

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.

Der Einfluß der Umwelt auf Macronucleus und Plasma von *Stentor coeruleus* EHRBG.

Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Kernplasmabeziehungen.

Von

Dr. Hans-Adam Stolte.

(Hierzu 10 Tabellen und 30 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	344
Vorbemerkungen	345
Das Ausgangsmaterial	346
A. Experimenteller Teil	347
a) Der Macronucleus	347
b) Das Plasma	359
c) Der Teilungsvorgang	366
B. Theoretischer Teil	377
a) Die Kernplasmabeziehungen	377
b) Literaturbesprechung	382
Literaturverzeichnis	387

Einleitung.

Als RICHARD HERTWIG zu Beginn des Jahrhunderts seine Kernplasmatheorie formulierte, gab er der Frage nach den Beziehungen dieser beiden Zellbestandteile, die seit KLEBS' (1887), HOFERS (1888)

und KORSCHOLT's (1889) Untersuchungen das Interesse der Biologen wachgehalten hatte, einen tieferen Sinn durch die Annahme einer konstanten Relation der Zellkomponenten und der Zellteilung als einer Regulation der Relationsstörungen. Eine Anzahl seiner Schüler versuchte diese Theorie durch Untersuchungen an Infusorien auf eine exakte Grundlage zu stellen, so KASANZEFF (1901), POPOFF (1907, 1908—10), RAUTMANN (1909) und ALLESCHER (1912), während in noch größerem Maßstabe an Metazoen analoge Untersuchungen vorgenommen wurden. Es seien hier nur die Namen BOVERI, CONKLIN, ERDMANN, GODLEWSKI, KOEHLER und MARKUS genannt; in jüngster Zeit hat O. HARTMANN (1917, 1918, 1919 a, b, c) das Verhältnis von Kern, Plasma und Nucleolus im Temperaturexperiment mannigfaltig untersucht, verwandte dafür aber nur diesen einen Faktor, während RICHARD HERTWIG (1908) in programmatischer Weise zur Begründung seiner Theorie die experimentelle Prüfung der Wirksamkeit aller Faktoren forderte.

Merkwürdige Formen des blauen Stentors, auf die mich Herr Prof. SCHLEIP hinwies, veranlaßten mich, dem Teilungsvorgang und seinen Bedingungen bei diesem Heterotrichen meine Aufmerksamkeit zu schenken. Es stellte sich bald heraus, daß Großkern und Plasma ebenfalls den Änderungen des Milieus weitgehend nachgeben. Hier hatte also die Untersuchung einzusetzen, sollte der Teilungsvorgang verstanden werden. In einem letzten Abschnitt mußten dann die Beziehungen zwischen Kern und Plasma erörtert werden.

Vorbemerkungen.

Das Material stammte aus einem Tümpel von einigen Quadratmetern Oberfläche in der Nähe Würzburgs, der durch Quellzufluß am Grunde den sauerstoffbedürftigen Stentoren gute Lebensbedingungen bot. Nach langen Bemühungen stellte die folgende Kulturmethode „normale“ Bedingungen dar: in Zimmermannschalen wurden zu einigen ccm Aquariumwasser mehrere Pipetten Kahlhaut eines Salataufgusses vermischt mit etwa demselben Quantum einer in Knopflösung gezüchteten Grünalge gegeben. Alle anderen Methoden konnten keine normalen Nährmedien liefern, da gewöhnlich ein oder mehrere zum normalen Milieu notwendige Faktoren bei ihnen fehlten. Es waren das:

Liebig's Fleischextraktlösung 0,025—0,05 Proz. für Objektträgerkulturen,

$\frac{1}{20}$ n-Ringerlösung,

Einprozentige Kartoffelstärke,

Strohaufguß, brauchbar vom 3.—7. Tage bei 15° C,

Colibakterien-Colpidium + 1 Proz. Pepton + 1 Proz. Traubenzucker („zweigliedrige Reinkultur“ nach OEHLER (1920)).

Zur Färbung wurde Boraxkarmin verwendet, das durch kräftige Differenzierung dem Plasma möglichst wieder entzogen wurde, wodurch Großkern sowohl wie Kleinkerne sich in den Totalpräparaten deutlich abhoben. Schnittpräparate wurden mit Hämalaun und DELA-FIELD's Hämatoxylin gefärbt.

Das Ausgangsmaterial.

Die Beobachtung im Freien ließ auffällige Größenvarianten des Plasmas und des Großkerns erkennen. Verschiedene Autoren konnten bei Infusorien mehrere Lokalarassen feststellen und so lag es nahe, auch in den großen und kleinen Stentoren verschiedene Rassen zu erblicken, wie das auch GRUBER (1892) und ALLESCHER (1912) getan haben. In der Folge stellte sich allerdings der Sachverhalt als wesentlich anders heraus; deshalb konnten in dem Freilandmaterial nur immer die größten Formen verglichen werden, während die kleinen unberücksichtigt bleiben mußten. Das Experiment überzeugte mich, daß selbst auf engstem Raume die Außenfaktoren so verschieden sein können, daß sie sich in Form und Verhalten des Kulturmateri als widerspiegeln. Solche Änderungen haben aber nur den Charakter einer Modifikation. Ich möchte schon an dieser Stelle bemerken, daß den Fragen der Variabilität und Vererbung in dieser Arbeit nicht nachgegangen werden soll. Das verbietet schon die Methode, die das Einzelindividuum in den Vordergrund der Untersuchung stellt.

Die jahreszeitlichen Unterschiede des Freilandmaterials waren in die Augen springend:

4. Dez. 1920. Nur noch eine dünne Eisschicht nach längerer trockener Kälte, bedeutende Größenunterschiede des Materials. „Großkernsegmentzahlen“ größter Formen: 8, 5, 7, 8, 8, 7, 8, 10, 4, 6, 10 (Fig. 1).

31. Mai 1921. Segmentzahlen größter Formen: 12, 16, 11, 11 (Fig. 2).

12. Juli 1921. Sehr heiße Tage, ca. 30° C, Tümpel sehr wasserarm mit reicher Algenflora und Fauna. Segmentzahlen größter Formen: 14, 13, 9, 18, 13, 14, 15, 9, 8, 15, 6, 9, 10 (Fig. 3).

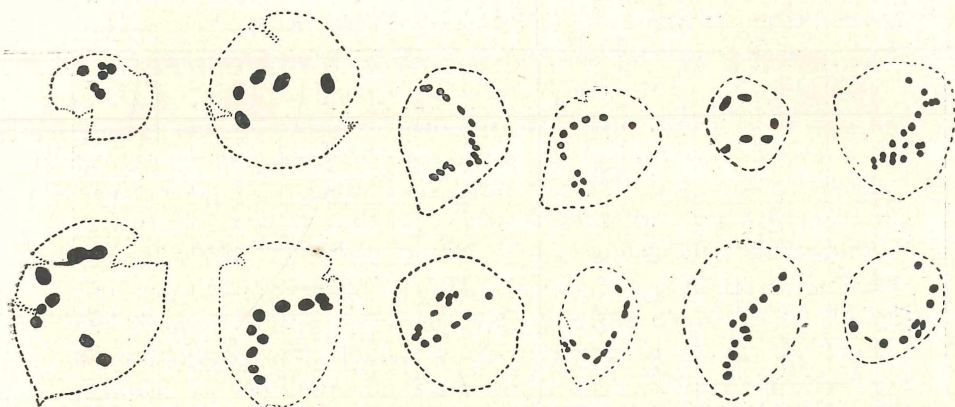


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

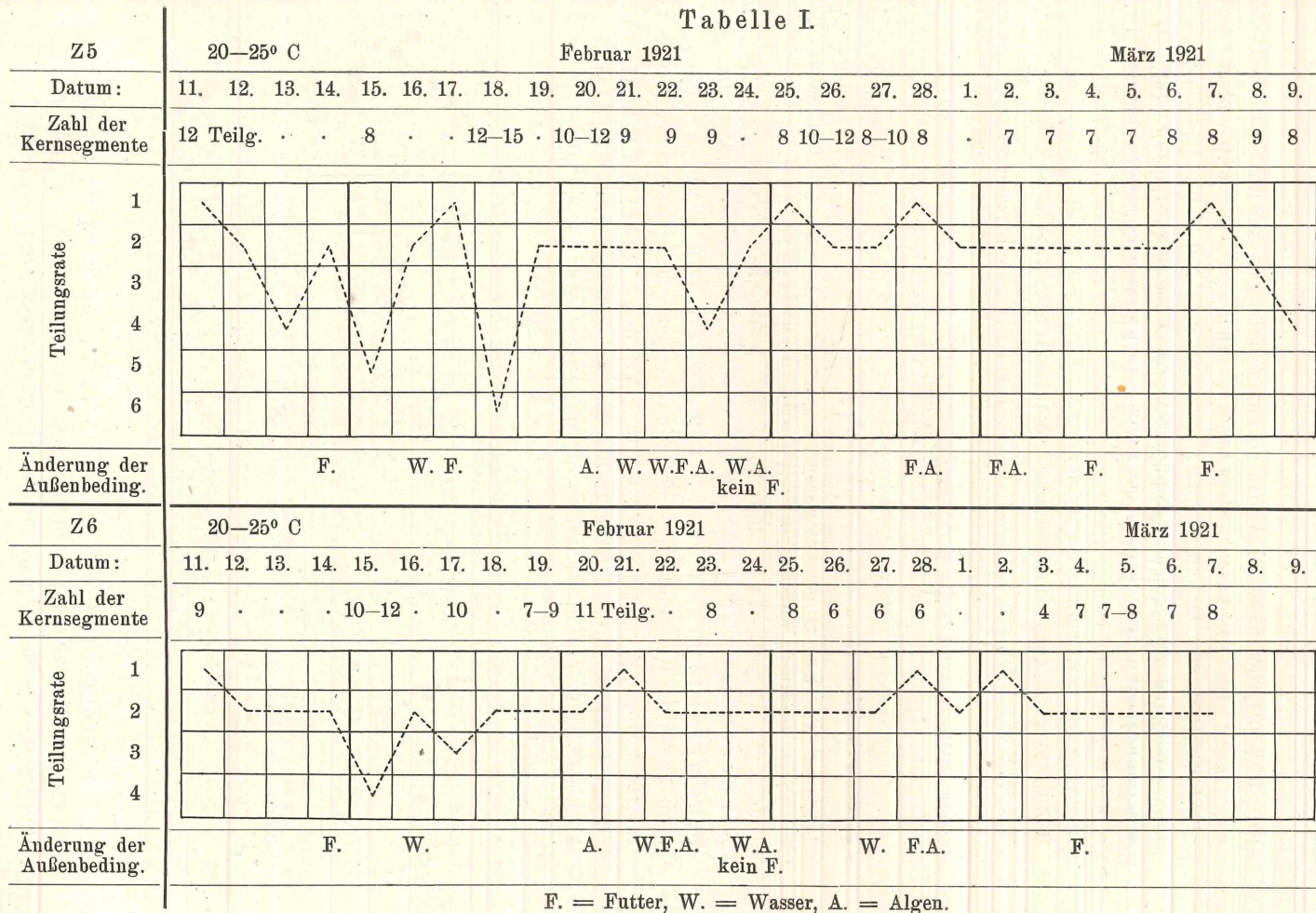
Wir stellen also fest, daß in erster Linie die Anzahl der Großkernsegmente in den verschiedenen Jahreszeiten erheblich variieren. Ein Blick auf Fig. 1—3 läßt aber noch andere Schwankungen der Zellbestandteile erkennen. Wir beobachten eine wechselnde Größe der einzelnen Kernsegmente wie auch Verschiedenheit in der Gestalt des gesamten Großkerns. Bedeutend ist auch der Unterschied in der Größe des Plasmakörpers. Beobachtungen in dieser Richtung machten mit der Tatsache verschiedener Größe der Teilprodukte und mit der wechselnden Struktur des Plasmas bekannt.

