in die Mundöffnung erzielen. Für die statistische Aufnahme wurden bei diesen Versuchen drei aus der schematischen Figur H zu ersehende Stufen unterschieden. Auch hier zeigen uns die Tabellen (5 und 6),

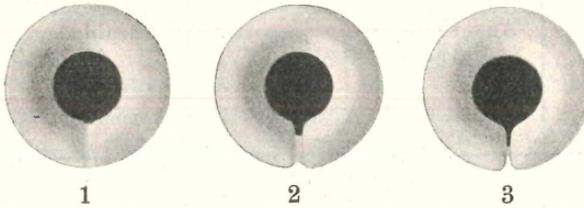


Fig. H. Stufen der „Spaltbildung“ (schematisch).

daß bei Anhäufung von Stoffwechselendprodukten die Steigerung der Mißbildung bis zum Extrem weit sicherer und schneller erfolgt als bei Selektion der in größeren Kulturgefäßen und ständig erneuerter Beneckelösung geführten Abzweigungen: In der Objektträgerkultur wurden bereits nach etwa 2 Monaten und höchstens 8 Selektionsfolgen Zuchten gewonnen, die mit wenigen Ausnahmen aus Arcellen mit durchgehendem Schalenspalt, also Angehörigen der 3. Abnormitätsstufe bestanden. In den Schalenkulturen dagegen gelangte man im günstigsten Falle nach etwa 16 Selektionsschritten innerhalb von 5 Monaten zu einem ähnlichen Ergebnis, ja in einzelnen Fällen (Tab. 6) war es unter diesen normalen Bedingungen auch durch 25 Selektionsfolgen nicht möglich, derart extreme Zuchten zu gewinnen.

3. Einfache Umklapper.

Bei der einfachen Umklapperbildung wurden in ähnlicher Weise fünf Stufen unterschieden, die in der schematischen Figur J wiedergegeben sind. Auch hier war es möglich, aus den zunächst aufgetretenen Individuen mit ganz schwachen Auswüchsen (Stufe 1) unter

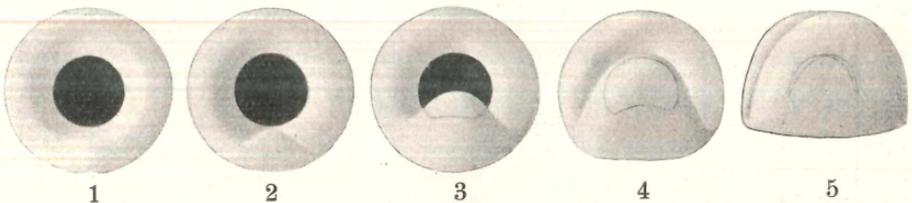


Fig. J. Stufen der „einfachen Umklapperbildung“ (schematisch).

der Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten und gleichzeitiger planmäßiger Selektion der jeweils extremsten Formen zur Weiterzucht, Kulturen zu erzielen, die nur aus völlig zusammen-

geklappten Arcellen der fünften Abnormitätsstufe bestanden (vgl. Tab. 7 B und 8 B). Wurde dagegen die Zuchtwahl unter Ausschaltung der die Abnormität begünstigenden äußeren Bedingungen vorgenommen, so waren nicht nur wesentlich mehr Selektionsfolgen und längere Zeiten zur Erzielung einer starken Steigerung der Umklappbildung erforderlich (vgl. Tab. 7 A, 8 A), sondern es gelang hier auch nicht, die Abnormität über den 3. und 4. Grad ihrer Ausbildung hinaus zu steigern. In den längere Zeit unter der Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten stehenden stark abgeänderten Abzweigungen von Klon A traten interessanterweise auch einzelne Doppelklapperformen auf!

4. Doppelklapperbildung.

Selektionsversuche mit dem vierten abnormen Schalenbildungstyp, der Doppelklapperbildung, wurden im größten Umfange und zu den verschiedensten Zeiten angestellt, da diese Abnormität nicht nur, wie erwähnt, in vier verschiedenen Stämmen ausgelöst werden konnte, sondern weil sie auch in den unter dem

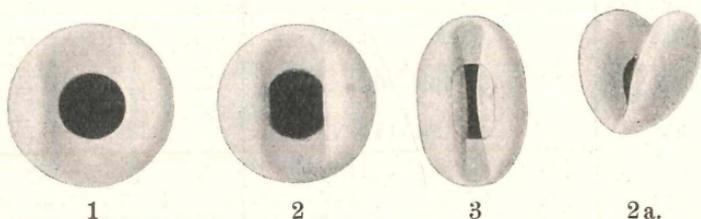


Fig. K. Stufen der „Doppelklapperbildung“ (schematisch).
1—3 von der oralen Seite betrachtet, 2 a in Seitenansicht.

Einfluß der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten stehenden Zuchten weitaus am häufigsten auftrat. Es sei an dieser Stelle noch auf die eigenartige Tatsache hingewiesen, daß auch in Abzweigungen des Klones A, in dem zuerst „spontan“ die Halbmondbildung und anfänglich unter der Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten sämtliche vier hier geschilderten Schalenabnormitäten sowohl rein wie in mancherlei Kombinationen zu beobachten gewesen waren, im Laufe der Zeit die Spaltbildung für sich allein überhaupt nicht, die Halbmondbildung und die einfachen Umklapper nur noch äußerst selten zu erzielen waren, während die Doppelklapper nach wie vor mit einer gewissen Regelmäßigkeit (wenn auch natürlich, wie wir noch sehen werden, in einem geringen Prozentsatze) sowohl allein, wie auch gelegentlich in Kombination

Tabelle 7.

Steigerung der „einfachen Umklapperbildung“ bei fortgesetzter gleichgerichteter Selektion. A unter normalen Kulturbedingungen. B bei andauernder Einwirkung der die Schalenabnormität begünstigenden äußeren Faktoren.

Ausgangsmaterial: Zwei Geschwisterindividuen von Klon M.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A					B					
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen (vgl. Fig. J)					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					
		0 (Norm.-Form)	1	2	3	4	5	0 (Norm.-Form)	1	2	3	4
1	26. X. 1922	21	1	37	19	—	—	1	72	12	—	—
2	2. XI.	13	223	69	38	—	—	216	104	57	38	—
3	9. XI.	26	180	92	51	—	—	59	126	80	35	—
4	16. XI.	—	131	178	49	—	—	—	—	183	112	5
5	25. XI.	—	73	204	68	11	—	—	—	123	109	68
6	5. XII.	—	17	206	74	20	4	10	—	50	92	144
7	15. XII.	—	—	169	108	23	—	—	—	—	43	257
8	30. XII.	—	—	98	144	58	—	—	—	—	9	291
9	12. I. 1923	—	—	58	152	90	—	—	—	—	—	300
10	23. I.	—	—	—	174	126	—	—	—	—	—	—
11	3. II.	7	—	13	108	172	—	—	—	—	—	—
12	17. II.	1	—	15	126	158	—	—	—	—	—	—
13	1. III.	—	—	—	139	161	—	—	—	—	—	—
14	12. III.	—	—	—	126	174	—	—	—	—	—	—
15	22. III.	—	—	—	117	183	—	—	—	—	—	—
16	2. IV.	—	—	9	90	201	—	—	—	—	—	—
17	12. IV.	—	—	—	83	217	—	—	—	—	—	—
18	20. IV.	—	—	—	68	232	—	—	—	—	—	—
19	28. IV.	—	—	—	49	251	—	—	—	—	—	—
20	5. V.	—	—	—	54	246	—	—	—	—	—	—
21	12. V.	—	—	—	59	241	—	—	—	—	—	—
22	18. V.	—	—	—	52	248	—	—	—	—	—	—

Tabelle 8.

Steigerung der „einfachen Umklapperbildung“ (wie in Tab. 10).

Ausgangsmaterial: 2 Geschwisterindividuen aus Klon A.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A					B						
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen						
		0 (Norm.-Form)	1	2	3	4	5	0 (Norm.-Form)	1	2	3	4	5
1	27. XI. 1922	73	128	89	10	—	—	57	149	87	7	—	
2	4. XII.	38	151	99	12	—	—	12	128	152	7	1	
3	11. XII.	42	165	84	9	—	—	14	—	9	43	199	35
4	20. XII.	—	183	106	11	—	—	—	—	—	26	93	181
5	30. XII.	—	173	98	29	—	—	—	—	—	—	54	246
6	13. I. 1923	—	96	158	46	—	—	—	—	—	—	11	289 ²
7	22. I.	—	84	148	67	1	—	—	—	—	—	4	296 ²
8	1. II.	—	83	150	64	3	—	—	—	—	—	—	300 ²
9	10. II.	—	89	129	78	4	—	—	—	—	—	—	—
10	19. II.	—	46	162	85	7	—	—	—	—	—	—	—
11	27. II.	—	8	170	117	5	—	—	—	—	—	—	—
12	7. III.	—	—	69	210	21	—	—	—	—	—	—	—
13	17. III.	—	—	68	193	39	—	—	—	—	—	—	—
14	24. III.	—	—	70	203	27	—	—	—	—	—	—	—
15	31. III.	—	—	31	215	54	—	—	—	—	—	—	—
16	9. IV.	—	—	13	219	68	—	—	—	—	—	—	—
17	16. IV.	—	—	—	186	114	—	—	—	—	—	—	—
18	23. IV.	—	—	—	188	112	—	—	—	—	—	—	—
19	30. IV.	—	—	—	190	110	—	—	—	—	—	—	—
20	10. V.	—	—	—	183	117	—	—	—	—	—	—	—
21	18. V.	—	—	18	191	91	—	—	—	—	—	—	—
22	4. VI. ¹	—	—	10	201	89	—	—	—	—	—	—	—
23	16. VI.	—	—	28	185	87	—	—	—	—	—	—	—
24	30. VI.	—	—	15	195	90	—	—	—	—	—	—	—
25	19. VII.	—	—	—	201	99	—	—	—	—	—	—	—

¹ Vom 18. V. bis 4. VI. in großem Zuchtgefäß ohne Flüssigkeitswechsel gehalten.

² Es finden sich in dieser Zucht auch „Doppelklapper“.

Tabelle 9.

Steigerung der „Doppelklapperbildung“ bei fortgesetzter gleichgerichteter Selektion. A unter normalen Kulturbedingungen. B bei andauernder Einwirkung der die Abnormität begünstigenden äußeren Faktoren.
Ausgangsmaterial: Zwei Geschwisterindividuen aus Klon A.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	A				B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen (vgl. Fig. K)				Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm-Form)	1	2	3	0 (Norm-Form)	1	2	3
	3. II. 1923		1				1		
1	10. II.	179	321	—	—	92	396	12	—
2	17. II.	184	310	6	—	24	369	107	—
3	27. II.	130	328	42	—	—	256	188	56
4	8. III.	98	326	76	—	—	43	233	224
5	18. III.	55	259	186	—	—	7	82	411
6	28. III.	—	203	297	—	—	1	10	489
7	5. IV.	10	111	330	49	—	—	—	500
8	16. IV.	—	84	374	42				
9	26. IV.	1	4	371	124				
10	7. V.	2	3	309	166				
11	17. V.	—	—	228	272				
12	31. V.	—	—	61	439				
13	9. VI.	—	2	20	478				
14	18. VI.	—	—	35	465				
15	7. VII.	—	—	—	500				

mit den anderen Abnormitätsformen hervorgerufen werden konnten und können. Aus solchen unter den angegebenen äußeren Bedingungen auftretenden Doppelklappern, die die Abnormität in der Regel nur in ganz schwachem Grade aufwiesen, ließ sich wiederum durch wiederholte Selektionsschritte eine Steigerung bis zum Extrem erhalten, d. h. bis zur Erzielung von Zuchten, die so gut wie ausschließlich aus völlig zusammengeklappten Individuen (mit einem

verhältnismäßig schmalen Spalt zwischen den an beiden Seiten hervortretenden Auswüchsen) bestanden. Für die statistische Festlegung der erhaltenen Ergebnisse wurden bei der Doppelklapperbildung drei Stufen unterschieden, die ungefähr aus der schematischen Figur K zu ersehen sind. Ein solch extremes Resultat ließ sich nach 14—18 Selektionsfolgen innerhalb von 5—8 Monaten erzielen, wenn die Zuchten in größeren Kulturschalen unter ständiger Erneuerung des Kulturmediums geführt wurden (vgl. Tab. 9 A), wenn also der die Ausbildung der Abnormität an sich begünstigende Faktor der Massenanhäufung der Arcellen und ihrer Stoffwechselendprodukte in einer sehr geringen Flüssigkeitsmenge ausgeschaltet und die Selektion als solche allein wirksam war. Wurden dagegen die Kulturen auch während der Zuchtwahlversuche der Einwirkung dieser die Schalenumbildung begünstigenden äußeren Verhältnisse in Objektträgerausschliffen weiterhin dauernd ausgesetzt, so gelangte man in der Regel schon nach nur 6—7 Selektionsschritten innerhalb von etwa 2 Monaten zu dem gleichen extremen Ergebnis (vgl. Tab. 9 B).

