

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien.

Zweite Abhandlung:  
Wiederconjugante und Hemisexe bei *Chilodon*.

Von  
Paolo Enriques (Bologna).

(Hierzu Taf. XVII u. XVIII und 6 Textfiguren.)

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	214
II. Methoden . . . . .	215
III. Systematische Bemerkungen an <i>Chilodon uncinatus</i> . . . . .	217
IV. Cytologische Untersuchungen über die Conjugation . . . . .	217
1. Vereinigung der Gameten und ihre Lage . . . . .	217
2. Erste Maturationsteilung . . . . .	220
3. Zweite Maturationsteilung . . . . .	224
4. Dritte Teilung . . . . .	225
5. Die Wiederherstellung der normalen Verhältnisse in den Ex- conjuganten . . . . .	227
6. Wiederconjugationen . . . . .	231
7. Der Mund-Schlund-Ösophagusapparat während der Conjugation . . . . .	234
V. Biometrisches Studium der Conjugation . . . . .	236
1. Frequenzkurven der Gametenlänge . . . . .	236
2. Frequenzkurven der Nichtconjuganten . . . . .	240
3. Verkürzung der linken Gameten . . . . .	243
4. Größe des Macronucleus . . . . .	246
5. Wiederconjugationen, statistisch betrachtet . . . . .	247

<sup>1)</sup> Die erste Abhandlung ist in diesem Archiv mit dem Titel: „La conjugazione e il differenziamento sessuale degli Infusori“ erschienen.

	Seite
6. Homogamische Correlation . . . . .	248
a) Methoden . . . . .	248
b) Anwendungen und Resultate . . . . .	251
VI. Hemisexe und ihre phylogenetische Bedeutung . . . . .	255
VII. Erörterung einiger neuen Arbeiten . . . . .	263
VIII. Schluß . . . . .	270
IX. Auhang. Über <i>Colpoda</i> -Arten . . . . .	272
X. Literaturverzeichnis . . . . .	272
XI. Tafelerklärung . . . . .	274
Druckfehler-Berichtigung (die erste Abhandlung betreffend) . . . . .	276

## I. Einleitung.

In meiner ersten Abhandlung über die Conjugation der Infusorien, habe ich gezeigt, daß die Macrogameten bei *Opercularia coarctata* von den gewöhnlichen Individuen physiologisch trotz der Unmöglichkeit einer morphologischen Unterscheidung verschieden sind. Es gibt eine Teilung (sexuelle Teilung), durch welche von einem neutralen (conjugationsunfähigen) Individuum zwei Individuen entstehen, die männlich und weiblich differenziert sind. Diese Beobachtungen haben die Frage aufgeworfen, ob die Infusorien mit doppelter, gekreuzter Befruchtung wirklich gleichwertige, sexuell nondifferenzierte Gameten besitzen. Kein wirklicher Grund liegt vor, diese verbreitete Annahme als richtig zu behaupten, und die Tatsache ist nicht selbstverständlich, besonders da wir wissen, wie sehr verschieden bei Vorticelliden Individuen sein können, was die Conjugation betrifft, trotz der scheinbaren Gleichheit. Die Vermutung einer sexuellen Differenzierung, auch bei anderen Ciliaten, konnte desto mehr entstehen als bei einigen Arten — z. B. bei *Chilodon uncinatus* — die vereinigten Gameten ziemlich verschieden zu sein scheinen.

So habe ich Untersuchungen in diesem Sinne gemacht, besonders mit den biometrischen Methoden; ich habe dabei erkannt, daß entgegen dem ersten Schein, die Gameten einer einzigen Kategorie angehören; die cytologische Beobachtung hat konstante Verschiedenheiten zwischen rechten und linken Gameten klar gemacht, was die Struktur und die physiologischen Vorgänge betrifft; es gibt so eine Art Infusorien, bei welcher eine Differenzierung existiert, die einer sexuellen prinzi-

piell gleich ist, die aber als Wirkung der Begattung nicht vor der Begattung entsteht.

Ich habe die Conjugation bei allen Phasen der Epidemie studiert, und dabei beobachtet, daß in den letzten Tagen oft zwei Exconjuganten, oder ein solcher und ein gewöhnliches Individuum, wieder zur Conjugation gelangen. In dieser Weise hat die experimentelle Untersuchung, mit welcher ich Conjugationen produzieren konnte, mit Individuen, die nur wenige Generationen vorher schon conjugant waren, hier ihre beste Bestätigung gefunden; liegt doch hier der Fall vor, daß einige Exconjuganten ohne eine einzige Teilung wieder in Conjugation eingetreten sind. Ich freue mich, daß dieses Ergebnis durch rein morphologischen Beobachtungen erhalten ist, so daß die Figuren seine Genauigkeit bezeugen können.

Wir befinden uns so wieder in vollkommenem Gegensatz zu den herrschenden Begriffen; keine sexuelle Matruration ist mehr verständlich, bei welcher viele asexuelle Generationen nötig sind; es war dies eine schöne Theorie, die aber durch eine ernste Kritik und genaue Beobachtungen ganz zerstört wird.

Was die allgemeinen Ideen betrifft, so habe ich seit der ersten Abhandlung nichts zu verändern; ich habe auch hier den einzelnen Tatsachen etwas synthetischen Charakter hinzugefügt, besonders in Beziehung auf den phylogenetischen Ursprung der Sexualität. Einige gleichzeitig mit meiner ersten Abhandlung oder nachher veröffentlichte Arbeiten habe ich hier diskutiert, auch wenn sie nicht genau die Tatsachen betreffen, die hier beschrieben sind: ich habe tatsächlich keine neue Untersuchung gemacht in bezug auf die sogenannte senile Degeneration; es war aber nötig von meiner Seite zu zeigen, daß die neuerdings veröffentlichten Arbeiten kein Wort mehr in diesem Sinne sprechen, wie dies bei den älteren der Fall war.

## II. Methoden.

Für das cytologische und biometrische Studium waren meine Kulturen in PETRI'S Schalen angestellt, die ein oder mehrere Deckgläser auf dem Boden enthielten, je im Verhältnis zu der Größe der Schale. Die ganze Untersuchung ist mit Individuen gemacht, die aus einem einzigen isolierten entstanden. In diesen Schalen befinden sich, wenn die Bakterien nicht zu viel entwickelt und die am Boden

stehenden Gläser nicht zu schmutzig sind, die meisten Chilodonen gerade am Boden, und nur wenige an der Oberfläche der Flüssigkeit. Nun besitzen die *Chilodon*-Arten eine Eigentümlichkeit, die den früheren Beobachtern gut bekannt ist, und die oft beklagt wurde: sie bleiben an den Gläsern hängen, und die Paare können zum Präparieren und Durchmustern schwer isoliert werden; da bei meinen Kulturen, mit den Deckgläsern am Boden, die Chilodonen, wenn sich die Epidemie entwickelt hat, auf denselben festhaften, so ist es sehr leicht die Infusorien zu präparieren; ich nehme die Deckgläser aus den Schalen mit einer Pinzette heraus, und bringe sie direkt in konzentrierte Sublimatlösung (die Lösung auf 70—80° erwärmt). Ich kann nachher die Deckgläser waschen und färben, als wenn es sich um stark anhängende Schnitte handelte; die besondere Eigentümlichkeit des *Chilodon* ist daher technisch sehr bequem. In dieser Weise sind auf den Deckgläsern viele Individuen vereinigt, die für metrische Untersuchungen sehr geeignet sind, da sie alle in derselben Richtung orientiert sind, nämlich mit der ventralen Seite gegen das Glas. Die Deckgläser werden nachher auf Objektträger gebracht, mit zwei zwischenliegenden Haaren, so daß die Chilodonen nicht gedrückt werden, und da sie oben liegen, die stärkste Vergrößerung benutzt werden kann. Als Färbstoffe habe ich besonders Eisenhämatoxylin benutzt, nach welchem oft Fuchsin hinzugefügt wurde. So färbt sich der Micronucleus intensiv und differenziert sich rotgefärbt in einigen besonderen Stadien.

Ich habe die Messungen mit КОРИСКА's semiapocr. Objectiv und 8c Ocular gemacht (1200fache Vergrößerung). Ich habe nicht die Werte in Micron reduziert, sondern die Zahlen des micrometrischen Oculars behalten. Leider ist die studierte Art klein, so daß die direkt aus den Messungen erhaltenen Werte nur wenige Klassen liefern, die direkt für die Frequenzkurven benutzt werden müssen. Eine Reduktion in Micron würde nicht gestatten ganze Zahlen zu benutzen. So genügt es nur einmal zu sagen, daß eine Unität in meinen Tabellen einem Wert von 1,31 Micron entspricht.

Zum Schluß eine Anweisung die Figuren betreffend: die Chilodonen sind von der ventralen Seite gesehen und gezeichnet, was rechts in den Figuren ist, liegt tatsächlich links und umgekehrt, so wie ein auf dem Rücken liegender Mensch die rechte Hand links des Beobachters hat. Wenn ich also von einem rechten Gameten spreche, so ist es das Individuum, das in der Figur links liegt.

### III. Systematische Bemerkungen über *Chilodon uncinatus*.

Da ich jetzt diese Art besonders durchstudiere, so ist es nötig, zuerst die Frage ihrer vermuteten Identität mit *C. cucullulus* in Betracht zu ziehen, die auch von SCHEWIAKOFF in seiner wichtigen Monographie der Aspirotrichen behauptet worden ist.

Die EHRENBURG'sche Art, *C. uncinatus* ist nicht als solche von STEIN anerkannt, und GRUBER hat die neue Art *C. curvidentis* aufgestellt, wegen eines wichtigen Charakters, den aber ebenso auch *C. uncinatus* besitzt; die alte Beschreibung von *C. dentatus*, die FROMMENTAL gegeben hat, kann auch natürlich keine sicheren Verschiedenheiten zwischen dieser Art und *uncinatus* klar machen, indem der wichtigste Charakter der Art immer derselbe ist, für welchen EHRENBURG seine neue Art *uncinatus* gemacht hat. Mit vollem Recht spricht MAUPAS (83 und folg.) wider die Synonymie zwischen *C. cucullulus* und *uncinatus*, auf Grund der speziellen Struktur des Schlundapparates und der Größe der Gameten aus. Ich habe nun eine Art kultiviert, die aus einem isolierten Individuum herstammt, und die vollständig der Art *C. uncinatus* EMR. entspricht. Die Züchtungsmethode gibt oft in der Systematik entscheidende Ergebnisse, wie ich schon in einer Note über *Colpoda*-Arten bewiesen habe, und es ist ja jetzt möglich zu sagen, daß von einer *C. uncinatus* niemals ein *C. cucullulus* entstehen kann; beide Arten sind getrennt, und kein Grund liegt mehr vor, sie zu vereinigen. Ich kann hier vollständig MAUPAS' Ergebnis bestätigen. Auf der anderen Seite ist es nicht möglich zu verstehen, wie *C. dentatus* und *curvidentis* von *uncinatus* verschieden sein kann; ich glaube wirklich, daß SCHEWIAKOFF die gewöhnliche, überall verbreitete Art *C. uncinatus* beobachtet hat, er hat aber der herrschenden Vermutung ihrer Identität mit *cucullulus* ohne weiteres zugestimmt.

### IV. Cytologische Untersuchungen über die Conjugation.

#### 1. Vereinigung der Gameten und ihre Lage.

Mit der größten Sorgfalt habe ich die Art und Weise der Gametenvereinigung beobachtet. Das ist, wie wir es später sehen werden, biometrisch und biologisch wichtig. Fig. 1 zeigt ein Paar

bald nach der Vereinigung, bei welcher die Micronucleen in ihrer Form noch nicht modifiziert sind. Der Macronucleus liegt jetzt etwas mehr in der Mitte der Infusorien.

Wir können bald eine wesentliche Asymmetrie beobachten; sie war nicht klar gemacht worden bei den über diese Art kurz mitgeteilten Untersuchungen des französischen Forschers MAUPAS, der glaubte, daß beide Gameten ihre Ventralseiten in entgegengesetzten Richtungen orientiert hätten; er sagt nämlich, daß der eine die Dorsalseite nach oben gerichtet hat, der andere die Ventralseite. Ich kann aber mit voller Sicherheit diese Vermutung als nicht richtig hinstellen. Bei langsamer Fokettierung kann man leicht erkennen, daß die lokomotorischen Cilien immer gegen das Deckglas — also nach oben — gerichtet sind (nur in den letzten Stadien etwas anders, wie wir es sehen werden). Beide Gameten sind in meinen Präparaten von der Ventralseite gesehen; sonst ist auch die Organellanordnung eine solche, daß sie nur mit einer gleichen Orientierung übereinstimmen kann. Nur ist der Mund mit dem ihm zugehörigen Apparat ungleich angeordnet. Ein wichtiger Wechsel seiner Lage entsteht nämlich, genau wenn sich die Gameten suchen und vereinigen. Im rechten Gamet bleibt seine Lage fast unverändert; im linken (der rechte in den Figuren) ist der Mund nach rechts verschoben, längs der ventralen Oberfläche des Tieres. So ist oft der Schlundapparat bei rechten Gameten nicht so regelmäßig gegen links gekrümmt, wie bei Fig. 1; er besitzt mehrere Krümmungen, die Folgen des Gegensatzes seiner ursprünglichen nach rechts und der später entstandenen nach links gerichteten Krümmung.

Wenn die Mundvereinigung vollendet ist, wird sie zum Ausgangspunkt für die plasmatische Vereinigung, wie es schon in derselben Fig. 1 gesehen werden kann, wo besonders bei dem linken Gamet zwei Linien, die aus dem Mund divergieren, eine besondere Erhebung des Plasmas in diesem Orte zeigen.

Eine kleine Bemerkung ist noch über die Gametenvereinigung hinzuzufügen. Eine schöne Krone von pigmentierten Grannla befindet sich nächst der Ventralseite des *Chilodon*. Bei dem linken Gamet ist in Fig. 1 die ganze Krone sichtbar, wenn man nur sehr wenig fokettiert; bei dem rechten Gamet muß man ziemlich tief fokettieren, um das Pigment zu sehen; dann entsteht das Bild der Fig. 2, und der Schlund ist nicht mehr sichtbar; das entspricht einer etwas verschiedenen Orientierung beider Gameten; die Verschiedenheit ist aber so klein daß sie nicht die Messungen beeinflussen kann.

Manchmal ist der linke Gamet verschieden orientiert (Fig. 51);

seine Ventralseite ist fast gegen den rechten gerichtet, und man sieht ihn im Profil. Dieser bei früheren Stadien ganz unwahrscheinliche Fall stellt das natürliche Ende der Conjugation dar.

Ans dem Gesagten geht hervor, daß in jedem Falle, bei jedem Paar, immer ein Gamet von dem anderen unterscheidbar ist; es sind hier zwei Kategorien von Gameten zu unterscheiden, die rechten und die linken, die ganz besondere Charaktere besitzen, was die gegenseitige Orientierung, die Lage des Schlundes, und einen anderen Charakter betrifft, den wir bald beschreiben werden. Sonst ist bei einer Durchmusterung der Präparate leicht zu sehen, daß die rechten Gameten etwas größer als die linken sind. Es war so leicht zu vermuten, daß es sich wirklich um eine sexuelle Differenzierung handelte, und daß beide Kategorien — rechte und linke Gameten — anderen Kategorien entsprechen dürfen, nämlich männlich und weiblich differenzierten Individuen.

Der vor dem Mund liegende Teil ist bei den rechten Gameten nicht wesentlich in seiner Form von der Conjugation beeinflusst. Er ist noch in der Fig. 1 bei beiden Gameten unverändert, die Cilien besitzen dieselbe Richtung in beiden. Ein solcher Fall ist aber selten und er kommt hier nur vor, weil es sich um ein ganz frühes Stadium handelt. Die Verhältnisse ändern sich später bald. Schon bei Fig. 3 ist, trotzdem sie der ersten Teilung gehört, der linke Gamet in seinem vorderen Teil stark gekrümmt; die homologen Cilien beider Individuen sind ganz verschieden gerichtet; auch sind die Linien, die längs den Körpern der Tiere durchgehen, bei ihm gekrümmt. Auf diese Bedingungen sind einige Grundtatsachen für die Biologie und die Biometrie des *Chilodon* begründet, zunächst folgt daraus, daß die linken Gameten etwas kürzer scheinen als sie wirklich sind.

Der Micronucleus ist bei Beginn der Conjugation gleichartig chromatisch, wodurch er sich von dem der nichtconjuganten Individuen unterscheidet. Normalerweise ist nämlich der chromatische Teil von einem achromatischen scharf getrennt, mit einer inkonstanten morphologischen Anordnung; entweder ist das Chromatin als ein Halbmond geordnet, oder als ein Ring, oder als eine zusammenhängende Masse, in welcher einige achromatische Punkte liegen. Wir haben schon 1876 etwas über solche Abteilungen des Micronucleus durch BÜTSCHLI (zitiert nach SCHEWIAKOFF 88) kennen gelernt.

## 2. Erste Maturationsteilung.

Diese Teilung verläuft im wesentlichen in ganz ähnlicher Weise wie ich sie bei *Opercularia coarctata* geschildert habe, nur ist sie hier etwas einfacher — vielleicht (das ist aber nur eine Vermutung!) im Verhältnisse zu der absoluten Kleinheit des Micronucleus und des ganzen Tieres. Eine primäre Spindel bildet sich nicht, und auch später, in der Zeit der Chromosomenbildung, kann man von einer achromatischen Spindel fast nie reden.

Zuerst gibt es eine Verlängerungsperiode des Kernes. Der Micronucleus wird länger und länger, spindelförmig, und fast vollständig achromatisch; hier erscheint dasselbe Phänomen wie bei *Opercularia*; bei fuchsingefärbten Präparaten (Fig. 3) ist seine Färbung ganz rot, was man nicht einer schwachen Wirkung des Eisenhämatoxylin's zuschreiben kann, da der Macronucleus intensiv blau gefärbt ist. Was aber die Sichtbarmachung der Struktur betrifft, so sind die Präparate, die nur mit Hämatoxylin gefärbt sind, dafür besser; man sieht dann oft eine feinere Struktur, die nur mit den stärksten Vergrößerungen, über 2000 Diametern und mit einer „critical illumination“, sicher entdeckt werden kann. In einer etwas klareren Masse liegen einige Körnchen (Fig. 4 u. 5). Die Farbe der Körnchen ist nicht stärker blau als die der Umgebung, in den Figuren ist sie vielleicht etwas stärker als in der Wirklichkeit gefärbt; sie sehen gleichsam mehr schmutzig als gefärbt aus. Manchmal ist die Struktur nicht zu erkennen.

Nach diesem symmetrischen Stadium wird der Micronucleus auf einer Seite dicker und spitz auf der anderen; vgl. Fig. 3, beim rechten Gameten, und Fig. 6—7. Es ist hier zu bemerken, daß diese Bilder nicht fehlerhaft sein können, weil die Präparate in toto gemacht sind; so sieht man gewiß den ganzen Nucleus. Wir hatten schon ähnliche Bilder bei *Opercularia* beobachtet (vgl. Fig. 61—69 der ersten Abhandlung); wir wollten aber die Aufmerksamkeit nicht besonders darauf lenken, weil die Präparate nicht in toto gemacht waren, und beim Schneiden das spitze Ende des Nucleus auf der einen Seite zerstört worden oder verloren gegangen sein konnte. Es konnte gegen einen solchen Skeptizismus die Beobachtung von Serienpräparaten nicht genügen; der Gegenstand war zu fein und zart, um sicher zu sein, daß es wirklich genau geschnitten sein sollte. Jetzt sind die Bedingungen wesentlich verschieden, das fragliche Bild häufig, und die Weise seiner Entwicklung und die seiner späteren Umwandlungen leicht zu verstehen. Man sieht nämlich

bei Fig. 3 seine Entwicklung die oben begonnen hat; bei Fig. 6—7 sieht man eine kleine Kugel mit einem Faden, und dann die regressiven Stadien in den folgenden Figuren. Bemerkenswert ist ein Stadium, wo der Faden gebrochen ist in der Nähe der Kugel; ich kann nicht glauben, daß eine solche Bildung anormal ist, da sie mehrere Male zu sehen, und bei einigen Fällen, wie es in Fig. 9 geschildert, ist der Faden verschwunden, der perinucleäre Raum aber noch verlängert, und an seinem Ende mit einem Teilchen versehen, das seiner Färbung wegen die letzte Spur des Fadens zu sein scheint. So denken wir, daß ein kleiner Teil der Kernsubstanz durch einen solchen Vorgang verloren geht. Die Bedeutung der Tatsache ist ziemlich unklar, es ist aber leicht möglich, daß ein Zusammenhang zwischen diesem Phänomen und der Reduktion des Chromatins existiert. Bei gewöhnlichen Teilungen ist natürlich keine Spur eines solchen Vorganges zu entdecken.

Wenn wir nun wieder die Fig. 9 betrachten, so können wir die Umwandlung der Kugel studieren in dem Stadium, das wir schon bei *Opercularia* als Verkürzungsstadium bezeichnet haben. Die Stoffe des Kügelchen sind jetzt scharf in Körnchen getrennt, die immer größer und chromatischer werden. Es ist dann leicht zu verstehen, wie die ganze Bildung sich in jene der Fig. 10—12 umwandeln kann. Viele Chromatinkörnchen liegen in einer nicht gefärbten Masse; ob man aber von achromatischen Fasern, die zwischen den Granula liegen, reden darf, ist ganz zweifelhaft. Nur etwas später, wenn die Körnchen besser in Reihen angeordnet sind, erscheinen einige Linien, die ganz von einem Pol zu dem anderen des Nucleus durchgehen. Das ist alles, was als achromatische Spindel bei *Chilodon uncinatus* bezeichnet werden kann (siehe die oben zitierten Figuren und die folgenden). Eine homologe Bildung ist es gewiß, aber so sehr reduziert, daß man sie nur bei den besten Bedingungen sehen kann.