A. Experimenteller Teil.

a) Der Macronucleus.

Die wechselnde Zahl der Macronucleussegmente war auch früheren Untersuchern bereits aufgefallen. STEIN (1859) gibt Schwankungen von 4—13, BÜTSCHLI (1887—89) von 4—20 Segmenten an, JOHNSON (1893) die Werte 9—20. Erst PROWAZEK (1904) geht auf die Ursachen dieser Schwankungen ein. Er stellte fest, daß Hunger die Zahl der Großkernsegmente vermindert. Auch gibt er Kurven der Segmentzahlen bei verschiedener Temperatur an, aus denen hervorgeht, daß bei 25° C die Werte kleiner sind als bei 15° C. Er schließt daraus auf eine höhere Chromatinresorptionsfähigkeit des

Tabelle I.



Plasmas bei höherer Temperatur im Sinne RICHARD HERTWIG's. ALLESCHER berichtet in ihrer Arbeit über den Einfluß der Gestalt des Kernes auf die Größenabnahme hungernder Infusorien von *Stentor*-Kernen, deren Segmente im Hunger auf 5—6 reduziert wurden, bei Ausgangswerten von 19—21. Reduzierte, kaum mehr sichtbare Großkernglieder wechseln oft mit gut ausgebildeten regelmäßig ab (siehe Abbildung bei ALLESCHER).

In meinen Kulturen fand ich die Beobachtung bestätigt, daß Reduktion und Vermehrung der Großkernglieder der Menge der zugeführten Nahrung parallel läuft. Ich will hier nur ein Beispiel aus der Kultur Z anführen, einer Einzelkultur von 8 Klonen, von denen Z5 und Z6 in der Tabelle I dargestellt sind. Sie wurden in der Hauptkulturmethode gehalten: Salataufguß + Algen. Die Menge des Futters sowie die Temperatur konnten nicht von kleinen Schwankungen freigehalten werden. Trotzdem ist aus der Tabelle deutlich zu ersehen, daß Segmentzahl und Teilungsrate bei neuer Futterzufuhr eine Vergrößerung erfahren. So schwanken in Z5 die Segmentwerte von 7 bis 12—15 und in Z6 von 4 bis 10—12. Die Näherungswerte ergaben sich aus der Lebendbeobachtung, da die mit Futter vollgestopften Stentoren nur schwer die Macronucleussegmente erkennen lassen; deshalb war oft überhaupt ihre Zählung unmöglich. Die Werte der Tabelle I sind nun keineswegs extrem, sondern geben nur die Werte des fortgeführten Teilproduktes an, während die übrigen abgetötet wurden. Auf ihre Großkernsegmentzahlen komme ich bei anderer Gelegenheit zu sprechen. Wie die Zunahme so ist auch die Verminderung der Segmentzahl aus Tabelle I abzulesen, nachdem die Kulturen einige Tage ohne Futter gelassen wurden. Dabei kommt es vor, daß die Wirkung erst nach einigen Tagen sich bemerkbar macht. Die ungleiche Änderung in den Parallelkulturen ist erklärlich wenn wir bedenken, daß die Qualität des Futters nicht genau zu bestimmen und die Quantität nicht immer gleichmäßig zu verteilen war. Diese Unregelmäßigkeiten glaubte ich vermeiden zu können bei Kultur in Fleischextraktlösung nach WOODRUFF auf Objektträgern. In der bekannten Konzentration von 0,025 Proz. hatte diese Methode den Charakter einer Hungerkultur, während 0,05 Proz. die obere Grenze der möglichen Konzentration darstellte. Etwa jeden dritten Tag wurde die Lösung übergekocht, eine Impfung mit einer Bakterienart fand nicht statt, so daß also nur die Bakterien als Futter zur Verfügung standen, die bei der unsterilen Behandlung sich in der Flüssigkeit entwickelten. Erwähnenswert

ist die Tatsache, daß oft am Fuß der Stentoren eine Bakterienkultur beobachtet wurde, die allen Waschpassagen trotzte und in der neuen Nährflüssigkeit sofort für Bakterien sorgte. In diesem Falle fanden die Stentoren oft völlig ausreichende Ernährungsbedingungen. Aus der Gruppe unter solchen Bedingungen gehaltener Zuchten möchte ich die Kultur R erwähnen: Außergewöhnlich kleine Freilandformen (RS mit 2, RT mit 4 Großkernsegmenten, Länge etwa 147 μ) wurden ab 8. Dez. im Objektträger mit WOODRUFF'scher Fleischextraktlösung gezüchtet: Die Änderung der Macronucleusteile zeigt die Zusammenstellung. Besonders bemerkenswert ist es, daß die Versuchstiere sich nicht teilten, obwohl aus der Vergrößerung des Macronucleus auf günstige Lebensbedingungen geschlossen werden muß. Die Länge des Tieres stieg auf das Vierfache des Ausgangsmaßes. Bei alledem waren diese kleinen Formen sehr empfindlich und hielten sich nicht sehr lange. Immerhin ist bei RS wie bei RT eine Vermehrung der Kernsegmente um das Doppelte erzielt worden:

Tabelle II.

	8. 12.	9. 12.	10. 12.	11. 12.	12. 12	13. 12.	14. 12.	
RS:	2(F) ¹⁾	4—5	5—6(F)	5—6	4—5	5,5	7—5,5	
RT:	4	—	5	—	6	6	6	
	15. 12.	16. 12.	17. 12.	18. 12.	19. 12.	20. 12.	21. 12.	
RS:	6—7	3—4	3	verloren gegangen				
RT:	6	7	6	6	7	7	7	
	22. 12.	23. 12.	24. 12.	25. 12.	26. 12.	27. 12.	28. 12.	29. 12.
RT:	7	7	11	11	11	11	9	+

¹⁾ F = Futterwechsel.

Schließlich sei noch ein Beispiel dafür angeführt, daß Abkömmlinge eines Ausgangstieres unter verschiedenen Ernährungsbedingungen eine unterschiedliche Kernsegmentzahl aufweisen, daß also wechselnde Kerngröße nicht Rassenunterschiede bedeuten. Kultur VIII, ein Stentor am 11. Nov. 1920 mit 0,025 Proz. Fleischextraktlösung angesetzt, teilte sich in einem seiner Abkömmlinge am 4. Dez. in zwei Tochtertiere. Hatte das Muttertier 13 Segmente, so gibt das Protokoll für Tochtertier a „zahlreiche“ Segmente an, also etwa soviel wie das Muttertier, für b 10 Segmente. Am 10. Dez. wird a in neue, b in alte Bouillon gebracht. Am 12. Dez. hat a 8—9, am 14. Dez. 5 große Segmente, während b folgende Werte zeigt: 12. Dez.: 15, 14. Dez.: 13 oder 14, 15. Dez.: 15, 17. Dez.: 13—14, 18. Dez.: 15—16, 19. Dez.: 12, 20. Dez.: 12 bis 13. Dazu

sei bemerkt, daß vom 17. Dez. ab 0,05proz. Bouillon an b gefüttert wurde. Hier zeigt sich, daß die alte Fleischbrühe und die stärkere Konzentration dem Stentor die Anlage eines größeren Macronucleus ermöglichte als die neue noch nicht so stark von Bakterien infizierte Bouillon. Diese Beispiele mögen genügen zur Bestätigung einer Tatsache, die schon mehrfach in der Literatur in demselben Sinne gedeutet wurde. Abbildungen des Endzustandes der beiden Tochterindividuen a u. b (Fig. 4, 5) mögen die Ausführungen beschließen.