Es fragt sich nun aber noch, ob derartige extreme Doppelklapperkulturen nicht auch ohne jede Selektion, allein unter dem langdauernden Einflusse starker Anhäufung von Stoffwechselprodukten erhalten werden. Zur Klärung dieser Frage wurden von der in Tab. 10 geschilderten Zweigkultur des Klonen A die 186 am 16. X. 22 festgestellten Doppelklapper ersten Grades dauernd in Objektträgerausschliffen bei seltenem Flüssigkeitswechsel weitergeführt und diese Zweigzuchten von Zeit zu Zeit geprüft. Nach 3 Monaten konnte ich unter 3000 Arcellen 719 Normalformen, 1583 Doppelklapper ersten Grades, 698 zweiten Grades, aber keine extreme Abnormität nachweisen; nach 6 Monaten entsprechend 463 Normalformen, 1615 Doppelklapper ersten Grades, 904 zweiten und 18 dritten Grades. Nach 9monatiger Einwirkung dieser die Schalenabnormität begünstigenden äußeren Verhältnisse fanden sich endlich unter 3000 Arcellen 149 normale, 897 Doppelklapper ersten Grades, 1901 zweiten Grades und nur 53 dritten Grades. Es treten somit auch die extremen Formen ohne jede Zuchtwahl in derartigen Kulturen auf, doch bilden sie stets nur einen sehr geringen Prozentsatz sämtlicher vorhandenen Individuen.

Bei unseren Selektionsversuchen wurde auf etwa auftretende Kombinationen der Doppelklapperbildung mit Halbmond- oder Spaltbildung, eine Kombination, die, wie schon erwähnt, unter den gewählten Bedingungen nicht selten zu beobachten ist, kein Gewicht

Tabelle 10.

Steigerung der „Doppelklapperbildung“ bei fortgesetzter gleichgerichteter Selektion und andauernder Einwirkung der die Schalenabnormität begünstigenden äußeren Bedingungen.

Ausgangsmaterial: Eine *Arcella* aus Klon A.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Normalform)	1	2	3
			1		
1	16. X. 1922	13	186	101	—
2	23. X.	—	153	↓ 147	—
3	30. X.	—	192	↓ 108	—
4	6. XI.	—	97	↓ 179	24
5	16. XI.	—	12	156	↓ 132
6	25. XI.	15	19	136	↓ 130
7	5. XII.	—	—	102	↓ 198
8	15. XII.	—	—	28	↓ 272
9	30. XII.	—	—	15	↓ 285
10	13. I. 1923	—	—	—	↓ 300

Diese Zweigzucht wird zur Hälfte dauernd in Objektträgerausschliffen bei seltenem Wechsel des Kulturmediums weitergeführt, zur Hälfte unter normalen Zuchtbedingungen.

gelegt, sondern nur das Verhalten der reinen Doppelklapper geprüft und Arcellen mit kombinierten Schalenabnormitäten nach Möglichkeit ausgeschaltet. Einige besonders geführte Selektionsversuche mit derartigen Mischformen hatten kein einheitliches Ergebnis. Die Steigerung erstreckte sich, wie unsere schematische Figur L zeigt, nicht immer gleichmäßig auf die verschiedenen bei einem einzigen Individuum gleichzeitig vorhandenen Schalenabnormitäten.

Unseren Doppelklappern durchaus entsprechende Formen sind in jüngster Zeit offenbar auch von REYNOLDS bei *Arcella polypora*

beobachtet worden. REYNOLDS konnte gleichfalls aus einem einzigen in seinen Kulturen aufgetretenen Individuum dieser Art einen entsprechend abgeänderten Stamm züchten, und ebenso war es ihm möglich, durch planmäßige Selektion die Abnormität zu steigern (oder umgekehrt — wie wir noch sehen werden — aus abnormen Formen wieder einen völlig normalen Stamm zurückzuerhalten).

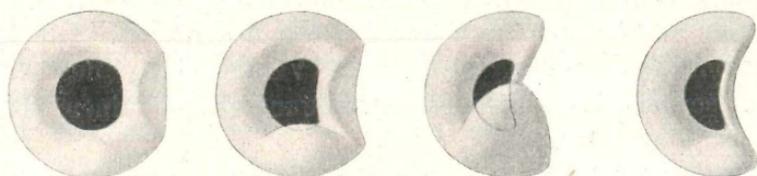


Fig. L.

Schematische Darstellung verschiedener Kombinationen von Schalenabnormitäten.

Insofern stimmen seine mir erst bei Abschluß des größten Teiles meiner Untersuchungen bekannt gewordenen Feststellungen mit den unsrigen völlig überein. Dagegen weicht die Deutung, die REYNOLDS dieser abnormen Ausbildung gibt, von unserer Darstellung wesentlich ab. Er glaubt nämlich, daß es sich um Doppelbildung, wahrscheinlich hervorgerufen durch eine nicht vollständig durchgeführte oder partiell zurückgebildete Teilung handle, und sucht diese Anschauung durch zahlreiche Messungen und statistische Berechnungen zu beweisen. Auf die Einzelheiten dieser Beweisführung brauchen wir hier nicht erst einzugehen, da ja diese ganze Vorstellung nur möglich war, solange man, wie REYNOLDS, nur von einem einzigen abnormen Individuum der zweiten oder dritten Ausbildungsstufe ausgehen konnte. Bei unseren Beobachtungen bestand aber die Möglichkeit, die Doppelklapperbildung von ihren ersten Anfängen an zu verfolgen und nachzuweisen, daß es sich primär nur um ganz unbedeutende Auswüchse handelt, die ganz allmählich Schritt für Schritt anwachsen und in dieser Weise zu den Formen führen, die REYNOLDS vorlagen. Weiterhin läßt sich aber an unserem großen Material ohne weiteres zeigen, daß auch die allgemeinen Voraussetzungen der REYNOLDS'schen Anschauungen nicht vorliegen. Doppelklapperbildung fand sich nämlich fast ebenso häufig bei den kleinsten wie bei den größten Individuen unserer Klonzuchten. So konnten bei unserem Klon A zahlreiche Doppelklapper gemessen werden, die einen größten Durchmesser von nur 22 Maßeinheiten besaßen zu einer Zeit, in der der Durchmesser der normalen Formen dieses Klones zwischen 21 und 32 Maßeinheiten variierte. Es könnte nun aber die Frage aufgeworfen werden, ob diese Schalenabnormität,

wenn auch nicht mit einer unvollkommenen Teilung, so doch vielleicht mit den geschilderten Plasmogamien in irgendeinem Zusammenhange stände. Doch auch dagegen sprechen, ebenso wie gegen die REYNOLDS'schen Vorstellungen, nicht nur die eben erwähnten besonders kleinen Doppelklapperformen, sondern weiterhin auch die Feststellung, daß die Zahl der Kerne bei derartig abweichend gebauten Arcellen genau innerhalb der gleichen Grenze schwankte, wie bei den normalen Formen des Klones. Die Doppelklapperbildungen stellen eben keine Verdoppelung des Arcellenkörpers, sondern verschiedene Ausbildungsstufen einer abnormen Auswuchsbildung dar.

Sämtliche vier von uns genauer geprüften abweichenden Ausbildungsformen der Schalen von *Arcella polypora* wurden somit nicht nur bei der Teilung auf die Tochterindividuen übertragen, sondern sie ließen sich auch bei allen untersuchten Klonen in einwandfreier Weise durch gleichgerichtete Selektionsfolgen bis zum Extrem steigern: die geringfügige Einbuchtung bis zur Halbmondbildung, die flache Einkerbung bis zu einem zur Mundöffnung durchgehenden Spalt, die einfache oder doppelte Auswuchsbildung endlich bis zu einem völligen Umklappen, d. h. so weit, wie es überhaupt noch mit der Lebens- und Fortpflanzungsfähigkeit der Arcellen irgendwie verträglich erscheint. Denn die Individuen der extremen Stufen, vor allem der Doppelklapperbildung, sind nicht mehr imstande, ihr Gleichgewicht zu halten und können sich anscheinend kaum noch fortbewegen. Sie liegen in der Regel auf dem Rücken am Grunde des Kulturgefäßes und strecken die Pseudopodien nach oben aus. Auch ihre Teilungsfähigkeit ist meist sehr stark herabgesetzt. Derartige extreme Umklapper lassen sich daher wohl nur unter den besonders günstigen Laboratoriumsbedingungen lange Zeit erhalten und weiterführen. (Es ist hierzu erforderlich, daß man jeden Tag einige Tropfen der Futter(Chlorogonium)abschwemmung unmittelbar auf sie heraufspritzt.) Unter den Bedingungen der freien Natur dagegen würden sie wohl sicherlich in dieser Form sehr bald zugrunde gehen.

Auf diese ihre „Konkurrenzunfähigkeit“, die durch die schon erwähnte herabgesetzte Vermehrungsintensität noch verstärkt wird, ist es denn wohl auch vor allem zurückzuführen, daß sich in den ohne Zuchtwahl, aber unter dauernder Einwirkung der die Doppelklapperbildung begünstigenden äußeren Bedingungen, geführten Kulturen (S. 335) stets nur verhältnismäßig sehr wenige extreme Formen dieser Schalenabnormität nachweisen lassen.

Unsere Selektionsversuche zeigten uns aber weiterhin mit geradezu schematischer Deutlichkeit (vgl. Tab. 3—10), wie sich bei der planmäßigen Zuchtwahl in jedem einzelnen Falle die Schalenbildung immer mehr in Selektionsrichtung verschiebt, wie die Anfangsklassen immer mehr zurücktreten und die extremen dafür immer mehr zur Vorherrschaft gelangen. Es könnte somit gerade diese Veränderung der Schalenbildung bei Arcellen zum klarsten Schulbeispiel der Umbildung eines Artmerkmals unter dem Einflusse der Zuchtwahl und für die Beschleunigung einer solchen Umbildung bei dem dauernden Vorhandensein in gleicher Richtung wirkender äußerer Faktoren dienen — wenn es sich bei all diesen Veränderungen wirklich um erbliche, sich dauernd erhaltende Umstimmungen des Artbildes handeln würde.

V. Das Abklingen der Schalenumbildung nach Aussetzen der Zuchtwahl.

Die Entscheidung hierüber brachte die Beobachtung des Verhaltens der extrem abgeänderten Arcellen nach Aussetzen der Selektion: Übereinstimmend konnte bei sämtlichen geschilderten abnormen Kulturen nach längerer oder kürzerer Zeit das Wiederauftreten von in schwächerem Maße abgeänderten, sowie von völlig normalen Formen festgestellt werden. Derartige Rückbildungen erfolgten sowohl in Massenkulturen bei täglicher Erneuerung des Kulturmediums, wie auch in Objektträgerzuchten, in denen nie mehr als 20 Arcellen zusammen belassen worden waren; also unter Bedingungen, bei denen es bei der täglichen Übertragung in einen neuen Objektträgerausschliff mit frischer Kulturlösung zu keiner stärkeren Anhäufung von Stoffwechsellendprodukten kommen konnte. Während der ersten Wochen einer derartigen Weiterzucht hielten sich die extrem abgeänderten Arcellen in der Regel unverändert auf dem erreichten Abnormitätsgrad. Dann aber traten zunächst vereinzelt, mit weiterem Fortschreiten der Zucht in immer wachsender Zahl, Individuen mit schwächer veränderter Schale oder auch völlig normale Formen auf, die bei der früher erwähnten etwas stärkeren Teilungsrate der Normalform allmählich an Zahl immer stärker in der Gesamtkultur hervortreten mußten. Die verschiedenen von uns geschilderten Abänderungen verhielten sich bei der Rückbildung im

Tabelle 11.

Abklingen der extremen „Halbmondbildung“ unter normalen Kulturbedingungen.

A bei ständiger Rück-Selektion, B in ohne Zuchtwahl geführten Massenkulturen.

Ausgangsmaterial: 1. Halbmondform der vierten Abnormitätsstufe, aus der in Tab. 3 B geschilderten (und dann bis 5. VII. 23 in Massenzucht in geringer Flüssigkeitsmenge gehaltenen) Zweigzucht von Klon B.

Zahl der Selektionen (nur bei A!)	Datum der Bestimmung	A					Zahl der bestimmten Individuen	B											
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen						Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen											
		0	1	2	3	4		0	1	2	3	4							
	5. VII. 1923					1													
	13. VII.					300													
	24. VII.					300													
	31. VII.					300													
	12. IX.				14	286	299									13			286
1	22. IX.			8	59	233													
2	13. X. ¹		26	95	139	40													
3	20. X.	1	213	66	15	5	3000	—	823	324	756	1097							
4	27. X.	24	262	14	—	—													
5	5. XI.	259	41	—	—	—													
6	12. XI.	300	—	—	—	—	3000	1134	1089	158	472	147							
	15. XII.						3000	2104	574	123	108	91							
	14. I. 1924						3000	2718	161	37	55	29							

¹ Vom 22. IX. bis 13. X. in großem Standglas ohne Mediumwechsel gehalten.

wesentlichen durchaus übereinstimmend, so daß wir sie hier gemeinsam an der Hand der Tabellen 11—16 betrachten wollen.

Tabelle 12.

Abklingen der „Spaltbildung“ unter normalen Kulturbedingungen. A bei fortgesetzter Rückselektion, B in ohne Zuchtwahl geführten Massenkulturen. Ausgangsmaterial: Zwei extrem (3. Stufe) abgeänderte Arcellen (Geschwisterindividuen) der in Tab. 5 B geschilderten Zweigzucht von Klon B.