Schon bei Fig. 12 sind die Körnchen mehr getrennt wie vorher. Diese Veränderung, die graduelle Vereinigung der Körnchen, führt bis zur Chromosomenbildung. Sie erscheinen dann als 4 gut ausgebildete Körper (Fig. 13). Nicht selten kann auch dieses Stadium etwas asymmetrisch ansehen, was wahrscheinlich eine Wirkung der vorigen Asymmetrie ist. Die Chromosomen sind im allgemeinen nicht zählbar, weil sie ganz in einer großen Masse zusammenliegen, es gibt aber Fälle — nämlich wahrscheinlich besondere Stadien — bei welchen sie etwas mehr getrennt sind. Dann kann man Gewißheit über ihre Zahl gewinnen.

Wir haben also bewiesen, daß die Chromosomen von vielen Körnchen, die sich vereinigen, entstehen, was schon R. HERTWIG für *Actinosphaerium* behauptet hat (99).

Dann folgt die Teilung der Chromosomen. Der starke Zusammendruck der einzelnen Teile macht die Entscheidung des genaueren Teilungsvorganges sehr schwierig. Ich habe aber ganz eigentümliche Bilder gefunden, von welchen einige in Fig. 14 u. 15 reproduziert sind. Hier sieht man klar, daß die Teilung eine transverse ist. Wir sehen bei Fig. 14 die Chromosomen, die zum Teil noch unverändert, zum Teil schon geteilt sind; in der folgenden Figur ist die Teilung vollendet, die Tochterchromosomen sind aber noch nicht getrennt. Eine kleine nicht scharfe Trennung in zwei Gruppen ist manchmal zu vermuten, und zwar in dem Augenblicke, wo die Trennung vor sich zu gehen beginnt. Später wird ein solches Phänomen ganz klar und scharf (Fig. 16). Die Tochterkerne sind jetzt schon voneinander entfernt, in jedem sind zwei Paare von Chromosomen vorhanden; nur ein Kern zeigt dies nicht so scharf. Er gehört dem rechten Gameten an, und befindet sich gewiß in einem etwas fortgeschrittenen Stadium; seine nicht starke Färbung spricht auch in diesem Sinne. Bald verschwindet die Differenzierung in Chromosomen vollständig.

Wenn die Tochterkerne ganz getrennt sind, wie Fig. 17 zeigt, kann man noch die Spuren der vorigen Teilung erkennen; so sind z. B. in einem Kerne der Fig. 17 die Chromosomen noch sichtbar, in einem Pol vereinigt und gegen den anderen Kern gerichtet; in dem anderen Gamet dagegen — es ist der rechte — ist das Chromatin unregelmäßig verteilt; das Stadium ist etwas weiter fortgeschritten. Es gibt einen Augenblick, wo beide Kerne sphärisch sind, homogen und ziemlich gut chromatisch.

Hier können wir an ein anderes Infusorium erinnern, *Boveria subcylindrica*, var. *neapolitana*, das STEVENS studiert hat (03), bei welchem, wie bei *Chilodon*, die Zahl der Chromosomen vier ist; bei der Trennung der Kerne entsteht eine lange Konnexion, die aus vier Fasern gebildet ist. Das entspricht nicht den Verhältnissen bei dem Vorticellide *Opercularia coarctata*, weil bei dieser Art die Zahl der Fasern jener der Chromosomen nicht gleich ist. Sie beträgt (Fig. 6, erste Abhandlung) je 8, wie es bei dem Macrogameten klar zu sehen ist, anstatt 16, was die normale Chromosomenzahl ist. Bei den späteren Teilungen war es nicht möglich solche Fasern genau zu zählen, es waren aber gewiß mehr als 4, vielleicht wieder 8, trotz der Chromosomenreduktion. Bei *Chilodon*, wie bei *Boveria*,

entsprechen sie der Chromosomenzahl. Das kann eine Bedeutung gewinnen, wenn die Beobachter ihre Aufmerksamkeit auf diesen noch nicht sehr berücksichtigten Punkt lenken wollen. Ein Unterschied liegt auch in der Spindelbildung zwischen *Opercularia*, bei der sie stark entwickelt ist, und *Chilodon* und wahrscheinlich auch *Boereria* (STEVENS Figuren sind klein und schematisch) die einer achromatischen Spindel fast beraubt sind. So scheinen die Fasern, die zwischen den Chromosomen liegen, nur aus denselben herzustammen, wenn die Spindel atrophisch ist; sonst scheinen sie mehr mit dieser Bildung im Verhältnis zu sein. Es ist sehr wünschenswert diese Coincidenzen möglichst zu erweitern, da die Frage oft auch bei größeren Tieren und bei Erklärungen der Caryocinese vorliegt.

Bezüglich der ersten Murationsteilung sind als Hauptresultate meiner Untersuchungen folgende Merkmale außer der Achromaticität während der Verlängerungsperiode, die eine nicht gleich scharfe Wiederholung des Falles von *Opercularia coarctata* darstellt — die Asymmetrie am Ende der Verlängerung, und die Bildung von Paaren — Diaden — bei der Chromosomentrennung hervorzuheben.

Ich hatte schon bei *Opercularia* beobachtet, daß die Verlängerung zu einem Stadium führt, wo ein nicht bewußter Beobachter an eine baldige Teilung denken sollte. Nun folgt die Teilung aber nicht, die Chromosomen bilden sich usw., was auf eine innere Asymmetrie schließen läßt, trotz der vielleicht symmetrischen äußeren Form. Ich konnte danach, wie gesagt, die äußere Asymmetrie nicht mit Sicherheit als vorhanden betrachten. So ist es recht gut, daß man auf Grund der *in toto* angefertigten *Chilodon*-Präparate über die äußere Asymmetrie mit Sicherheit reden kann, was natürlich zeigt, daß auch bei *Opercularia* die beobachteten asymmetrischen Bildungen nicht als falsch zu betrachten sind. Und die theoretische Betrachtung erhielt so eine materielle Bestätigung. Es besteht vielleicht ein allgemeines Gesetz bei Infusorien, daß die erste Murationsteilung zuerst ein Stadium vorzeigt, das durch Asymmetrie charakterisiert ist, und manchmal — wie bei *Opercularia* — als Pseudoteilung infolge seiner 8-Form zu benennen wäre. Das ist ein vorbereitendes Stadium, dessen Wirkung vielleicht mit jenem Stoffverlust an der Spitze des Kernfadens verbunden ist, den ich schon beschrieben habe.

Die Diaden sind für *Chilodon* eigentümliche Bilder, da Tetraden und Diaden bei Protisten nicht so verbreitet sind, wie bei Metazoen;

wenn es sich um eine *Ascaris megalcephala* var. *bivalens* handelte, anstatt eines *Chilodon*, so hätten wir zwei Tetraden in der ersten Matrurationsspindel beobachtet; mit anderen Worten, die Spindel würde sich ans schon geteilten und in Vierergruppen vereinigten Chromosomen bilden. Nach diesem Stadium hätten wir eine Diadenverteilung zwischen den Tochterkernen gesehen (BOVERI 87, BRAUER 93). Meine Beobachtungen zeigen nun, daß keine vorhergehende Chromosomenteilung mit Tetradenbildung existiert; erscheinen doch die Diaden, indem sich die Chromosomen trennen. Die Tatsache hat gewiß eine Bedeutung, bezüglich der Phylogenese der Tetraden. Es ist besonders bemerkenswert, daß wir hier ein phylogenetisches Entwicklungsstadium sehen, bei welchem zuerst das Ende des Vorganges erschienen ist; die Annahme, daß die Diaden von den Tetraden bewirkt sind, infolge ihres zeitlichen Erscheinens bei den Metazoen, ist nach meiner Beobachtung nicht mehr zulässig; wir dürfen vielmehr annehmen, daß die Diaden die Ursache der Tetraden darstellen, trotz der entgegengesetzten Folge der Phänomene bei höheren Tieren. In den immer wiederholten Cyclen der lebendigen Organismen geht oft ontogenetisch ein Vorgang voraus, der phylogenetisch der spätere ist, so daß wir die Ursache leicht als Wirkung falsch interpretieren können.

### 3. Zweite Maturationsteilung.

Dieselbe nimmt, wie bei *Opercularia*, einen rascheren Lauf.

Nach dem Stadium von 2 gleichartigen Kernen, kommt eine Verlängerungsperiode vor, aber nicht so achromatisch wie bei der ersten Teilung. Man erkennt leicht in den spindelförmigen Kernen einige chromatische Körnchen, die zum Teil mit achromatischen Fasern verbunden sind. Das Stadium ist in Fig. 18—19 dargestellt. In der ersten von diesen ist der rechte Gamet wieder etwas weiter in der Entwicklung vorgeschritten als der linke. Mit der größten Aufmerksamkeit habe ich den Augenblick beobachtet, wo zwei mitotische Spindeln gleichzeitig entwickelt sind. Ich wollte ihren Winkel messen wie bei *Opercularia*, aber leider sind beide Kerne im allgemeinen ganz voneinander entfernt. Fig. 20 zeigt einen der Fälle, wo sie noch am nächsten liegen.

Die Chromosomen sind schwieriger zu zählen als bei der vorigen Teilung, man kann sie aber in einigen Fällen scharf getrennt sehen und 4 zählen. Das kann man auch bei den gezeichneten Kernen

verstehen; es sind da 3 Chromosomen sichtbar, es ist aber klar, daß noch einer unter diesen sein muß; die Sache ist in anderen Fällen ganz klar. Wie die Chromosomentrennung geschieht, habe ich hier nicht beobachten können; die Kleinheit der Objekte, und die Seltenheit der Stadien dieser Teilung in den Präparaten, machen die Untersuchung fast unmöglich. Es war nur zu vermuten, daß ein Paar Chromosomen an jeden Pol wandert. Tatsächlich gibt es keine andere Möglichkeit, da die dritte Teilung nur zwei Chromosomen zeigt, und auch bei *Opercularia coarctata* die Reduktion der Chromosomenzahl, bei der zweiten Teilung vor sich geht.

#### 4. Dritte Teilung.

Man kann oft wahrnehmen, daß zwei Chromosomen in den vier gebildeten Kernen getrennt vorhanden sind. Es gibt eine Phase, wo die Kerne kugelig und gleichartig erscheinen (Fig. 21); wenn aber der Kern wieder zu wachsen anfängt, ist die Duplizität seiner Substanz wieder sichtbar (Fig. 23). Im allgemeinen teilt sich ein einziger Kern (Fig. 22), bei den ersten Stadien tritt aber nicht selten der Fall ein, daß zwei oder mehrere gleichzeitig in Teilungszustand geraten (Fig. 23). So können wir bei der Beobachtung der ersten Stadien der dritten Teilung indirekt die Reduktion der Chromosomenzahl bei der vorigen beweisen.

Wir können hier keine Spur einer asymmetrischen Verlängerung beobachten, wie wir sie bei der ersten Maturationsteilung geschildert haben. Die Teilung der Chromosomen ist hier auch eine transverse. Diese ist keine reduktive Teilung (BOVERI), aber die Untersuchungen der letzten Jahre haben ja klar gemacht, daß longitudinale und transverse Teilung keine entgegengesetzte Bedeutung besitzen. — Ich habe viele Fälle beobachtet, wo, wie Fig. 24—26 zeigen, die Chromosomen geteilt sind, und diejenigen der beiden sich bildenden Kerne sich mit ihren Extremitäten gegenüberstellen. In der Fig. 24 sieht man ein solches Paar und außerdem ein noch nicht geteiltes Chromosom. Das ist aber eingeschnürt in seinem Mittelpunkt, so daß gewiß eine Querteilung stattfindet. Nun liegt der Kern sehr nahe an der Verbindung zwischen beiden Gameten; die breite, ganz innige Verbindung gestattet die cytoplasmatische Vereinigung. Beide Cytoplasmen sind in der Tat hier ganz gemischt wie bei einem einzigen Tiere.

Die spätere graduelle Entfernung der Chromosomen geschieht genau von der Scheidewand der beiden Gameten aus (Fig. 27). Es ist fast unmöglich, zu entscheiden, welcher Kern der migrierende

oder der stationäre ist; wir wissen nur, daß die 2 gleichzeitigen Teilungen, die hier vorhanden sind, verschiedenen Ursprung haben (Fig. 28). Ich kann nur als Vermutung sagen, daß die migrierenden Kerne die Chromosomen vielleicht ein bißchen mehr getrennt besitzen; das kann man sehen bei Fig. 25, 26 und auch 27, wenn wirklich diejenigen migrierende Kerne sind, die nicht so weit im Innern jedes Gamets liegen. Der erwähnte Unterschied ist so klein, daß wir keine Sicherheit über seine absolute Konstanz gewinnen können.

Ich will hier noch einmal an die Tatsache erinnern, die Russo und DI MAURO bei *Cryptochilum echini* beobachtet haben, wo eine einfache Befruchtung nach zwei Teilungen des Micronucleus stattfindet. Ich habe schon in meiner ersten Abhandlung gezeigt, wie eine solche Tatsache für die Interpretation der Homologien der Conjugationsteilungen wichtig ist, indem sie eine Form bildet, die zwischen der echten Copulation und der gewöhnlichen Conjugation liegt; ein guter Grund für BOVERI'S Anschauungen, nach welchen die dritte Teilung des Micronucleus keine Maturationsteilung, sondern der ersten Teilung des befruchteten Eies homolog ist; es ist wie wenn die Pronuclei, anstatt sich gleich zu vereinigen, sich teilten, und die Teile copulierten, um direkt die Kerne der zwei ersten Blastomeren zu bilden. Nun haben wir mit unseren Beobachtungen an *Chilodon*, noch ein Stadium eines solchen phylogenetischen Prozesses gefunden, da hier die Kerne nicht in jedem Gamet vorgebildet sind, sondern sich durch die Scheidewand der Gameten, bei den letzten Stadien der letzten Teilung bilden.

Ich habe zwei Stadien der Kernvereinigung abgebildet. Fig. 29 stellt eine Ausnahme dar, bezüglich der oft zitierten Regel, der Präcedenz der rechten Gamete über den linken; die Vereinigung ist in der Tat links fast vollendet, während rechts die Kerne geäußert, aber noch immer getrennt sind. Nachher trennen sich die Gameten wieder, wir sehen in der Fig. 30 ein Exconjugant, wo ein Kern in dem ganz vorderen Teil des Körpers liegt, gerade ein Doppelkern, mit den Spuren der geschelienen Befruchtung; seine Stellung war ganz eigentümlich, vor dem Mund, wo niemals der Micronucleus bei ruhenden Individuen liegt. —

Fast immer sind die Stadien etwas verschieden bei beiden Gameten; fast immer ist die Regel befolgt, daß der rechte Gamet etwas weiter vorgeschritten ist als der linke. Ausnahmen sind ganz selten. Der rechte Gamet spielt also, was diese

Frage betrifft, genau dieselbe Rolle wie der Macrogamet bei *Opercularia coarctata*. Die Gameten sind also auch bei *Chilodon* differenziert, und könnten wir keine andere Beobachtungen machen, als die schon mitgeteilte cytologische, müßten wir ohne weiteres schließen, daß die rechten Gameten als weiblich differenzierte Macrogameten, und die linken als männlich differenzierte Microgameten zu betrachten sind. Wir werden aber später die Frage genau untersuchen.

### 5. Die Wiederherstellung der normalen Verhältnisse in den Exconjuganten.

Diese Vorgänge haben für uns ein hohes Interesse in einer Frage, die bald erörtert wird.

Individuen mit einem kugelförmigen Kerne, nebst dem Macronucleus, und mit anderen Charakteren, die ihre Natur als Exconjuganten zeigen, existieren gar nicht. Es ist so bewiesen, daß die Befruchtungskerne nicht lange ruhig bleiben, sondern sich teilen, sobald sie gebildet sind. Solche Teilungen sind nicht mit denjenigen zu verwechseln, welchen die Micronucleen unabhängig von der Conjugation unterworfen sind. Ein besonderes Studium der beiden Fälle zeigt, daß während der normalen Teilungen des Micronucleus, der Macronucleus auch stark verändert ist; seine Struktur ist nicht körnig, sondern stark verdichtet (Fig. 56). Diese wichtigen Veränderungen fangen bald mit den ersten Veränderungen des Micronucleus an. Ich erinnere hier wieder an *Opercularia*, wo ich die Ergebnisse über Präcedenz der Micronucleusveränderungen gegenüber denen des Macronucleus nicht bestätigen konnte. Es ist die Frage historisch eigentümlich: zuerst glaubte man, daß der Macronucleus allein existiert, da der Micronucleus zu klein war für die noch nicht guten Mikroskope; später wurde er auch gesehen, es war aber eine gewöhnliche Vermutung, daß er eine untergeordnete Rolle spiele; dann hat man caryokinetische Teilungen beim Micronucleus beobachtet, und so spielt er heute die Hauptrolle, gegenüber dem größeren Macronucleus. Der Micronucleus wurde mehr studiert, genau abgebildet und in seinen feinsten Strukturen und Veränderungen oft geschildert. Man hatte zuerst einige grobe Veränderungen des Macronucleus bei der Teilung beobachtet; man kennt heute die feinsten Veränderungen des Micronucleus, die vorher geschehen, im

Verhältnis mit den groben letzten Veränderungen des Macronucleus; man hat aber noch nicht genug bei diesem die feineren Strukturen und Veränderungen genau studiert; die vorbereitenden Prozesse sind nur für den Macronucleus, noch nicht aber für den Micronucleus bekannt. So ist es geschehen, daß ich während meiner Untersuchungen über die Conjugation, bei meinen ebenfalls nicht besonders auf diesen Zweck gerichteten Beobachtungen nur habe schließen können, daß sich wirklich kein Micronucleus im Teilungszustande befindet, wenn nicht gleichzeitig der Macronucleus verändert ist. Ich will aber diese Frage mit besonderen Untersuchungen bei einer anderen Gelegenheit betrachten. Es genügt für unseren Zweck, zu sagen, daß solche vorbereitenden Veränderungen des Macronucleus bei der Teilung des Befruchtungskernes nicht existieren. Es liegt natürlich der Unterschied noch klarer, wenn Stadien verglichen werden, bei denen der Befruchtungskern, resp. der Micronucleus, sich schon in fortgeschrittener Teilung befindet. Wenn auch bei Exconjuganten der Micronucleus von dem der ruhenden Individuen ein wenig verschieden ist, liegt der Unterschied in einer größeren Seltenheit der Körnchen, also der ganz entgegengesetzten Veränderung als bei sich teilenden Individuen. Die Chromatizität ist übrigens vermindert, anstatt vergrößert. Sonst sind im allgemeinen die sich teilenden Individuen größer als die ruhenden; die Exconjugante sind in den ersten Stadien kleiner; da aber dieser Charakter nur einen statistischen Wert besitzt, kann er nicht mit Sicherheit verwendet werden, um zu entscheiden, ob ein besonderes Individuum exconjugant oder sich teilend ist. Es gibt aber auch Fälle, bei welchen einige Eigentümlichkeiten vorhanden sind an der vorderen Abteilung des Körpers, die in Beziehung stehen zu den Veränderungen, denen sie schon unterworfen worden waren. Das ist besonders bei linken Gameten zu sehen. Sonst sind bei Exconjuganten niemals zwei Schlunde im Regenerationszustande vorhanden. Die Zerstörung des alten Apparates ist in beiden Fällen möglich. Bei der Individuenteilung habe ich sie oft beobachtet, was mit den schon bekannten Tatsachen übereinstimmt; so hat WALLENGREN (1901) viele Organellen bei verschiedenen Infusorienarten bei jeder Teilung zerstört und regeneriert werden gesehen.

Fig. 31 und 32 zeigen den Anfang der Teilung des Befruchtungskernes. Die kleinen Veränderungen des Macronucleus sind, wie oben bemerkt ist, nicht mit denen bei Individuenteilungen vergleichbar.

Weiterhin zeigt Fig. 33 das Resultat der Kernteilung. Die

Tochterkerne sind noch nicht ganz getrennt; in der Fig. 34 sehen wir zwei unabhängige Kerne, nahe dem alten Macronucleus, der noch unverändert ist. Einige chromatische Tröpfchen liegen in der Nähe; sie sind wahrscheinlich aus den nicht weiter entwickelten Micronucleen (Reductions-kernen) entstanden. Exconjugante in solchem Zustande sind ziemlich häufig; noch öfter begegnet man Individuen, bei welchen einer der Kerne schon etwas modifiziert ist; es soll aber nicht in diesem Sinne die kleine Verschiedenheit, die zwischen den Kernen von Fig. 34 existiert, interpretiert werden. Die Verschiedenheit liegt diesmal vollständig in den Grenzen der Variabilität, da die Kerne oft ungleich sind, was die Anordnung der chromatischen und achromatischen Stoffe betrifft. Es handelt sich im Gegenteil um eine sichere progressive Differenzierung, wenn solche Fälle in Betracht kommen, wie es Fig. 35 zeigt. Das Chromatin ist bei dem einen körnig geworden, mit fast achromatischen Verbindungen. Dieser Kern würde zu einem Macronucleus auswachsen. Dann folgt in der Taf. XVII eine Reihe von Figuren, die das graduelle Wachstum des Macronucleus zeigen (Fig. 36—39). Die Größe dieses Kernes wird ganz auffallend; das ganze Individuum wächst auch sehr stark (Fig. 39). Die Färbung bei Hämatoxylinpräparaten ist ganz schwach; bei Fuchsinpräparaten im Gegenteil ziemlich stark (Fig. 40), während der alte Macronucleus und der Micronucleus sich immer blan färben.