Aus diesen Beobachtungen ist zu folgern, daß jedem Nahrungsquantum eine bestimmte Anzahl Großkerne entspricht, wie nicht nur ein Vergleich der Freilandstentoren im Winter und im Sommer bestätigt, sondern auch meine Kulturen deutlich machen (Durchschnittswert während des Winters 8–9 Segmente, im Sommer etwa 12). Man muß annehmen, daß die geringsten Segmentzahlen im Winter bei schmaler Kost zu finden sind. Daß dem so ist, zeigt Kultur RS, ein Freilandstentor mit zwei Segmenten. Stentoren mit nur einem Segment wurden ebenfalls beobachtet, im Experiment auch im Sommer. Diese Formen mit geringer Kernmasse sind äußerst empfindlich und gedeihen wohl nur unter engbegrenzten Bedingungen, im Gegensatz zu größeren Formen aber auch bei Futtermangel. Ihre Entstehung verdanken sie anderen Ursachen, nämlich einem degenerativen Prozeß des Plasmas. Extrem hohe Werte finden sich im Freien natürlich nur im Sommer, wo reiche Nahrungsquellen zur Verfügung stehen: die Zahl der Segmente schwankt dann um 20. Es mag wundernehmen, daß an dieser Stelle nie von Temperaturwirkungen die Rede ist. Ich bin aber auf Grund früherer Untersuchungen zu der Überzeugung gelangt, daß dieser Faktor zu komplex ist und in Teilfaktoren zerlegt werden muß.

Ist man aber nun überhaupt berechtigt, die Segmentzahlen verschiedener Individuen untereinander zu vergleichen, wo doch offensichtlich die Größe des einzelnen Segments bei wechselnden Bedingungen außerordentlich schwankt? Mit anderen Worten: müssen die Mengen an Macronucleussubstanz miteinander verglichen werden oder stellt jedes Großkernglied eine Einheit dar, gleichgültig welche Menge von Kernsubstanz sie aufweist?

Eine Antwort darauf gibt die Beobachtung möglichst normaler Teilungsvorgänge. Sie zeigt, daß die Tendenz besteht, den Tochtertieren die gleiche Anzahl von Großkernsegmenten mitzugeben, wie sie die Mutter besaß, z. B. (s. Tab. III):

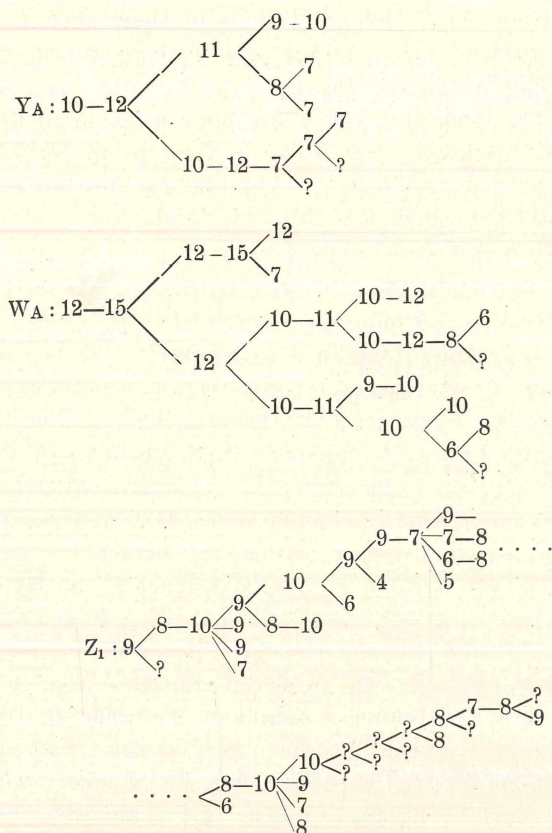


Fig. 4.



Fig. 5.

Tabelle III.



Kerneinheiten sind also wohl trotz verschiedener Masse vergleichbar, denn zwei Tochtertiere bekommen von der Mutter durchschnittlich die gleiche Anzahl Segmente mit, bei Zweiteilung im ganzen natürlich nur die Hälfte der mütterlichen Kernmasse. Von der Zahlenkonstanz scheinbar abweichende Resultate zeigen, näher betrachtet, daß zwischen zwei Teilungen der Großkern an Segmentzahl zu- oder abgenommen hat oder daß die Teilung des Macronucleus ungleich verlief, ein Vorgang, der uns später beschäftigen wird. In den in Tabelle III angeführten Kulturen sind beide Erscheinungen zu beobachten. Sind wir also berechtigt, große und kleine Macronucleusglieder zu vergleichen, so fordern ihre Größenunterschiede eine Erklärung.

Betrachten wir nochmals das Freilandmaterial: im Winter sind offenbar die Großkerne erheblich voluminöser als im Frühjahr und

Sommer. Die gleiche Erscheinung übermäßig vergrößerter Kerne findet sich aber auch in allen Momenten der „Depression“, von CALKINS zuerst beschrieben und auch bei *Stentor* häufig von mir beobachtet. Ehe ich jedoch näher darauf zu sprechen komme, müssen wir ausführlicher auf die verschiedenen Möglichkeiten des Kernwachstums bei *Stentor* eingehen.

Der rosenkranzförmige Kern von *Stentor coeruleus* besteht aus einer Reihe perlförmiger stark färbbarer Chromatingebilde, die durch eine Membran, die nur schwach sich mit den üblichen Kernfarbstoffen tingiert, zusammengehalten werden. In der normal funktionierenden Stentorenzelle liegt der Rosenkranz diagonal in Richtung der größten Plasmaausdehnung gestreckt, die Perlen in ungefähr gleichem Abstand voneinander (Fig. 6). Eine Vermehrung der Kernsubstanz kann offenbar an zwei Stellen einsetzen: an den Gliedern selbst durch Wachstum oder durch Teilung einzelner Glieder sowie durch Neubildung von Perlen an den Enden der Perlschnur. Diese Wachstumsformen wurden häufig beobachtet (Fig. 7, 8, 9).

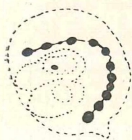


Fig. 6.

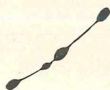


Fig. 7 (schematisch).

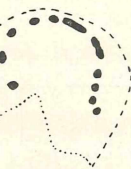
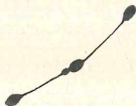


Fig. 8.

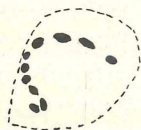


Fig. 9.

Die erstere Art der Kernsubstanzvermehrung wird zwischen jeder Teilung beobachtet, da ja normalerweise die Masse des Kerns auf das Doppelte vermehrt werden muß, die letztere ist als Zeichen des Anbauwachstums anzusehen. Neue Perlenbildung führt dann oft zu Kernen mit umgeschlagenen Enden, in extremen Fällen zu zwei parallelen Perlreihen (Fig. 5), Zustände, die nach Teilung niemals mehr zu beobachten sind. Solche doppelten Kernsegmentreihen traten in den Fleischextraktkulturen öfter auf. Hungerkulturen fallen immer durch die geringe Zahl der Kernsegmente auf, die gewöhnlich auch von einem kleinen Plasmakörper umgeben sind. Die einzelnen Segmente liegen je nach der Plasmamenge mehr oder weniger weit voneinander getrennt, verbunden nur durch Strecken der Kernmembran, die manchmal noch Anzeichen geschwundener Segmente in Form leichter Verdickungen erkennen läßt (Fig. 10 a, b). Auch die Entstehung neuer Segmente nach Hungerzuständen können wir beobachten. Entweder wachsen die

Reste früherer Macronucleusglieder wieder heran oder es trennt sich ein großes Segment in zwei in einem einfachen Durchschnürungsvorgang. Diesen Vorgängen bei Nahrungszufuhr entsprechen bei Abnahme der Futtermenge entgegengesetzte, also: Schwinden einzelner Knoten und Verschmelzung zweier Segmente in eines (Fig. 7 a, b).

Diese Zeilen mögen genügen zum Verständnis in der Funktion begründeter Kernveränderungen. Weshalb schwindet nun aber ein-

mal ein Knoten an seiner ursprünglichen Stelle und im anderen Falle wandert die Chromatinsubstanz hinüber zum nächsten Segment? Schon BÜTSCHLI hat in seinem Infusorienwerk (1887 bis 1889) eine vergleichende Betrachtung über die verschiedenen

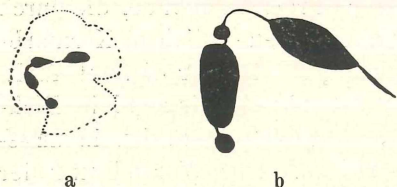


Fig. 10. Comp. Oc. 4, Obj. 7 (LEITZ).

Grade der Differenzierung bei den Großkernen der Infusorien an- gestellt und sieht in dem rosenkranzförmigen verschiedener *Stentor*- Arten den höchsten Grad der Differenzierung, weil hier der innigste Konnex zwischen Kern und Plasma durch eine bedeutendere Oberflächenvergrößerung gegenüber dem kompakten Kern erreicht ist. Diese letztere Form als in gewisser Weise primitivste anzusehen sind wir wohl berechtigt durch die Tatsache, daß bei jeder Teilung der *Coeruleus*-Kern vorübergehend die kompakte Form annimmt und gewissermaßen ein primitiveres Stadium rekapituliert. Aus diesem kompakten Stadium geht der neue Rosenkranz normaler hervor (Verschwinden der umgeschlagenen Enden!). Trotzdem aber zu diesem Zeitpunkt ein gewisser Ausgleich von Gestaltabnormitäten statthat, bleibt die besondere Großkernform bestehen und dies beweist, daß eine Abhängigkeit von Kräften vorliegt, deren Sitz außerhalb des Kernes liegt. Ich werde den Beweis antreten, daß diese Abhängigkeit in der Struktur des Plasmas zu suchen ist, die die Form, d. h. die Größe der Segmente und ihren Abstand voneinander bedingt.

Das *Stentor*-Plasma ist normalerweise großvakuolig und wird unter Hungerwirkung schnell stärker vakuolisiert. Nun läßt sich auf Schnittbildern feststellen, daß nur im Hyaloplasma Kernsubstanz eingelagert ist. In dem Maße der Vakuolisierung müssen also an den Stellen, wo Vakuolen liegen, Großkernsegmente schwinden und es entstehen so die unregelmäßigen Perlschnuren der Hungerform. Näher kann ich darauf erst bei Besprechung des Plasmaverhaltens eingehen. Ich wollte hier nur auf die Abhängigkeit gewisser Macro-

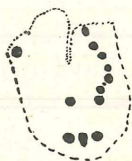
nucleusveränderungen hinweisen, die dadurch erst verständlich werden. Besteht zwischen Struktur des Plasmas und Größe der Kernsegmente eine so enge Beziehung, so ist die wechselnde Kernform ebenso wie die Plasmastruktur milieubedingt.