Anzahl d. Rückselektionen (nur in A!)	Datum der Bestimmung	A				Gesamtzahl der bestimmten Individuen	B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm.-Form)	1	2	3		0 (Norm.-Form)	1	2	3
	8. XII. 1922				1					1
1	18. XII.	—	—	9	291					
2	29. XII.	—	—	67	233					
3	12. I. 1923	—	—	59	241					
4	20. I.	—	14	127	159					
5	29. I.	23	88	184	5					
6	5. II.	107	169	24	—	3000	246	217	614	1923
7	12. II.	138	155	7	—					
8	19. II.	214	86	—	—					
9	26. II.	263	37	—	—					
10	5. III.	223	77	—	—					
11	12. III.	290	10	—	—					
	19. III.	300	—	—	—	3000	913	585	394	1108
	21. IV.					3000	1958	310	135	597
	17. V.					3000	2691	167	52	90
	4. VII. 23					3000	2802	106	11	81

Wir sehen (Tab. 11 B), daß in Massenkulturen¹⁾ der extremen Halbmondform unter normalen Kulturbedingungen zuerst nach etwa 2 Monaten einige Individuen auftreten, die nur den dritten Grad

¹⁾ Diese Zuchten wurden stets in größeren Kulturgefäßen unter häufigem Wechsel der Beneckelösung geführt. Bestimmt wurden in einzelnen Fällen (14 B)

der Schalenabnormität aufweisen. Nach 3 Monaten zeigt ein Teil der Arcellen sogar nur noch Halbmondbildung des ersten und zweiten Grades, mehr als ein Drittel sämtlicher Individuen repräsentiert aber immer noch die extreme (vierte) Ausbildungsstufe, während normale Schalen noch vollständig fehlen. Ganz verschoben hat sich dagegen das Bild nach 4 monatiger Weiterzucht: Jetzt bestehen die Kulturen schon zu mehr als einem Drittel aus normalen Arcellen und nur noch zu etwa 5 Proz. aus extremen Halbmonden. Bei noch späteren Bestimmungen treten die Normalformen immer mehr an Zahl hervor, die Halbmondbildungen aller Stufen, besonders die extremen, immer mehr zurück; doch bleiben sie auch nach einem halben Jahre in geringer Zahl stets nachweisbar.

Ähnlich war das Verhalten der Massenkulturen extremer Spaltbildungsformen (Tab. 12 B) oder einfacher Umklapper (Tab. 13 B) bei Weiterzucht unter normalen Kulturbedingungen ohne Selektion. Auch hier treten nach einiger Zeit Schalenabnormitäten schwächeren Grades und dann normale Arcellen auf, auch hier treten die abnormen Individuen gegenüber den normalen allmählich immer mehr an Zahl zurück, auch hier aber bleiben sie wenigstens in einem kleinen Prozentsatz stets erhalten, im Falle der einfachen Umklapperbildung sogar noch bei einer über 1 Jahr nach dem Aussetzen der Zuchtwahl durchgeführten Bestimmung (vgl. Tab. 13 B).

Wesentlich beschleunigt wird aber dieser Rückbildungsprozeß durch planmäßige Selektion. Wie wir durch wiederholte Auswahl der am meisten abgeänderten Formen zur Weiterzucht die verschiedenen Abnormitäten ständig steigern und schließlich Kulturen erhalten konnten, die ausschließlich aus extrem umgestalteten Arcellen bestanden, — so erlaubte eine planmäßig fortgeführte Zuchtwahl in umgekehrter Richtung in verhältnismäßig kurzer Zeit auch aus den am meisten abgeänderten Stämmen wieder völlig normale Kulturen zu erzielen. Die Tabellen 11—16 sind somit das vollständige Gegenstück zu den zuvor gegebenen Tabellen 3—10. Wie sich zuvor unter der Einwirkung der verschiedenen Selektionsschritte das Klonbild immer mehr in gleicher Richtung verschob und die extremen Abnormitäten allmählich immer mehr zur Vorherrschaft gelangten, so sehen wir jetzt bei dem umgekehrten Verfahren, wie sich mit jeder Selektion die Zucht immer mehr der Norm nähert und die extremen Abweichungen ständig zurücktreten. So konnte

sämtliche Arcellen eines Kulturgefäßes, in der Regel aber nur 3000 wahllos herausgeholt Individuen. Zur Weiterführung dienten stets nur diese (dann auf mehrere Gläser verteilten) Arcellen.

gangsstamm B unterschied. Entsprechend sehen wir (Tab. 12 A) die vollständige Rückkehr einer extremen Spaltbildungszucht des gleichen Klones B zur Norm nach 11 Rückselektionsschritten innerhalb von etwa 3 Monaten, während zur Zurückführung einfacher Umklapper der höchsten Ausbildungsstufe innerhalb ungefähr des gleichen Zeitraumes nur 7 Selektionsfolgen erforderlich waren (Tab. 13 A). Gelegentlich erreicht man einen derartigen Rückschlag noch rascher: So konnte bei einer anderen Abzweigung der gleichen Zucht von einfachen Umklappern der höchsten Ausbildungsstufe bereits nach 3 Selektionsschritten schon nach nur 2 Monaten eine Kultur von völlig normalem Aussehen erhalten werden. Während hier also bei fortgesetzter Zuchtwahl ein vollständiger Rückschlag zur Norm innerhalb von 2–3 Monaten vollzogen war, erlangten in den ohne Selektion geführten Massenkulturen des gleichen Stammes die Normalformen erst nach 5 Monaten das zahlenmäßige Übergewicht, und noch nach über einem Jahr, waren, wie wir sahen, einfache Umklapper wenigstens in geringer Zahl nachweisbar (Tab. 13 B).

Etwas eingehender seien alle diese Verhältnisse noch für die extremen Doppelklapper geschildert, da gerade diese Abnormitätsform am häufigsten und bei den verschiedensten Stämmen zu erzielen war und daher auch am genauesten und planmäßigsten zu verschiedenen Zeiten untersucht werden konnte.

Auch bei den Doppelklappern sehen wir (Tab. 14–16), daß in extremen Zuchten, die ausschließlich aus Individuen der dritten Abnormitätsstufe bestanden, nach dem Aussetzen der Zuchtwahl und bei Weiterführung unter täglicher Erneuerung des Kultusmediums in der Regel nach etwa 2 Monaten, gelegentlich früher, in einzelnen Fällen auch erst wesentlich später, unter zahlreichen Arcellen mit extremer Doppelklapperbildung auch vereinzelte schwächer abgeänderte Individuen auftreten. Wir sehen weiterhin (Tab. 14 B, 15 B), daß diese schwächer abgeänderten Formen in den Massenkulturen an Zahl immer mehr zunehmen, daß auch völlig normale Individuen nachweisbar werden, und daß schließlich die Normalform in den Kulturen bei weitem überwiegt. Aber auch bei den über 1 Jahr unter solchen normalen Bedingungen gehaltenen Zuchten (Tab. 16 Ende) sind doch immer noch zum mindestens einige wenige Doppelklapperformen verschiedenen Grades daneben festzustellen.

Bei planmäßiger Rückselektion dagegen ist diese Umkehr zur Norm, ebenso wie in den zuvor geschilderten Fällen der Halbmond-, Spalt- und einfachen Umklapperbildung, einmal wesentlich be-

Tabelle 14.

Abklingen der extremen „Doppelklapperbildung“ unter normalen Kulturbedingungen. A bei fortgesetzter Rückselektion, B in ohne Zuchtwahl geführten Massenkulturen. Ausgangsmaterial: Die in Tabelle 9 B geschilderte extrem abgeänderte Zweigkultur von Klon A.

Zahl der Selektionen (nur bei A!)	Datum der Bestimmung	A				Anzahl der Individuen der geprüften Massenkultur	B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen (vgl. Fig. K)					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm.- Form)	1	2	3		0 (Norm.- Form)	1	2	3
	16. IV. 1923	—	—	—	500					
	30. IV.	—	—	—	500					
	10. V.	—	—	—	500					
	5. VI.	—	—	16	484	6 213	—	—	241	5972
1	20. VI.	—	9	455	36					
2	4. VII.	23	298	179	—					
3	13. VII.	307	193	—	—					
4	24. VII.	461	39	—	—	10 957	738	1483	1681	7055

schleunigt, weiterhin sehen wir aber, daß in derartigen der Zuchtwahl unterworfenen Kulturen sich schließlich nur noch normale Arcellen finden, die morphologische Abnormität also restlos zum Schwenden gebracht wird. Auch REYNOLDS konnte, wie schon zuvor angedeutet wurde, aus seinen abnormen Zuchten durch entsprechende Selektionen wieder normale *Arcella*-Kulturen erhalten.

Zu erwähnen wäre in diesem Zusammenhange noch die eigenartige Tatsache, daß in manchen der zur Norm zurückschlagenden Massenkulturen neben normalen Arcellen und Doppelklappern aller Stufen gelegentlich auch vereinzelt „einfache Umklapper“ auftraten (s. Tab. 15 B). Es ist dies ein Gegenstück zu dem zuvor bei der Steigerung der einfachen Umklapperbildung mitunter (Tab. 13 B) festgestellten Erscheinen von Doppelklappern. Beide Beobachtungen beweisen wohl, daß diese Schalenabnormitäten in engsten Beziehungen zueinander stehen und unter Umständen ineinander übergehen.

Tabelle 15.

Abklingen der extremen „Doppelklapperbildung“ unter normalen Kulturbedingungen. A bei fortgesetzter Rückselektion, B in ohne Zuchtwahl geführten Massenkulturen. Ausgangsmaterial: Die in Tabelle 9 A geschilderte extrem abgeänderte Zweigzucht von Klon A.

Zahl der Selektionen (nur bei A!)	Datum der Bestimmung	A				Zahl der bestimmten Individuen	B			
		Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen					Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm.- Form)	1	2	3		0 (Norm.- Form)	1	2	3
	14. VII. 1923					1295	—	—	—	1295
	30. VII.					5000				5000
	10. IX.		1			5000	751	1163		3086
1	16. IX.	133	349	18						
2	22. IX.	398	102	—	—					
3	12. X. ¹	473	27	—	—	5000	419	1162	1497	1922
4	20. X.	500	—	—	—					
	1. XI.					5000	852	2003	1157	988
	20. XI.					5000 ²	1436	2117	678	769
	1. XII.					5000 ²	2441	1358	786	415
	20. XII.					5000 ²	4162	506	151	181
	29. XII.					5000	4659	289	30	22

¹ Vom 22. IX. bis 12. X. ohne Flüssigkeitswechsel in großen Standgläsern gehalten.

² Es fanden sich in diesen Zuchten vereinzelt auch „einfache Umklapper“ verschiedener Stufen!

Von besonderem Interesse war es schließlich noch, festzustellen, ob und wie weit die Zeitdauer der vorangegangenen Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechsellprodukten auf das Beharrungsvermögen der Schalenabnormität von Einfluß ist. Um dies zu entscheiden, wurde ein Teil der in der Zeit vom 16. Oktober 1922 bis 13. Januar 1923 durch eine Folge von 10 Selektionsschritten (bei andauernder Einwirkung der die Schalenabnormität begünstigenden

äußeren Faktoren) erzielten extremen Doppelklapperkultur (Tab. 10) dauernd unter der weiteren Einwirkung dieser abnormen Kulturverhältnisse gehalten und dann in Abständen von mehreren Monaten an verschiedenen Abzweigungen das Abklingen der Schalenabnormität unter normalen Bedingungen geprüft.

Verschiedene Maßstäbe konnten zum Vergleich des Verhaltens der einzelnen Abzweigungen herangezogen werden: 1. Die Zeitspanne bis zum Auftreten der ersten Doppelklapper schwächeren Grades. 2. Die zur Erzielung völlig normaler Kulturen erforderliche Zeit, und 3. die Zahl der hierfür benötigten Selektionsschritte. In jeder Hinsicht zeigte sich im allgemeinen zunächst eine Steigerung der Konstanz der Schalenabnormität, wenn auch nicht immer im gleichen Maße (s. Tab. 16).

Nach vorangegangener 4monatiger Einwirkung der die Schalenabnormität begünstigenden äußeren Verhältnisse traten unter normalen Kulturbedingungen die ersten Doppelklapper zweiten bzw. ersten Grades bereits nach etwa 1 Monat auf; nach 12monatiger und noch längerer Beeinflussung dagegen erst nach etwa 2 Monaten.

Völlig normale Kulturen wurden nach vorangegangener 4monatiger Einwirkung im Laufe von etwa 2 Monaten erzielt; nach $7\frac{1}{2}$ monatiger Beeinflussung nach fast 3 Monaten, nach 12monatiger Einwirkung aber erst nach etwa 4 Monaten. Und zur Erreichung dieses Ergebnisses waren bei der ersten Abzweigung nur fünf Selektionsfolgen, später dagegen deren 8—10 erforderlich.

Eine Steigerung des Beharrungsvermögens der Schalenabnormität durch längere Einwirkung der ihre Ausbildung begünstigenden äußeren Faktoren ist somit nicht zu bezweifeln, wenngleich die Ergebnisse im einzelnen, wie unsere Tabelle 16 lehrt, nicht immer einheitliche sind. Weiterhin zeigen uns aber die vergleichenden Untersuchungen, daß dieses Beharrungsvermögen sich nicht beliebig weiter steigern läßt: spätestens nach einjähriger Einwirkung, wahrscheinlich schon beträchtlich früher, hatte die Konstanz im wesentlichen ihr Maximum erreicht. Sie schwankte zwar noch etwas nach beiden Richtungen, konnte aber durch noch längere Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselprodukten nicht mehr verstärkt werden. Wir haben hier also wiederum eine Parallele zu dem Verhalten der Dauermodifikationen der Paramäcien, deren Beharrungsvermögen sich ja auch nicht über einen bestimmten Grad hinaus steigern ließ (vgl. JOLLOS 1921, S. 100), eine Feststellung, die bei manchen Besprechungen und theoretischen Wertungen meiner Infusorienexperimente nicht beachtet worden ist.