Nach diesem enormen Wachstum erfolgt die regressiv Phase und die echte Umwandlung in dem tätigen Macronucleus. Die ersten Veränderungen in diesem Sinne bestehen in einem Zunehmen der Chromatizität in einigen Punkten (Fig. 41), wo einige vergrößerte Körnchen mit vergrößerten achromatischen Verbindungen liegen. Zuerst ist keine besondere Orientierung der Körner und Fasern zu sehen; die Chromatizität nimmt dann in einer sphärischen Zone zu, nicht fern von der Kernoberfläche (Fig. 42). Sonst bemerkt man eine innere Abteilung, die keine körnige Struktur besitzt, und nicht sehr chromatisch ist. Nun sehen wir in den Fig. 43 und 44 zwei Stadien, die wahrscheinlich einigen kleinen individuellen Verschiedenheiten in der morphogenetischen Bildung entsprechen. In der Fig. 43 sind die Zentralzone, die größer als in der vorigen Figur ist, und die peripherische chromatische mit einem Fasernetze verbunden, das über einen entfärbten Grund nicht scharf hervortritt. Im Gegensatz dazu ist dieser Raum in Fig. 44 etwas klarer. Gehen wir von der oben geschilderten Struktur (Fig. 44) zu derjenigen der Fig. 45, so sehen wir eine progressive

Orientierung des mittleren Netzes stattfinden. Das Netz ist gegen den Mittelpunkt centriert und es hat sich auch hier, in der Zentralzone, eine netzartige Bildung entwickelt; eine genaue Beobachtung hat gezeigt, daß dieselbe der Zentralzone angehört, es handelt sich nicht um ein darüber lagerndes Gehilde. Fig. 46 gibt die oberflächliche Ansicht des peripheren Netzes; so können wir leicht sehen, wie dieses aus Körnchen besteht, die mit Fasern verbunden sind; so daß es vollständig die allgemeinen Charakteristiken der wachsenden Macronucleen besitzt. Nach diesen Stadien folgen andere, die nicht so gut strukturell verständlich sind, da ihre Chromatizität sehr zugenommen hat (Fig. 47). In der Tat nimmt nicht nur die äußere Zone, sondern auch ihre Körnchen zu. So erreicht sie nun die äußere Grenze des Kernes. Die mittlere Zone erscheint so dunkel, nicht ihrer eigenen Färbung wegen, sondern derjenigen der umliegenden Teile. Die Zentralzone ist nur wenig modifiziert, sie zeigt aber besser als bei den vorigen Figuren, die Qualität ihrer Färbbarkeit mit der Tendenz Hämatoxylin und Fuchsin ungefähr in gleicher Weise zu fixieren. — Die Kerne von Fig. 48 und 49 sind fast vollständig als Macronucleen ausgebildet, so daß man sie als neue Kerne erkennen kann nur wegen der Spuren des alten Macronucleus, die noch vorhanden sind.

Die degenerativen Umwandlungen des alten Macronucleus wollen wir nun besprechen. Die *Chilodon*-Gameten sind von denjenigen anderer Arten insofern verschieden, als hier der alte Kern viel länger ungestört bleibt. Auch in Stadien (Fig. 38), wo der neue Macronucleus ziemlich groß ist, ist der alte noch normal; erst wenn er die maximale Grenze seines Wachstums erreicht (Fig. 39), beginnt der alte sich zu verändern. Der erste Schritt der Degeneration besteht aus einer Vereinigung der chromatischen Körner, wie in derselben Fig. 39 und besser in Fig. 41 sichtbar ist. Dann kommt eine wenig chromatische Struktur mit einer dunklen Zentralmasse und einigen kleinen fuchsinophilen Granula hervor. Von diesem Augenblicke ab fing auch die Größe an abzunehmen, und ein vollständiges Zusammenfließen der chromatischen Teile führt wieder eine größere Färbbarkeit mit sich (Fig. 43 u. ff.). Fig. 43 hat noch im Zentrum eine verschiedene Masse, sie verschwindet aber später vollständig und der ganze Kern erscheint als eine dunkle — manchmal vacuoläre — Masse. Endlich bildet der alte Kern nur ein dunkles Tröpfchen (Fig. 49) und nimmt mehr und mehr ab. Man kann in der Tat Individuen finden, die nur insofern von normalen ruhenden *Chilodonen* verschieden sind, als sie eines oder einige Chromatinkörnchen

bei dem Macronucleus besitzen. Auf diese Weise ist eine vollständige Resorption des alten Kernes bewiesen.

Keine Spur des alten Macronucleus geht direkt in den neuen hinein, es steht das in ganzer Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen an *Opercularia*, und wird auch hier die entgegengesetzte Vermutung — die auch von CLARA HAMBURGER festgehalten wird — von Benutzung des zerstörten Kernes ausgeschlossen.

Einmal nur unter einigen Tausenden Exconjuganten, die mit dem Immersionsobjektiv beobachtet wurden, habe ich ein Individuum gefunden, das zwei Micronucleen und zwei Macronucleen besaß (Fig. 50); wie diese gewiß abnorme Form endigen könnte, vermag ich nicht zu sagen; sie kommt wahrscheinlich von einer wiederholten Teilung des Befruchtungskernes und könnte vielleicht durch eine Körperteilung in den normalen Zustand wieder umgestaltet werden. Das ist aber nicht sicher, da dieser Fall nicht analog ist dem mit einem Micronucleus und drei Macronucleen, der sich bei mehreren Arten findet.

Was wir nun unbedingt annehmen können, ist die Unmöglichkeit von Körperteilungen, bevor die Kernumwandlungen vollständig fertig sind. Ich bestätige mit diesem Ergebnisse die kurz ausgesprochene Behauptung von МАУРАS und die Resultate meiner eigenen physiologischen Untersuchungen: ich hatte nämlich bei isolierten Exconjuganten beobachtet, daß ein, zwei, drei Tage lang die Körperform zuerst zunimmt und dann ab, ohne daß eine Teilung geschieht. Sonst habe ich keinen Macronucleus in Teilung gesehen, der nicht seine normale Struktur besäße. Wir haben so die Sicherheit gewonnen, daß nach der Conjugation keine Teilung eintritt, bevor die Kerne vollständig arrangiert sind, der alte Macronucleus vollständig resorbiert, der neue vollständig zur normalen Struktur umgewandelt ist. Ein Individuum, das einen Macronucleus in Bildung besitzt, ist also sicher ein nicht geteilter Exconjugant.

## 6. Wiederconjugationen.

Nun kommen wir zu der Beschreibung einer eigentümlichen Tatsache. Hätte ich nur die ersten Tage der Conjugationsepemie verfolgt, so hätte ich auch keine aberrante Formen gefunden von denjenigen, die wir schon studiert haben. Einige unwichtige Anomalien sind natürlich weggelassen worden. Aber die systematische Durchmusterung der Tiere während der ganzen Periode der Conjugations-

epidemie hat mich einige Paare entdecken lassen, die nur nach mehrere Tage danernden Epidemien erscheinen. Man betrachte zuerst die Fig. 51—53. Sie gehören verschieden fortgeschrittenen Conjugationen und besitzen einen gemeinsamen Charakter: nebst den Kernen, die dem besonderen Stadium entsprechen, befindet sich in einem Gamet oder in beiden ein Körper, der leicht zu klassifizieren und als ein Macronucleus während seines Wachstums zu erkennen ist. Die netzartige Struktur, die Fuchsinfärbbarkeit, die sporadische Erscheinung solcher Bilder, die Unabhängigkeit von dem Conjugationsstadium, die Möglichkeit, daß nur einer der Gameten den fraglichen Körper besitzt, die Unmöglichkeit solche Paare in den allerersten Tagen der Epidemie zu finden, lassen über die Bedeutung des Befundes keinen Zweifel zu: es sind Exconjuganten, die sich wieder conjugiert haben.

In Übereinstimmung mit unseren obigen Schlüssen dürfen wir auch sagen, daß dieselben keiner Teilung unterworfen gewesen sind, bevor die neue, zweite Conjugation eingetreten ist. Vielmehr, diese merkwürdigen Individuen sind vor kurzer Zeit aus der vorigen Conjugation hervorgegangen; der wachsende Macronucleus ist immer noch klein.

Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen Fällen. Der neue Kern ist meistens ziemlich klein, manchmal etwas größer; er ist nur sehr selten in dem linken Gamet allein gegenwärtig. Häufiger ist er nur in dem rechten oder in beiden vorhanden. Die Bedeutung einer solchen Verteilung wird später betrachtet.

Bei Fig. 51 sind beide Gameten exconjugant; die Fuchsinfärbung ähnelt der der Fig. 40; die Körnchen sind in einem Gamet etwas größer als gewöhnlich, das hat aber keine Bedeutung: es können manchmal auch zwischen normalen Exconjuganten solche Fälle gefunden werden. Das vierkernige Stadium der Micronucleen zeigt keine Abnormität. Der linke Gamet ist gegen den rechten mit seiner Ventralseite gerichtet, wie es oft bei den letzten Stadien vorkommt. Dieser Fall zeigt ganz gut die Anordnung des Pigments, das eine vollständige, zwei oder drei Körner dicke, und der ventralen Oberfläche naheliegende Zone bildet.

Auf der Fig. 52 ist ein rechter Gamet abgebildet, der sich in dem fraglichen Stadium befindet. Eine ganz rasche Fuchsinbehandlung, wie allgemein angewendet, hat den neuen Macronucleus fast farblos gelassen. Wir sind hier in einer der ersten Phasen der Conjugation. Der rechte Micronucleus war etwas schief gelegen, so daß es nicht möglich war ihn gut abzubilden.

Einen der ganz seltenen Fälle, wo der linke Gamet allein abnormal ist, bringt Fig. 53. Es ist hier das Stadium der Teilungsspindel, die so deutliche achromatische Fasern besitzt wie fast niemals; ein chromatisches Körnchen, im rechten Gamet, hat keine Bedeutung, solche Körnchen sind häufig zu finden.

Wollte man aprioristisch annehmen, daß solche Paarungen nicht normal endigen können, so kann ich doch sagen, daß die letzten Stadien der Conjugation bei denselben beobachtet werden können. Es ist auch möglich, isolierte Individuen zu finden, die ganz jenem Ansehen entsprechen, das man als Resultat der Wiederpaarungen erwartet. Tatsächlich, wenn nach der zweiten Conjugation ein Gamet die übrigens anerkannte Regel zeigt, müssen Individuen existieren, die zwei Micronucleen besitzen, nebst einem sich bildenden Macronucleus. Solche Individuen sind wirklich in den Präparaten vorhanden; manchmal ist der Macronucleus ziemlich klein (Fig. 54), manchmal etwas größer, so daß was seine Größe betrifft, eine ganze Übereinstimmung mit der der Wiederconjuganten existiert. Manchmal, aber sehr selten, liegen zwei sich bildende Macronucleen nebst einem Micronucleus beisammen (Fig. 55). Häufiger ist vielmehr ein anderer Fall, wo ein einziger wachsender Macronucleus bei einem normalen Micronucleus liegt, außerdem noch ein Micronucleus, der nicht normal zu sein scheint. So glaube ich, daß die Wiederconjugation häufig so endigt: der Micronucleus kommt aus dem Befruchtungskern der zweiten Conjugation, der Macronucleus aber von der vorigen.

Das hat aber jedenfalls eine untergeordnete Bedeutung; mehr als die Art, in der sich die Kerne arrangieren, ist die allgemeine Tatsache zu betonen, daß Exconjuganten direkt wieder in Conjugationszustände kommen können entweder mit anderen Exconjuganten oder mit gewöhnlichen Gameten. Man behauptete nach MAUPAS, daß die sexuelle Reifung der Infusorien eine Wirkung der wiederholten Teilungen sein sollte. Wie kommt es nun, daß keine Teilung nötig ist, um eine sexuelle Reifung zu bewirken? Wir haben die Wiederconjugation so früh konstatiert als es möglich war. Wenn in der Tat ein Exconjugant sich wieder conjugieren kann, ohne daß sein Befruchtungskern geteilt ist, so würde es ganz und gar so aussehen, wie bei den normalen Individuen; es ist aber nicht wahrscheinlich, daß der Befruchtungskern als ein Micronucleus wirken kann; ich sage „nicht wahrscheinlich“, ich kann natürlich nicht „unmöglich“ sagen: dogmatische Sätze sind zu vermeiden. Die beobachteten Wiederconju-

ganten befanden sich also in der ersten ascensionellen Phase der Umwandlung des neuen Macronucleus und am Anfang derselben.

Wir haben also die wiederholte Conjugation so früh konstatiert, wie es möglich war: die Chilodonen können sich wieder conjugieren, wenn auch die Entwicklung des neuen Macronucleus nach voriger Conjugation erst im Beginne ist. Ich hatte schon bei der Isolierung der Exconjuganten neue Conjugationen beobachtet nach 6—7 Teilungen; nun ist das physiologische Resultat mit einer rein morphologischen Untersuchung bestätigt und übertraffen.

### 7. Der Mund-Schlund-Ösophagusapparat während der Conjugation.

Was der Mund, die Mundeinbuchtung, der Schlund, der Ösophagus bei Infusorien ist, ist eine Frage, die immer noch etwas von einem Schleier des Mysticismus eingehüllt ist; es ist nämlich leicht, solche Namen für ein und dasselbe Organ zu verwenden; die Vergleichung der Teile bei verschiedenen Infusorien führt zu einer unentwirrbaren Verwicklung. Es ist ziemlich wahrscheinlich, daß alle diese Organe phylogenetisch aus der äußeren Körperwand herauskommen; eine Mundeinbuchtung, die sich mehr und mehr individualisiert, oder ihre innere Abteilung verengert, bewirkt die Bildung eines Schlundes; wenn dieses Organ eine größere Abteilung besitzt, kann man eine solche in engerem Sinne als „Schlund“ benennen, und die hintere röhrenförmige Abteilung als „Ösophagus“. Das ist gerade für *Chilodon uncinatus* der Fall. Es kann aber auch ein solcher Apparat existieren, nebst einer Mundeinbuchtung. Dann ist entweder der einzige hintere Teil der primitiven Einbuchtung in eine Schlund-Ösophagusröhre umgewandelt worden, oder nach vollständiger Umwandlung eine neue Einbuchtung wieder erschienen; dieselbe würde dann nicht homolog sein mit der Einbuchtung des einfacheren Typus. So scheint mir die Mundeinbuchtung eines *Colpoda* und die eines *Prorodon* nicht homolog zu sein. In der Nomenclatur aber können nicht alle Homologien konstatiert werden; es ist vielleicht besser, dieselbe Methode zu benutzen, die bei Metazoen immer im Gebrauch ist. Die verschiedenen Abteilungen des verdauenden Kanals sind hier in der Tat nicht ihren Homologien nach, sondern ihrer Form und Funktion

nach klassifiziert. So wollen wir bei *Chilodon uncinatus* ohne weiteres einen Mund, einen Schlund und einen Ösophagus unterscheiden, den letzteren als ein ziemlich langes Rohr, das direkt dem Schlund folgt (Fig. 1, 3, 51—53). Von einer Mundeinbuchtung ist gar keine Rede; der Mund ist direkt nach außen geöffnet. Er ist als eine ganz kleine Öffnung ausgebildet, die in dem Mittelpunkt einer kreisförmigen Zone liegt. Die letztere erscheint oberflächlich als eine Reihe von fuchsinophilen Körnchen (z. B. Fig. 56), welche den Riefen entsprechen, die den Schlund und den ganzen Ösophagus entlang laufen. Der Schlund besteht aus zwei Wänden, einer äußeren und einer inneren. Die letzte ist ohne Struktur, sie fängt mit dem Mund an und kommt bis in den Ösophagus; die äußere Wand ist globartig, sie fängt mit der adoralen kreisförmigen Zone an, besitzt wie gesagt, Längsriefen, und geht auch in das Ösophagusrohr über, indem sie sich mit der inneren Wand vereinigt. Alle diese Verhältnisse sind bei oben zitierten Figuren klar. Der Ösophagus, der so aus der Vereinigung der beiden Schlundwände entsteht, besitzt eine einzige Kavität und endigt in seiner hinteren Abteilung in einer Weise, die noch nicht genau beschrieben worden ist, trotz der wichtigen Rolle, die er systematisch spielt. Man spricht in der Tat von einer spitzen spiralgekrümmten Endigung, weil die zweite, äußere, kürzere und auch etwas gekrümmte Endigung noch nicht gesehen worden ist. Sie ist besonders sichtbar in der Fig. 55. Sie existiert aber immer.

Es war nötig, diese Verhältnisse kennen zu lernen, da die unvollkommenen Beschreibungen, die bis jetzt von diesen Organen gegeben worden sind, nicht hinreichten, die zufolge der Conjugation geschehenen Veränderungen zu verstehen. Es ist übrigens bedauerlich, daß kein Wort bis jetzt gesagt werden darf, was die Funktion eines morphologisch so eigentümlichen Apparates betrifft. Es ist wahrscheinlich, daß seine Wände am meisten muskulär sind.

Der Mund geht, nach MAUPAS, während der Conjugation von seiner natürlichen Lage weg, weil er sich nach der Vereinigung der Gameten von der Vereinigungsstelle entfernt. Das kann ich vollständig bestätigen. Sonst ist es besonders wichtig zu betonen, daß bei rechten Gameten keine wichtige Veränderung der Lage der Mundöffnung für die Paarung geschieht; bei linken dagegen geht der Mund längs der Ventralseite rechts, so daß die gleichorientierten Tiere ihre Münde vereinigt haben.

In den letzten Stadien wird der ganze Apparat zerstört; er ist als solcher sichtbar oder nicht. Der Durchbruch entsteht in der

Weise (Fig. 29), daß die vordere Abteilung da bleibt, die hintere in den hinteren Körperteil hineingeht. Eigentümliche Verhältnisse sind bei einem Exconjuganten zu sehen (Fig. 55), bezüglich der Degeneration des alten Apparates, der aber unzerstört geblieben ist; der neue liegt nahe dabei; man sieht sehr gut bei dem alten die zwei obengenannten Abteilungen, nämlich Schlund und Ösophagus.

Die hintere, sich scheidende Abteilung umfaßt im allgemeinen den Ösophagus und einen Teil des Schlundes, wie es durch die Duplizität der Kontur klar gezeigt ist (Fig. 29); das ist übrigens auch bei *Chilodon*-Teilung leicht zu erkennen (Fig. 56). Dagegen scheint aber in diesem Falle der Mund nicht zerstört zu werden, er bleibt wahrscheinlich mit einem Teil des Schlundes vorhanden, um die fehlenden Teile zu regenerieren; bei der Conjugation besitzen die Gameten der letzten Stadien keine Spur des ganzen Apparates mehr. Man hat so hier eine vollkommene Regeneration, wie auch bei der hinteren Tochterzelle sich teilender Individuen.

## V. Biometrisches Studium der Conjugation.

### 1. Frequenzkurven der Gametenlänge.

Es war das erste Ziel dieser Untersuchungen, die Conjugation von dem biometrischen Gesichtspunkte aus zu studieren; die Länge der Gameten zu messen, um zu bestimmen, ob die vereinigten Werte der Gameten eine unimodale oder bimodale Frequenzkurve liefern könnten. Die Versuche mußten bedeutend erweitert werden, als ich erkannte, daß unter den *Chilodon*-Paaren zwei Kategorien unterscheidbar sind (rechte und linke Gameten). Wenn wirklich eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* existiert, ist es fast sicher, daß rechter und linker Gamet respektiv männlich und weiblich, oder umgekehrt, differenziert ist. So kann man die Frequenzkurven der rechten und linken Gameten zuerst getrennt konstruieren und dann untersuchen, ob ihre Moden zweien solcher der Gesamtkurve entsprechen. Es ist selbstverständlich, daß die Gesamtkurve nur unimodal sein kann, wenn die Gameten einer und derselben Kategorie angehören, wenn auch die rechten viel größer als die linken sind; die Gesetze, mittels deren man aus einer einzigen Kategorie von Gegenständen zwei Klassen bilden kann, soll natürlich die

Frequenzkurve der Gegenstände selbst nicht beeinflussen. Mit dieser Methode hat man eine implizite Hypothese gemacht, daß während der Conjugation die Größe der Gameten, die links oder rechts stehen, systematisch nicht modifiziert ist; sonst können zwei Moden entstehen, die nicht den Verhältnissen der Gameten entsprechen, was man beobachtet hätte, wenn sie vor der Conjugation gemessen worden wären.

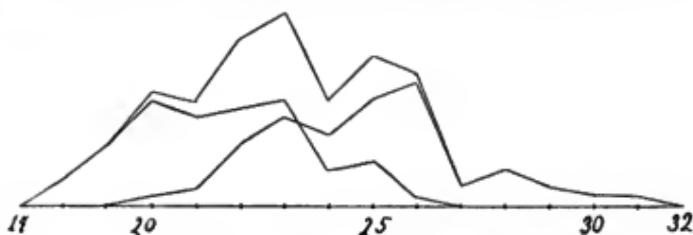
Eine Schwierigkeit kommt hier vor, daß die Gameten ziemlich variabel sind, und es nicht so leicht ist viele Paare auf einem und demselben Präparat zu finden als nötig wäre, um eine schöne Frequenzkurve zu bilden. Es ist auch nicht ratsam, die von verschiedenen Präparaten gelieferten Resultate zusammen zu vereinigen. In jeder Kultur sind die Bedingungen etwas verschieden, was auf die Größe der Gameten einen Einfluß haben kann; diese Vermutung

Tabelle I. Länge der Gameten: Mittelwerte und Moden.  
(1 Einheit =  $\mu$  1,31.)