R. HERTWIG (1902, 1903), KASANZEFF (1901), WALLENGREN (1902), POPOFF (1907, 1908—10), ENRIQUES (1912) u. a. kamen zu der Überzeugung, daß die Vergrößerung des Kernes der Ciliaten durch Hunger wie durch Depressionszustände infolge zu reichlichen Futters in abnorme Bahnen gedrängt werde. Es war deshalb zu untersuchen, ob etwa Hunger oder Depressionen als die bewirkenden Faktoren bei Größenzunahme des *Stentor*-Kernes anzusehen seien, soweit diese nicht durch die oben erwähnte Relation erklärt wurde. Ich sagte schon, daß das normale Kernwachstum ohne Neubildung von Segmenten zwischen zwei Teilungen zur Verdoppelung der Chromatinmasse führen muß, da die Tendenz besteht, den Tochtertieren dieselbe Segmentzahl und die halbe Kernmasse des Muttertieres zu übertragen. Nun ist aber die Teilungsrate sehr wechselnd, wie uns Tabelle I zeigt, und wenn wir auch annehmen müssen, wie im dritten Abschnitt auseinandergesetzt werden wird, daß bei beschleunigter Teilung ein ebenso beschleunigtes Kernwachstum stattfindet, so wäre es andererseits gewagt behaupten zu wollen, daß bei Herabsetzung der Rate oder wenn Teilungsvorgänge überhaupt sistiert werden, das Kernwachstum nun ebenfalls stillstehe. Und in der Tat geht das Kernwachstum weiter, nur meist langsamer, da dieselben Bedingungen, die die Teilungsrate herabsetzen, auch häufig das Kernwachstum hindern. Man findet also in Kulturen mit niederer Teilungsrate häufig vergrößerte Kerne (Fig. 4, 5, 11). Diese Vergrößerung kann aber auch andere als äußere Ursachen haben und ohne schon an dieser Stelle das ganze Problem der Kernplasmabeziehungen aufrollen zu wollen, möchte ich an R. HERTWIG's Ansicht erinnern, daß eben gerade durch die unterdrückte Teilung der Kern in den Depressionszustand kommt und sich über die Norm vergrößert. Das wäre auch ein Hinweis, daß es sich bei dieser gleichmäßigen Vergrößerung des ganzen Kernes um das Teilungswachstum handelt im Gegensatz zu dem davon verschiedenen funktionellen Wachstum, der Neubildung von Segmenten. Beide Modi, qualitativ verschieden, würden hier an verschiedenen Stellen des Macronucleus vor sich gehen und damit deutlicher als bei den Versuchsobjekten HERTWIG's und seiner Schüler, Infusorien mit kompakten Kernen, erkennbar sein. Einen Einblick in die Ursachen der Kernschwellung (= Teilungswachstum) gewann ich durch die

wechselnde Versuchsanordnung meiner Kulturen. Es ergab sich mit aller Deutlichkeit, daß Kulturen, denen genügend Sauerstoff zugeführt wurde, die Erscheinung abnorm vergrößerter Kerne niemals zeigten (Fig. 12). [Es handelt sich bei den Abbildungen



Fig. 11.



a



b



c

Fig. 12.

um Exemplare der Kultur Z: 12a ist ein Beispiel für den Zustand des Macronucleus bei Beginn der Kultur (12. Febr. 1921), 12b für den Endzustand am 6. März 1921, nachdem diese Kultur seit 27. Febr. ohne Futter und Algen blieb. 12c gibt ein Bild vom Endstadium einer anderen Teilkultur (10. März 1921), die mit Ausnahme von 3 Tagen (ohne Futter, aber mit Algen) unter normalen Bedingungen lebte. Die Wirkung ist offensichtlich: Während 12b durch Futter- und Algenmangel in einen Depressionszustand geraten ist, ist bei 12c am Macronucleus keinerlei Schädigung zu bemerken. Der kleinere Plasmakörper weist darauf hin, daß die Futtermenge geringer ist, als unter natürlichen und Ausgangsbedingungen (12a)]. Dagegen kamen meine ersten Kulturen sämtlich nach Tagen oder höchstens einigen Wochen zum Stillstand unter typischen Depressionserscheinungen, d. h. trotzdem die Stentoren vollgestopft mit Nahrung waren (*Colpidium* u. a.) teilten sie sich nicht mehr, der Plasmakörper wurde kleiner und der Macronucleus blieb im alten Zustand oder vergrößerte sich. Auch Wasserwechsel konnte den Depressionszustand nur verzögern, nicht verhindern. Dagegen fehlten nicht nur bei Z, sondern bei allen algenführenden Kulturen die Depressionserscheinungen und wo sie mangels genügender Algenzufuhr auftraten, konnten sie schnell durch Erneuerung dieser Sauerstoffspender beseitigt werden. Nur selten kamen die Teilungsvorgänge zum Erlöschen. Sie erwiesen sich, wie später darzulegen ist, durchaus abhängig vom Sauerstoffgehalt des Mediums. Ich möchte diese wichtigen Verhältnisse an einigen Kulturprotokollen demonstrieren, muß aber diese weitläufigen Listen in zusammengezogener Form wiedergeben, da es sich nur um einen Unterschied der Gruppen WXY und $W_A X_A Y_A$ handelt, nämlich um Algenzugabe bei der A-Gruppe.

Tabelle IV.

Bezeichnung der Kultur	W	X	Y	W _A	X _A	Y _A	Teilkultur von X _A
Kulturdauer	5. 1.—18. 1.	5. 1.—18. 1.	5. 1.—16. 1.	5. 1.—15. 2.	5. 1.—8. 2.	5. 1.—28. 1.	5. 1.—24. 2.
Durch Fixierung unterbrochen oder ausgestorben	Fix.	+	Fix.	+	+	Fix.	Fix.
Gesamtzahl der Teilungen	8	9	6	53	43	24	61
Zuchttemperatur	Zimmertemperatur						ca. 20° C.
Schwankungsgrenzen der Segmentzahl	6—10	6—10	6—11	0—20	5—14	2 oder 4 bis 15	5—12
Abgestorbene Exemplare während der Zucht	5	5	3	12	6	4	5

Die Gesamtzahl der Teilungen ist in der A-Gruppe unverhältnismäßig viel größer als in der ohne Algen, wenn man berücksichtigt, daß die Teilprodukte zur Hälfte sofort nach der Teilung ausgeschaltet wurden, um die Kultur nicht so stark anwachsen zu lassen. Der Unterschied in der Zahl der Teilungsschritte als Anzeichen fehlender depressiver Erscheinungen bei den A-Kulturen scheint mir die wichtigste Tatsache dieser Gegenüberstellung.

Noch einleuchtender sind die Resultate bei der Kultur Z. Hier wurde besonderer Wert auf gleichmäßige Bedingungen gelegt, um Depressionszustände, die bei den vorher besprochenen Kulturen sich in ungleichen Teilungen und Teilungshemmung äußerten, zu vermeiden. Es bleiben deshalb auch Depressionen von längerer Dauer aus: Die Rate des Teilungsvorgangs, der für die Zuchttemperatur von ca. 20° C normalerweise sich in 24 Stunden wiederholen müßte, ist zeitweise, wenn neues Futter gegeben wurde, bedeutend höher und nur in ganz wenigen Fällen unterbleibt einmal die Teilung über 24 Stunden.

Wie Tabelle V beweist, sind die Segmentzahlen im Durchschnitt für alle acht Kulturen gleich, obwohl die Ausgangswerte 9 und 12 betrugen. Es handelt sich also bei den verschiedenen Segmentzahlen nicht um Rassen, sondern um verschiedene Milieubedingungen, auch im Freien. Gegenüber den stark variierenden Werten der Zuchten W-Y und W_A-Y_A sind hier extreme Segmentzahlen sehr selten und finden ihre äußersten Grenzen mit 4 und 16 Kernsegmenten, ein Beweis für gleichmäßige Sauerstoff-

Tabelle V.

Segment- zahl :	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Ausgangs- werte
Z ₁ :	1	2	3	7	3	13	2							9
Z ₂ :		1	2	4	4		2	1						12
Z ₃ :		1	1	4	7	4	6	1	3				1	12
Z ₄ :	1			1	5	1	5	1			2	1		12
Z ₅ :		4	1	6	12	3	2	2		2				12
Z ₆ :	1	3	6	2	8	2	4	2						9
Z ₇ ^a :			1	1	5	5	2							12
Z ₇ ^b :			2	4	4	6	1	3						6
Z ₈ :	1		1	1	2		2	3	2					12
Summe :	4	11	17	30	50	34	26	13	5	2	2	1	1	

zufuhr. Das Auftreten depressiver Kernveränderungen erklärt sich aus der zeitweiligen Abänderung der Zuchtbedingungen (s. Fig. 12). Jedenfalls machen die Z-Stentoren den Eindruck durchaus lebenskräftiger und keinerlei Schädigungen ausgesetzter Formen. Anders die W-Y-Zuchten, bei denen Algen fehlten. W kam nur bei einem Abkömmling über die dritte Teilung hinaus, nach der fünften werden die üblichen Anzeichen der Depression sichtbar: Kernvergrößerung bei dichter Ansammlung von Futterorganismen im Plasma (Fig. 13).

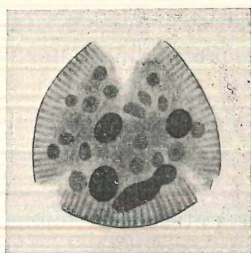


Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.