Tabelle 16.

Abklingen der „Doppelklapperbildung“ bei der in Tab. 10 geschilderten dauernd unter der Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselprodukten stehenden Zweigkultur von Klon A bei Zurückversetzung einzelner Individuen — nach verschieden langer Beeinflussung — in normale Zuchtbedingungen und fortgesetzter Rückselektion.

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen				Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm.-Form)	1	2	3			5 (Norm.-Form)	1	2	3
	16. II. 1923	Dauer der Einwirkung der Anhäufung von Stoffwechselprodukten: 4 Monate			1		13. X. 1923	Dauer der vorangegangenen Einwirkung: 1 Jahr			1
	28. II.	—	—	—	↓ 300		23. X.	—	—	—	↓ 300
	12. III.	—	—	—	↓ 300		1. XI.	—	—	—	↓ 300
	22. III	—	2	17	↓ 281		13. XI.	—	—	—	↓ 300
1	31. III.	—	↓ 19	198	83		23. XI.	—	—	—	↓ 300
2	7. IV.	—	↓ 158	126	16	1	3. XII.	—	—	33	↓ 267
3	14. IV.	35	↓ 216	39	10	2	13. XII.	—	—	↓ 28	272
4	21. IV.	↓ 264	36	—	—	3	22. XII.	4	—	↓ 65	231
5	28. IV.	↓ 300	—	—	—	4	8. I. 1924	↓ 2	21	206	71
						5	19. I.	↓ 9	128	130	33
						6	28. I.	↓ 43	196	42	19
						7	4. II.	↓ 181	78	41	—
	1. VI. 1923	Dauer der vorangegangenen Einwirkung: 7 1/2 Mon.			1	8	11. II.	↓ 229	68	3	—
	11. VI.	—	—	—	↓ 300		18. II.	↓ 300	—	—	—
	21. VI.	—	—	6	↓ 294						
1	30. VI.	—	—	↓ 9	291						
2	7. VII.	—	—	↓ 84	216						
3	14. VII.	—	21	↓ 279	—						
4	21. VII.	16	↓ 177	107	—						
5	28. VII.	↓ 228	70	2	—						
6	10. IX.	↓ 295	5	—	—						
7	16. IX.	↓ 289	11	—	—						
8	22. IX.	↓ 300	—	—	—						

Tabelle 16 (Schluß).

Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen				Zahl der Selektionen	Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
		0 (Norm- Form)	1	2	3			0 Norm- Form)	1	2	3
	13. XII. 1923	Dauer der vorangegangenen Einwirkung ca. 14 Monate			1		16. I. 1924	Dauer der vorangegangenen Einwirkung: 15 Monate			1
	24. XII.	—	—	—	↓ 300		30. I.	—	—	—	↓ 300
	7. I. 1924	—	—	—	↓ 300		11. II.	—	—	—	↓ 300
	19. I.	—	—	—	↓ 300		20. II.	—	—	—	↓ 300
	29. I.	—	—	—	↓ 300		1. III.	—	—	—	↓ 300
	9. II.	—	—	29	↓ 271		12. III.	—	—	9	↓ 291
1	20. II.	—	—	8	292	1	22. III.	—	2	40	258
2	1. III.	—	—	31	269	2	31. III.	—	—	119	181
3	10. III.	2	—	116	182	3	9. IV.	12	71	204	13
4	20. III.	↓	56	244	—	4	16. IV.	↓ 45	231	24	—
5	27. III.	—	108	192	—	5	23. IV.	↓ 164	136	—	—
6	4. IV.	7	199	93	1	6	30. IV.	↓ 229	68	3	—
7	11. IV.	↓ 2	160	138	—	7	7. V.	↓ 283	17	—	—
8	19. IV.	↓ 147	153	—	—	8	14. V.	↓ 300	—	—	—
9	26. IV.	↓ 238	62	—	—						
10	3. V.	↓ 300	—	—	—						

Die seit dem 13. I. 1923 unter normalen Kulturbedingungen ohne Zuchtwahl gehaltene Abzweigung der gleichen Ausgangskultur (vgl. Tab. 10) enthielt dagegen unter je 3000 bestimmten Arcellen:

Datum der Bestimmung	Anzahl der Individuen der Abnormitätsstufen			
	0 (Normal- form)	1	2	3
14. VII. 1923	2084	590	319	7
15. I. 1924	2656	241	103	—

Die Veränderungen der Arcellen hielten sich aber im vorliegenden Falle erheblich kürzere Zeit konstant als die erwähnten Dauermodifikationen der Paramäcien; zeigte sich doch der Beginn des Abklingens bei dieser Versuchsreihe spätestens bereits nach 2 bis 3 Monaten, und auch die extremsten Doppelklapper konnten hier stets längstens innerhalb von 4—5 Monaten wieder zur Norm zurückgeführt werden.

Ist nun aber bei solchen wieder das normale Aussehen zeigenden Arcellen auch wirklich die Reaktionsnorm des Ausgangsstammes völlig wieder hergestellt? Um diese Frage zu entscheiden, war zu prüfen, ob derartige unter normalen Zuchtbedingungen von unveränderten Individuen nicht unterscheidbare zur Norm zurückgekehrte Arcellen sich auch dann genau entsprechend dem Ausgangsstamm verhielten, wenn man sie von neuem der Einwirkung der die Schalenumbildung begünstigenden Faktoren aussetzte. Eine derartige Prüfung war nur bei der Doppelklapperbildung bei Klon A durchführbar, da nur hier auf das Auftreten der Schalenabnormität mit gewisser Regelmäßigkeit gerechnet werden konnte. Es wurden zum Vergleich je drei Arcellen einer zurückgeschlagenen Doppelklapperkultur und der normalen Ausgangszucht des Klones A wieder ohne Wechsel des Kulturmediums in Objektträgerausschliffen gehalten, die Nachkommen nach einer Woche auf mehrere neue Objektträgerausschliffe verteilt, und dann nach 2—3 Wochen die Gesamtzahl der gebildeten Arcellen sowie die Zahl der etwa aufgetretenen abnormen Formen in beiden Zweigen festgestellt. Um die äußeren Bedingungen in den beiden Parallelreihen möglichst gleich zu erhalten, wurden Objektträger mit zwei Ausschliffen benutzt, von denen stets der eine für den Ausgangsstamm, der andere für die zurückgeschlagene Zweigzucht diente. Wie die Tab. 17 A lehrt, war die Zahl der Doppelklapperbildung in sämtlichen Abzweigungen des Ausgangsstammes ungefähr die gleiche, und zwar finden wir unter diesen Bedingungen stets etwa 0,2 Proz. abnormer Formen, ein Prozentsatz, der auch sonst bei diesem am meisten zur Entwicklung der Schalenabnormität neigenden Klone zu verschiedenen Zeiten nachgewiesen werden konnte. In der aus extremen Doppelklappern zurückgeschlagenen Abzweigung fanden sich dagegen unter den gleichen äußeren Verhältnissen zunächst etwa 1,3 Proz. abnormer Arcellen (Tab. 17 B). (Mit diesem Ergebnis stimmen auch die Angaben von REYNOLDS gut überein, der bei Weiterzucht zur Norm zurückgeschlagener Kulturen gelegentlich wieder bis zu ca. 1 Proz. Doppelklapper feststellen konnte.)

Tabelle 17.

Häufigkeit des Auftretens von „Doppelklapper“-bildungen unter den diese Abnormität begünstigenden Kulturbedingungen. A bei Zweigzuchten von Klon A, Ausgangsstamm, B bei Zweigzuchten der in Tab. 15 A geschilderten am 20. X. 23 zur Norm zurückgeschlagenen Abzweigung von Klon A (die unter normalen Kulturverhältnissen weitergeführt wurde).

Datum des Versuchsbeginnes	Datum der Bestimmung	A					B				
		Gesamtzahl der Arcellen	Zahl der Normalen	Zahl der Doppelklapper	Sonstige abnorme Schalenbildungen	Doppelklapper %	Gesamtzahl der Arcellen	Zahl der Normalen	Zahl der Doppelklapper	Sonstige abnorme Schalenbildungen	Doppelklapper %
24. X. 1923	14. XI. 1923	2716	2707	6	2 E 1 H	0,22	2823	2786	37	—	1,31
24. XI. 1923	14. XII. 1923	4674	4660	11	3 E	0,235	4502	4458	44	—	0,98
22. I. 1924	11. II. 1924	3985	3977	8	—	0,2	4193	4184	9	—	0,215
20. II. 1924	6. III. 1924	4996	4983	11	2 E	0,22	6018	6002	12	4 E	0,2

E = einfache Umklapper, H = Halbmondbildung.

Dieses Verhältnis änderte sich jedoch recht wesentlich, als der gleiche Versuch 1, 3 und 4 Monate später mit den in der Zwischenzeit weiter unter normalen Kulturbedingungen gehaltenen und dabei völlig normal gebliebenen Arcellen der zur Norm zurückgeschlagenen Abzweigung angestellt wurde. Denn allmählich senkte sich auch bei den aus dieser Abzweigung angelegten Zuchten der Prozentsatz der wieder auftretenden Doppelklapper, so daß nach ungefähr 3 Monaten der Weiterführung unter normalen Kulturbedingungen sich auch hier nur noch etwa 0,2 Proz. Doppelklapper unter dem Einflusse der die Schalenabnormität begünstigenden Anhäufung von Stoffwechselprodukten bildete (Tab. 17 B). Wir sehen somit, daß in der ersten Zeit nach anscheinend vollkommener Rückbildung der Doppelklapperformen die in ihrem Aussehen schon völlig normalen Arcellen doch noch eine gewisse Umstimmung ihrer Schalenbildungstendenzen besitzen müssen, eine Neigung zur Ausbildung der Doppelklapperform, die unter hierfür günstigen äußeren Verhältnissen eben in einem viel stärkeren Prozentsatz zum Durchbruch kommt, als bei der entsprechend gehaltenen Ausgangszucht. Und erst nach einigen Monaten der Weiterführung unter normalen Kulturbedingungen ist auch diese sonst nicht erkennbare innere Umstimmung des *Arcella*-Körpers

Tabelle 18.

Beschaffenheit der unmittelbaren Nachkommen eines extremen (+++) Doppelklappers aus Klon A.

○ = Normalform, + = erste Stufe, ++ = zweite, +++ dritte Stufe der Abnormität.

Unmittelbarer Abkömmling Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Beschaffenheit	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	
Unmittelbarer Abkömmling Nr.	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
Beschaffenheit	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+	++	++	++	++	
Unmittelbarer Abkömmling Nr.	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	
Beschaffenheit	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+++	+++	++	++	++	++	++	
Unmittelbarer Abkömmling Nr.	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
Beschaffenheit	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
Unmittelbarer Abkömmling Nr.	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78				
Beschaffenheit	○ ↓ ○ → ○	++	++	++	++	+	+	+	+	+	+	+	+				
	○		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○				
	○																
	○																
	○																

völlig abgeklungen und wirklich die alte Reaktionsnorm in vollem Umfange wieder hergestellt. —

Das Verhalten der Massenkulturen unserer extremen Doppelklapper zeigte uns somit zwar, daß stets nach längerer oder kürzerer Zeit unter normalen Außenbedingungen ein Abklingen der abnormen Schalenbildungstendenz nachweisbar ist, es kann uns aber nichts darüber aussagen, in welcher Weise sich der Rückschlag im einzelnen vollzieht, an welche Bedingungen er geknüpft ist und wie sich das Erhaltenbleiben abnormer Formen, wie wir es in sämtlichen ohne Selektion geführten Zuchten beobachten konnten, erklären läßt. Aufschlußreicher in dieser Hinsicht ist die Prüfung während längerer Zeit ständig isolierter Einzelindividuen. Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl Doppelklapper der extremen Ausbildungsstufe in Objektträgerausschliffen einzeln weitergeführt und täglich von den jeweils gebildeten Tochterindividuen wieder getrennt. Auf diese Weise war eine einwandfreie Übersicht der Beschaffenheit der unmittelbaren Nachkommen möglich, die eine derartige abgeänderte *Arcella* im Laufe der Zeit unter normalen Kulturbedingungen entstehen ließ. Und weiterhin konnte durch entsprechende parallele Weiterführung einzelner dieser unmittelbaren Nachkommen, z. B. immer des 10., 20., 30., usw. Individuums, die Art des Zustandekommens des Rückschlages, der Zeitpunkt seines Einsetzens und seine etwaigen Beziehungen zur Zahl der vorangegangenen Teilungen in einfachster Weise an einem großen Beobachtungsmaterial festgestellt werden. Es zeigte sich hierbei, daß das Beharrungsvermögen der unmittelbaren Nachkommen eines extremen Doppelklappers (auf dem entsprechenden oder nur wenig abgeschwächten Abnormitätsgrad der Mutter-*Arcella*) recht groß sein kann. So sehen wir (Tab. 18) z. B. bei einer vom 5. Oktober 1923 bis zum 8. Januar 1924 in der genannten Weise geprüften extrem abnormen *Arcella* (die sich in dieser Zeit 78 mal teilte), daß die 27 ersten unmittelbaren Abkömmlinge sämtlich den gleichen (3.) Abnormitätsgrad besaßen. Auch bei den übrigen 51 Teilungen des Ausgangsindividuum wurde nur einmal — bei der 66. Teilung — eine Tochter-*Arcella* mit völlig normaler Schale gebildet, während alle übrigen Abkömmlinge bis zum Ende der Beobachtung dieser Serie Doppelklapperbildung verschiedener Stufen aufwiesen.