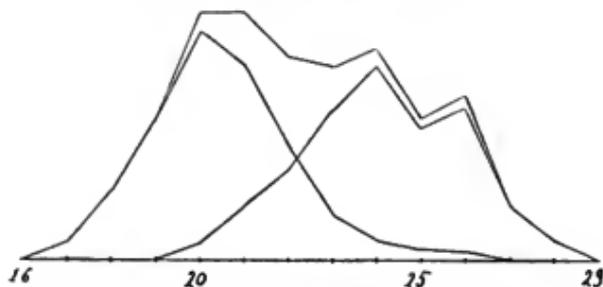
Serie	Paaren- zahl	Mittel <sup>1)</sup>	Differenz	Moden (einzelner Kurven) <sup>1)</sup>	Differenz	Moden (der Gesamt- kurve)	Differenz
1	47	26,57 22,78	3,79	26 23	3	26 23	3
2	11	26,54 22,72	3,8				
3	8	26 22,5	3,5				
4	60	23,3 19,66	3,64	23 20	3	23 20	3
5	13	24,84 20,92	3,92				
6	97	24,12 19,43	4,69	24 20	4	24 20	4
7	85	24,18 21,48	2,70	25 22	3	25 22	3
8	66	24,81 22,13	2,68	26 23	3	25 23	2
9	44	25,75 21,95	3,80	24 21	3	24 22	2

<sup>1)</sup> Die erste Zahl bezieht sich auf die rechten Gameten, die zweite auf die linken.

wird dann zur Sicherheit, mit der vergleichenden Beobachtung der Resultate, die die verschiedenen Präparate geliefert haben, auch wenn man die Bedingungen der Nahrung, und des Epidemiestadiums so gut als möglich gleich gemacht hatte; man kann also dieses Ziel nicht vollständig erreichen. Um diese Schwierigkeit zu überwinden, wollte ich etwas größere Kulturen benutzen, mit vielen Deckgläsern am Boden. Es ist aber auch diesmal das Ziel nicht vollkommen erreicht worden, da reiche Epidemien unter diesen Verhältnissen nicht leicht zustande kommen. So habe ich schließlich Frequenzkurven mit wenigen Messungen angestellt; sie sind dafür nicht sehr regulär; eine Tatsache ist aber immer klar geworden: die Kurven der rechten Gameten allein, oder der linken, sind wesentlich unimodal; einige unwichtige maximale Werte können natürlich der Seltenheit der Messungen wegen hier und da vorkommen. Die aus der Vereinigung der beiden Kategorien von Gameten erhaltene Kurve ist



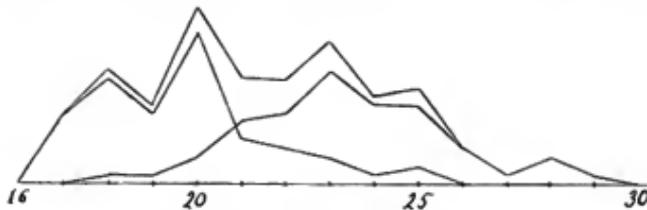
Kurve 1. Gametenlänge. Serie 4.



Kurve 2. Gametenlänge. Serie 6.

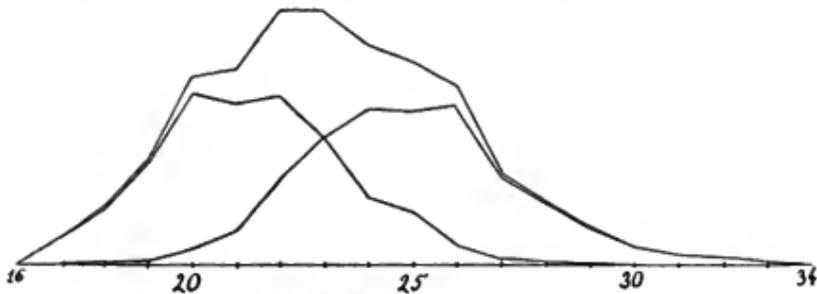
immer bimodal; ihre Moden sind ungefähr in denselben Orten vorhanden, wo sich diejenige der getrennten Kurven befinden. Das kann man sehen in den Kurven 1 und 2, und auch in der Kurve 3, die nicht so regulär wie gewöhnlich ist; ich habe sie hierher ge-

stellt, um zu zeigen, daß die Regel auch in den schlechtesten Fällen bestätigt ist. Resultiert nun eine Gesetzmäßigkeit aus verschiedenen Fällen, so besitzt die Beobachtung viel mehr Beweiskraft, als wenn sie aus einer einzigen Kurve hervorkäme, die mit allen vereinigten



Kurve 3. Gametenlänge. Serie 7.

Fällen gemacht worden wäre. Die Vereinigung aller Werte in einer Kurve ist übrigens, wie gesagt, nicht gestattet; man erhält ein ganz verschiedenes Resultat, als bei allen getrennt bearbeiteten Präparaten. So ist die Sammelkurve 4 nur unimodal; ein maximaler Wert, der in dem Mittel zwischen den Frequenzkurven der rechten resp. linken



Kurve 4. Gametenlänge. Serie 1—9.

Gameten entsteht. Die Sammelkurve und beide Komponenten besitzen keine echte Spitze, sondern eine maximale horizontale Linie, die für die Sammelkurve nur zwei Werte, für die Komponente drei Werte umfaßt; ein zweiwertiges Maximum kann entstehen, wenn das wirkliche Frequenzmaximum in einer mittleren Stellung liegt; ein dreiwertiges für eine solche Ursache hauptsächlich nicht; es bedeutet, daß die rechten Gameten zwischen 20—22 und die linken zwischen 24—26 zufällig gefunden werden können. Das ist gerade das Resultat, zu dem wir auch kommen, wenn wir die Kurven examinieren, die den verschiedenen Serien gehören. Bei einigen

beträgt in der Tat der Modus 20, bei anderen 21 oder 22 und resp. 24–26; die vereinigten Kurven sind die Summe von vielleicht ähnlichen, sicher etwas verschobenen Komponenten.

Man muß also für die Frequenzkurven verschiedene nicht vereinigte Präparate benutzen; nur wenn diese elementare Regel befolgt ist, haben wir den Beweis erbracht, daß eine Frequenzkurve der Länge der beiden Kategorien von Gameten dieselben Moden besitzt als beide aus rechten und linken Gameten unabhängig konstruierte Kurven.

Während der Conjugation existieren zwei Kategorien von Gameten, die ungleich groß sind; dieselben fallen mit denjenigen zusammen, die bis jetzt als rechte und linke Gameten bezeichnet wurden.

Die Messungen der Breite der Gameten haben manchmal dasselbe Resultat gegeben, manchmal nicht; es ist aber zu beachten, daß die Orientierung der beiden Gameten nicht ganz dieselbe ist, sondern der linke ist oft etwas gedreht, mit der Bauchseite nicht genau gegen das Deckglas gerichtet. So ist die gemessene Breite nicht tatsächlich dieselbe Dimension für beide Gameten. Die Länge ist von dieser Drehung unbeeinflusst, da der vordere Pol und der hintere immer praktisch genau auf derselben horizontalen Ebene liegen.

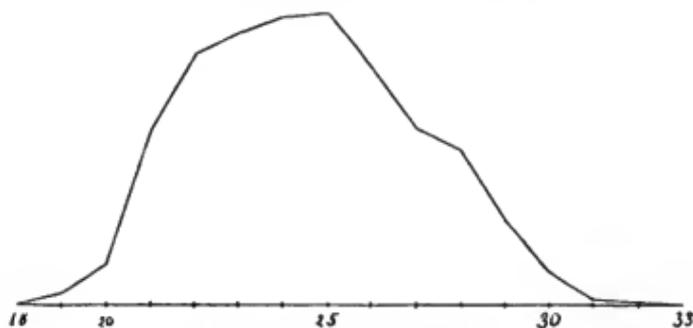
Wir haben jetzt noch auf eine Frage zu antworten: wir wissen bis jetzt nicht, ob die Kategorien, für deren Existenz der Beweis geliefert wurde, vor der Conjugation existieren oder von derselben verursacht sind. Mit anderen Worten, wir haben gar keinen Beweis geliefert über die Existenz einer echten sexuellen Differenzierung.

## 2. Frequenzkurven der Nichtconjuganten.

Diese Frage können wir mit anderen Mitteln studieren. Zuerst können wir die Paare genau beobachten, um zu bestimmen, ob man von einer Veränderung in der Größe reden kann; wir haben schon etwas in diesem Sinne bei den cytologischen Beobachtungen mitgeteilt; nun wollen wir der Frage ein metrisches Aussehen geben. Zweitens können wir die Gameten vor der Conjugation studieren und messen. Hier kommen einige Schwierigkeiten vor: die Gameten sind nicht von gewöhnlichen Individuen unterscheidbar; es ist daher nötig sie mit diesen zusammen zu studieren. Während des Laufes einer Epidemie habe ich oft mehrere Deckgläser in die Kultur gestellt, und jeden Tag ein einziges herausgenommen, bis zu dem Ende

der Epidemie. So ist man fast sicher, die Bedingungen der Kultur wenig zu verändern, im Verhältnis mit ihrer vollständigen Ruhe. Geben diese Beobachtungen die Versicherung, daß eine reiche Epidemie einmal noch vorhanden ist, so ist auch sicher, daß viele noch nicht conjugante Gameten etwas vorher in der Flüssigkeit gegenwärtig waren. Es wird natürlich auch in besonderen Betracht gezogen, daß in den Präparaten nicht nur alte Conjugationen, sondern auch viele der ersten Stadien vorhanden seien. Das habe ich in der Tat gemacht, und Messungen angestellt, mit solchen nicht-conjuganten Chilodonen, die Kulturen angehörten, welche in späteren Stunden und Tagen noch viele Conjugationen geliefert haben. Wenn eine Differenzierung in der Länge vor der Conjugation existiert, können die Frequenzkurven es uns sagen. Nämlich, wenn die nicht-conjuganten Chilodonen in den ersten Tagen einer reichlichen Epidemie gemessen werden, muß bei dem Fall der Präexistenz einer Klasse kleiner (entweder rechter und linker zusammen, oder nur linker) Gameten, die Frequenzkurve eine bimodale sein.

Die Versuche wurden in zwei verschiedenen Fällen gemacht, und die Resultate sind natürlich getrennt betrachtet worden. Die Stadien der Epidemie sind in beiden Fällen verschieden. Das eine Mal galt der Versuch dem ersten Erscheinen vieler Paare; das andere Mal hingegen, dem dritten Tage einer reichen Epidemie. Einige nicht prinzipielle Verschiedenheiten zwischen beiden Kurven sind wahrscheinlich diesen verschiedenen Bedingungen zuzuschreiben.

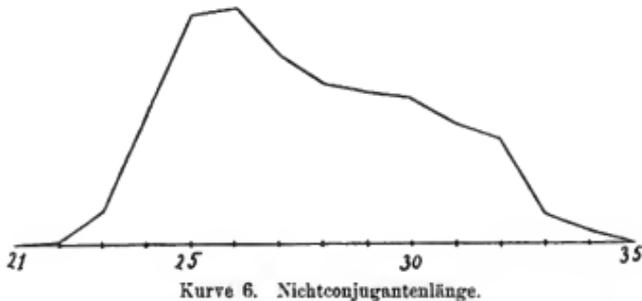


Kurve 5. Nichtconjugantenlänge.

Nun haben wir in beiden Kurven keine Bimodalität. Der Modus der zweiten besitzt den Wert 25, und der der ersten liegt zwischen 25 und 26, näher aber 26 (Kurven 5—6).

Eine solche Stellungsverschiedenheit hängt von der Tatsache ab, daß sich die zweite Kultur in einem mehr fortgesetzten Hungerzustande befand, als die erste; die Chilodonen sind natürlich, wenn nicht genährt, kleiner als bei guten Verhältnissen, und eine progressive Abnahme der Größe ist bei Hunger leicht zu beobachten, was gleicherweise für Conjuganten gilt.

Die Kurven 5 und 1 gehören demselben Präparat an, und ebenso die Kurven 6 und 2.



Nun wollen wir die Kurven und die Tabelle I (S. 237) vergleichend betrachten.

Bei der Serie 6 besitzt der Modus der linken Gamete den Wert 20, bei der Serie 1 je 23; wir können uns den Vergleich mit den Kurven 5 und 6 machen. Bei der Kurve 6 (Serie 6) besitzt der Modus den Wert 25; der Wert 20 ist von ganz wenigen Individuen geliefert; der Aufstieg der Kurve hat kaum begonnen. Bei der Kurve 5, die der Serie 1 entspricht, sind die Gameten etwas größer (vgl. den Modus und das Mittel). Hier aber kommt eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit vor; die linke Seite der Kurve, die gewiß die noch nicht conjuganten Gameten enthält, ist sehr regulär und nicht sehr fern von einer Fehlerkurve. Die Frequenzzahlen betragen: 1 15 59 104 107, und konstruieren wir eine symmetrische Kurve mit den Werten 1 15 59 105 105 59 15 1, so können wir dieselbe leicht mit einer Fehlerkurve vergleichen. Die Koeffizienten von  $(a+b)^7$ , auf dieselbe Summe 180 reduziert, und in ganzen Zahlen ausgedrückt, liefern die Ordinaten: 3 19 59 98 98 59 13 3, nämlich eine Kurve die ziemlich gut der wirklichen Kurve entspricht, wenn die kleine Zahl der Messungen in Betracht gezogen wird. Sonst ist zu bedenken, daß oft bei biologischen Frequenzkurven eine Seite mit einer Fehlerkurve zusammenfällt, die andere hingegen nicht.

So haben wir bei Frequenzkurven der Nichtconjuganten, keine Spur eines Modus oder auch nur einer Aufsteigung gefunden, im Verhältnis mit einer vermuteten kleinen Kategorie von Gameten, wenn eine solche schon vor der Conjugation tatsächlich existiert. Man kann auch bemerken, daß jeden Tag die Größe der Gameten etwas abnimmt; so sind gewiß die nichtconjuganten Gameten der Kurven 5 und 6 etwas kleiner als die Conjuganten, die in denselben Präparaten gemessen worden sind; der vermutete Modus, oder mindestens die vermutete Erhebung der Kurven 5 und 6 sollten so noch mehr links gefunden werden, wo die Kurven selbst noch mehr regelmäßig absteigend sind. —

Was endlich die Analogie der linken Seite der Kurve 6 mit einer Fehlerkurve betrifft, so ist sie eigentlich nie zu beobachten; es soll aber noch einmal erinnert werden, daß die Kultur schon seit zwei Tagen im Epidemiezustande war, und daß viele Exconjugante gegenwärtig waren; ich habe bei den Messungen, diejenigen, die als solche erkannt, vollständig ausgeschlossen; diejenige aber die schon ihre Kernvorgänge vervollständigt hatten, konnten als Exconjugante nicht angesprochen werden. Es ist wahrscheinlich besonders dieser Mischung die Unregelmäßigkeit der Kurve zuzuschreiben.

Wir können also, aller Wahrscheinlichkeit nach, schließen: Die linken Gameten sind nicht als solche präformiert was die Größe betrifft. Ihre Kürze ist durch den Conjugationsvorgang verursacht. Unter den noch nicht conjuganten Gameten sind zwei für die Größe verschiedene Gametenklassen gar nicht zu unterscheiden.

### 3. Verkürzung der linken Gameten.

Das obige Resultat widerspricht natürlich nur scheinbar demjenigen, das das Studium der Paare geliefert hatte. Die Form und Größe können in der Tat von einer asymmetrischen Paarung bei einer Klasse der Gameten verändert werden. Nun wollen wir es metrisch studieren.

Wir haben schon gesehen wie der linke Gamet in seinem vorderen Teil gekrümmt wird, wie es die Fig. 1 u. 3, wenn sorgfältig verglichen, gut zeigen können. Die Länge ist verkürzt, mindestens zeigt dieses die cytologische Beobachtung. Um eine weitere Probe zu liefern, habe ich 30 Paare mit dem Abbé-Zeichenapparat, bei der Vergrößerung von 2000 Diametern, gezeichnet; an den Figuren habe ich einige Messungen angestellt, die ihres kon-

stanten Resultates wegen, recht gut beweisend sein können, trotz der kleinen Zahl der betrachteten Fälle. Die unten zitierten Zahlen sind in mm ausgedrückt, so daß man sie durch 2000 dividieren muß, um die wahren Werte zu erhalten.

Die Länge liefert im Mittel 69,8 mm bei den rechten Gameten, und 54,8 bei den linken, was einer ziemlich großen Differenz von je 15 mm entspricht. — Die mit einem Kurvimeter gemachten Messungen des Umfanges liefern bei allen diesen Gameten ein Mittel von je 169,1 mm für den rechten und 141,3 für den linken Gameten; Differenz: 27,8 mm; das ist natürlich in vollständiger Übereinstimmung mit den Zahlen der Tabelle I und mit den der schon betrachteten Frequenzkurven. Sonst habe ich an 20 Paaren die Flächeninhalte der beiden Gameten gemessen. Der Mittelwert beträgt bei rechten Gameten je 1607, bei linken je 1285 qmm; Differenz: 322 qmm. — Dann, mit dem Begriff der vorderen Krümmung, habe ich einige Korrektionsmessungen angestellt. Ich habe einen Halbperimeter gemessen, dessen Grenzen nicht von den entsprechenden Punkten der Figuren, sondern von homologen bestimmt waren. Der hintere Punkt war mit dem hintersten der Figur zusammenfallend; eine kleine Tuberkel, die da liegt und die oft sichtbar ist, läßt die Bestimmung ziemlich leicht und genau anstellen. Was den vorderen Punkt betrifft — ich habe die Cilien mit in Betracht gezogen, nämlich den Mittelpunkt der Basis des präoralen Schopfes —, so variiert er bei beiden Gametenklassen. Wie Fig. 3 zeigt, liegt er sehr nahe der vorderen Extremität des Tieres bei rechten Gameten; bei linken hingegen ist er infolge der vorderen Verkrümmung etwas nach hinten verschoben. So wird der rechte Halbumfang (der linke in den Figuren) bei den linken Gameten vergrößert. Der Durchschnitt solcher Messungen hat ziemlich gleiche Zahlen ergeben, 8,6 mm bei den rechten, 8,4 mm bei den linken Gameten. Dieses Resultat, mit dem der ganzen Perimeter verglichen, ist sehr bedeutend.

Um die Wirkung der Biegung auf die Länge zu untersuchen, habe ich den Mittelpunkt des Mundes auf die Figuren gezeichnet; ich habe dann die Entfernung zwischen dem Mund und der vorderen Extremität des Körpers in der Richtung der längsten Achse gemessen; die erhaltenen Zahlen werden endlich aus den Längen, die vorher bestimmt waren, subtrahiert. So habe ich Werte erhalten, die der Länge von der hinteren Extremität bis an den Mund in der Richtung der längsten Achse des Körpers entsprechen. 45,6 für die rechten Gameten, 45,5 mm für die linken sind die erhaltenen Zahlen. Die direkten Messungen, nämlich die zwischen dem Mund und der

vorderen Extremität, liefern die Mittelwerte: 19,3 und 8,6 mm. So sieht man, daß der Unterschied in der Länge zwischen rechten und linken Gameten fast im ganzen dem vorderen Teil des Körpers zuzuschreiben ist.

Es ist aber zu bemerken, daß diese Messungen, so entsprechend der Voraussicht ihr Resultat auch sein kann, nur eine qualitative Bedeutung, keine quantitative besitzen können. Die Punkte, zwischen welchen die Messungen gemacht worden sind, können in keiner Weise fixe Orte darstellen, deren Abstände unbedingte Werte besitzen. Es ist sogar möglich, daß wegen der Biegung der vorderen Extremität die linke Wand, die so gekrümmt wird, auch etwas verlängert wird infolge einer Ausdehnung; dieses würde dann eine Ursache des hohen Wertes sein, den wir für den Halbumfang der linken Gameten gefunden haben. Sonst wissen wir gar nicht, wie sich der Mund bei seiner Wanderung zu der Conjugation verhalten soll; die Verschiedenheiten der Verschiebungen, welchen dieses Organ bei rechten und linken Gameten unterworfen ist, kann recht gut eine Fehlerursache darstellen bei den Messungen der Abstände von dem Mund zu der vorderen Extremität. In diesen und anderen Gründen liegt die Unmöglichkeit, eine genaue Darstellung der quantitativen Verkürzungen der linken Gameten mit diesen Methoden zu gewinnen. Es war auch unnötig, eine lange Reihe von Messungen in diesem Sinne vorzunehmen. Die Übereinstimmung aber zwischen den verschiedenen Messungen, die Konstanz der beobachteten Tatsachen bei allen studierten Individuen, geben uns die Sicherheit, daß die Conjugation eine asymmetrische Veränderung der Länge beider Gameten bewirkt; wenn diese Tatsache auch nur qualitativ in Betracht gezogen wird, so ist der beobachtete Unterschied zwischen beiden Conjuganten eines jeden Paares natürlich verkleinert; wir haben keinen Grund mehr, den Frequenzkurven der Conjuganten einen Wert zu geben, was die Größe der Gameten selbst vor der Conjugation betrifft. Alle die Resultate, betreffend die Messungen der Länge, stimmen also ganz und gar überein.

Es wäre interessant zu untersuchen, ob die konstatierte Verkürzung der linken Gameten während der Conjugation imstande sei, eine Zunahme der Dicke der Chilodonen zu bewirken; die Untersuchung ist aber nicht möglich, weil diese Dimension bei dem studierten Infusorium sehr wechselnd von Punkt zu Punkt ist, so daß in keiner Weise eine dreifache Messung möglich ist, die uns den Volumenbegriff geben kann, weder mit absoluten Werten, noch mit Zahlen, die diesen proportional sein können.

#### 4. Größe des Macronucleus.

Ein indirektes Mittel besitzen wir, dasselbe Ziel zu erreichen. Die Größe des Macronucleus ist in der Tat als wenig oder absolut nicht beeinflussbar zu betrachten von der besonderen Bedingung, rechts oder links als Gamet zu fungieren. Wenn die Macronucleen einigen Veränderungen unterworfen sind, haben wir keinen Grund zu vermuten, daß es verschieden bei rechter und linker Kategorie geschehen soll. Infolgedessen habe ich die Länge des Macronucleus in 220 Paaren gemessen, deren Mittelwert für die rechten Gameten je 7,3, für die linken 6,6 beträgt. Die ziemlich verschiedenen Zahlen beweisen, daß der als kleiner erscheinende Gamet in der Tat etwas kleiner als der andere ist. Es ist hier eine Hypothese enthalten, nämlich daß der Größe der Macronucleen eine direkt korrelative Größe der ganzen Körper entspricht; eine solche Annahme ist ohne weiteres gestattet, trotzdem wir nicht versichern können, daß diese Korrelation den Wert einer Proportionalität erreichen kann. Wäre dies der Fall, dann hätten wir für die ganze Länge wie für die Macronucleen einen Mittelunterschied zwischen rechten und linken Gameten von ca. 10 Proz.; der Unterschied zwischen den gemessenen Längen ist größer; es ist das leicht aus den Mittelzahlen der sechs ersten Serien (Tabelle I S. 234) zu verifizieren; das sind gerade dieselben Paare, die für die Macronucleusmessungen benutzt worden sind. Ein Vergleich zwischen den Moden derselben Paare bringt dasselbe Resultat.