Etwa ebenso verhält sich Y. Die Kultur endet nach vier Teilschritten in Formen, die durch wenige sehr große Macronucleusglieder ausgezeichnet sind (Fig. 14). In abgeschwächtem Maße bietet sich uns ein ähnliches Bild bei Betrachtung der A-Kulturen. Hier war die Algenzugabe noch unregelmäßig. Die Zahl der Teilungsschritte ist gestiegen (Tab. IV) aber die Teilungsrate bleibt niedrig und die Kerne zeigen eine schwache Vergrößerung.

Vom gleichen Ausgangstier abgezweigte Wärmekulturen besitzen noch etwa einen halben Monat später normale Macronuclei und teilen sich lebhaft (Fig. 15). Dieses Verhalten war außergewöhnlich und fand bei späteren Versuchen eine Erklärung in der

Tatsache, daß in hoher Temperatur die Algen abstarben und für die Futterbakterien einen vorzüglichen Nährboden abgaben.

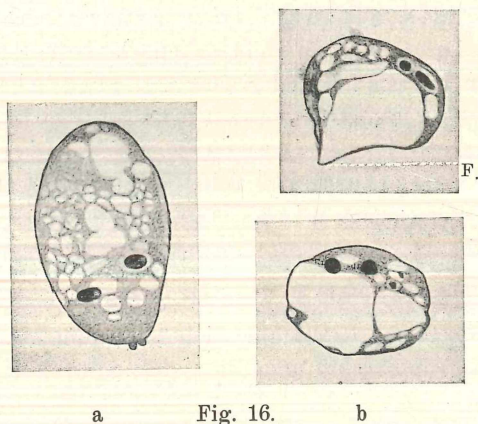
Alle diese Beispiele geben aber noch keinen Einblick in die kausalen Zusammenhänge der Kernveränderungen. Die schon früher aufgedeckte Beziehung zwischen Kern- und Plasmastruktur läßt vermuten, daß eine Betrachtung der Milieueinflüsse auf das Plasma die Kenntnis der Wechselwirkung zwischen beiden Komponenten erweitern wird.

Überblicken wir nochmals das Resultat unserer Kernuntersuchung, so läßt sich zusammenfassend sagen: Außenbedingungen verändern den Macronucleus in zweierlei Richtung: in Segmentzahl und Segmentgröße. Die Vermehrung der Segmentzahl stellt das funktionelle Wachstum dar und ist abhängig von der Quantität der Nahrung bei gleichem Stoffumsatz. Die Vergrößerung der Segmente bedeutet eine Funktionsherabsetzung (= Depression), die ausgelöst wird durch Hunger oder überreiche Ernährung und durch Sauerstoffzufuhr behoben werden kann. Der Ort der Veränderungen im rosenkranzförmigen Kern steht in Abhängigkeit von den Zustandsänderungen des umgebenden Plasmas. Diese Erkenntnisse auf das verschiedene Aussehen der Sommer- und Winterstentoren angewandt, deuten diesen Unterschied so: die kleinen aber zahlreichen Sommerkernsegmente lassen lebhaft Funktion erkennen bei reichlicher Futter- und Sauerstoffzufuhr, die großen aus weniger Segmenten zusammengesetzten Winterkerne geben einen Funktionszustand wieder, der durch verminderten Stoffumsatz (tiefe Temperatur) und wenig Nahrung verursacht wird.

b) Das Plasma.

Das Entoplasma von *Stentor coeruleus* zeichnet sich durch eine netzförmige Struktur aus, die sich grobmaschig anastomosierend durch den ganzen Körper erstreckt. BÜTSCHLI (1887—89) stellte fest, daß die Vakuolisierung bei *Stentor* nahezu den höchsten Grad unter den Infusorien neben der von *Blepharisma* und *Condyllostoma* erreicht hat. Diese Vakuolenbildung zeigt eine ausgesprochene Stufenfolge unter ungünstigen Bedingungen, vor allem unter Ernährungsschwankungen. Wir wissen durch die Untersuchungen von KASANZEFF (1901) und

WALLENGREN (1902), daß Hunger und Depressionszustände neben einer Kernvergrößerung eine stärkere Vakuolisierung des Plasma herbeiführen. Es war also zu untersuchen, ob mit Kernvergrößerung auch bei *Stentor* stärkere Vakuolenbildung einhergeht. Das war tatsächlich in meinen Hungerkulturen durchweg der Fall: die großen Vakuolen, die zu wenigen oft den ganzen Plasmaleib erfüllen, waren am lebenden Material ebensogut sichtbar wie an gefärbten Dauerpräparaten. Die bei Hungerformen so häufigen Verlagerungen des Großkerns, seine unregelmäßige Segmentfolge, sowie die offensichtlichen Zerreißen des Rosenkranzkernes in völlig ungleiche Teile ließen vermuten, daß Kerngestalt und Plasmastruktur in enger Beziehung zueinander stehen. Während man schon auf Schnitten durch normale Stentoren sieht, daß die Kernsubstanz stets an den Stellen dichteren Plasmas liegt (Fig. 16 a), also in den Strängen und an ihren Kreuzungspunkten, zeigen Schnittpräparate durch Hungerformen mit aller Deutlichkeit, daß die Macronucleusglieder in ihrer Lage streng an das Plasma gebunden sind, so daß der Kern im vakuolenreichen Plasma eine randständige Lage einnimmt und meist aus wenigen großen Segmenten besteht, niemals aber Segmente in Vakuolen zu liegen kommen (Fig. 16 b). Aus dieser Abhängigkeit des Kerns von der Plasmastruktur ist auch die oft außerordentliche Verschiedenheit der Segmentgröße der Kerne erklärlich (Fig. 17). An Punkten mit



a

Fig. 16.

b



Fig. 17.

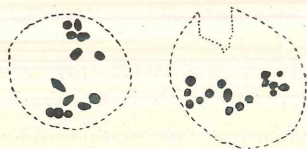


Fig. 18.

größerer Plasmaanhäufung liegen größere Segmente als an Orten mit zarteren Plasmasträngen, und lange Verbindungsstücke zwischen einzelnen Segmenten (Fig. 10) weisen auf große Vakuolen. Diese langen zarten Kernmembranen prädestinieren den Macronucleus für

abnorme Zerreißen, die denn auch häufig beobachtet werden konnten (Fig. 18). Zwei kontinuierliche Reihen von Veränderungen sind also festzustellen, die im Kern und Plasma parallel laufen: Aus dem gleichmäßig gebauten Rosenkranz mit gleichen Segmenten wird durch ungünstige Außenbedingungen, die eine immer stärkere Vakuolen- oder Cavulabildung im Plasma erzeugen, ein Kern mit unregelmäßig gebauten schließlich zu wenigen großen zusammenfließenden Segmenten, deren immer größerer Abstand durch die Kernmembran überbrückt wird. Ebenso abhängig ist die Lage des gesamten Großkerns im Plasma: ist sie normalerweise etwa diagonal, so wird durch Plasmastrukturänderung der ganze Kern verlagert, häufig wird er wandständig, wo der plasmatische Wandbelag sich am längsten erhält (Fig. 16b). Teile des Ectoplasmas ohne oder mit geringer Schicht von Entoplasma falten sich häufig ein (F. in Fig. 16b). Die Mitte eines solchen Stentors wird gewöhnlich von einer großen Vakuole erfüllt, so daß die Formen das Aussehen einer Pflanzenzelle haben. Als ein weiteres Anzeichen der Schädigung der Zelle sinkt später der Macronucleus zusammen, ein Vorgang, der im nächsten Abschnitt besprochen werden soll.

Die ganze Reihe von Vorgängen kann natürlich auch in entgegengesetzter Richtung ablaufen, wenn die besseren Außenbedingungen die Plasmavakuolisierung zurückdrängen. Jedenfalls legen diese Beobachtungen von dem innigen Konnex zwischen den beiden Zellbestandteilen, Großkern und Plasma, Zeugnis ab.

Es bleibt noch die Frage offen, welche Außenbedingungen die oben beschriebenen Strukturveränderungen im Entoplasma hervorrufen. Bei Nahrungsmangel war die zunehmende Vakuolisierung ganz offensichtlich und wir können die schon häufig berichtete Tatsache konstatieren, daß die Menge und Größe der Vakuolen der Größe des Futtermangels parallel gehen. Aber eine zweite nicht minder wichtige Beziehung besteht bei *Stentor*: in allen Fleisch-extraktplattenkulturen war die Größe des Plasmakörpers auffällig gering und die Teilungsrate niedrig, während solche Kulturen im Uhrgläschen überhaupt nicht lebensfähig waren, den gleichen Mißerfolg hatten Zuchten, die mit einer „zweigliederigen Reinkultur“ (ÖHLER), nämlich *Colpidium-Bakterium-coli*, gefüttert wurden in der Hoffnung durch genaue Dosierung des Futters bessere Zuchtergebnisse zu erzielen. Die Stentoren warfen ihr Blau in einer Hülle aus, kugelten sich ab, fraßen wenig, teilten sich kaum mehr, wurden winzig klein und gingen allmählich zugrunde. Man sollte meinen, daß bei der großen Flüssigkeitsoberfläche in einem eingeschliffenen

Objektträger diesen Kulturen genug Sauerstoff zugeführt worden wäre. Die Zuchtergebnisse brachten mich auf den Gedanken, daß die fetthaltigen Lösungen durch Bildung eines Oberflächenhäutchens den Sauerstoff am Zutritt hindern. *Coli-Colpidium*-Kulturen mit Algen gediehen jedenfalls bedeutend besser. Für die oben angeführte Vermutung spricht folgende Beobachtung: Es war verschiedene Male zu sehen daß Stentoren, in deren Zuchtschale Spuren des zur Bezeichnung der Zuchten benutzten Fettstiftes geraten waren sich nicht mehr teilten. Es können natürlich auch andere Schädigungen die Teilung zum Stillstand gebracht haben, doch ist das weniger wahrscheinlich, da Aussehen und Verhalten solcher Stentoren völlig normal war. Die Teilungsrate scheint dagegen ein sehr empfindlicher Indikator schädlicher Bedingungen zu sein. Die geringe Größe der Individuen könnte vielleicht so betrachtet werden, daß sowohl Fleischkulturen als auch die *Colpidiumcoli*-Reinkultur für *Stentor* Hungerkulturen sind. Doch lieferten Hungerkulturen mit Algenzusatz ganz andere Resultate. Man sah große tiefblaue Formen, deren Ectoplasma stellenweise Längsfalten bildete und deren Entoplasma in der oben geschilderten Weise durch Vakuolen verdrängt war (Fig. 16 b). Der Unterschied der beiden Kulturgruppen besteht im Fehlen oder im Mangel an Sauerstoff in den Fleischextrakt- und *Coli-Colpidium*-Kulturen (Fig. 4, 5, kleiner Plasmakörper, große Kerne infolge Nahrungsaufnahme) und in der Anwesenheit reichlichen Sauerstoffs und keinerlei Nahrung in den Hungerkulturen vom 1.—3. März 1921 (Fig. 16 b, großer Plasmakörper, kleine Kerne). Damit ist der Beweis erbracht, daß der Sauerstoff des Mediums zusammen mit der verfügbaren Nahrungsmenge die Größe des Plasmakörpers bestimmt.