Bei einer zweiten entsprechenden Einzelzucht (Tab. 19), bei der 83 unmittelbare Teilungen verfolgt werden konnten, kam es zwar gleichfalls gelegentlich (bei der 9., 28. und 45. unmittelbaren Teilung) zur Bildung normal beschalteter Nachkommen. Alle übrigen Tochter-

Tabelle 19.

Beschaffenheit der Nachkommen eines extremen „Doppelklappers“ aus Klon A.

Die unmittelbaren Nachkommen des Ausgangsindividuums sind fortlaufend numeriert, diese Geschwister-Arcellen sind in der Tabelle nebeneinander gesetzt. Der erste Nachkomme eines unmittelbaren Sprößlings ist unter das entsprechende Mutterindividuum gesetzt, daneben wieder seine „Geschwister“.

Unmittelbarer Abkömmling Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Beschaffenheit	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○	+++	+++	+++	+++	+++	+++
									↓						
									+++	→+++	+++	+++	+++	+++	+++

Unmittelbarer Abkömmling Nr.	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Beschaffenheit	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	○	++	++	++	++
													↓				
													○	→+	++	++	+

Unmittelbarer Abkömmling Nr.	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
Beschaffenheit	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	○	+	+	++	++	++	+	++	++	++	++
													↓										
													○	→○	○	○	○	○					

Unmittelbarer Abkömmling Nr.	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83
Beschaffenheit	++	+	+++	+	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	++++	+	+	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++

VICTOR JOLLOS

arcellen, so auch das letzte 83. Tochterindividuum wiesen dagegen verschiedene Grade der Doppelklapperbildung auf, und zwar handelte es sich wiederum in der ersten Zeit fast ausschließlich um extreme Abnormitäten, während späterhin die ersten beiden Stufen der Doppelklapperbildung häufiger auftraten.

Noch konstanter erwies sich die Doppelklapperbildung bei einer dritten Einzelzucht, die über 253 Teilungen hinweg geführt und beobachtet werden konnte (vgl. Tab. 20). Hier gingen aus den ersten 137 unmittelbaren Teilungen ausschließlich wieder extreme Doppelklapper hervor, während bei den späteren Teilungen des gleichen Mutterindividuums in regelloser Folge Arcellen aller drei von uns unterschiedenen Ausbildungsstufen dieser Schalenabnormität entstanden und zwischendurch ganz unvermittelt bei der 152., 184., 209. und 232. Teilung völlig normal beschaltete Abkömmlinge entwickelt wurden. Auch hier traten aber schließlich, etwa von der 200. unmittelbaren Teilung ab, die extremen Doppelklapperformen gegenüber dem zweiten und schließlich dem ersten Grad dieser Entwicklungsreihe immer mehr zurück. Völlig normale Formen fanden sich jedoch unter den unmittelbaren Nachkommen des extrem abgeänderten Individuums auch in dieser besonders lange verfolgten Beobachtungsreihe bei vielmonatiger Weiterführung unter normalen Bedingungen, wie wir sahen, nur ganz ausnahmsweise.

Wesentlich anders gestaltet sich aber das Bild, wenn wir jetzt auch das Verhalten der Abkömmlinge dieser im Laufe der Zeit aus unmittelbarer Teilung des Ausgangsindividuums hervorgegangenen Arcellen mit heranziehen und bei deren Weiterführung im Gegensatz zu der Ausgangszucht nicht das mütterliche Individuum, sondern stets die Tochter-Arcella verwenden (vgl. Tab. 20). Prüfen wir nur die Abkömmlinge der in den ersten Wochen gebildeten Nachkommen der Stammutter, so zeigt sich freilich kein großer Unterschied. Auch bei ihren Teilungsprodukten hält sich die Schalenabnormität während langer Zeit ohne jede Abschwächung. So bringt bei der in Tab. 20 protokollierten Beobachtungsserie der 10. unmittelbare Nachkomme der Ausgangs-Arcella bis ins 10. Glied ausschließlich extreme Doppelklapper hervor. Und ebenso weisen 15 aufeinanderfolgende „Generationen“ des 40. unmittelbaren Nachkommen ausschließlich den höchsten Grad der Abnormität auf. Auch der 120. und 130. unmittelbare Nachkomme erzeugen zunächst Doppelklapper dritten Grades. Deren Sprößlinge aber und die folgenden „Generationen“ gehören nur noch der 2. Abnormitätsstufe an — während ja die Stammutter bis zur 137. Teilung ausschließ-

lich extremste Doppelklapper hervorbrachte. Ebenso zeigen uns die vom 138., 150. und 167. unmittelbaren Nachkommen der Ausgangs-Arcella abgeleiteten aufeinanderfolgenden „Generationen“ nur den zweiten Grad der Abnormität. Und unter den Nachkommen des 176., 184. und 201. Tochterindividuums finden sich bereits zahlreiche Doppelklapper ersten Grades; unter denen des 209. und 225. unmittelbaren Nachkommen der Stammutter endlich auch völlig normale Tochterarcellen! Bei den späteren Abzweigungen — vom 231., 237., 245. und 250. unmittelbaren Nachkommen aus — tritt die Normalform immer mehr hervor und wird bei den späteren „Generationen“ sogar ausschließlich gebildet — während ja die Stammutter, wie nochmals hervorgehoben sei, noch bei ihrer letzten (253.) unmittelbaren Teilung ein Doppelklapperindividuum hervorbrachte.

Noch interessanter, zunächst aber auch widerspruchsvoller erscheint das Verhalten der Nachkommenschaft solcher unmittelbarer Abkömmlinge des Ausgangsindividuums, die selbst schon einen geringeren Grad der Abnormität als die Stammutter aufwiesen, oder sogar eine völlig normale Schale besaßen. — Solche normalen Arcellen wurden ausnahmsweise z. B. bei der 66. Teilung der ersten Beobachtungsserie (Tab. 18), bei der 45. Teilung der zweiten (Tab. 19) oder der 232. Teilung der dritten Reihe (Tab. 20) gebildet. Und in diesen drei Fällen sehen wir, daß sämtliche Nachkommen der bezeichneten normalgestalteten Individuen keine Spur der Schalenabnormität mehr aufweisen, obwohl die Stammütter selbst noch bei zahlreichen späteren Teilungen ausschließlich abnorme Tochterarcellen hervorbringen.

Bei Feststellung eines derartigen unterschiedlichen Verhaltens drängt sich natürlich leicht der Gedanke auf, daß die Übertragung der abnormen Schalenbeschaffenheit vielleicht überhaupt nicht auf einer Veränderung des Plasmakörpers der Arcellen beruhen müsse, sondern allein durch die veränderte Form der mütterlichen Schale irgendwie direkt bedingt sei. Einen solchen Verdacht legt auch die Beobachtung der Teilungsvorgänge derartiger abnormer Formen zunächst recht nahe. Denn die Teilung unserer Doppelklapper (und in ähnlicher Weise der zuvor geschilderten Halbmonde) weicht sehr häufig in charakteristischer Weise von der Teilung normaler Arcellen ab: Man kann beobachten, daß das ausströmende Plasma einen der Schalenauswüchse des Muttertieres umfließt, so daß, wie unsere schematische Abbildung M zeigt und auch die photographischen Aufnahmen Taf. 10 Fig. 7 u. 8 gut erkennen lassen, die Schalen von

Mutter- und Tochterindividuum schließlich zahnradartig ineinander greifen. Es erscheint daher die Annahme recht naheliegend, daß die abnorme Ausbildung der Schale der Tochter-Arcella eben schon allein durch diese Lage- und Oberflächenbeziehungen zur abnormen mütterlichen Schale hervorgerufen werden könnte. Eine genauere Prüfung der in unseren Tabellen wiedergegebenen Feststellungen zeigt aber, daß hier doch wesentlich kompliziertere Verhältnisse vorliegen müssen. Denn wohl sehen wir einmal, daß die aus verhältnismäßig späten unmittelbaren Teilungen des Ausgangsindividuums ausnahmsweise hervorgegangenen normalen Arcellen im Gegensatz zu der weiterhin Doppelklapper erzeugenden Mutterform von vornherein

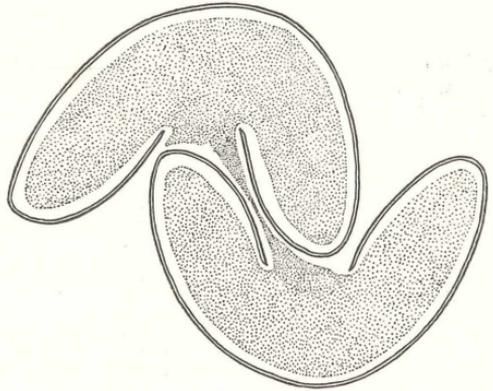


Fig. M.

Abnorme Teilung bei Doppelklappern (schematisch).

ausschließlich normale Abkömmlinge produzieren. Aber auf der anderen Seite zeigt es sich, daß gelegentlich schon bei frühen unmittelbaren Teilungen der Stammutter gebildete normale Formen, bei denen also jedweder Einfluß abgeänderter Schalengestalt ausgeschlossen ist, dennoch ihrerseits wieder extrem abnorme Tochterindividuen hervorbringen. Wir sehen dies bei dem 9. unmittelbaren Nachkommen unserer zweiten Versuchsreihe (Tab. 19) und in ähnlicher Weise bei dem 152. der dritten Serie (Tab. 20). Und bei den Nachkommen des normalen 28. Sprossen der zweiten Beobachtungsreihe ist die Schalenabnormität im allgemeinen zwar schwächer entwickelt als etwa bei den 29–44. unmittelbaren Abkömmlingen der Ausgangsarcella — aber sie tritt eben doch immer von neuem auf (Tab. 19)! Entsprechend zeigen die von der 167. Tochter-Arcella der

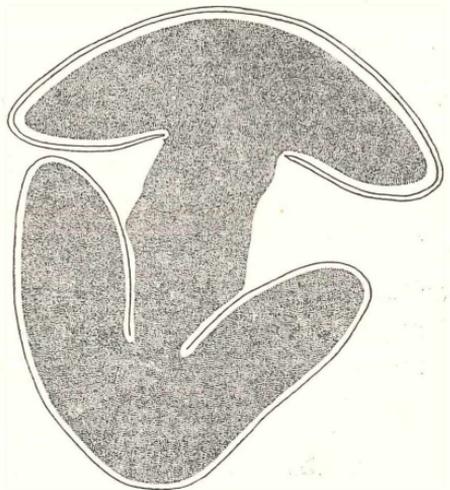


Fig. N.

Bildung eines „Doppelklappers“ (unten bei der Teilung einer Arcella mit normaler Schale).

20 (Fortsetzung).

152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165
○ ↓	++	+++	+++	+++	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
++													
++													
++													
+++													
+++													
++													
++													
++													
++													
++													
++													
++													
++													
++													
++													

180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193
+++	+++	+++	+++	○ ↓	+	++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++
				+									
				++									
				++									
				+									
				+									
				++									
				+->+		+							
				+		○							
				+		○							
				+		+							
				+		+							
				+		+							
				+		+							

Abkömmling der in Tab. 19, oder beim 152. der in Tab. 20 wieder-gegebenen Einzelzucht offenbar vorliegen) diese innere Abänderung bei ihren Nachkommen sich immer wieder in der abnormen Schalenbildung dokumentiert.

Die Richtigkeit dieser Auffassung konnte noch auf einem ganz anderen Wege bestätigt werden. Schon eingangs wurde erwähnt, daß die Arcellen gelegentlich, vor allem im Zusammenhange mit Plasmogamien, ihre Schalen verlassen und dann kürzere oder längere Zeit als freie Plasmodien herumkriechen können. Ursprünglich wurden derartige Beobachtungen nur an extremen Doppelklapperkulturen

der Schalenumbildung eine Umstimmung des Körpers der *Arcella* selbst zugrunde liegt, oder ob die abweichende Beschaffenheit der Schale des Tochterindividuums direkt durch die abnorme Schalenbeschaffenheit der Mutter-*Arcella* hervorgerufen wird. Bisher konnten sechs derartige Fälle bei extremen Doppelklappern und ein siebenter bei Doppelklappern ersten bis zweiten Grades genauer verfolgt werden. Bei drei Beobachtungen handelte es sich hierbei um Doppelklapper, die während 8 bzw. 10 Monaten der Einwirkung der die Abnormität begünstigenden Außenfaktoren ausgesetzt gewesen und dann erst kurze Zeit unter normalen Kulturbedingungen gehalten worden waren, in zwei Fällen etwa 2 Wochen, im dritten Falle fast einen Monat.