Das entspricht auch genau dem Eindruck, den man von der direkten Beobachtung empfängt; es scheint in der Tat, daß die linken Gameten etwas kleiner als die rechten sind. Wenn es ausnahmsweise möglich ist, ein Paar zu finden, wo — wie bei Fig. 1 gezeichnet — keine Verkürzung der vorderen Abteilung in der linken Gamete geschehen ist, so scheint der rechte noch immer ein wenig größer als der linke zu sein.

Von einer Seite, durch Ausführung von Korrektionsmessungen nämlich, haben wir beweisen können, daß die direkten Längenmessungen nicht der wirklichen Größe entsprechen, die vor der Conjugation die Gameten aufwiesen; während dieser Untersuchung, der leider nur eine qualitative Bedeutung zuzuschreiben war, war es andererseits möglich, mittels der Macronucleusmessungen eine wirkliche konstitutive Verschiedenheit in der Größe beider Kategorien von Gameten zu beweisen; der Unterschied, der mit direkter Messung konstatiert ist, beträgt also einen zu hohen Wert; ein Unterschied existiert, wenn auch kleiner, doch in demselben Sinne. Der Con-

jugationsakt bewirkt also eine Zunahme des konstitutiven Unterschiedes der Gameten.

Diesen Schluß möchte ich nicht vorbeigehen lassen, ohne daß ich noch einmal betone, daß eine solche Tatsache in keiner Weise die Präexistenz beider Kategorien von Gameten bedeutet; wir haben nur die Tatsache vor uns, daß sich von zwei zufällig ungleich großen Gameten der größte rechts, der kleinere links stellt.

### 5. Wiederconjugation, statistisch betrachtet.

Die Begründung unseres Schlusses ist noch nicht beendet. Die Wiederconjuganten liefern, statistisch betrachtet, neue wichtige Tatsachen.

Wir finden in der Tat öfter den rechten Gameten als Wiederconjugant, im Verhältnis zu den anderen möglichen Fällen; wir finden ferner öfter beide Gameten in solcher merkwürdigen Bedingung als nur das linke. In den Präparaten der Serien 7—9, sind insgesamt 23 Paare zu zählen, in welchen ein oder beide Gameten wiederconjugant sind; 13 Paare zwischen einem rechten Wiederconjuganten Gameten und einem linken gewöhnlichen; 6 Paare zwischen zwei Wiederconjuganten und nur 2 Fälle zwischen einem linken Wiederconjuganten und einem rechten gewöhnlichen Gamet.

Diese Seltenheit des letzten Falles kann natürlich nicht zufällig sein. Wollten wir die Hypothese aufstellen, daß rechte sowie linke Gameten vorher schon gebildete Kategorien darstellen, so wäre das Resultat ganz unverständlich. Andererseits ist es sehr leicht zu verstehen mit unserer schon viel diskutierten Annahme, daß beide Kategorien nicht vorgebildet sind; es stellt nämlich die neue Tatsache eine neue Bestätigung derselben dar.

Wir müssen nur an die Tatsache erinnern, die das cytologische Studium dargestellt hat, nämlich die Vergrößerung der Exconjuganten. Daß sie sich hier wieder in denselben Bedingungen befinden, geht aus den Messungen der oben citierten Paare hervor, die für die Wiederconjugante einen Mittelwert liefern, der ziemlich größer als gewöhnlich ist. Bei rechten Wiederconjuganten beträgt die Länge je 28,4 (Mittelwert), indem die entsprechenden Werte für die ganzen Serien zwischen 24,2 und 25,7 liegen; bei linken Wiederconjuganten beträgt sie je 23,1, anstatt 21,4—22,1 (vgl. Tabelle I S. 234). Wenn sich also ein Exconjugant in der Bedingung befindet, wieder dem Conjugationsvorgang unterworfen zu werden, und er

einem gewöhnlichen Gamet begegnet ist, so ist aller Wahrscheinlichkeit nach der Exconjugant der größte; nur ganz selten wird der entgegengesetzte Fall vorkommen; da nun der größte Gamet im allgemeinen die rechte Stellung für sich einnimmt, so ist schwer für einen Wiederconjuganten die linke Stellung zu besetzen; wir denken, daß dies der einzige Grund ist, daß linke Wiederconjugante mit rechten normalen Gameten ganz selten gepaart erscheinen, im Verhältnisse zu dem entgegengesetzten Falle. Man konnte ja dieses Resultat ganz gut voraussehen; eine neue Tatsache führt uns so zu dem unvermeidlichen Schluß, daß eine Bestimmung, rechte oder linke Gameten zu werden, nicht existiert: es ist die Stellung eine Konsequenz des zufälligen Größenverhältnisses zwischen zwei gleichwertigen Gameten.

### 6. Homogamische Korrelation.

PEARL'S Resultat, daß bei der Conjugation der Paramaecien ein hoher Grad homogamischer Korrelation existiert, habe ich für *Chilodon* nachzuprüfen versucht; mein eigenes Ergebnis ist von dem seinigen ziemlich verschieden.

Um einen guten Begriff der Homogamie zu gewinnen, habe ich das Mittel der wirklichen Unterschiede beider Gameten der einzelnen Paare gesucht, und dann denselben Wert für die zufällig vereinigten Paare berechnet; das Verhältnis zwischen diesem theoretischen Wert und dem ersten bedeutet denn, wie viele Male kleiner der wirkliche Mittelunterschied zwischen den Längen beider Gameten als der theoretische ist; wir haben so einen Wert vor uns, der eine hohe intuitive Bedeutung besitzt; da bedeutet Homogamie die Vereinigung der ähnlichen Individuen untereinander, kein anderes Koeffizient kann dieselbe so klar darstellen wie dieses. Die verschiedenen Serien sind natürlich getrennt benutzt worden.

Handelte es sich um zwei Reihen von Messungen aus verschiedenen Organen oder Charakteren derselben Individuen herausgenommen, so würden die Verhältnisse zwischen beiden Werten ein höheres Interesse haben als die Differenzen. Wir hätten dann zwischen dem theoretischen Mittelverhältnis und dem wirklichen Wert, noch das Verhältnis gemacht.

#### a) Methoden.

Wir wollen kurz die Frage algebraisch betrachten, um zu beweisen, daß die Formeln die man praktisch benutzen muß, ziemlich

einfach und bequem sind. Wir fangen mit unserem Falle an. Die wirkliche Mitteldifferenz wird leicht berechnet als das arithmetische Mittel zwischen den einzelnen Differenzen aller Paare. Was die theoretische Mitteldifferenz betrifft, so ist zuerst zu bemerken, daß die Paare in allen möglichen Weisen kombiniert werden müssen, ohne voranzusetzen, daß die rechten Gameten immer rechts, die linken links gestellt werden müssen. Die Gameten seien mit

$$a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$$

bezeichnet; wir wollen ihre Differenzen summieren, unter der Voraussetzung, sie schon so geordnet zu haben, daß  $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$  eine abnehmende Reihe bilden. Der Kürze wegen wollen wir nur 4 Gameten als Beispiel betrachten.

Alle möglichen Kombinationen dieser Gameten — einfache Kombinationen im mathematischen Sinne — sind folgende:

$$\begin{array}{r} a_1 - a_2 \\ a_1 - a_3 \qquad a_2 - a_3 \\ a_1 - a_4 \qquad a_2 - a_4 \qquad a_3 - a_4 \\ \hline 3a_1 - (a_2 + a_3 + a_4) + 2a_2 - (a_3 + a_4) + a_3 - a_4 \end{array}$$

Die in der letzten Linie berechnete Summe aller absoluten Differenzen der möglichen Paare ist dann zu reduzieren und wird  $3a_1 + a_2 - a_3 - 3a_4$ , für den allgemeinen Fall also:

$$(n-1)a_1 + (n-3)a_2 + (n-5)a_3 \dots a_n - a_{\frac{n}{2}+1} - 3a_{\frac{n}{2}+3} - 5a_{\frac{n}{2}+5} \dots (n-1)a_n$$

Wenn aber einige Gameten die gleiche Größe besitzen, also einige „a“ untereinander gleich sind, so schreibt man in gleichen Fällen diesen denselben Buchstaben zu und bezeichnet als „f“ die entsprechende Frequenz. Die Formel wird praktisch bequemer, wenn die gesamte Zahl der Messungen durch 2 dividiert wird (sie ist eine gerade Zahl), nach der Anordnung in einer Reihe abnehmender Werte; man bildet zwei große Klassen, der größeren und der kleineren Werte, die eine gleiche Zahl von Fällen enthalten. In der Klasse der großen Werte sind die verschiedenen Werte — in zunehmender Anordnung — als  $a_1, a_2, a_3 \dots$  zu bezeichnen, und die entsprechenden Frequenzen als  $f_1, f_2, f_3 \dots$ ; in der anderen Klasse die in abnehmender Anordnung betrachteten Werte als  $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \dots$  und die Frequenzen als  $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3 \dots$ . Es kann natürlich  $a_1 = \alpha_1$  sein, da die Grenze zwischen beiden Klassen so bestimmt ist, daß eine gleiche Zahl von a-Fällen (nicht von a-Werten!) in jeder vorhanden sei.

Es wird dann mit einer einfachen Berechnung die erste Formel in die folgende umgewandelt:

$$f_1^2 a_1 + (2f_1 + f_2) f_2 a_2 + (2f_1 + 2f_2 + f_3) f_3 a_3 + \dots \\ + (2f_1 + 2f_2 \dots + 2f_{\frac{n}{2}-1} + \dots + f_{\frac{n}{2}}) f_{\frac{n}{2}} a_{\frac{n}{2}} - \\ \left[ g_1^2 \alpha_1 + (2g_1 + g_2) g_2 \alpha_2 + \dots + (2g_1 + \dots + g_{\frac{n}{2}}) g_{\frac{n}{2}} \alpha_{\frac{n}{2}} \right]$$

Hier haben wir die einfacheren Ansdücke nicht gegeben, sondern die praktisch bequemeren. Diese Summe, mit  $\frac{n(n-1)}{2}$  dividiert, liefert den gewünschten Wert.

Die Berechnung ist viel einfacher, wenn zwei Klassen — z. B. von Gameten — schon in der Voraussetzung bestimmt sind. Sind die Werte der beiden Reihen respektiv:

$$a_1 a_2 a_3 \dots \text{ und } \alpha_1 \alpha_2 \alpha_3 \dots$$

so ist, wenn kein Wert wiederholt ist, die Summe der Differenzen zwischen allen zufälligen Paarungen:

$$\begin{array}{r} a_1 - \alpha_1 \quad a_2 - \alpha_1 \quad a_3 - \alpha_1 \\ a_1 - \alpha_2 \quad a_2 - \alpha_2 \quad a_3 - \alpha_2 \\ a_1 - \alpha_3 \quad a_2 - \alpha_3 \quad a_3 - \alpha_3 \\ \hline 3(a_1 + a_2 + a_3) - 3(\alpha_1 + \alpha_2 + \alpha_3) \end{array}$$

oder, wenn einige Werte wiederholt sind (es sei dann die Frequenz von  $a_1 a_2 a_3 \dots$  mit  $f_1 f_2 f_3 \dots$  und die von  $\alpha_1 \alpha_2 \alpha_3$  mit  $g_1 g_2 g_3$  bezeichnet):

$$n[\Sigma (af) - \Sigma (ag)]$$

Die möglichen Fälle sind nun  $n^2$  ( $n$  bedeutet die Zahl der Paare von Messungen), dann ist der theoretische Mittelwert:

$$\frac{\Sigma (af) - \Sigma (ag)}{n}$$

Wenn wir dieselbe Rechnung für die Verhältnisse wiederholen, noch in der Voraussetzung, daß die Klassen der Messungen getrennt sind, so erhalten wir als Summe:

$$\begin{array}{r} a_1 : \alpha_1 \quad a_1 : \alpha_2 \quad a_1 : \alpha_3 \\ a_2 : \alpha_1 \quad a_2 : \alpha_2 \quad a_2 : \alpha_3 \\ a_3 : \alpha_1 \quad a_3 : \alpha_2 \quad a_3 : \alpha_3 \\ \hline (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_1 + (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_2 + (a_1 + a_2 + a_3) : \alpha_3 \end{array}$$

Ist die Zahl der möglichen Paare wie vorher  $n^2$ , dann wird der theoretische Mittelwert:

$$\frac{\Sigma (af) \Sigma \frac{f}{a}}{n^2}$$

Das Verhältnis zwischen diesem Wert und dem arithmetischen Mittel der wirklichen Verhältnisse bedeutet, wie viele Male das wirkliche Mittelverhältnis größer oder kleiner als das theoretische ist.

Alle diese Koeffizienten werden gleich, wenn die Korrelation ganz fehlt, größer für die direkte, kleiner für die inverse Korrelation.

#### b) Anwendungen und Resultate.

In meinem Fall war es nötig, die Veränderung der Länge der linken Gameten zu berechnen. So habe ich zuerst dieser Abnahme zwei verschiedene Werte zugegeben, zwischen welchen der wirkliche Wert sicher enthalten ist; ich habe dann die direkten Werte der Messungen, was die linken Gameten betrifft, zu einer solchen Größe vermehrt und die so erhaltenen Zahlen zusammen mit den nicht korrigierten Werten der rechten Gameten betrachtet. Ich habe natürlich in dieser Weise die ganze Berechnung zweimal gemacht, für die verschiedenen Werte, die der Korrektur zugeschrieben worden sind; die Korrelationswerte, die bei diesen Berechnungen resultiert sind, sind im allgemeinen für beide Korrektionszahlen ziemlich gleich.

Die Korrektionszahlen, die ich benutzt habe, sind resp. 2 und 3 Unitäten. Es ist nicht schwer zu beweisen, daß die Verkürzung tatsächlich zwischen diesen extremen Werten liegt. Wenn die Frequenzkurve der linken Gameten rechts verschoben wird, kann es geschehen, daß die Sammelkurve eine unimodale wird; dieses Ziel ist nicht mit einer Verschiebung einer Unität zu erreichen, oder nur ausnahmsweise; 2 Unitäten sind genug, aber die Sammelkurve wird mit einer Verschiebung von 3 Unitäten im allgemeinen mehr symmetrisch und regulär. So erhält man z. B. bei der Kurve der Serie 6 mit einer solchen Verschiebung folgende Frequenzwerte:

1 0 5 5 9 13 24 13 12 8 3 1 1.

Dieselben sind augenscheinlich ziemlich symmetrisch gegen 24 und das ist auch zu bemerken, nicht sehr fern von einer Fehlerkurve, die mit den Koeffizienten von  $(a+b)^{12}$  berechnet werden kann. Man hat so folgende Zahlen (auf dieselbe Summe redziert):

0,01 0,2 1 4 8 15 19 15 8 4 1 0,2 0,01.

Es ist natürlich keine bessere Übereinstimmung zu erwarten mit der relativ kleinen Zahl der Messungen.

In anderen Fällen ist aber eine solche Verschiebung zu groß, wie es klar gemacht wird, von der Erscheinung einer Bimodalität,

nachdem die Sammelkurve unimodal war, für eine kleinere Verschiebung (von 2 Unitäten); man hat so augenscheinlich die Stellung überschritten, wo die linken Gameten derjenigen Größe als reduziert zu betrachten sind, die sie vor der Conjugation besaßen. Auch wenn die Mittelwerte der Macronucleuslänge in Betracht gezogen werden und man die Gesamtlänge des Individuums als ungefähr proportional derjenigen des Macronucleus annimmt, ist der Korrektionswert berechenbar: der Macronucleus ist um  $\frac{1}{10}$  größer in den rechten als in den linken Gameten; gibt es auch für die Länge denselben Fall, so muß das Mittel der Messungen der rechten Gameten um  $\frac{1}{10}$  größer sein als das der linken; ist der Unterschied größer, so bedeutet das, daß eine Verkürzung bei den linken stattgefunden hat. Der Wert, der so erreicht ist, beträgt um 2, aber natürlich ist dieser letzten Berechnung ein minderwertiger Wert zuzuschreiben als den früheren, da von einer direkten Proportionalität zwischen Macronucleus- und Körperlänge im mathematischen Sinne natürlich keine Rede ist.

Mit dieser Erörterung haben wir ohne weiteres angenommen, daß die Körperverkürzung — sei sie als 2 oder als 3 zu berechnen — in allen Individuen gleich ist. Das entspricht natürlich nicht genau den wirklichen Bedingungen, wenn besonders solche Paare betrachtet werden, wie Fig. 1 zeigt, bei welchen die linken Gameten fast noch nicht gebogen sind. Aber diese Fälle sind ganz selten, so daß wahrscheinlich keiner oder meistens nur einer in einer Serie vorhanden sein kann. Sobald die Conjugation angefangen ist, besitzt die Biegung ungefähr dasselbe cytologische Aussehen wie bei den letzten Stadien. So machen wir mit unserer Annahme einen Fehler den wir vollständig übergehen dürfen.

In betreff der Resultate ist Tabelle II durchzusehen. Die Zahlen sind fast genau in zwei Kategorien unterscheidbar, die ersten Serien zeigen keine Korrelation, die letzte dagegen doch; es ist nur die Serie 2 auszuschließen, die aber einen ganz zu vernachlässigenden Wert besitzt, indem sie nur 11 Paare enthält. Sonst besitzen die anderen Serien, auch die 6., Korrelationszahlen, die um 1 liegen, entweder etwas mehr oder etwas minder. Die drei letzten Serien besitzen im Gegenteil eine homogamische Korrelation. Der Unterschied, der natürlich nicht als zufällig zu betrachten ist, ist mit Bedingungsunterschieden zu vergleichen. Die drei letzten Serien sind aus den letzten Tagen der Epidemien bearbeitet, die letzte (9.) besonders gehört dem Ende einer Epidemie an. — Im Präparat der Serie 7 habe ich viele Nichtconjuganten in Betracht

gezogen, um zu untersuchen, wie viele Exconjuganten da vorhanden sind; 192 beobachtete Individuen enthalten 113 Exconjugante, die einen sich bildenden Macronucleus besitzen; sonst haben 12 Individuen zwei Micronucleen; sie stammen fast alle von Conjuganten her. Es bleiben nur ca. 70 Individuen, die keine Spur einer Conjugation zeigen. In allen 7—9 Serien sind, wie schon an anderer Stelle

Tabelle II.  
Homogamische Correlation.

Serie	Paaren- zahl	Theoretische Mittel- differenz <sup>1)</sup>	Wirkliche Mittel- differenz <sup>1)</sup>	Verhältnis zwischen der theoretischen und der wirklichen <sup>1)</sup>
1	47	$\frac{2,45}{1,64}$	$\frac{2,38}{1,80}$	$\frac{1,08}{0,89}$
2	11	$\frac{2,72}{2,56}$	$\frac{1,81}{1,36}$	$\frac{(1,50)}{(1,88)}$
3	8	$\frac{1,75}{1,53}$	$\frac{1,75}{1,50}$	$\frac{(1 \quad )}{(1,02)}$
4	60	$\frac{2,53}{2,37}$	$\frac{2,38}{2,08}$	$\frac{1,06}{1,16}$
5	18	$\frac{1,86}{1,65}$	$\frac{2}{1,53}$	$\frac{0,93}{1,07}$
6	27	$\frac{2,06}{1,86}$	$\frac{2,13}{1,66}$	$\frac{0,97}{1,12}$
7	85	$\frac{2,49}{2,32}$	$\frac{2,30}{1,89}$	$\frac{1,08}{1,22}$
8	66	$\frac{2,69}{2,61}$	$\frac{2,08}{1,84}$	$\frac{1,32}{1,42}$
9	44	$\frac{2,65}{2,58}$	$\frac{1,99}{1,72}$	$\frac{1,33}{1,50}$
7bis	76	$\frac{2,42}{2,26}$	$\frac{2,21}{1,84}$	$\frac{1,09}{1,22}$
8 bis	61	$\frac{2,38}{2,28}$	$\frac{1,98}{1,78}$	$\frac{1,20}{1,28}$
9 bis	37	$\frac{2,19}{2,09}$	$\frac{1,70}{1,43}$	$\frac{1,28}{1,46}$

<sup>1)</sup> Die erste Zahl betrifft den Fall, daß eine Korrektur von je 2 für die linke Gamete eingeführt ist; der zweite eine von je 3.

gesagt. Wiederconjugationen vorhanden; werden dieselben aus der Berechnung der Conjugation angeschlossen, so werden die Korrelationswerte ein wenig herabgesetzt, wie es die unter Serie 7 bis—9 bis registrierten Zahlen zeigen können. Wir haben so den Beweis gegeben, daß die homogamische Korrelation von der Anwesenheit der Wiederconjuganten mindestens zum Teil abhängt. Wenn aber erwogen wird, daß die Wiederconjuganten nur erkennbar sind, wenn sie vor der Wiederconjugation noch nicht ihre Umwandlung geendet haben, und daß die meisten Individuen der betrachteten Serien exconjugant sind, so muß man schließen, daß viele Wiederconjugationen in den letzten Serien vorhanden sind, viel mehr als man direkt erkennen kann. In der Tat, die ersten Serien, die keine Wiederconjugationen besitzen, zeigen auch keine Korrelation. Was die Stadien der Conjugation betrifft, so ist zu bemerken, daß alle Stadien in den Präparaten vorhanden sind; bei allen Serien besteht hier kein Unterschied.