Haben somit die verschiedenen „Hunger“formen ihre Erklärung gefunden, so bleibt noch übrig auf die Ursache der Depressionszustände einzugehen. Sie traten in sauerstoffarmen Kulturen auf und fehlten ganz in den Kulturen mit Algen, wie schon oben berichtet wurde. Das Plasma war reichlich mit Nahrungsvakuolen durchsetzt, die mit meist gar nicht oder wenig verdauten Futterorganismen erfüllt waren. Auch diese Plasmazustände konnten immer schnell durch reichliche Algenzugabe, also Sauerstoffzufuhr, beseitigt werden. Das äußere Bild solcher Depressionen ist also ganz das des übermäßigen Fütterungszustandes, während sie physiologisch als Assimilationshemmung aufgefaßt werden müssen, veranlaßt durch Sauerstoffmangel bei reichlicher Futterzufuhr. Der Sauerstoffgehalt spielt also eine überaus wichtige Rolle als Außenfaktor, denn sein

Fehlen ruft auch bei reichlicher Nahrung Funktionsstörungen im Stentororganismus hervor, die sich im Unterbleiben von Verdauungsvorgängen kundtun. ENRIQUES (1912) wies schon darauf hin, daß Hunger und Degenerationerscheinungen (er untersuchte *Stylonychia*) verwechselt werden können und schließt daraus, daß Degeneration eine Art Hunger sei eines Plasmas, das nicht verdauen könne. Die Ursachen dafür gibt er nicht an. Sie liegen nach meiner Meinung in einer Art Lähmung der verdauenden Funktion des Plasmas, eine Lähmung, die bei Anwesenheit genügenden Sauerstoffs nicht eintritt oder durch seine Zufuhr aufgehoben werden kann, also wohl durch Stoffwechselprodukte veranlaßt wird.

Betrachten wir von diesem Standpunkte aus nochmals die Größenunterschiede der Winter- und Sommerformen (Fig. 1—3): Die Winterformen, ausgezeichnet durch große Segmente meist in geringer Anzahl, eingelagert in einen großen Plasmaleib verdanken diesen dem großen Sauerstoffgehalt des Wassers bei tiefen Temperaturen. Ist doch bei voller Sättigung mit Luft die in einem Liter destillierten Wassers gelöste Sauerstoffmenge bei $0^{\circ} = 14,4$ mg, bei $30^{\circ} = 7,5$ mg (PÜTTER 1911). Vermutlich braucht diese Menge Sauerstoff gegenüber den Sommerformen nicht einmal verhältnismäßig groß zu sein, denn der bei tiefer Temperatur herabgesetzte Stoffumsatz erübrigt intensive Oxydationsvorgänge. Dieser mangelhafte Stoffumsatz drückt sich in der Größe der Segmente aus und in ihrer geringen Zahl (Hungerstruktur des Plasmas). Im Gegensatz dazu bedeuten die vielsegmentigen kleinen Kerne der Sommerformen reiche Nahrung, intensiven Stoffumsatz und genügende Oxydation der Stoffwechselprodukte, also rege Funktion der Stentorenzelle. Überwiegend finden sich kleinere Plasmakörper: die intensive Stoffwechselvorgänge verbrauchen den größten Teil des Sauerstoffs und ergeben eine geringere Teilungsgröße. Immerhin sind in algenreicher Umgebung auch große Formen häufig. (Große Oberflächen-, kleine Grundform.)

Die Wirkung der Außenfaktoren in ihrer Gleichzeitigkeit konnte auch in Kulturen festgestellt werden. Ich verfolgte das Verhalten der Freilandformen in hohen Standgläsern, an deren Grunde ein durchgeseibter Detritus des Fundorts sich befand. Die Gläser standen in einem Kelleraquarium bei 5° C. Nach einiger Zeit entwickelte sich in ihnen eine reiche Algenflora, während später die von dem Detritus ausgehenden Zersetzungsprozesse für den Gasgehalt des Mediums ausschlaggebend wurden. Entsprechend war das Aussehen der Stentoren:

10. Dez. 1920: Plasma groß, Kernsegmente groß (Fig. 19).

15. Dez. 1920: Plasma kleiner, Kernsegmente kleiner (Fig. 20): erhöhte Nahrungsaufnahme und Teilungsrate.

25. Dez. 1920: Plasma ebenso und größer, Kernsegmente ebenso und größer, häufig ungleichmäßig (Fig. 21): reichliche Nahrungsaufnahme, Beginn der Schädigung.

4. Jan. 1921: Plasma klein, Kernsegmentzahl klein, Segmente größer, unregelmäßig (Fig. 22): Schädigung, Sauerstoff- und Nahrungsmangel.

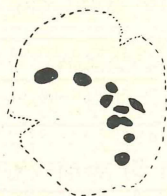


Fig. 19.

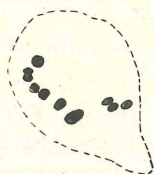


Fig. 20.

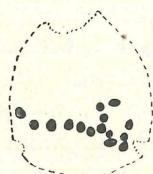


Fig. 21.

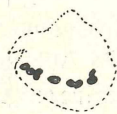


Fig. 22.

In den Figg. 19—22 sind jeweils die größten Exemplare abgebildet.

Noch eine andere Gruppe von Experimenten möchte ich zum Beweise heranziehen. Im Sommer 1921 wurden 16 Parallelkulturen unter den verschiedensten Bedingungsgruppierungen angesetzt. Das Ausgangsmaterial (s. Fig. 3) war bei ca. 30° C am 12. Juli 1921 gesammelt. Die 16 verschiedenen Kulturbedingungen im Aquariumwasser waren:

- I. Algen allein.
- II. Algen + Aufgußfutter.
- III. Algen + Colpidiumreinkultur.
- IV. Aufgußfutter ohne Algen.
- V. Colpidiumreinkultur ohne Algen.
- VI. Algen + Aufgußfutter in kleinem Glas bei 30° C (hohe T.).
- VII. " " " " großem Glas bei 30° C.
- VIII. " " " " kleinem Glas bei 20° C (tiefe T.).
- IX. " " " " großem Glas bei 20° C.
- X. " " " " bei 34° C.
- XI. " " " " bei tiefer Temperatur.
- XII. Aufgußfutter + 0,1 Proz. CaCl₂.
- XIII. Algen + 0,1 Proz. CaCl₂.
- XIV. Algen + Aufgußfutter + 0,1 Proz. CaCl₂.
- XV. Eindunstetes kalkhaltiges Wasser + Aufgußfutter + Algen.
- XVI. Aufgußfutter + 0,3 Proz. CaCl₂.

Auf die Einzelheiten der Versuche soll nicht eingegangen werden, nur in zusammengefaßter Form möchte ich die Resultate bei der letzten Prüfung der Kulturen am 4. Aug. mitteilen. I, III, V, VI und XIII gingen sehr bald ein. Algen und Colpidienkultur für sich genügten nicht als Futter und die Kultur VI bei hoher Temperatur und wenig Wasser gedieh ebensowenig. Etwas besser hielt sich VII, doch war auch diese Zucht am 31. Juli ausgestorben. Von den am 4. Aug. noch im Gange befindlichen Kulturen zeigte II verschieden große Formen, IV solche mit großen Kernsegmenten, VIII sehr große, tiefblaue Plasmaformen, IX weit über 100 blaue große und mittelgroße Formen, X dagegen kleine blaue Stentoren mit zahlreichen Segmenten und XI mittelgroße bis große Individuen mit hellem Blau. Zucht XII hatte zahlreiche verschieden große Formen aufzuweisen, während XIV, XV und vor allem XVI sich durch kleinere häufig vakuolige Plasmakörper mit geringeren Kernsegmentzahlen auszeichnen. Deutlich zeigte sich dabei die Wirkung des CaCl_2 als die einer Schutzlösung. Ich vermute, daß durch sie die Zersetzungsprozesse zurückgedrängt wurden.

Ich möchte noch bemerken, daß Herr Prof. BRESSLAU gelegentlich eines Gesprächs die günstige Wirkung einer 0,1proz. CaCl_2 -Lösung in Infusorenkulturen erwähnte. Eine nähere Untersuchung der Kalziumchloridwirkung steht noch aus.

Im vorstehenden ist verschiedentlich des Stentorblaus Erwähnung getan worden und ich möchte deshalb noch kurz auf sein Verhalten eingehen. Da es in den Algenkulturen in den tiefsten Tönen auftrat, nahm ich lange Zeit an, daß seine Menge von der Quantität des gelösten Sauerstoffs abhängig sei, die oben erwähnte Kulturengruppe von Juli 1921 brachte aber die Gewißheit, daß die Menge des Farbstoffs eine Funktion des Stoffumsatzes ist. Daß auch bei Sauerstoffmangel der Farbstoff schwindet, indem er bei stärkeren Insulten in Form eines blauen Schleiers abgeworfen wird, erklärt sich aus der Hemmung der verdauenden Funktion der Stentorenzelle unter solchen Bedingungen.