In den beiden ersten Fällen umgab sich das einzeln aus der Schale herausgetretene Protoplasma innerhalb weniger Stunden mit einer neuen Schale, während im dritten Falle es sich um die Bildung eines großen Plasmodiums aus einer Plasmogamie von sechs Arcellen handelte (ähnlich wie im Falle unserer Abbildung Taf. 11 Fig. 1) und die Schalenneubildung erst am 3. Tage nach dem Ausschlüpfen erfolgte. Stets aber gehörten die neugebildeten Schalen wieder dem extremen Doppelklappertyp (3. Stufe) an. Besonders interessant war das Verhalten der Plasmodienbildung in einer Zweigzucht von Doppelklappern 1.—2. Grades. Auch hier kam es zu plasmogamer Vereinigung von 7—9 Arcellen körnern. Das entstandene und isolierte Riesenasmodium zerfiel nach etwa 24 Stunden in drei Teile von verschiedener Größe. Zwei von diesen gingen im Laufe der nächsten Tage zugrunde, während aus dem dritten Stück nach abermals 24 Stunden drei beschaltete Arcellen gebildet wurden, zwei von normaler Größe und ein Zwergindividuum (das bald, ohne sich zu teilen, abstarb). Von den beiden großen Arcellen besaß, wie die photographische Aufnahme Taf. 11 Fig. 3 deutlich zeigt, die eine eine normale Schale, während die andere wiederum eine Doppelklapperbildung schwachen Grades aufweist. Bei isolierter Weiterzucht dieser beiden Individuen zeigte es sich jedoch, daß beide (also auch die anscheinend normale *Arcella*!) während der nächsten 2 Wochen ausschließlich Doppelklapper 1. und 2. Grades erzeugten.

Anders war es aber, als das Austreten des Protoplasmas bei einer extremen Doppelklapperform beobachtet wurde, die zwar der gleichen veränderten Zucht entstammte, aber erst nach ihrer mehrmonatigen Weiterführung unter normalen Kulturbedingungen. Auch hier erfolgte innerhalb weniger Stunden nach dem Austritt des Arcellenkörpers eine Schalenneubildung, diesmal aber war die neue

Schale völlig normal. Und ebenso zeigte keiner der Abkömmlinge dieser *Arcella* irgendwelche Schalenabnormität.

In den bisher geschilderten Fällen der Schalenneubildung nach vorangegangenem freien Amöbenstadium ist somit die innere Bedingtheit der Doppelklapperbildung völlig unabhängig von dem Einfluß einer schon vorhandenen abnormen Schale klar zu erkennen, und wir sehen, daß tatsächlich während längerer Zeit auch unter normalen Kulturbedingungen eine diese Abnormität hervorrufende Umstimmung des Arcellenkörpers vorhanden sein muß, die aber allmählich abklingt und im 5. geschilderten Falle nach 3monatiger normaler Weiterzucht völlig geschwunden ist.

Am klarsten treten uns diese Verhältnisse aber bei den beiden letzten hierher gehörigen Beobachtungen entgegen, die sich auf Angehörige der in unserer Tabelle 20 wiedergegebenen Einzelzucht beziehen. Es handelt sich also um die Nachkommen eines extremen Doppelklappers, dessen 253 unmittelbare Abkömmlinge mit wenigen Ausnahmen sämtlich abnorm waren, wobei die ersten 137 ausnahmslos der 3. Stufe der Doppelklapperbildung angehörten. Hier trat das 93. und späterhin das 220. Tochterindividuum nach erfolgter Isolierung aus der Schale heraus, um sich innerhalb von etwa 24 Stunden mit einer neuen Schale zu umgeben. Während aber die 93. Tochter-*Arcella* auch nach dieser „Häutung“ wieder die extreme Doppelklapperbildung aufwies, bildete der Plasmakörper des 220. Abkömmlings eine völlig normale Schale aus.

Damit ist wohl ohne weiteres dargetan, daß die abnorme Schalen- ausbildung auf einer Umstimmung des Plasmakörpers der *Arcella* beruhen mußte und daß diese Umstimmung zwar noch bei der 93. Teilung unter normalen Kulturbedingungen unverändert erhalten geblieben, andererseits aber in der Zeit zwischen der 93. und 220. Teilung völlig abgeklungen war.

Haben wir in diesen Fällen allein die Auswirkung der plasmatischen Umstimmung vor uns, so erlaubt uns die gleiche Versuchsserie doch auch den Einfluß des zweiten Faktors, der Schalenabnormität des Mutterindividuums, zu erkennen. Denn wie unsere Tabelle 20 zeigt, bringt nicht nur die Ausgangs-*Arcella*, sondern auch ihre bei der 225. unmittelbaren Teilung entstandene Tochter (also ein nahes Schwesterindividuum des plasmatisch, wie wir sahen, schon völlig normalen 220. Abkömmlings), die beide selbst die Doppelklapperbildung aufwiesen, trotz des für diese Zeit nachgewiesenen völligen Schwindens der plasmatischen Umstimmung immer noch abnorme Nachkommen hervor! —

Nachdem einmal die Bedeutung beider Faktoren für das Zustandekommen der Schalenabnormität erkannt ist, fallen die scheinbaren Widersprüche in dem Verhalten der unmittelbaren Nachkommen der Ausgangs-*Arcella* und der von diesen abgeleiteten späteren „Generationsfolgen“ ohne weiteres fort, und es eröffnet sich die Möglichkeit, gerade auf Grund der Beobachtung der abweichenden Formen und ihrer Abkömmlinge, sowie der gelegentlichen Plasmodienbildung und Neubeschalung den aus der Beschaffenheit der Schale im Einzelfalle eben nicht mit Sicherheit feststellbaren Stand der inneren Umstimmung zu erschließen und ihr Abklingen genauer zu verfolgen.

So entspricht bei der in der Tabelle 19 wiedergegebenen Beobachtungsreihe die extreme Doppelklapperbildung während der ersten zehn Teilungen dem Grade der inneren Umstimmung der *Arcella*. Beweis: auch das morphologisch normale 9. Tochterindividuum erzeugt extremste Doppelklapper. Bis zur 28. Teilung der Stammutter ist diese Umstimmung schon etwas abgeklungen; denn die Nachkommenschaft der jetzt ausnahmsweise entstandenen Normalform besteht vorwiegend aus Doppelklappern nur der ersten Entwicklungsstufe. Und bis zur 45. Teilung ist endlich innerlich eine vollständige Rückkehr zur Norm erfolgt: die bei der 45. unmittelbaren Teilung des Ausgangsindividuums entstandene normale *Arcella* bringt bei ihren Teilungen ausschließlich normal beschaltete Nachkommen hervor. Bei den unmittelbaren Teilungen der Stammutter dagegen, die selbst den extremen Doppelklappertyp repräsentierte, wird dieses Abklingen und schließlich vollständige Schwinden der plasmatischen Umstimmung eben infolge der Beschaffenheit der mütterlichen Schale verdeckt. Statt Doppelklappern der ersten Stufe erzeugt sie daher solche zweiten Grades und späterhin statt Normalformen meist Doppelklapper der ersten oder der zweiten Abnormitätsstufe.

Entsprechend erschließen wir bei unserer dritten Beobachtungsreihe (Tab. 20), vor allem auch aus dem Verhalten nach verschiedentlicher Plasmodienbildung, daß die innere Umstimmung bis zur 93. unmittelbaren Teilung des Ausgangsindividuums der extremen Doppelklapperbildung entspricht. Dann erfolgt ein Abklingen auf die zweite Stufe, die — innerlich — sicher noch bei der 152., ja sogar noch bei der 167. Teilung besteht. Bis zur 209. Teilung ist diese Umstimmung schon auf den der ersten Abnormitätsstufe entsprechenden Stand zurückgegangen, und bei der 220. unmittelbaren Teilung muß die normale innere Reaktionsnorm bereits wieder erreicht sein.

Auch bei dieser ausgedehnten Beobachtungsreihe wird aber, wie die Tabelle zeigt, das äußere Bild der Nachkommenschaft unter dem unmittelbaren Einfluß der Beschaffenheit der mütterlichen Schale gegenüber dem Stande der inneren Disposition wesentlich verschoben.

Mit diesen Feststellungen dürfte das Verhalten unserer Schalenabnormitäten ziemlich geklärt sein: Wir sehen, daß sämtliche Umstimmungen, mögen sie auch noch so sehr zum Extrem gesteigert worden sein, und mögen sie auch nach besonders langer Beeinflussungsdauer sich unter normalen Bedingungen monate- oder selbst jahrelang konstant erhalten, stets doch wieder bei rein vegetativer Vermehrung restlos zurückbilden. Wir haben es somit auch hier zweifellos mit Dauermodifikationen zu tun, mit Dauermodifikationen, die sich in den hier behandelten Fällen von den entsprechenden Erscheinungen bei den Paramäcien eben durch das Hineinspielen eines zweiten Faktors, der unmittelbaren Einwirkung der, einmal ausgebildet, selbst nicht mehr veränderlichen abnormen Schalenbeschaffenheit wesentlich komplizieren. Aus dieser Komplikation erklärt sich das ständige Abspalten völlig normaler Arcellen bei gleichzeitigem Vorhandensein oder sogar Neuentstehen der abnormen Formen, wie wir es in allen unseren Massenkulturen der extremen Umbildungen ständig feststellen konnten.¹⁾ In den Massenkulturen wird aber die Beurteilung dieser Verhältnisse auch noch dadurch unübersichtlicher gemacht, daß die Teilungsrate der Normalform im allgemeinen eine etwas höhere ist als die der verschiedenen Abnormitäten. Somit müssen bei langdauernder Weiterzucht unter normalen Bedingungen die Normalformen unter allen Umständen immer mehr das zahlenmäßige Übergewicht bekommen, da 1. von den abnormen Arcellen ständig mehr normale abgespaltet werden, da 2. diese normalen Individuen sich rascher teilen, und da 3. unter Umständen die abgeänderten Arcellen selbst nach Ausschlüpfen aus der alten Schale gleichfalls völlig zur Norm zurückkehren können. —

Die bei der Rückbildung der Doppelklapper genauer untersuchten Verhältnisse erlauben es uns aber auch, einen Einwand zu

¹⁾ Aus dieser Komplikation erklärt sich wohl auch das Versagen manches Selektionsschrittes bei den Versuchen zur Steigerung einer Schalenabnormität (und umgekehrt auch bei der Rückkehr zur Norm). Man kann es eben dem Einzelindividuum nicht ansehen, ob seine stärker oder geringer veränderte Schale auf entsprechender innerer Umstimmung beruht — und wählt daher gelegentlich auch eine ihrer inneren Beschaffenheit nach nicht geeignete *Arcella* zur Weiterzucht aus. Auf den hier wiedergegebenen Tabellen tritt dies verhältnismäßig selten hervor, da ja naturgemäß die klarsten und erfolgreichsten Versuchsfolgen aus einem größeren Material ausgewählt werden mußten.

widerlegen, der gegen die Rückbildung der Dauermodifikationen von Paramäcien gelegentlich erhoben worden ist. Es wurde die Anschauung vertreten (RHODA ERDMANN), daß bei jeder Parthenogenese oder Conjugation verschiedene Varianten entständen und dann durch natürliche Selektion nur die an die jeweiligen Zuchtbedingungen am besten angepaßten Varianten erhalten blieben und zur Vermehrung kämen. Im Sinne dieser Anschauung könnte es sich bei der Rückbildung der Dauermodifikationen auch um solche ständige unerkannte Selektionsprozesse und nicht um ein wirkliches Abklingen der erzielten Umstimmung handeln. Wenn wir nun auch ganz davon absehen wollen, daß schon für die Paramäcien die Angaben von RH. ERDMANN eine wesentlich andere Deutung erhalten können oder müssen (vgl. JOLLOS 1921), so ist bei der hier geschilderten Dauermodifikation der Arcellen klar nachzuweisen, daß tatsächlich ein solches allmähliches Abklingen der erzielten Umstimmung auch ohne jede bewußte oder unbewußte Selektion stattfindet. Denn hier konnten wir ja Mutter- und Tochterindividuen ohne weiteres unterscheiden und konnten bei unseren Einzelzuchten das Verhalten sämtlicher Nachkommen prüfen und die Rückbildung der Umstimmungen in jedem Einzelfalle Schritt für Schritt einwandsfrei verfolgen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir nun die wichtigsten Ergebnisse der hier mitgeteilten Untersuchungen zusammen, so wäre festzustellen: Es traten in Klonen von *Arcella polyppora* abnorme Schalenbildungen verschiedener Art auf, die sich im wesentlichen in vier Gruppen und ihre mannigfachen Kombinationen einordnen lassen.

Sämtliche Abnormitäten werden durch die Anhäufung von Stoffwechselprodukten in einer geringen Flüssigkeitsmenge sehr begünstigt und lassen sich durch langdauernde Einwirkung dieser abnormen äußeren Bedingungen aus geringfügigen Abweichungen bis zu extremen Umbildungen steigern.

Durch fortgesetzte gleichgerichtete Selektionen kann auch unter normalen Kulturbedingungen aus Individuen, die die einzelne Abnormität nur im schwachen Grade aufweisen, eine extrem umgebildete Zucht erzielt werden. Am raschesten und vollkommensten wird eine solche Steigerung bei andauernder Einwirkung der die Abnormität begünstigenden äußeren Faktoren und gleichzeitiger ständiger Selektion erreicht.