Zur Kontrolle habe ich den Korrelationskoeffizienten mit der von BENINI dargelegten Methode (S. 200) für die Serien 6 und 8 berechnet, bei der Hypothese, daß die Verkürzung der linken Gamete gleich 2 sei. Die Paare waren nicht für die Berechnung so geordnet, daß die rechten Gameten eine Reihe und die linken die andere Reihe bildeten, sondern so, daß alternativ ein rechter und ein linker eine Reihe, und der entsprechende linke und rechte die andere Reihe bildeten; so ist die Rechnung ausgeführt, wie wenn kein Kategorienunterschied zwischen rechten und linken Gameten besteht. Die Serie 6 hat einen Koeffizienten geliefert, der praktisch gleich 0 ist, und die Serie 8 den Wert 0.4. Das bedeutet, daß für eine Entfernung von 1, bei einem Gamet vom dem Mittelwert (aller zusammen betrachteten Gameten), keine Entfernung von dem Mittel bei der Serie 6 in dem Gegengamet zu erwarten ist; bei der Serie 8 hingegen eine solche von 0.4. Die Resultate sind also mit den schon erhaltenen übereinstimmend.

Was den Teil, den die Wiederconjuganten bei der Korrelation nehmen, betrifft, so ist auch zu bemerken, daß die relativ große Zahl der Wiederconjuganten die untereinander gepaart sind, nur mit der Annahme erklärbar ist, daß sie untereinander besser und leichter gepaart werden können, als mit gewöhnlichen Individuen. Diese Art Homogamie führt dann eine homogamische Korrelation ein bezüglich der Länge, weil die Exconjuganten ziemlich größer als die gewöhnlichen Individuen sind — wenn sie nicht selbst von einer Längehomogamie verursacht ist.

Warum sind nun meine Ergebnisse von denjenigen PEARL's an

*Paramacium* verschieden? Er hat nämlich dieselbe Berechnung gemacht, wie ich sie nach ihm über theoretische und wirkliche Mittelwerte angestellt habe. Er hat ein konstantes Resultat gefunden, nämlich daß die wirkliche Mitteldifferenz zwischen Conjuganten bei *Paramacium* 2—3 mal kleiner als die theoretische ist. Leider können wir keinen vollständigen Vergleich ziehen, da in PEARL'S Untersuchungen die Stadien der Epidemie nicht ausgesprochen sind (die vollständige Arbeit von PEARL ist aber noch nicht erschienen). Es wäre interessant kennen zu lernen, ob auch bei *Paramacium* diese Bedingung eine entscheidende Wichtigkeit besitzt, wie bei *Chilodon*, ob nämlich auch bei *Paramacium* Wiederconjugationen möglich sind, wenn auch nicht in dem scharfen Sinne wie bei *Chilodon*.

Was denn unsere Versuche an *Chilodon* betrifft, so kommen wir zu dem Schluß: es existiert keine homogamische Korrelation während der ersten Tage der Epidemie, eine solche erscheint aber in den letzten Tagen; sie hängt — zum Teil gewiß, vielleicht auch vollständig — von den Wiederconjuganten ab.

---

## VI. Hemisexe und ihre phylogenetische Bedeutung.

Die gemachten Untersuchungen beweisen die Abwesenheit von zwei Kategorien von Gameten — was die Länge betrifft — bei *Chilodon*, vor der Conjugation. Andererseits sind die Gameten, die rechts stehen, größer als die linken, und waren auch größer vor der Conjugation (Macronucleusmessungen). Das bedeutet, daß die rechte oder linke Stellung keiner konstitutiven Eigentümlichkeit der Gameten entspricht, sondern nur der Tatsache, daß zwei einander begegnete Gameten so gepaart werden, daß der größere rechts steht.

Wollen wir eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* annehmen, dann sind zwei Fälle möglich: entweder entspricht der sexuelle Unterschied demjenigen von rechten und linken Gameten, es liegt nämlich immer ein Geschlecht rechts, das andere links, — oder nicht. Im dem ersten Falle würden wir zu dem Schluß kommen, daß rechte und linke Gameten schon vor der Conjugation bestimmt waren, in dem Sinne daß kein Gamet, der tatsächlich rechts steht,

links stehen könnte. Das widerspricht dem vorigen Schluß und ist daher auszuschließen. — Bei der entgegengesetzten Hypothese hätten wir ein biologisch unmögliches Phänomen vor uns: rechte und linke Gameten, diese zwei Kategorien, die so sehr durch geschlechtsähnliche Charaktere verschieden sind, sollten weibliche und männliche Individuen ohne Regel enthalten. Auch dieser Fall ist augenscheinlich auszuschließen.

So ist es bewiesen, daß eine sexuelle Differenzierung bei *Chilodon* eigentlich nicht existiert.

Dieses Ergebnis führt uns zu einigen allgemeinen Betrachtungen über den Wert, der den rechten und linken Gameten, von einem phylogenetischen Gesichtspunkt, zuzuschreiben ist.

Wir wollen aber zuerst einen wichtigen Unterschied klar machen, der zwischen verschiedenen Sexualitäten bei Protisten besteht. Es gibt Gregarinen, Flagellaten usw., bei welchen die zur Begattung bestimmten Zellen nach der Chromosomenreduktion gepaart werden; sie sind den Spermatozoen resp. den Eiern der Metaphyten und Metazoen vergleichbar; in vielen Fällen ist die weibliche Geschlechtszelle, wie gesagt, als ein reduziertes Ei zu betrachten; in anderen Fällen ist die Frage noch nicht mit Sicherheit geklärt, ob entweder die Reduktion schon stattgefunden oder nicht. Wir wollen daher unsere Aufmerksamkeit besonders den männlichen Geschlechtszellen schenken. Wir begegnen oft interessanten Verschiedenheiten: so ist z. B. bei *Adelea mesnili* (PÉREZ 1903) der männliche Gamet schon reduziert, nämlich ein Spermatozoon. Bei anderen ähnlichen Arten — *Adelea ovata* (SIEDLECKI 1899), *Klossia helicina* (LAVÉLAN 1898) usw. — wird der Gamet erst dann reduziert, wenn er mit einem weiblichen Gamet zusammengetroffen ist. Es bilden sich 4 Zellen, deren eine zur Copulation bestimmt ist. Bei *Adelea ovata*, die PÉREZ studiert hat, ist aber manchmal auch der zweite Fall möglich. Auch in diesem extremen zweiten Fall bilden sich immer 4 männliche Zellen bei der Reduktion, und dasselbe gilt wahrscheinlich auch für weibliche Gameten, überall mindestens in dem Sinne einer Polkörperchenbildung.

Bei den Infusorien hingegen, bei den Infusorien allein, ist die Sache ganz verschieden: sei es daß die Befruchtung zweifach oder einfach (Vorticelliden) ist, die Sexualzellen sind vor ihrer Vereinigung gar nicht reduziert und die Reduktion führt in keiner Weise zu einer Zellenbildung, sondern nur zu einer Nucleenbildung. Wenn wir also als Microgamete und Macrogamete die Geschlechtszellen der

Vorticelliden bezeichnen wollen, so ist es nicht möglich, dieselben Namen für diejenigen der anderen Protisten anzuwenden; es handelt sich um echte Spermatozoen und Eier; nur bei den Fällen, die dem von *Adelea ovata* usw. ähnlich sind, werden die männlichen Geschlechtszellen als (zweiter Ordnung) Spermatoocyte zu betrachten sein.

Nur bei dieser Unterscheidung kann man die phylogenetischen Verhältnisse der verschiedenen Reproduktionsarten klar machen. Es scheint mir, daß dieselbe in erste Linie zu bringen ist, und daß man nicht alle die männlichen Sexualzellen der Protisten indifferent mit den Namen von Spermatozoen oder Microgameten bezeichnen darf, wie es auch bei einem interessanten Artikel von HARTMANN (04) der Fall ist.

Es wird so ganz klar, daß die sexuelle Differenzierung der Vorticelliden unabhängig von der aller anderen lebendigen Organismen zu betrachten ist, der sie nicht vollständig entspricht, indem sie vielmehr mit der Isogamie der anderen Ciliaten verbunden ist. Die allgemeine Verwandtschaft der Vorticelliden mit den Ciliaten in bezug auf die anderen morphologischen Charaktere, die wahrscheinliche Ableitung derselben von isogamen Ciliaten, wie sie unabhängig von der Kenntnis der sexuellen Verhältnisse behauptet werden kann, bringen uns übereinstimmend zu dem Schluß, daß die Sexualität polyphyletisch entstanden ist, mindestens was die Vorticelliden und die anderen anisogamen Organismen betrifft. So werden wir in den folgenden Betrachtungen den phylogenetischen Ursprung der Sexualität bei Infusorien besprechen, was natürlich nicht ohne weiteres zu dem Schluß bringt, daß derselbe Vorgang auch bei anderen Organismen stattgefunden habe. Wenn aber der fragliche Vorgang als von allgemeiner Natur aufzufassen ist, dann wird unser Schluß aller Wahrscheinlichkeit nach auch auf die anderen Organismen ausdehnbar werden. Nun kehren wir zu den *Chilodon*-Verhältnissen zurück.

Hier haben wir, in dem Reiche der Isogamie, zwei Kategorien von Gameten unterscheiden können, die nicht vorgebildet, sondern infolge der Conjugation gebildet sind; wir wollen diese Kategorien als „Hemisexe“ bezeichnen, indem wir als „weibliches Halbgeschlecht“ die rechten Gameten, als „männliches“ die linken betrachten wollen. Es liegt hier nicht nur eine Definitionsfrage vor, da wir bewiesen haben, daß die rechten Gameten größer sind und dieselbe Präzedenz der Conjugationsstadien zeigen, wie es bei Vorticelliden für die Macrogameten der Fall ist.

Von einer echten geschlechtlichen Differenzierung würden wir

gewiß sprechen, wenn alle die beobachteten Verschiedenheiten zwischen halb männlichen und halb weiblichen Gameten vorgebildet wären: die verschiedene Stellung der Teile an der vorderen Extremität des Körpers, die verschiedene Abteilung, mit welcher sich beide Gameten vereinigen und durch welche der Durchgang der Befruchtungskerne stattfindet; die verschiedene Stellungswechselung des Schlundapparates, sonst die konstante rechte oder linke Stellung würden, wenn sie vorgebildet und vorbestimmt wären, einen ziemlich wichtigen Dimorphismus darstellen. Es ist aber bei sexueller Differenzierung nicht die Größe der Verschiedenheiten wichtig sondern die Grundtatsache, daß zwei Kategorien von Individuen existieren, die sexuell fertig sind, zwischen welchen aber keine Befruchtung stattfinden kann, wenn zwei Individuen einer und derselben Kategorie vereinigt werden. Es ist aber klar, daß der Dimorphismus und die sexuellen Kategorien untereinander abhängige Dinge sind, oder auch, daß die Befruchtungsunfähigkeit der Individuen einer Kategorie untereinander von dem fehlenden Dimorphismus abhängt. So sind wir gewöhnt, die sexuelle Differenzierung als die Ursache der Befruchtung bei sexuell differenzierten Organismen zu betrachten. Nun haben wir eine entgegengesetzte Tatsache vor uns, nämlich einen Fall, wo die Differenzierung als Wirkung des Befruchtungsaktes erscheint. Eine teleologische Auffassung — die Differenzierung ist für die Befruchtung gebildet — ist ganz unmöglich. Hemisexe führen uns zu der Lösung eines großen Geheimnisses — der phylogenetische Ursprung der Sexualität —, wenn auch augenblicklich unsere Induktionen notwendigerweise als etwas hypothetisch zu betrachten sind. Welche Ursprungsfrage ist übrigens mit derselben Sicherheit gelöst, mit welcher eine aktuelle Frage behandelt und gelöst werden kann?

Wir sehen also, daß in phylogenetisch einfacheren Organismen, die, was die sexuelle Differenzierung betrifft, gewiß ein früheres Stadium darstellen, eine Differenzierung infolge der Conjugation, nicht vor derselben entsteht. Die Zeitordnung ist in Verhältnis mit den gewöhnlichen Fällen vertauscht. Wie wir bei Diaden- und Tetradenbildung oben diskutiert haben, folgt die Natur nicht immer bei phylogenetischen Vorgängen derselben Zeitordnung wie bei ontogenetischen. Man geht nicht von den Mitteln zum Ziel, sondern vielmehr von dem Ziel, daß zuerst einfacher erreicht wird, zu den Mitteln; so können oft Tat-

sachen vor uns erscheinen, die teleologisch betrachtet werden können, die nämlich für die ihnen in der Ontogenese zeitlich folgenden Tatsachen gebildet worden zu sein scheinen. Bei der Hemisexualität des *Chilodon* — die gewiß keine isolierte Tatsache darstellt — liegt wahrscheinlich dieser Fall vor. Es war in der Tat sehr schwer zu verstehen, wie es möglich wäre, daß die Organismen von dem Zustande der Isogamie phylogenetisch in denjenigen der Anisogamie übergehen könnten. Es lag da ein Sprung, weil man nicht verstehen konnte, wie die Unmöglichkeit der Paarung zwischen einigen Gameten entstanden sei. Hier liefern die Hemisexe eine Erklärung, indem sie zeigen, daß die allgemeine Variabilität der Gameten in einen Kategorienunterschied umgewandelt werden kann, infolge der Conjugation. Die rechte oder linke Stellung gehört tatsächlich der allgemeinen Variabilität: der zufällige Unterschied beider Conjuganten hat gewiß deren asymmetrische Lage gestaltet; eine Abnahme der als kleiner ausgewählten Gameten führt dann zu der Bildung zweier Kategorien.

Wir haben sonst noch andere Fälle vor uns, die selbst für eine Vertauschung der zeitlichen Ordnung der Vorgänge sprechen; es sind bei einigen Infusorien verschiedene Organe in dem Gametenzustande reduziert. So fehlt ein Mund bei Gameten von *Leucophrys*, nach den interessanten Versuchen von MAUPAS; wie kann es geschehen, daß dieses Organ, das gewöhnlich vorhanden, in diesem Falle verschwunden ist? Es wird natürlich an die Tatsache erinnert, daß im allgemeinen der Mund und andere annexe Organe bei der Conjugation zerstört werden; das haben wir selbst an *Chilodon* beobachtet, die Tatsache ist übrigens schon bekannt. Wenn nun in solchem Fall eine Verfrühung des Vorgangs stattgefunden hat, so daß er, anstatt sich als Wirkung der Conjugation zu entwickeln, vor der Conjugation bei *Leucophrys* entwickelt, so ist es wohl gestattet, dieselbe Erklärung, was die Hemisexe betrifft, zu geben. Es ist noch von der Art und Weise, in der die Verfrühung stattgefunden hat unabhängig; es ist bei *Leucophrys* immer Tatsache, daß der Mund bei Gameten fehlt; wollen wir nun vermuten, daß gerade bei denjenigen Vorfahren von *Leucophrys*, die den Mund als Gameten besaßen, daß gerade bei ihnen der Mund nicht als Wirkung der Conjugation zerstört würde, im Gegensatz zu dem allgemein verbreiteten Gesetze? Wollen wir nicht eine solche unwahrscheinliche Annahme bejahen, so ist nur eine Tatsache möglich, daß wirklich die Zerstörung des Mundes, die zuerst infolge

der Conjugation stattgefunden hat, nun bei *Leucophrys* vor der Conjugation stattfindet. Die Verschiedenheit zwischen einem solchen Falle und dem der Hemisexe, liegt nur darin, daß Hemisexe erst jetzt erkannt worden sind; sie sind wahrscheinlich aber verbreitet bei Ciliaten wie die Zerstörung des Mundes. Hemisexe stellen eine neue Tatsache dar; wenn wir aber die ganze Frage, die merkwürdige Analogie mit derjenigen der Mundzerstörung betrachten, so wird eine verschiedene Annahme, ein Zweifel an der Behauptung, daß Hemisexe ein Vorstadium der Sexualität darstellen, vollständig unmöglich.

Nun ist noch die Frage zu behandeln, wie es möglich ist, daß die zeitliche Ordnung der Vorgänge bei der Phylogenese verändert werden kann. Wollen wir ein Beispiel anführen, so können wir eine Giraffe betrachten, deren Vorfahren keinen so langen Hals erblich besaßen, die aber ihren kurzen, um hohes Laub erfassen zu können, verlängern. Wir würden dann in einem lamarckischen Sinne schließen, nämlich, daß die Funktion eine funktionelle Anpassung verursacht hat. Es handelte sich hier genau um dieselbe Veränderung, nämlich einen Zeitumtausch, so daß die zuerst als Wirkung der Funktion stattfindende Halsverlängerung dann in folgenden Generationen, vor der Funktion, für die Funktion — wenn wir einen teleologischen Ausdruck vorziehen — stattgefunden hätte. Ähnlich ist es bei der sexuellen Differenzierung oder Gametenbildung der Infusorien, genau dieselben morphologischen Änderungen finden hier vor der Funktion statt, die bei minder differenzierten Arten, also bei Vorfahren, infolge der Funktion stattfanden. Wenn wir aber eine Erbllichkeit erworbener Eigenschaften leugnen wollen, ohne daß wir die speziellen Fälle objektiv betrachten, so werden wir nicht leicht eine mögliche Erklärung der Tatsachen finden.

Was unseren Fall speziell betrifft, so ist die Sache hier etwas komplizierter, da es sich um eine Veränderung handelt, die nur in einer Kategorie der Gameten stattfindet. Wir müssen aber bemerken, daß die Kerne der beiden Gameten gleichwertig sind, indem jeder Befruchtungskern von beiden Gameten her stammt. So können beide in gleicher Weise die geschehenen Vorgänge vererben. Es kommt nun die Notwendigkeit vor — wenn eine sexuelle Differenzierung eintreten soll —, daß beide ererbte Eigenschaften, nämlich halb-männliche und halbweibliche, sich trennen. Wir kommen also auf diesem Wege theoretisch zu einer Annahme, die vollständig den Tatsachen entspricht: es kommt in der Tat die Gametenbildung bei einigen Vorticelliden als eine Trennung vor; bei der sexuellen

Teilung, die ich in der ersten Abhandlung beschrieben habe, entstehen gleichzeitig von conjugationsunfähigen ein männliches und ein weibliches Individuum. Wir haben so eine Spaltung von verschiedenen Charakteren vor uns, deren Existenz wir ganz gut verstehen können, wenn wir nur der Hybridationsgesetze gedenken, mit welchen eine ziemliche Aualogie hier besteht.

Wir haben denn zwei Schritte in der Phylogenie der Sexe besprochen, nämlich Hemisexe und Sexe, die, wie bei Vorticelliden, aus neutralen Individuen herstammen. Ein dritter Schritt ist bei Mebrzelligen zu finden. Es gibt Fälle, wo die Sexe nicht von neutralen oder hermaphroditen Individuen erzeugt sind, sondern neutrale Individuen existieren nicht: das befruchtete Ei erzeugt nur ein männliches oder ein weibliches Individuum; der Sexenunterschied existiert so noch früher, als im vorigen Falle, wie es bei Infusorien der Fall wäre, wenn die befruchtete *Vorticella* nur männlich oder weiblich differenziert sein sollte. Wir haben so die merkwürdige Tatsache vor uns, daß die Veränderung, die wir zuerst als Wirkung des Befruchtungsaktes beobachtet haben, immer früher und früher bei der phylogenetischen Entwicklung erschien. Es handelt sich immer noch um dieselben allgemeinen biologischen Gesetze, die Möglichkeit einer Vererbung bestimmter Vorgänge im Verhältnis zu den anderen, was eine sog. funktionelle Anpassung verursacht und eine teleologische Organisation erscheinen läßt.

Wir können also aus dem Gesagten folgende Hauptstadien in der Phylogenie der Sexe unterscheiden:

1. Isogamie. Die Befruchtung geschieht zwischen gleichwertigen Zellen, die sich infolge der Funktion nicht in zwei Kategorien trennen. Daß eine solche Form bei Infusorien tatsächlich existiert, ist sehr wahrscheinlich; wir glauben daß sie auch bei einfacheren Protistenformen existieren soll, wo beide gleichwertige Gameten sehr einfach organisiert und symmetrisch sind.
2. Hemianisogamie. Die Befruchtung geschieht zwischen gleichwertigen Zellen, die sich infolge der Funktion in zwei Kategorien — Hemisexen — trennen. B.: *Chilodon*. Dieser Fall wird gewiß nicht isoliert bleiben.
3. Monoische Anisogamie. Die Befruchtung geschieht zwischen ungleichwertigen Zellen, das Produkt ist aber nicht sexuell differenziert.

4. Dioische Anisogamie. Die Befruchtung wie oben, aber das Produkt wächst zu einem sexuell differenzierten Individuum.

Es scheint, daß man in der Natur, besonders im Pflanzenreich, von dem Stadium 3 zu 4 und umgekehrt mit einer gewissen Leichtigkeit übergehen kann; es handelt sich immer um zeitliche Verschiebungen in der Ordnung der Vorgänge seit dem Stadium 2, das aus dem Stadium 1 herstammte, wenn die individuellen Verschiedenheiten funktionell verstärkt worden sind.

Nun haben wir noch einer Frage zu begegnen, nämlich: warum sind, wenn eine Erblichkeit der funktionellen Veränderungen angenommen wird, nicht alle Infusorien sexuell differenziert, warum besitzen sie noch im allgemeinen den Mund bei Gameten? Es ist aber klar, daß die Veränderungen, die für eine solche Erblichkeit stattfinden müssen, nur in solchen Fällen wirklich stattfinden, wenn sie von den Lebensbedingungen gestattet sind; die natürliche Auswahl wird gewiß diejenigen vermeiden, die gefährlich für die Existenz der Art werden könnten; es ist nämlich eine solche Erblichkeit den speziellen Bedingungen der einzelnen Arten in verschiedenen Augenblicken und Lebensweisen untergeordnet; die wesentlichen Unterschiede zwischen solchen Bedingungen in den verschiedenen Fällen erklären denn ganz gut, warum verschiedene Arten verschieden verändert sind, trotz der allgemeinen Fähigkeit, die oben citierte Charakterveränderung zu erben.