Zusammenfassend kann also über die Änderungen am Plasma-leib durch Außenbedingungen gesagt werden: Die Stränge des großmaschigen Entoplasmas sind entsprechend der Abnahme der Futtermenge mehr oder weniger von Vakuolen ersetzt oder verdrängt. Aber nicht nur Hunger, sondern auch Sauerstoffmangel bei reichlicher Fütterung führt zu stärkerer Vakuolisierung.

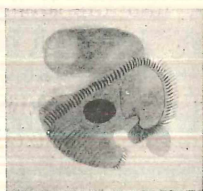
Andererseits ist von der Sauerstoffmenge die Größe des Plasmakörpers bei gleicher Futtermenge abhängig. Deshalb finden wir im Winter und im Sommer in algenreichen Gewässern große Plasmaformen, im Sommer in algenarmem Milieu und in sauerstoffarmen Medien kleine Formen.

c) Der Teilungsvorgang.

Es bleibt noch übrig die Abänderungen der Teilung kennen zu lernen, die durch den Wechsel der Außenbedingungen hervorgerufen werden. Damit wird noch mehr Licht auf die Kernplasmabeziehungen bei *Stentor* fallen und dies wird zu Betrachtungen allgemeiner Art Anlaß geben, die im zweiten Teile mitgeteilt werden sollen.

Der normale Teilungsvorgang ist in seinen Hauptzügen seit JOHNSONS (1893) Untersuchung bekannt. Von dieser Norm bis zu den extremsten Formen der Kern- und Plasmateilung bestehen alle Übergänge, derart, daß es schwer ist, die Grenzen des Normalen zu bestimmen. *Stentor* ist in der Gestaltbildung in so hohem Maße von Außenbedingungen abhängig, daß man sich fast scheut dem Satze zuzustimmen, daß bei der Teilung immer zwei typische Tochterstentoren entstehen; nicht nur der Macronucleus kann in einem der beiden Teilprodukte fehlen, sondern auch das Plasma nimmt Formen an, die nur noch durch das mehr oder weniger erhaltene *Stentor*-Blau und einige oft abgeänderte Differenzierungen

der Pellicula als zu *Stentor* gehörig sich dokumentieren. Bei der Durchmusterung von Freilandmaterial beobachtete ich lanzettförmige Gebilde, deren Herkunft nur noch durch einige Membranellen an der Spitze und die Körperstreifung festzu-



a



b

Fig. 23.

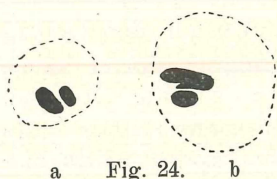
stellen war. Die Färbung war fast ganz verschwunden, einige wenige Kernsegmente lagen zusammengeballt in der Mitte dieses Teilgebildes (Fig. 23). Ein anderes Exemplar zeigte die typische *Spirostomum*-Form vor allem in der Lage der Wimperzone und unterschied sich von diesen Heterotrichen nur durch die tiefblaue Farbe und durch

das Fehlen der bekannten Kontraktionen. Wo ist hier eine Grenze zwischen normalem und abnormem Verhalten? Und was heißt selbst „normale Bedingungen“? Vielleicht gibt es eine Gruppierung von Außenbedingungen, unter denen auch diese Abnormitäten lebensfähig sind, die unter den gewöhnlichen Verhältnissen nach wenigen Tagen absterben.

Gehen wir davon aus, daß der normale Verlauf der Teilung Plasma und Macronucleus in zwei gleiche Hälften zerlegt, so haben wir damit einen Ausgangspunkt, von dem aus wir die Ursachen der Abweichungen von dieser Norm studieren können. Der erste Schritt der Teilung am Kern besteht in einer Zusammendrängung der einzelnen Kernglieder und schließlich in dem Übergang in die Stabform an Stelle der Rosenkranzform. Vermutlich läßt die bedeutende Schwellung der einzelnen Kernglieder diese Verdichtung der Perlschnur zustande kommen. Darauf folgt als nächstes Stadium der kompakte Kern. Nach einer gewissen Zeit nimmt der Kern wieder ein stabförmiges Aussehen an und von den beiden Enden her erfolgt nun die Bildung der neuen Segmente in doppelter Zahl. Inzwischen ist die „formative Periode“ (JOHNSON), also das Hervorwachsen der adoralen Wimperzone an der Seite des Stentors bis zur Körpermitte soweit gediehen, daß nunmehr eine Querfurche den Plasmakörper einschnürt und gleichzeitig den Kern durchtrennt. Das geschieht etwa wenn die Segmentbildung von beiden Macronucleusenden her in der Mitte angelangt ist. Schließlich erfolgt die Loslösung der fertigen Tochtertiere. Die Beobachtung abnormer Vorgänge unter zufällig oder absichtlich veränderten Bedingungen ergab wichtige Aufschlüsse zur Analyse des Teilungsvorgangs. Es handelt sich da 1. um Bewirkung abnormer Teilungsvorgänge, hervorgerufen a) durch abnormes Kernverhalten, b) durch abnorme plasmatische Vorgänge und 2. um explosive Zerteilungen der Stentoren ohne gleichzeitige Teilungsvorgänge.

1 a. Wie weiter oben ausgeführt wurde, muß unter ungünstigen Bedingungen, z. B. Hunger, starke Vakuolisierung des Plasmas mit Abnahme der Kernsubstanz zusammentreffen. Eine Folge davon ist dann leicht eine ungleiche Verteilung der Großkernsubstanz innerhalb der Kernmembran. An Stellen mit dichtem Plasma ballen sich die Segmente, während an Punkten, wo sich Vakuolen ausdehnen, nur Kernmembran liegt. Geht der schädigende Prozeß weiter, so kommt es an solchen Stellen der Membran zu Zerreißen und mehrere selbständige Macronuclei liegen im Plasma, die beim folgenden Teilungsvorgang sich auch selbständig kondensieren (Fig. 24a).

Eine Möglichkeit des Wiederverschmelzens solcher Teilkerne ist schon deshalb nicht denkbar, weil sie von einer vollständigen Membran umgeben sind, wie schon JOHNSON richtig nachwies. Diese Teilkerne mit ihren Micronuclei werden bei der Teilung als ebensoviel Centren wirken und deshalb das Plasma in ebensoviel Stücke zerlegen. Als



a Fig. 24. b

Beispiel für derartige Vorgänge möchte ich das Teilprotokoll der Zucht J vom 9. Okt. 1920 wiedergeben, deren Abkömmling Jb ab 15. Okt. in 20°, ab 19. Okt. in 25° C gehalten wurde. Während die Teilungsrate in Zimmertemperatur normalerweise 48 Stunden betrug (bei 25° C 24 Stunden),

traten bei einzelnen Abkömmlingen in dieser Zeit vielfache Teilungen ein, die sehr verschieden große Stentoren produzierten. Daß sie sich, soweit sie weiter beobachtet wurden, meist nicht mehr teilten, spricht für ihren abnormen Funktionszustand.

Tabelle VI.

16.10.	Jb ₂									
18.10.	a			b		c				
19.10.	1	2	3	1	2	1	2			
20.10.	abcde	2	a b	abcde	2	1	a	b		
23.10.	+	abcde fgh	1 2	b	+	+	+			
25.10.	a			b						
27.10.	1	2	3	4	+					

Es scheint mir, daß dieses Verhalten dem entspricht, was GRUBER (1886) unter Teilung ohne dazwischenliegendes Wachstum versteht. Er gibt dafür ungünstige Bedingungen an und vermutet, daß solche Vorgänge zur Conjugation führen müßten. Über ihre direkten Ursachen sagt er nichts aus. Auch GREELEY (1902) berichtet von seinen Stentorkulturen, daß sie bei 25—28° C schnell 5—7mal sich teilten und dann bald abstarben. Hier muß ebenfalls die hohe Temperatur als Schädigung angesehen werden. Die oben beschriebenen Kern- und Plasmaveränderungen erklären die in der Tabelle niedergelegten Beobachtungen. Solche Kernzerreißen mögen aber auch erst bei der Kernkondensation eintreten, wo sicherlich die verschiedensten Zug- und Druckkräfte wirken. Dann liegen die beiden Kernteile noch in einer Form beieinander, die einer einzigen Masse nahekommt (Fig. 24 b). Als zweifelhaft, ob durch Kern-

zerreißung oder die später zu besprechende ungleiche Teilung zustande gekommen, müssen Formen betrachtet werden, die als IB in zweigliedriger Reinkultur gezogen wurden. Die Endstadien dieses Klon sind z. T. in Fig. 25 wiedergegeben. Sie sind ungleich nach Kern- und Plasmamasse, obgleich sie unter den verhältnismäßig gleichen Bedingungen eines eingeschliffenen Objektträgers lebten. Mit Sicherheit kann bei dieser Zuchtmethod Sauerstoff- und Nahrungsmangel angenommen werden.

1b. Die nunmehr zu besprechende ungleiche Teilung hat ihre letzte Ursache zwar in plasmatischen Vorgängen, damit soll aber nicht gesagt sein, daß nicht auch gleichzeitig Kernzerreißungen vorkommen. Das Ausschlaggebende für diese Gruppe ist allerdings das Verhalten des Plasmas. Vor allem in den Kulturgruppen WXY und $W_A X_A Y_A$ wurden diese ungleichen Teilungen wohl als Folge knappen Futters und mangelnder Sauerstoffzufuhr beobachtet. Aber auch im Freien konnte dieselbe Beobachtung gemacht werden. Eingangs wurde schon mitgeteilt, daß in einer Population von *Stentor coeruleus* neben großen stets kleine Formen sich finden, die deshalb oft (GRUBER 1892, ALLESCHER 1912) als verschiedene Rassen bezeichnet wurden. Die GRUBER'sche „Zwergrasse“ wurde später allerdings von SCHUBERG (1896) als *Stentor multiformis* angesprochen. Schon die ersten Kulturen unter nicht sonderlich günstigen Ernährungsbedingungen brachten solche wesentlich kleineren Individuen hervor. Wie die Beobachtung der Teilungsvorgänge ergab, wurde dabei eine recht verschiedene Zahl von Kernsegmenten auf die Tochtertiere verteilt: oft waren die Unterschiede der Segmentzahlen nur gering und konnten bei günstigeren Bedingungen schon in den nächsten Teilungsschritten wieder ausgeglichen sein (a), oft waren sie recht erheblich und blieben bestehen (b). Ich gebe für beide Fälle ein Beispiel:

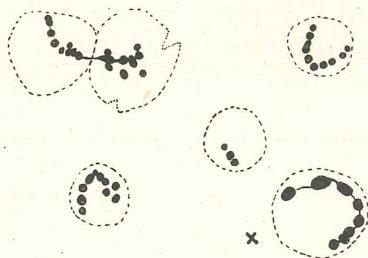


Fig. 25. $\times$ = kurz vor Teilung.