Sämtliche Umbildungen klingen aber bei Weiterführung unter

normalen Kulturbedingungen nach längerer oder kürzerer Zeit wieder ab, und auch hier läßt sich die Rückbildung durch entsprechende fortgesetzte Zuchtwahl wesentlich beschleunigen.

Bei der Übertragung der Abnormität auf die Nachkommen spielt neben der (allmählich abklingenden) Umstimmung des Plasmakörpers auch die abnorme Beschaffenheit der einmal ausgebildeten Schale eine wichtige Rolle; sie kann das Abklingen der eigentlichen Umstimmung verdecken und auch für sich allein noch zu einer abnormen Schalenbildung der Tochterindividuen führen.

Beide bestimmenden Faktoren lassen sich aber bei Beobachtung des Verhaltens bei der Plasmodienbildung und Neubeschalung völlig trennen und hier das Abklingen der inneren Umstimmung rein und einwandfrei nachweisen.

In solchen Fällen zeigt sich eine völlige prinzipielle Übereinstimmung des Verhaltens der Schalenumbildung und ihres Rückschlages mit den Dauermodifikationen der Infusorien. Es sind daher sämtliche geschilderten Veränderungen von *Arcella polypora* gleichfalls als echte Dauermodifikationen zu bewerten.

Allgemeiner Teil.

Unsere Beobachtungen an *Arcella polypora* zeigen wohl eindeutig, daß auch die Variabilitätserscheinungen bei Thekamöben mit denen der Infusorien im Prinzip völlig übereinstimmen: Hier wie dort sehen wir unter dem Einflusse abnormer Außenbedingungen mancherlei Veränderungen entstehen, die auch nach Fortfall der auslösenden Faktoren sich lange Zeit erhalten können. Hier wie dort klingen aber auch die extremsten und hartnäckigsten Umstimmungen im Laufe der Zeit allmählich wieder ab und schlagen auch bei rein vegetativer Vermehrung — über Sexualitätsvorgänge wissen wir ja bei den Arcellen noch nichts Sicheres — völlig wieder zur Norm zurück. Damit findet die von mir früher gegebene Deutung der Befunde von JENNINGS und seinen Schülern bei *Diffugia*, *Arcella* und *Centropyxis* durchaus ihre Bestätigung. Hätten wir die Beobachtung des Verhaltens unserer extremen Umbildungen nur kürzere Zeit und nur über so viele Teilungsschritte fortgesetzt wie die amerikanischen Autoren bei ihren Untersuchungen, so wäre man auch bei diesen Schalenabnormitäten von *Arcella polypora* zur Annahme erblicher Umstimmungen verleitet worden. Und vor allem

könnte sich gerade hier leicht die Vorstellung aufdrängen, daß allein durch fortgesetzte gleichgerichtete Selektion das Aufspalten eines Klonen in genotypisch verschiedene Zweige zu erzielen wäre. Denn schönere Beispiele für Selektionswirkung im alten darwinistischen Sinne (oder auch für das regelmäßige gehäufte Auftreten von „Kleinmutationen“ im Sinne heutiger Anschauungen!), als sie etwa in unseren Tabellen 3—10 wiedergegeben sind, lassen sich kaum denken. Das weitere Verhalten sämtlicher derartiger Zuchten bei lange fortgesetzter Beobachtung zeigte uns aber, daß es sich hier überhaupt nicht um genotypische Umstimmungen, um wirklich dauernde Veränderungen eines Klonen handelt, sondern eben „nur“ um Dauermodifikationen. Und da stets wieder ein vollständiger Rückschlag zum Verhalten des Ausgangsstammes über lang oder kurz eintritt, so können diese Veränderungen auch keinerlei artumbildende Bedeutung besitzen.

Worauf die ihnen zugrunde liegende innere Umstimmung beruht, ließ sich bei den Arcellen bisher nicht klarstellen. Auf Grund der Beobachtungen an den im Prinzip analogen Dauermodifikationen der Paramäcien liegt es natürlich nahe, auch hier plasmatische Veränderungen anzunehmen. Denn überall, wo bisher ein Zusammenhang von Dauermodifikationen mit Bestandteilen der Zelle nachgewiesen werden konnte, handelte es sich ausschließlich um das Plasma oder besonders differenzierte Organelle, nicht dagegen um den generativen Kern.¹⁾

Eine andere Frage ist es natürlich, ob nicht auch derartige auf plasmatischen Umstimmungen beruhende Veränderungen sich schließlich doch noch so weit steigern lassen, daß sie irreversibel werden und damit wirklich artumbildend wirken können. Wenn wir bei Infusorien und Arcellen eine fließende Reihe sehen, von den einfachsten rasch schwindenden Nachwirkungserscheinungen bis zu

¹⁾ Denkbar wäre natürlich auch eine entsprechende Umstimmung von Kernteilen, — aber wir kennen nichts Derartiges. Denn sämtliche bisher festgestellten karyogen bedingten Variantenbildungen beruhen (soweit es sich nicht um Veränderungen des Genkomplexes handelt) eben auf Umstimmung von Genen und tragen demgemäß den Charakter echter Mutationen. Dieses unterschiedliche tatsächliche Verhalten von Veränderungen des Plasmas und solchen des Kernes (genauer: der Gene) wurde auch durch meine begriffliche Fassung und Gegenüberstellung von „Dauermodifikationen“ und „Mutationen“ scharf hervorgehoben (JOLLOS 1921). Die unlängst von WITSCH hiergegen gemachten Einwendungen scheinen mir jedweder Grundlage zu entbehren, da auch er keinerlei für den Nachweis karyogener Modifikationen irgendwie verwendbares Beobachtungsmaterial beibringen konnte.

den hartnäckigsten Dauermodifikationen, die sich bei vegetativer Vermehrung viele Monate und Jahre erhalten und unter Umständen sogar einzelne Sexualakte überdauern können, um schließlich doch wieder abzuklingen, so liegt der Gedanke sehr nahe, daß diese Reihe vielleicht weiterführe, eben bis zu einem Punkte, von dem an die Veränderung überhaupt nicht mehr zurückschlägt. Solche irreversiblen Dauermodifikationen kennen wir in der Tat, aber vorerst nur im Zusammenhange mit dem Schwinden bestimmter sich selbständig vermehrender Organelle, vor allem des Chromatophorenapparates (vgl. JOLLOS 1921 p. 195). Bei den allgemeinen plasmatischen Umstimmungen sprechen die bisher vorliegenden Erfahrungen allerdings durchaus gegen eine solche Steigerungsmöglichkeit: sowohl bei den Infusorien wie bei den Arcellen ließ sich ja das Beharrungsvermögen derartiger Veränderungen auch durch noch so lange und intensive Beeinflussung nicht über ein bestimmtes Maximum hinaustreiben. Und stets war ein Abklingen zu beobachten. Das schließt aber noch nicht aus, daß in anderen Fällen oder bei anderen Umstimmungen auch wirklich nicht zurückschlagende Veränderungen solcher Art vorkommen könnten. Ist dies in größerem Umfange der Fall, so würde natürlich die von uns geschilderte Selektionswirkung bei Dauermodifikationen eine ganz andere theoretische Bedeutung gewinnen. Denn dann, aber nur dann, wären die plasmatischen Umstimmungen auch für die Artbildung von Wichtigkeit. Und die bei unseren Versuchen in so augenfälliger Weise nachgewiesene beherrschende Rolle der Zuchtwahl könnte uns zeigen, daß auf diesem zweiten Felde dann möglicher Artumbildung Selektion einen noch weit größeren Einfluß auszuüben vermag, als auf dem nach unserer heutigen Kenntnis für die Entstehung der Arten allein wichtigen Gebiete der „genotypischen“ Veränderungen.

Doch dies sind, wie nochmals betont sei, vorerst nur hypothetische Erwägungen, die noch der tatsächlichen Begründung durch Beobachtungen an Protisten sowohl wie an Tieren und Pflanzen bedürfen. Auch bei den Erblichkeitserscheinungen der Metazoen und Pflanzen ist zwar die Aufmerksamkeit in jüngster Zeit besonders auf die Rolle des zuvor lange allzusehr vernachlässigten Plasmas gelenkt worden, aber auch hier handelt es sich vorerst im wesentlichen nur um theoretische Erörterungen. Es wird darauf hingewiesen, daß die mendelistische Forschung es ja immer nur mit den Unterschieden von Rassen, Arten oder Gattungen zu tun

hat, dagegen das daneben vorhandene Gemeinsame, das für das Leben eine viel wichtigere Rolle spielt, überhaupt nicht berücksichtige. Und eben diese gemeinsamen Züge werden heute gerne nicht auf die an die Chromosomen geknüpften mendelnden Erbfaktoren, sondern auf das Plasma zurückgeführt. So richtig der Hinweis auf den relativ geringen Umfang unserer gesicherten Feststellungen auch ist, so wenig läßt sich andererseits eine derartige Bedeutung des Plasmas für die Vererbung heute beweisen oder zeigen, daß der große unanalyzierte Grundstock nicht auch an typische Gene geknüpft ist. Bei Metazoen und Pflanzen ist ja, wenn wir von den Veränderungen der Chromatophoren absehen, noch nicht einmal die Einwirkung verschiedener Plasmen bei Kreuzungen über mehrere Generationen hinweg einwandfrei dargetan. Und bei den in dieser Hinsicht etwas günstigere Prüfungsmöglichkeiten bietenden Protisten gewinnt man viel eher den Eindruck, daß nicht etwa ein verändertes Plasma die allgemeine Reaktionsnorm auf die Dauer umstimmt, sondern umgekehrt, daß das Plasma unter der Einwirkung des Genkomplexes allmählich wieder zur Norm zurückgeführt wird. Sehen wir doch, daß alle beobachteten charakteristischen Abänderungen des Plasmas allmählich wieder abklingen, und zwar besonders rasch im Zusammenhang mit den Befruchtungsprozessen, bei denen die Gene ja wohl am ehesten zur Auswirkung gelangen können.

Möglich bleibt die angedeutete heute vielfach angenommene besonders wichtige Rolle des Plasmas bei der Vererbung. Aber es handelt sich dabei vorerst eben nur um einen Glauben, keineswegs um ein durch gesicherte Tatsachen gestütztes Wissen. Und es ist in dieser Hinsicht sehr charakteristisch, daß ein zu solchen Anschauungen jetzt offenbar stark hinneigender Vererbungsforscher wie BAUR in der gleichen Abhandlung, in der er derartige Gedanken vertritt, auf Grund seines ausgedehnten Tatsachenmaterials bei der *Sectio Antirrhinastrum* zu der Schlußfolgerung kommt: Die natürlichen Sippen wilder Spezies und die miteinander nahe verwandten Sippenarten unterscheiden sich ausschließlich durch eine große Zahl von abgeänderten mendelnden (d. h. also an die Chromosomen geknüpften) Erbfaktoren!

Um so notwendiger erscheint es aber bei der vorläufigen Ungeklärtheit all dieser Fragen, auch auf diesem Gebiete keine Verwirrung der Begriffe einreißen zu lassen. Eine solche Verwirrung scheint mir aber herbeigeführt zu werden, wenn man (wie neuerdings z. B. WINKLER) noch unterscheiden will zwischen dem Plasma als „spezifischem Substrat“, das mit den an die Chromosomen ge-

knüpften Genen in Wechselwirkung steht, und besonderen im Plasma lokalisierten „Genen“. Denn der Begriff des „Gens“ fordert einen mendelnden Einzelfaktor. Bei Wirkungen des Plasmas dagegen kann naturgemäß von einem „Mendeln“ niemals die Rede sein, und auch der Nachweis von Einzelfaktoren ist hier vorerst kaum zu führen. Es würde also die auf dem Gebiete der Vererbungslehre mühsam gewonnene begriffliche Klärung nur ohne jeden Grund wieder trüben, wenn wir jetzt die Bezeichnung „Gen“ ganz willkürlich für etwas völlig anderes verwenden wollten, um so mehr, da dieses „Etwas“ durchaus hypothetisch ist! Muß doch WINKLER selbst zugeben, daß bisher keinerlei Tatsachen vorliegen, die zur Annahme einer über die Rolle eines spezifischen Substrates hinausgehenden Bedeutung des Plasmas zwingen würden.

Und ebenso notwendig wie die scharfe Abgrenzung des Begriffes „Gen“ bleibt auch die prinzipielle Scheidung von Dauermodifikationen und Mutationen. Denn mögen wir im Laufe der Zeit auch noch so viele irreversible Dauermodifikationen feststellen und damit auch die Bedeutung von Dauermodifikationen für die Artumbildung einmal nachweisen, niemals kann natürlich, eine solche tiefgreifende plasmatische Veränderung durch ihre Steigerung über ein bestimmtes Maß hinaus zur Umstimmung eines Genes, d. h. eines Kernteiles werden!

Berlin-Dahlem, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

Literaturverzeichnis.

- BAUR, E. (1924): Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. *Bibl. genetica* IV.
- HEGNER, R. H. (1919): Heredity, variation and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of *Arcella dentata*. *Genetics* 4.
- JENNINGS, H. S. (1916): Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona*. *Genetics* I.
- JOLLOS, V. (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 43. (Auch als Buchausgabe Jena, G. Fischer.)
- (1924): Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen. *Biol. Zentralbl.* Bd. 44.
- REYNOLDS, B. D. (1923): Inheritance of double characteristics in *Arcella polypora* PÉNARD. *Genetics* 8.
- ROOT, F. M. (1918): Inheritance in the asexual reproduction of *Centropyxis aculeata*. *Genetics* 3.
- WINKLER, H. (1924): Über die Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. *Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre.* Bd. 33.