Bei unserem Fall ist es leicht zu bestimmen, welche spezielle Bedingung es sein mußte, die Hemisexen in echte Sexen umzuwandeln. Eine echte sexuelle Differenzierung existiert in der Tat bei Infusorien nur bei Vorticelliden — mindestens kennen wir bis jetzt keinen anderen Fall —; so ist sie mit der festsitzenden Lebensweise vereinigt. Die Möglichkeit, kleinere Gameten zu bilden, die sich von den festsitzenden einzelnen Tieren oder Kolonien entfernen können, bewirkt eine größere Mischung der Gameten verschiedenen Ursprungs; das ist wahrscheinlich nützlich für die Art, wie es auch mit der in der ersten Abhandlung betrachteten Annahme übereinstimmend ist; wir haben angenommen, daß die Befruchtung im allgemeinen eine ausgleichende Wirkung besitzt zwischen den Individuen der ganzen Art, wenn es möglich ist, was für den Kampf ums Dasein wahrscheinlich nützlich ist. Eine solche Bedingung ist wahrscheinlich gerade diejenige, die die Erblichkeit der halbgeschlechtlichen Differenzierung gestattet hat, so daß sie eine geschlechtliche geworden ist.

Diese Erörterung will ich hier nicht rekapitulieren: sie enthält die wichtigeren Ergebnisse meiner Untersuchungen, so daß sie besser am Ende der Abhandlung resümiert wird.

Es ist aber nötig, noch etwas hinzuzufügen. Man muß zeigen, was übrigens ganz leicht ist, daß eine sexuelle — resp. hemisexuelle — Differenzierung ein ganz klarer Begriff auch für *Chilodon* ist, trotz der doppelten gekrenzten Befruchtung — eine Frage, über welche schon in der ersten Abhandlung ein Wort gesagt worden war.

Bei Vorticelliden findet die Conjugation zwischen männlichen und weiblichen Individuen statt, und sonst existieren neutrale Individuen; bei *Chilodon* findet, wenn wir die conjugationsunfähigen außer acht lassen, die Conjugation zwischen halbmännlichen und halbweiblichen Individuen statt, die stationäre und migrante Kerne besitzen. Es ist oft wiederholt worden, daß die Conjugation einer Doppelbefruchtung zwitterhafter Tiere entspricht. Der Vergleich ist aber falsch. Wenn ein Mensch mit einer Schnecke verglichen wird, nennen wir die Schnecke zwitterhaft, da sie beide sexuelle Organe besitzt, die bei den Menschen auf verschiedene Individuen — verschiedenen Geschlechtes — verteilt sind. Wenn wir nun die sexuelle Differenzierung der Vorticelliden betrachten, so sehen wir, daß sie ganz analog demjenigen der Menschen ist, insofern zwei ungleichwertige Geschlechtszellen existieren, die reduziert werden und sich copulieren. Sie sind dann weibliche und männliche Geschlechtszellen. Eine Vereinigung solcher Elemente in einem einzelnen *Chilodon*-Gamet fehlt eigentlich; es ist nicht möglich, die Charaktere des Macro- und Microgameten in einem einzigen Gamet zu vereinigen; sie sind nicht in einem *Chilodon* vereinigt, wie es der Fall ist bei den Metazoen, wo bei Hermaphroditen beide sexuelle Organe in einem Individuum vereinigt sind. So finden bei einem *Chilodon* dieselben Präparationsprozesse statt wie bei einem Gameten der Vorticellen, nicht gleichzeitig wie bei beiden Gameten. So hat die eventuelle Verschiedenheit des stationären und migranten Kernes (*Didinium nasutum* PRANDTL) mit sexuellen Unterschieden gar nichts zu tun.

## VII. Erörterung einiger neuen Arbeiten.

Seit der Zeit die erste Abteilung dieser Studien über die Conjugation und sexuelle Differenzierung geschrieben war, sind einige

Schriften erschienen, die zum Teil der alten Richtung der Versuche mit dem Hauptbegriff der senilen Degeneration folgen, zum Teil ähnliche Fragen betrachten. Ich behandle hier die Erörterung der Ergebnisse dieser Arbeiten, die nicht nur die hier dargelegten Versuche, sondern auch diejenige der ersten Abteilung interessieren.

In diesem Archiv hat POPOFF Untersuchungen an *Stylonichia* mitgeteilt, um die Resultate von MAUPAS zu kontrollieren. Der Verfasser schließt mit ihm, daß eine senile Degeneration existiert, betont aber den wellenförmigen Weg der Depression, gegen MAUPAS' Anschauungen; der französische Forscher hatte in der Tat vielleicht als mehr regulär die graduelle Abnahme der Lebenskräfte betrachtet. Wir wollen POPOFF's Resultate genau erörtern. Zuerst will ich bemerken, daß er meine Noten der Jahre 1903 und 1905 wider die Annahme der senilen Degeneration vollständig weggelassen hat; es fehlen natürlich nicht Berichte, wo sie citiert und resumiert sind. — Was seine Technik betrifft, so läßt er 10 *Stylonichien* in einer Kultur leben und reduziert sie jeden Tag auf dieselbe Zahl; die Flüssigkeit ist jeden Tag substituiert, mit Kopfsalatinfus, wo viele *Colpidium* leben; es scheint aber, daß er die kleinen Kulturgläser nicht wechselte; das ist eine sehr wichtige Vorsicht, da die Flüssigkeit, die der Glasoberfläche anhängt, oft zu reich an Bakterien ist, so daß es nicht genügt, die Flüssigkeit zu wechseln.

Die Kurve der Teilungen, pro Tage berechnet, ist unregelmäßig wellenförmig. Der Verfasser schreibt diese Eigentümlichkeit ohne weiteres dem kultivierten Organismus zu. Die Teilungsfrequenz ist also eine rhythmische, und die ganze Geschichte endet nach tieferen und immer tieferen Depressionen mit dem Tod der Kultur. Für einen solchen Schluß ist kein begründeter Beweis geliefert. Wenn ich so spreche, will ich nicht behaupten, daß die Teilungskurve eine gerade Linie sein soll: kein biologischer Vorgang folgt einer geraden Linie. Die Schwingungen aber, die POPOFF beobachtet hat, können von so vielen äußeren Bedingungen verursacht werden, daß die echten Eigentümlichkeiten des Organismus vollständig verborgen da sind. Der Schluß von POPOFF würde nur dann als richtig betrachtet werden können, wenn keine unregelmäßig wellenförmigen Einflüsse von der Umgebung ausgeübt worden wären. Das ist aber vollständig falsch. Wir wissen in der Tat, daß die Teilungsfrequenz von vielen äußeren Faktoren beeinflusst wird, sie ist eine Funktion von vielen Variablen, besonders von den Nahrungsbedingungen, der Temperatur, Bakterienwirkung usw. (Was die letztere betrifft, siehe meine erste Note über die senile Degeneration, 1903.) Ein Kopfsalatinfus ist

kein konstantes Nahrungsmittel, auch wenn es immer eine bestimmte Zeit vor dem Gebrauch präpariert wird; sonst ist auch die Quantität der Nährlüssigkeit nicht konstant, die den Infusorien gegeben wird. Die Temperatur war natürlich nicht konstant. Es folgt von diesen Tatsachen, daß die Stylonichien sich mit einer unregelmäßigen Frequenz teilen müssen; das wäre nur verhindert, wenn die Infusorien den oben citierten Einflüssen gegenüber nicht so empfindlich wären, wie es zu bekannt ist, um es noch zu betonen.

Was dann die Depressionen und den unvermeidlichen Tod betrifft, so genügen die schon mehrere Mal gemachten Erörterungen und die experimentellen Tatsachen, die ich in meinen Arbeiten dargelegt habe, um sie als nicht unvermeidliche zu betrachten desto eher, als, wie wir schon gesagt haben, POPOFF's Technik nicht so gut war als es nötig wäre. Ich will aber noch zwei Bemerkungen hinzufügen. Bei CALKINS' Versuchen sind die Paramácien, ohne experimentelle Gründe den Bakterien gegenüber als unempfindlich betrachtet; CALKINS meint, daß man die Kulturen nur von Zeit zur Zeit durchsehen brauche, was von seinen Tabellen klar gemacht ist; es ist aber auch klar gemacht, daß genau diejenigen Male, da die Kulturen für mehrere Tage sich überlassen sind, Depressionen erscheinen. Diese Bemerkung, die jeder wieder machen kann, wenn er CALKINS' Tabellen examiniert, wäre schon genug, um seinem Resultate einer konstitutiven Notwendigkeit der Depressionszuständen zu widersprechen. Es ist sonst zu bemerken, daß in CALKINS' Versuchen die stärksten Gründe der heutigen Theorie bestehen, die wenn auch nicht mehr als senile Degeneration betrachtet wird, und öfter als Depression, denselben Begriff enthält wie bei MAUPAS.

Sonst ist das Ende der POPOFF'schen Versuche zu betrachten. Wir können nicht genau die Zahl der Generationen seiner Versuche berechnen, weil wenn einen Tag 10 Stylonichien vorhanden, und später z. B. 15 gefunden, und diese auf 10 wieder reduziert sind, man nicht wissen kann, ob die bleibenden dieselben sind, wie früher, oder Tochterindividuen. Wir können aber aus seiner Tabelle schließen, daß gewiß 100 Generationen nicht erreicht worden sind. Kulturen von Stylonichien, die diese Grenze überschreiten, sind ganz leicht zu haben; selbst MAUPAS, der Schöpfer der Theorie der senilen Degeneration, hat länger diese Tiere kultiviert! Wir kommen so zu dem Schluß, daß die Versuche von POPOFF keine neue Basis für die Degenerationstheorie gebracht haben; ein Schluß nur ist möglich

daß es nicht gerade schwer ist, wenn gewünscht, die Stylochien abzutöten.

Was dann die antropomorphe Betrachtung betrifft, den Vergleich zwischen den agamen Generationen und den sterblichen somatischen Zellen der mehrzelligen Organismen, so wollen wir darüber nicht viel Worte verlieren. Es ist die Konsequenz eines allgemeinen Gesichtspunktes, einer Richtung, in der Auffassung der biologischen Fragen bei Protisten, die wir schon viel bekämpft haben, so daß wir nicht jedesmal das wiederholen können. Nur will ich bemerken, daß *Chilodon uncinatus*, wenn es sich wiederconjugiert, keine Stellung in dem — übrigens nicht neuen — Schema von POPOFF finden kann. Es handelt sich um ein Ei, das nach der Befruchtung keine somatische Zelle produziert, sondern direkt noch einmal befruchtungsfähig wird. Es ist wirklich eine nicht häufige Tatsache!

Eine andere Arbeit, die die Frage der Degeneration zum Gegenstand hat, ist die von PRANDTL; hier ist *Amoeba proteus* behandelt und der Verfasser hat die Degenerationserscheinungen studiert, die er nach R. HERTWIG's Benennung als physiologische Degeneration bezeichnen will. Der Hauptteil der Arbeit betrachtet das cytologische Studium der Degeneration; was die Auffassung derselben als „physiologische“ betrifft, so hat der Verfasser keine eigene experimentelle Untersuchung gemacht, sondern folgt er R. HERTWIG's Schluß über *Actinosphaerium*; so hat die Frage keine neue Seite gewonnen; von R. HERTWIG's Versuchen haben wir schon in der ersten Abhandlung gesprochen.

Eine andere Frage ist von PROWAZEK betrachtet, in seinem Artikel über Sexualität der Protisten. Er meint, daß die sexuelle Funktion eine Korrektur der cyclischen Lebensvorgänge darstellt, die im Lebenslauf eine Abweichung von der genauen cyclischen Form erleiden. Ich kann mit ihm hier ganz übereinstimmen. Meine Auffassung der sexuellen Funktion, wie sie in der ersten Abhandlung besprochen war, ist im wesentlichen ähnlich. Ich wünsche aber klar zu machen, daß eine solche Auffassung, in keiner Weise in sich die Behauptung schließt, daß die Korrektur unter allen Bedingungen nötig sei. Es ist schwer zu denken, daß biologische Vorgänge genau eine cyclische Form besitzen; warum sollte aber die Abweichung von dieser genauen Form den Tod notwendigerweise verursachen? Sie kann zu einer spezifischen Veränderung führen; diesem Resultat ist übrigens

in der Tat gewiß anzukommen, auch wenn die sexuelle Tätigkeit besteht. Wenn eine theoretische Schwierigkeit vorliegt, anzunehmen, daß die Form eines wiederholten Vorganges genau cyclisch sei, so existiert dieselbe Schwierigkeit, sei es, daß die Befruchtung vorkommt, oder nicht; wenn wir wollen, können wir sagen, daß die Befruchtung eine Verminderung solcher Abweichung erzeugen kann, was aber keine wirkliche Bedeutung besitzt, da der quantitative Wert der Abweichung vollständig unmöglich zu berechnen ist, da er von den verschiedenen Bedingungen abhängig ist; es folgt aus dem in der ersten Abhandlung schon Gesagten, daß gerade die Bedingungen, bei welchen eine Befruchtung bei Infusorien nicht vorkommt, diejenigen sind, bei welchen sich die Art besser gleichartig fortpflanzt.

STOLC hat Amöbenkulturen studiert. Mehrkernige Amöben können ungleich geteilt werden, so daß die Tochterzellen nur teilweise existenzfähig sind. Der Verfasser meint, daß diese Tatsache an die Differenzierung erinnert, die bei mehrzelligen Organismen stattfindet, zwischen somatischen Zellen — die sterblich — und Fortpflanzzellen, die unsterblich sind. Diese Auffassung kann ich nicht annehmen. Die Charaktere der somatischen Zellen, schon bei Protisten und dann bei Metaphyten und Metazoen, sind ganz verschieden von denjenigen der sterblichen Amöbenzellen. Somatische Zellen besitzen eine assimilatorische Tätigkeit, die augenblicklich viel stärker ist als bei Fortpflanzungszellen; Verdauung, Resorption, Secretion, nutritorische Funktionen im allgemeinen spielen bei den ersten die Hauptrolle. Bei sterblichen Amöben sind die Charaktere umgekehrt; jene Zellen stellen keine Differenzierung im nutritorischen Sinne dar, sondern besitzen nur negativen Charakter, die Unmöglichkeit irgendwelche Tätigkeit dauernd auszuüben. Es ist ja eine interessante Tatsache, ihre Bedeutung ist aber anders als der Verfasser meint. Die Bedingungen, bei welchen das Phänomen vorkommt, sind wahrscheinlich nicht gut; jedenfalls sind die merkwürdigen ungleichen Teilungen, die zu dem Tod einiger Nachkommen führten, so aufzufassen, daß eine Tochterzelle den Löwenteil für sich nimmt, etwas den Brüdern abnehmend, so daß sie nicht mehr leben können. Wir könnten vielmehr an die ovarischen Zellen denken, die von denjenigen zerstört werden, die sich zu echten Eiern entwickeln und als Nahrungszellen fungieren. Es ist auch nicht nötig — was der Verfasser selbst meint — daß solche sterblichen Amöben im Lebenscyclus der Art eingeschaltet sind.

Wir wollen auch WHITNEY's Resultate erwähnen, über die Sexualität bei *Hydra viridis*. Schon einige Beobachter haben den Einfluß studiert, der aus äußeren Lebensbedingungen auf die Sexuensercheinung bei *Hydra* ausgeübt wird. Nun hat WHITNEY ganz klare Experimente gemacht, indem er zwei Bedingungen als nötig nachgewiesen hat, die zusammen wirken müssen, damit sexuelle Organe erscheinen: Hungerzustände und bestimmte Temperaturbedingungen. Man sieht, wie, besonders was die erste Bedingung betrifft, *Hydra* sich ganz ähnlich den Infusorien verhält, die sich in dem Hungerzustande conjugieren; es läßt sich auch von diesem Versuche sagen, daß bei *Hydra* eine langdauernde regelmäßige gute Nahrung die Sexualität vollständig ausschließen kann, wie es bei Infusorien geschieht; es wäre denn sehr wichtig zu bestimmen, ob auch bei *Hydra* ein solches agamisches Leben für eine unbestimmt lange Zeit sich fortsetzen kann. Ich bin ganz und gar überzeugt, daß das wirklich der Fall ist.

Etwas länger wollen wir PEARL's Resultate betrachten. Ich muß auch sagen, daß ich nach PEARL's Untersuchungen mir den Begriff meiner biometrischen Versuche an *Chilodon* gebildet habe. Die Richtung der Versuche ist aber verschieden. Es handelte sich bei meiner Absicht darum, zu bestimmen, ob beide Gameten gleichwertig sind; PEARL hat ohne weiteres eine solche Annahme benutzt, und er betrachtet besonders zwei Fragen, die er folgendermaßen beantwortet hat: Paramácien sind während der Conjugation für Typus und Variabilität von den übrigen Individuen verschieden. — Die Frage war vielleicht schon gelöst, weil es wohl bekannt ist, daß die Gameten bei mehreren Arten ganz verschieden von gewöhnlichen Individuen aussehen, und sie aus wiederholten Teilungen als kleine Sprößlinge herkommen. Die andere Antwort ist die der homogamischen Korrelation entsprechend. Der wichtige Befund, betreffend eine starke Korrelation, ist vom Verfasser erklärt mit der Annahme, daß zu verschiedene Gameten nicht vereinigt bleiben können, wenn sie sich zufällig annähern. Ich kann aber nicht mit den Deduktionen übereinstimmen, die den Verfasser zu der Annahme führen, daß die homogamische Korrelation für die Artdifferenzierung eine wichtige Rolle spielt. Er sagt, daß die ähnlich-mit-ähnliche Vereinigung die Neigung hat eine Divergenz zwischen den Individuen einer Familie zu bewirken. Nun kann ich es nicht annehmen aus folgenden Gründen: Erstens das Fehlen einer Befruchtung würde gewiß eine stärkere Divergenz bewirken, als die Gegenwart einer solchen, wenn sie auch

stark homogamisch ist. Es werden immer verschiedene Typen gemischt, wenn auch nicht die verschiedensten der Kultur. Zweitens gestattet die Homogamie eine Vereinigung von A mit B, B mit C, C mit D usw., wenn A B C D eine Reihe abnehmender Individuen bilden, die nicht zu verschieden sind zwischen nächsten Stellen; so ist es möglich mit wiederholten Conjugationen und Epidemien, auch die extremen Individuen indirekt zu mischen. Drittens, ist eine neue Tatsache in Betracht zu ziehen, nämlich die Wiederconjugation bei *Chilodon*; hier können sich die kleinsten Individuen — wenn auch eine starke Homogamie vorkäme — leicht mit den größten conjugieren, wenn sie sich schon ein mal conjugiert haben, indem sie als Exconjugante viel vergrößert sind. Etwas Ähnliches kann auch für andere Arten bezüglich einer Zu- oder Abnahme der Exconjuganten bestehen. Viertens und endlich könnte die Homogamie zu einer Artdivergenz nur führen, wenn die Größe, die in Betracht gezogen wird, ein konstitutiver Charakter darstelle, und keine Wirkung zufälliger Bedingungen. Jedes Individuum besitzt eine konstitutive Größe, in dem Sinne, daß zwei Individuen bei denselben Bedingungen nicht gleich groß werden können; die Größe ist aber so sehr von speziellen äußeren Lebensbedingungen bestimmt, daß die individuelle konstitutive Verschiedenheit ganz vernachlässigt werden kann, im Verhältnis mit der wirklichen Größe. Es ist in der Tat unmöglich, daß zwei Individuen denselben Bedingungen unterworfen werden; es ist das auch schon gut bewiesen durch die Verschiedenheiten, die zwischen nahen Individuen in den Kulturen vorkommen; so sind bei großen einige kleine zu finden, die, wenn isoliert, recht gut wachsen können, was beweist, daß ihre Kleinheit meistens nicht konstitutiv ist. So wird von der Homogamie keine Unwahrscheinlichkeit verursacht daß Individuen gemischt werden, die konstitutiv verschieden sind, auch was die Länge betrifft. So scheint uns PEARL'S Schluß nicht richtig zu sein. Es liegt so keine Tatsache vor weder um zu glauben, daß die Befruchtung zu einer spezifischen Differenzierung führen kann, noch daß die homogamische Vereinigung der Gameten eine praktisch kleinere Ausgleichung der Individuen verursacht, als eine nicht homogamische Vereinigung.

Die Frage ob beide Gameten gleichwertig sind, ist, wie gesagt, von PEARL nicht in Betracht gezogen.

### VIII. Schluss.

Hauptresultate, schematisch resumiert:

#### 1. der cytologischen Versuche:

Die Gameten von *Chilodon uncinatus* sind während der Conjugation differenziert, so daß man immer einen rechten Gamet von einem linken unterscheiden kann, durch die asymmetrische Stellung und die morphologischen Verschiedenheiten.

Der ersten Teilung des Micronucleus kommt ein Stadium von starker Verlängerung zu, das eine asymmetrische Form besitzt. Die normale Chromosomenzahl beträgt je 4, sie sind bei den letzten Stadien der ersten Teilung in 2 Diaden getrennt und werden bei der zweiten Teilung auf 2 reduziert. Der Befruchtungskern teilt sich einmal, um den neuen Micronucleus und den neuen Macronucleus zu bilden; der letzte bildet sich mit einer starken Vergrößerung, die tagelang dauert, danach findet wieder eine Abnahme der Größe statt. Es ist während dieser Vorgänge keine Körperteilung möglich.

In den letzten Tagen der Epidemien kommen Wiederconjugationen vor, nämlich Fälle, wo einer oder beide Gameten exconjugant sind (den charakteristisch sich bildenden Macronucleus besitzen). Sie können die Conjugationsvorgänge normalerweise endigen.

#### 2. der biometrischen Versuche:

Eine sexuelle Differenzierung besteht vor der Conjugation nicht. Die gleichwertigen, einer einzigen Kategorie gehörenden Gameten vereinigen sich in der Weise, daß der größere rechts steht; dann folgen morphologische Veränderungen, besonders in den linken; es kommt so zu einer Differenzierung, die nicht konstitutiv, sondern vom Befruchtungsakt verursacht ist: dieselbe habe ich als Hemisexualität (resp. Hemisexie, Halbgeschlechter, halbweibliches und halbmännliches Individuum) bezeichnet. Der größere, rechts stehende Gamet ist infolge der Größe und der Präzedenz der Stadien, die bei ihm wie bei Vorticelliden-macrogameten vorkommt, als halbweiblich aufzufassen.

### Zusammenfassung.

Wollen wir nun die Tatsache, die wir betrachtet haben, noch einmal synthetisch resumieren, so haben wir besonders von den Wiederconjugationen und den Hemisexen zu sprechen. Die ersten stellen so scharf wie möglich den besten Beweis dar, daß eine lange Reihe von agamischen Generationen für sexuelle Reifung der Infusorien eigentlich nicht nötig ist; der Schluß, zu dem wir in der ersten Abhandlung in dieser Beziehung gekommen waren, wird so noch schärfer und stärker bestätigt.

Hemisexe sind als ein Vorstadium der geschlechtlichen Differenzierung aufzufassen. Sie kommen in der Tat bei einfacher differenzierten Infusorien als die Vorticelliden vor. Bei *Leucophrys* (nach MAUPAS' Untersuchungen) besitzen die Gameten keinen Mund, der vor der Conjugation zerstört wird, anstatt infolge der Conjugation selbst, was den gewöhnlichen Fall darstellt — in ähnlicher Weise ist die sexuelle Differenzierung als eine Präzedenz der Differenzierung anzufassen, die bei Vorfahren infolge der Conjugation stattfand; beide Tatsachen sprechen stark in dem Sinne der Erblichkeit erworbener Eigenschaften, die zu einer funktionellen Anpassung bringt.

Wir haben dann solche Stufen bei phylogenetischer Entwicklung der Sexualität unterschieden: Isogamie — Hemianisogamie (Differenzierung von zwei Kategorien von Gameten, als Wirkung der Conjugation) — Monoische Anisogamie, z. B. Vorticellide oder hermaphrodite Organismen, bei welchen die befruchteten Eier zu gleichwertigen Individuen wachsen — Dioische Anisogamie, wie bei Menschen, wo die befruchteten Eier zu ungleichwertigen Individuen wachsen. Diese Art Anisogamie entspricht einer weiteren Verfrühung derjenigen Differenzierung, die erstens bei Hemisexen vorkommt und die aus der Isogamie als eine Wirkung der individuellen Variabilität und Asymmetrie her stammt.

Was den Beweis der Gleichwertigkeit der Infusoriengameten betrifft, haben wir bei *Chilodon* die biometrische und statistische Methode benutzt; es war unmöglich, Experimente zu machen, da die Gameten nicht als solche vor der Conjugation erkennbar sind, so sind sie nicht isolierbar. Wenn es aber möglich werden wird, Isolationsversuche mit Gameten anderer Arten anzustellen, werden wir die betreffenden Ergebnisse in einer unserer nächsten Abhandlungen über die Conjugation mitteilen.

Bologna, 31. Dezember 1907.

### IX. Anhang. Über *Colpoda*-Arten.

Da ich in der ersten Abhandlung die Conjugation von *Colpoda steini* Mps. betrachtet habe, will ich hier für die Leser dieses Archivs mitteilen, daß ich später bestimmen könnte, daß *C. steini* keine einzige Art ist, sondern sie eine große Art (*C. maupasi* n. sp.) und eine kleine Art (*C. steini* emend.) enthält. Der ersten gehören Individuen an, die niemals sehr klein werden nach Isolierung; nur *Colpoda steini* ist conjugationsfähig; im Gegenteile hat mir der Versuch, mit *C. cucullus* und *C. maupasi* Conjugationen zu produzieren, kein positives Resultat gegeben, trotzdem ich sie den möglichst verschiedensten Bedingungen unterworfen habe, trotzdem ich diejenige Bedingung kannte, die ich bei *C. steini* als wesentlich bewiesen habe, nämlich die kleine Dicke der Kulturen. Ich habe wieder und wieder monatelang die Versuche vergebens wiederholt. Die Tiere encystieren sich, anstatt sich zu conjugieren. Ein negatives Resultat ist natürlich niemals so bedeutungsvoll als ein positives, es geht aber aus diesen Untersuchungen hervor, daß wir aller Wahrscheinlichkeit nach zwei Arten vor uns haben, bei welchen Conjugation nicht stattfindet, was eine wichtige Bedeutung gegen die Degenerationstheorie besitzt. Mindestens haben wir hier Kulturen, die sich ganz gut monate- und jahrelang aus einzelnen isolierten Individuen, ohne Conjugation, ohne Degenerationserscheinungen halten (*C. cucullus* habe ich schon den 2. Februar 1906 isoliert und gezüchtet).

### X. Literaturverzeichnis.

Die im Text citierten und in dieser Liste nicht aufgeführten Arbeiten sind in dem Literaturverzeichnis meiner ersten Abhandlung zu suchen.

- 1906 BENINI, R.: Principi di statistica metodologica. Torino.  
 1887 BOVERI, TH.: Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München Bd. 3 p. 71—80.  
 1893 BRAUER, A.: Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42 p. 153—213.  
 1907 ENRIQUES, P.: La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori (Prima memoria). Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 195—296.  
 —: Sulla morfologia e sistematica del genere *Colpoda*. Arch. zool. expér. Notes et Revue. (In corso di stampa.)

- 1874 FROMENTAL, E. DE: Études sur les Microzoaires ou Infusoires proprement dits. Paris.
- 1898 LAVERAN, A.: Sur les modes de reproduction de *Klossia helicina*. C. R. Soc. Biol. Paris (10) T. 5 p. 1083—1086.
- 1883 MAUPAS, E.: Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. zool. expér. (2) V. 1 p. 427—664.
- 1903 PÉREZ, CH.: Le cycle évolutif de l'*Adelea mesnili*. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 p. 1—12.
- 1906 PEARL RAYMOND: A biometrical study of conjugation in *Paramecium*. Proceed. Roy. Soc. (B) V. 77 p. 377—383.
- PEARL, R. & M. J. BURR: A statistical study of conjugation in *Paramecium*. Sixth Ann. Report Michigan Academy of Science p. 184—185 (estratto senza data).
- 1907 POPOFF, METHODII: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. 1 p. 43—82.
- 1907 PRANDTL, HANS: Die physiologische Degeneration der *Amoeba proteus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 8 p. 281—293.
- 1907 PROWAZEK, S.: Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 23—32.
- 1896 SCHEWIAKOFF, W. (scritto in francese, CHÉWIAKOW): Organisation et classification des Infusoires *Aspirotricha* (*Holotricha anctorum*). Mém. Acad. impér. des sciences St. Pétersbourg Cl. Sc. phys. mathém. (8) V. 4 395 p. (in lingua russa).
- 1899 SIEDLECKI, M.: Étude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata*. Ann. Inst. Pasteur T. 13 p. 169—192.
- 1903 STEVENS, N. M.: Further studies on the ciliate Infusoria, *Licnophora* and *Boveria*. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 1—43.
- 1850 STEIN, F.: Der Organismus der Infusionstiere. 1. Abt. p. 114. Leipzig.
- 1906 ŠTOLC, ANTONIN: Plasmodiogenie, eine Vermehrungsart der niedersten Protozoen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 21 p. 11—125.

## XI. Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat nach *in toto*-Präparaten von *Chilodon uncinatus* gemacht. Färbung mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, oder mit Hämatoxylin und schwachem oder stärkerem Fuchsin, wodurch verschiedene Figuren mehr oder weniger rot gefärbt sind.

Alle Tiere sind von der ventralen Oberfläche gesehen, so daß was in den Figuren rechts, in Wirklichkeit links liegt, und umgekehrt. Nur Fig. 51 ist von der dorsalen Oberfläche gezeichnet.

Beobachtungen für die Abbildungen sind mit ZEISS' 2 mm Immersionsobjektiv, 18c Ocular, starkem Kondensator, artifiziieller Beleuchtung gemacht. Vergr. 2000 d.

### Vereinigung der Gameten, erste Teilung.

Fig. 1. Vereinigung der Gameten mittels des Mundes. Vorderer Teil des halb männlichen Gameten<sup>1)</sup> noch nicht verändert.

Fig. 2. Halbweiblicher Gamet des oben gezeichneten Paares, um das Pigment in der vorderen Körperabteilung zu zeigen.

Fig. 3. Verlängerung des Micronucleus, der im halbweiblichen Gamet schon asymmetrisch ist. Fuchsinfärbung. Der Schlund ist in demselben Gamet über (nämlich ventral) den Micronucleus gestellt, er ist aber unten gezeichnet, um nicht die Kernstruktur zu decken. Krümmung des vorderen Teiles, im halb männlichen Gamet gut sichtbar.

Fig. 4. Verlängerungsstadium mit innerlichen Körnchen.

Fig. 5. Ähnliches Stadium.

Fig. 6. Späteres asymmetrisches Stadium. Färbung mit Eisenhämatoxylin und unvollständige Entfärbung.

Fig. 7. Ähnliches Stadium. Entfärbung stärker. Der Macronucleus war aber noch stark blau gefärbt.

Fig. 8. Verkürzungsstadium und Zerschneidung des Fadens.

Fig. 9. Verkürzung und Differenzierung chromatischer Körnchen.

Fig. 10. Späteres Stadium desselben Vorganges.

Fig. 11. Späteres Stadium, bei welchem die Körnchen sich zu Reihen ordnen.

Fig. 12. Chromosomenbildung mittels der Körnchenvereinigung.

Fig. 13. Vier gutgeformte Chromosomen.

Fig. 14. Die Chromosomen fangen an sich zu teilen.

Fig. 15. Chromosomenteilung beendet.

Fig. 16. Chromosomentrennung. Bildung der Tochterkerne aus beiden Gameten eines Paares. Diadenbildung.

Fig. 17. Veränderung des Chromatins bei den Tochterkernen. Beide rechte Kerne gehören zu dem halb männlichen Gamet und sind in ihrer reziproken Lage gezeichnet. Ebenso die anderen des halb weiblichen Gameten: der obere Kern ist nur der Lage wegen abgebildet, seine Struktur war nicht klar, weil der Macronucleus über ihm lag.

<sup>1)</sup> Wie es im VI. Kapitel gesagt ist, wird der rechte größere Gamet (links bei Figuren) als halb weibliches, der andere als halb männliches Individuum bezeichnet.

## Zweite Maturatiousteilung.

- Fig. 18. Verlängerungsstadium, etwas vorgehend im halbweiblichen Gamet.  
 Fig. 19. Späteres Stadium der Verlängerung.  
 Fig. 20. Vier Chromosomen, deren drei sichtbar sind. Im halbmännlichen Gamet einige chromatische Tropfen, die nicht selten in irgend welchem Stadium sind.  
 Fig. 21. Vierkerniges Stadium.

## Letzte Teilung und Befruchtung.

- Fig. 22. Verlängerungsstadium.  
 Fig. 23. Verlängerungsstadium mit mehr als einem verlängerten Kern.  
 Fig. 24. Die zwei Chromosomen beginnen sich zu teilen.  
 Fig. 25. Die Chromosomen quergeteilt.  
 Fig. 26. Ähnliches Stadium, Fuchsinpräparat. Im halbmännlichen Gamet war der Gamet nicht so gut orientiert, daß er deutlich gezeichnet werden konnte. Rechts unten ein sterbender Micronnucleus, und dann der Macronucleus.  
 Fig. 27. Chromosomentrennung durch ihre Scheidewand in den Kernen beider Gameten.  
 Fig. 28. Die Trennung der Tochterkerne ist fertig, so daß sich die migranten Kerne schon im gegenseitigen Gamet befinden.  
 Fig. 29. Kernvereinigung. Chromatische Tropfen, sterbende Micronucleen, zerstörte Schlundapparate.

## Tafel XVIII.

## Exconjugante.

- Fig. 30. Befruchtungskern in einem Exconjuganten.  
 Fig. 31. Befruchtungskern, der sich zu teilen anfängt.  
 Fig. 32. Chromatische Verlängerung für die Teilung des Befruchtungskernes.  
 Fig. 33. Letztes Stadium der Teilung des Befruchtungskernes.  
 Fig. 34. Zwei Kerne neben dem alten Macronucleus. Chromatische Tropfen.  
 Fig. 35. Ein Kern fängt an sich zu verändern, um zum Macronucleus zu wachsen.  
 Fig. 36—38. Stadien dieser Vergrößerung.  
 Fig. 39. Der neue Macronucleus in dem letzten Stadium der Zunahme. Der Micronucleus liegt nicht innen, sondern unten. Das ganze Tier sehr vergrößert.  
 Fig. 40. Der neue Macronucleus während der Vergrößerung. Fuchsinpräparat.  
 Fig. 41. Der neue Macronucleus, der kleiner wird. Es bilden sich mehr chromatische Teile.  
 Fig. 42. Die chromatische Teile bilden ein peripherisches Netz und einen inneren Körper.  
 Fig. 43. Stadium etwas später; Degeneration des alten sehr chromatischen Macronucleus.  
 Fig. 44. Der neue Macronucleus besitzt einen sehr deutlichen inneren Körper. Der alte sphärisch, ohne Körnchen.  
 Fig. 45. Der alte Macronucleus sphärisch, chromatisch. Der neue wie vorher.  
 Fig. 46. Oberflächliche Ansicht des äußeren chromatischen Netzes des neuen Macronucleus. Aus demselben Kern der vorigen Figur.  
 Fig. 47. Der neue Macronucleus wird immer mehr chromatisch. Degeneration der alten.

Fig. 48. Der neue Macronucleus fast fertig; der alte in der Form einer dicken chromatischen Masse.

Fig. 49. Der neue Macronucleus fast fertig; der alte in der Form eines Tröpfchens (oben).

Fig. 50. Abnorme Form mit zwei Micronucleen und zwei Macronucleen in Bildung. Der einzige Fall, den ich gefunden habe.

#### Wiederconjugationen.

Fig. 51. Ein Paar zweier Wiederconjuganten. Von der dorsalen Seite gesehen. Fuchsinpräparat.

Fig. 52. Ein Paar, bei welchem das weibliche Individuum allein wiederconjugant ist. Im halbweiblichen Gamet ist der Kern, der sich im Verlängerungsstadium befindet, in schlechter Orientierung gesehen, so daß er nicht deutlich gezeichnet werden konnte.

Fig. 53. Der halb männliche Gamet ist allein wiederconjugant (ganz seltener Fall).

Fig. 54. Wiedereconjugant; die Teilung des Befruchtungskernes der Wiederconjugation ist fertig.

Fig. 55. Ganz seltener Fall eines Exconjuganten, wahrscheinlich Wiedereconjuganten, der zwei neue Macronucleen bildet.

Fig. 56. Teilung des Micronucleus bei agamischer Scission.

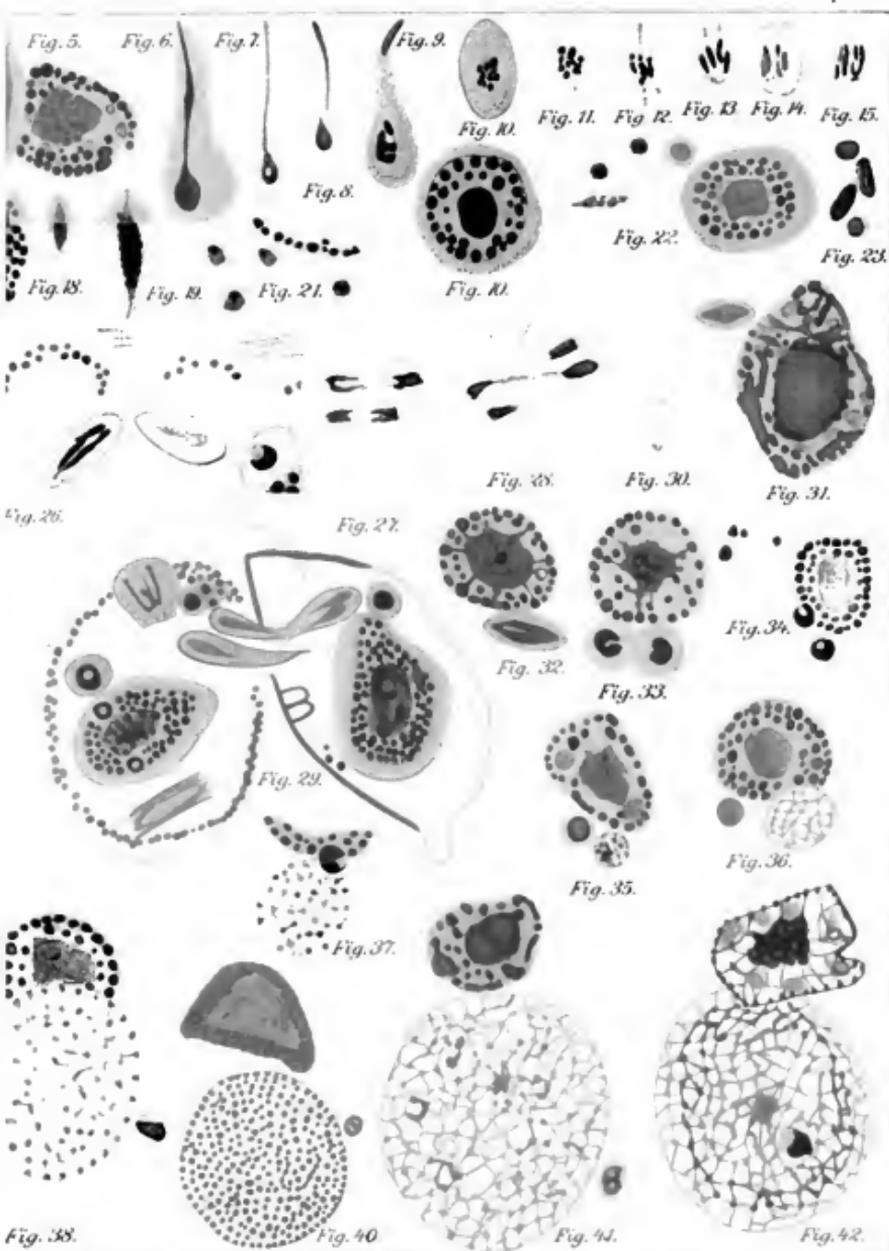
---

### Druckfehler-Berichtigung.

Nach der Korrektur der Druckproben ist in der ersten Abhandlung ein Fehler gemacht worden, den wir hier korrigieren wollen: die erste Linie der S. 208 ist an Kopf der vorigen Seite überzutragen.

---





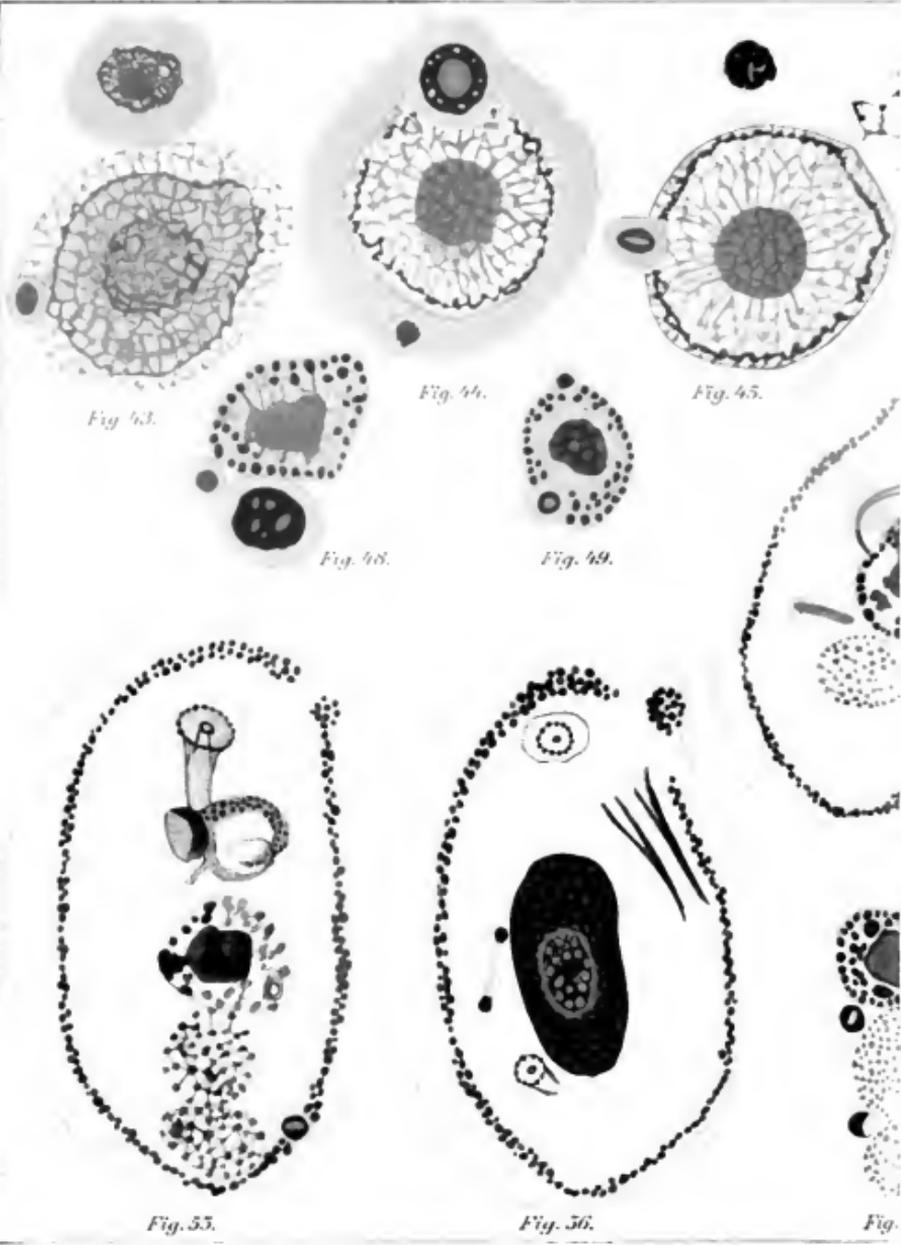


Fig. 43.

Fig. 44.

Fig. 45.

Fig. 46.

Fig. 47.

Fig. 55.

Fig. 56.

Fig.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [12 1908](#)

Autor(en)/Author(s): Enriques Paolo

Artikel/Article: [Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der](#)

[Infusorien. 213-276](#)