WITSCHI, E. (1923): Über bestimmt gerichtete Variation von Erbfaktoren. *Studia Mendeliana* — Brünn.

Ein umfassenderes Literaturverzeichnis für das hier behandelte Gebiet ist in meiner Abhandlung von 1921 gegeben.

Tafelerklärung.

Tafel 10.

Verschiedene Schalenabnormitäten von *Arcella polyzona*. Die Photographien 1—6 sind bei 100facher, 7—8 bei ca. 120facher Vergrößerung aufgenommen u. reproduziert.

Fig. 1—2. Verschiedene Stufen der Halbmondbildung.

Fig. 3—5. Kulturen von „einfachen Umklappern“ und „Doppelklappern“. (In Fig. 4 rechts unten auch deutliche Spaltbildung.)

Fig. 6. Teil der gleichen Kultur wie in Fig. 5 nach längerer Weiterzucht unter normalen Zuchtbedingungen. Neben abnormen auch normal beschaltete Arcellen.

Fig. 7—8. Stadien der charakteristischen Teilung von Doppelklappern.

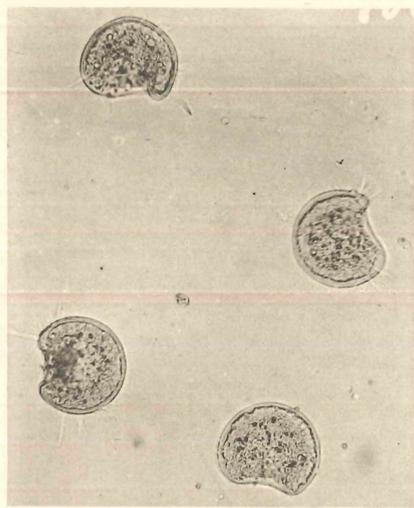
Tafel 11.

Plasmodienbildung und Neubeschaltung bei *Arcella polyzona*.

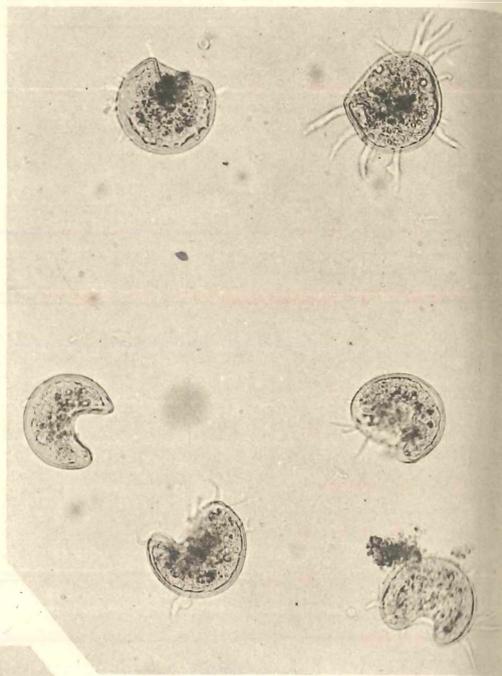
Fig. 1. Riesenplasmodium, gezeichnet (mit Hilfe des АBBЕ'schen Zeichenapparates) nach gefärbtem Präparat. Zu erkennen sind noch die Reste der Schalen von 7 Arcellen, die sich vereinigt haben. Vergr. ca. 250×.

Fig. 2. Plasmodium im Leben photographiert. Vergr. 100×.

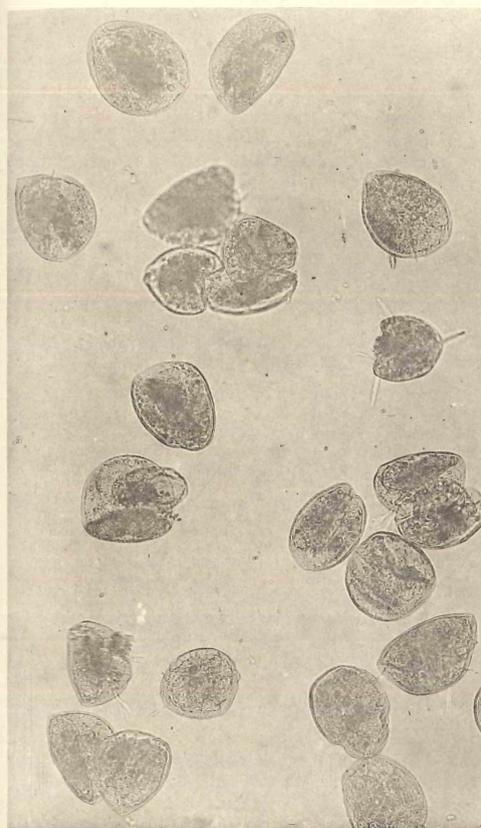
Fig. 3. Bildung von drei neu beschalteten Individuen aus einem Plasmodium. Die obere große Schale abnorm gestaltet. Im Leben photographiert. Vergr. 100×.



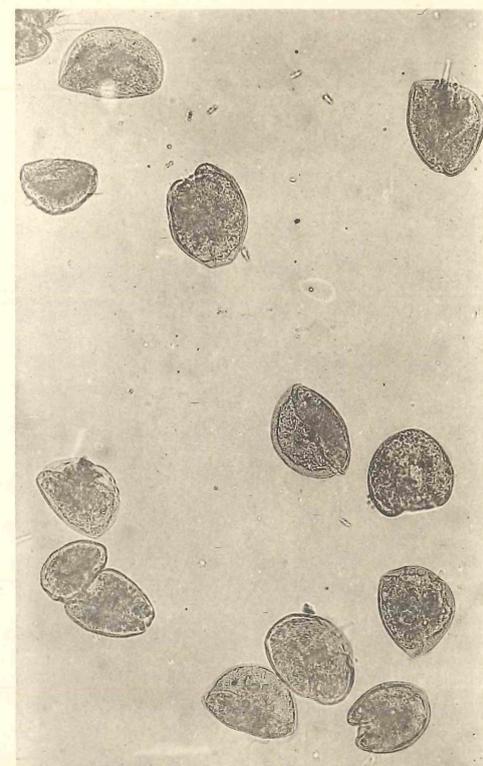
1.



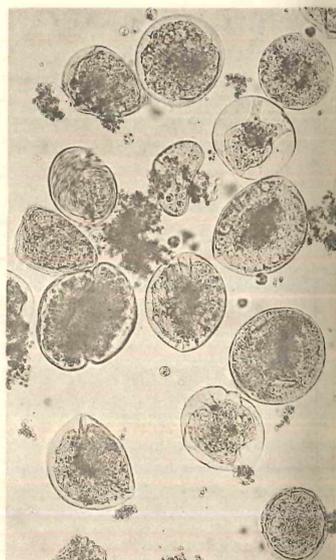
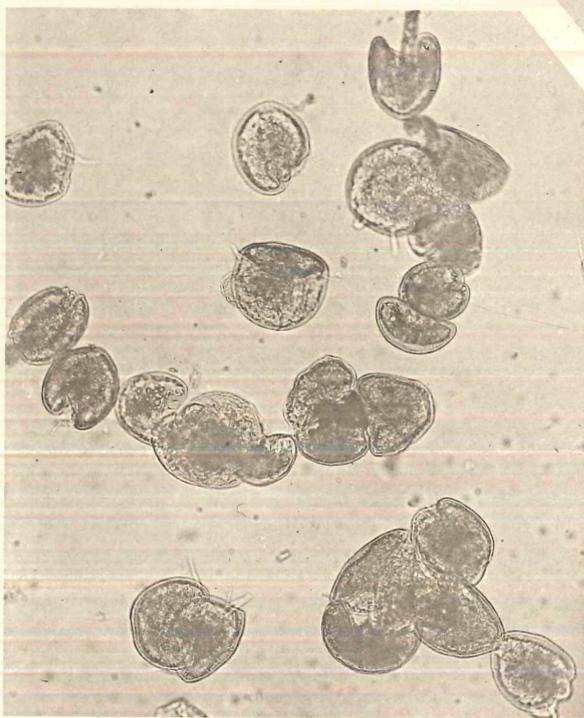
2.



3.



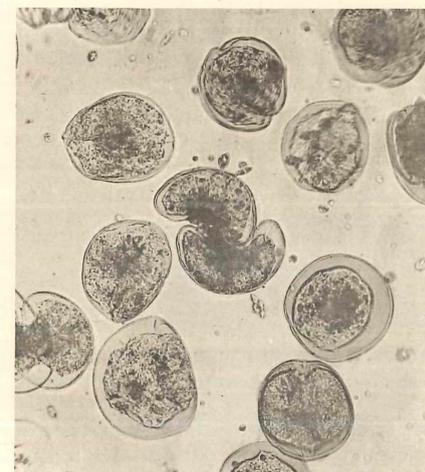
4.



6.



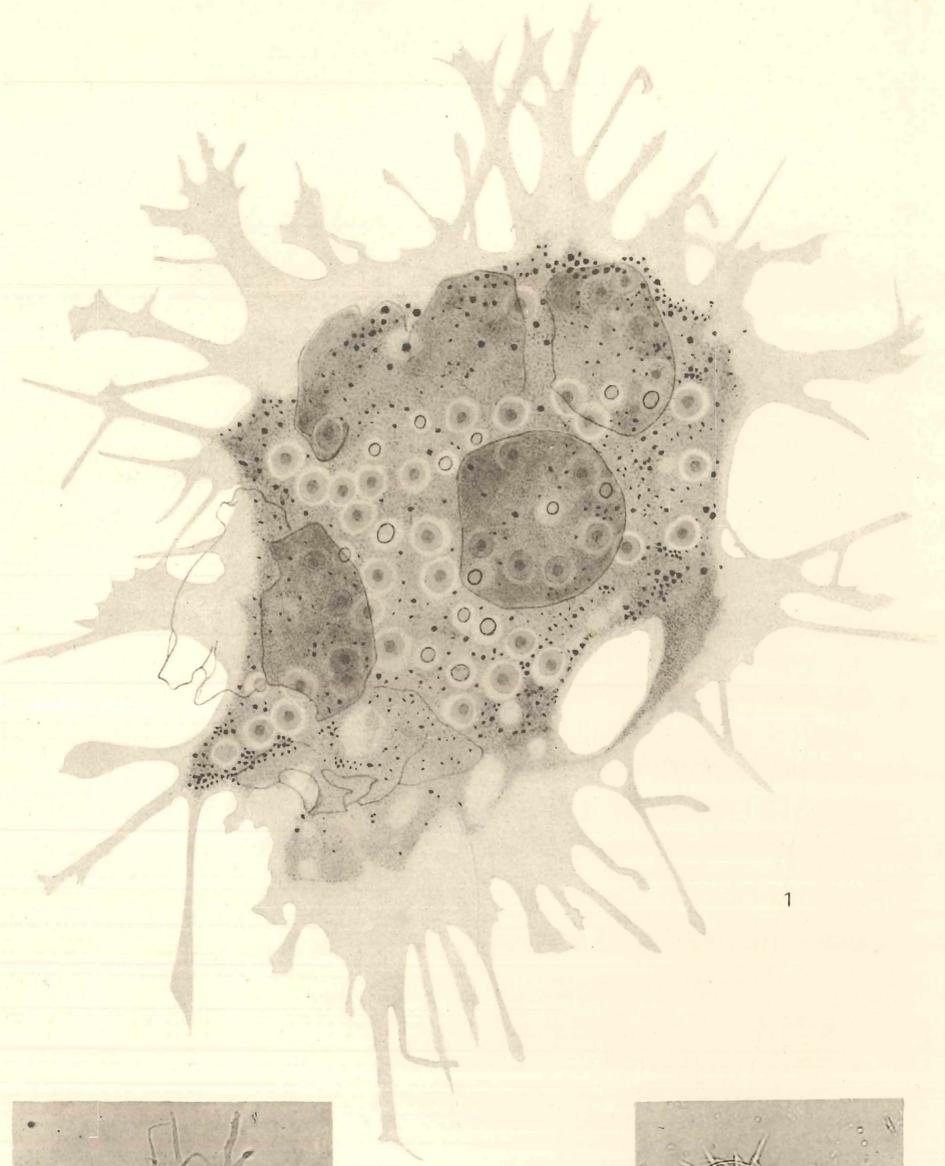
7.



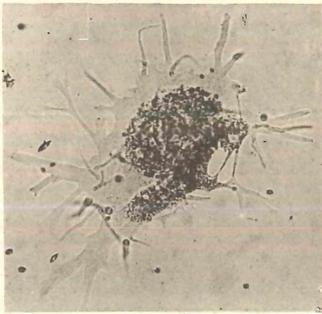
8.

Jollos.

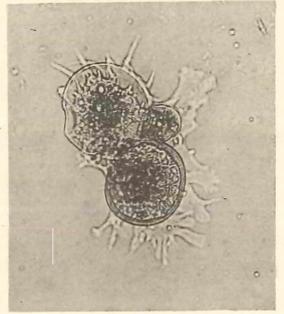
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.



1



2



3

V. Jollos.
K. Bélař gez. bzw. phot.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.