Tabelle VII.

a) $W_1 b$:	10—8—10	9—9—7-8
		8—10
		6—8—10
b) $W_{A1} a_1$:	12-15—10—	12 — — — 12-15
		7—7—7—12 ?—7

Ich will auf weitere gleiche Beispiele verzichten und zur Besprechung der extremen Grenzfälle übergehen:

Am 7. Jan. 1920 teilte sich das Zuchttier W_{A_3} in die Tochtertiere a mit 20 Segmenten und b mit fraglicher Segmentzahl. Konnte der Segmentbestand von b nicht sofort festgestellt werden, so ergab sich schon am nächsten Tage, daß b überhaupt keine Macronucleus-segmente erhalten hatte. Das Protokoll lautete:

Tabelle VIII.

6. 1.	7. 1.	8. 1.	9. 1.	10. 1.	11. 1.	12. 1.	13. 1.	
W_{A_3}	$\left\{ \begin{array}{l} a = 20 \\ b = ? \end{array} \right.$	—	$\left\{ \begin{array}{l} 10 \\ 10 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 15 \\ 11 \end{array} \right.$	—	$\left\{ \begin{array}{l} 11 \\ 8 \\ 8 \\ 8 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 9 \\ ? \\ ? \\ 7 \end{array} \right.$	Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der Segmente.
		0	0	fixiert				

Am 4. Tage der Beobachtung wurde der kernlose *Stentor* fixiert (Fig. 26), da nach seinen Drehbewegungen an Ort und Stelle sein Absterben zu erwarten war. Der Schwesterstentor, doch wohl auf

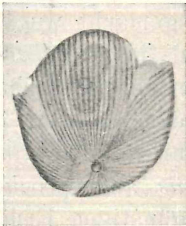


Fig. 26.

diese Weise mit abnorm viel Macronucleus-substanz versehen, ist normal; die große Segmentzahl wird beim nächsten Teilungsschritt aber nicht beibehalten, sondern auf die Hälfte reduziert und der Kern damit auf die normale Größe gebracht. Das bedeutet, daß die anfängliche Segmentzahl im Verhältnis zur Plasmastruktur zu groß war. Dieser Fall ist in meinen Kulturen der einzige seiner

Art geblieben. Wie diese Teilung zustande kam wird sofort klar, wenn ich berichte, daß am 7. Jan. der zwanzigsegmentige Kern nach dem Stirnfeld zu verschoben war, so daß die konvexe Seite des Macronucleus diesem zugewendet war. Es war also anscheinend durch einen schädigenden Einfluß der Kern verlagert und bei der darauffolgenden Teilung nur Plasma abgeteilt worden. Auch das Plasma solcher großvakuoliger Formen scheint sich zu verschieben, wie neuerdings SCHMIDT (1921) für *Bursella spumosa* berichtet. Ohne Kernverlagerungen wurden ungleiche Teilungen ebenfalls häufig beobachtet. In den Kulturgruppen WXY und $W_A X_A Y_A$, die bei knappem Futter bzw. geringer Sauerstoffzufuhr gehalten wurden, kamen Fälle vor, wo die am *Stentor* herabwachsende Wimperzone eine Teilung erwarten ließ. Die Erwartung, am nächsten Tage

zwei Tochterindividuen zu finden, bestätigte sich nicht. Was war hier vorgegangen? Zufällige Beobachtungen brachten Klarheit: ein die Teilung vorbereitender Stentor konnte beobachtet werden, wie er an dem unteren Ende ein Stück Plasma einschnürte, das sich kurz darauf abtrennte. In einem Falle konnte ich feststellen, wie wenige Sekunden später das Plasmastückchen zerplatzte und nur noch die Reste des blauen Farbstoffs am Grunde der Uhrschale sichtbar blieben. Diese abortive Teilung gibt den Schlüssel zum Verständnis aller Grade ungleicher Teilung!

Während beim normalen Teilungsvorgang das bis zur Mitte der Myonemlänge abwärts wachsende Wimperband dort umbiegt und die beiden Tochtertiere abschnürt, ändert sich in Fällen, wo ungünstige Bedingungen ein ausreichendes Wachstum verhindern, die Länge dieses Wimperbandes nicht. Offensichtlich reicht es bei Individuen, die immer mehr im Wachstum zurückbleiben, weiter nach der Spitze zu, teilt also bei jedem Teilungsschritt immer kleinere Schwesterstentoren ab, während das obere Tier etwa gleich groß bleibt. Solche Fälle konnte ich öfter beobachten. Am 21. Dez. bot das Zuchttier V_2b_2 einen Anblick, wie ihn Fig. 27 wiedergibt. Die Teilungsfurche dieses langgestreckten Stentors in Fleischextraktlösung trennte gerade noch das unterste Segment des Macronucleus ab. Ohne Macronucleussegment erfolgte eine Teilung bei Xb1 am 2. Jan. 1921 (Fig. 28). Ein anderer Fall von Ya wurde oben geschildert und verschiedentlich finden sich in meinen Protokollen Bemerkungen wie: Wimperstreifen bis $\frac{5}{6}$ der Gesamtlänge herabwachsend. Ein



Fig. 27.

Fig. 28.

(schematisch)

besonders merkwürdiges Verhalten beobachtete ich bei einer Teilung, wo die Furche nicht horizontal, sondern vertikal vom Fußende her einschnitt, so daß ein zweifüßiges Individuum entstand, ähnlich dem, das FAURÉ-FREMIET (1906) als Monstrosität beschreibt. Diese Tatsachen machen auch die Herkunft des Stentorblaus erklärlich am Grunde der Zuchtschalen, deren Insassen soeben eine Periode lebhaftester Teilung hinter sich hatten: Sie rühren von zahlreichen Abortivteilungen, wobei die kernlosen Plasmamassen bald zerfallen. Diese Erscheinungen sind nur verständlich unter der Annahme, daß die Teilungsrate von einer gewissen Rhythmik beherrscht wird, daß also Wachstum und Teilung unabhängig sich

auswirken. Dieser Rhythmus ist auch tatsächlich vorhanden, so groß auch die Veränderlichkeit der Teilungsrate durch Außenbedingungen, an größeren Zeiträumen gemessen, ist. Er wird gestört durch die Abortivteilungen, denn nach einer oder mehreren solcher Teilungen bleibt der Stentor einige Tage meist in Kugelform unverändert liegen. Später beginnen diese Vorgänge von neuem, die Rate ist verändert und was das Wichtigste ist: das Wimperband erreicht nurmehr die Mitte des Plasmakörpers. Es ist also wieder möglich, daß beim nächsten Teilungsschritt gleich große Individuen entstehen. Wenn auch vermutet werden könnte, daß während der Ruheperiode der Stentor herangewachsen sei und nun die alte Teilungsgröße wieder erreicht ist, so sprechen doch gewichtige Gründe für eine andere Auffassung. Beobachten wir das Verhalten der Micronuclei während der Teilung, so bemerken wir, daß zur Zeit, wo das Wimperband am Stentor herabwächst, die Micronuclei sich vergrößern. Sie sind zu dieser Zeit deutlicher sichtbar als sonst (Fig. 29. Ein Micronucleus neben einem Macronucleusglied). Wenn auch das von mir angewandte Borax-

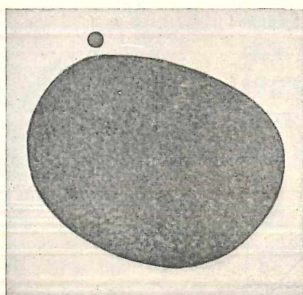


Fig. 29.

LEITZ Komp. Ok. 4 $\frac{1}{12}$ Ölimm.

karmin für die Färbung des Micronucleus nicht vorteilhaft war, konnte ich doch feststellen, daß die Kleinkerne zur besagten Zeit Spindelform annehmen und eine feine Zellplatte war in einem Falle festzustellen. Ich gab mich mit dieser Feststellung zufrieden, da sie nur eine Bestätigung der Angaben von JOHNSON brachte, daß in der „formativen Periode“ eine Teilung der zahlreichen (nach MULSOW [1906] etwa 50) Micronuclei erfolgt. In dem Falle

der abortiven Teilung verbleibt also nicht nur häufig der gesamte Bestand an Macronucleussubstanz in einer immerhin verkleinerten Plasmamasse, sondern es verdoppelt sich auch die Zahl der Micronuclei. Wiederholen sich diese abnormen Teilungen, so führen sie zu einem Übermaß an Kleinkernen. Wir wissen noch so gut wie nichts über die Rolle der Micronuclei bei der Teilung, und es soll nur die Vermutung geäußert werden, daß eine solche Anhäufung von Kleinkernsubstanz eine Störung des Teilungsrhythmus bedeuten könnte, auf die der Stentor mit Teilungsstillstand antwortet. Was während dieser Ruheperiode im Plasma vorgeht, konnte ich bisher

noch nicht ergründen, denn da in diesem Stadium offensichtlich auch die Verdauungsvorgänge eingestellt sind, ist bei allen Totalpräparaten ebenso wie lebenden Stentoren das Entoplasma dicht von Futterorganismen erfüllt, wodurch der lebende Kern sich der Beobachtung entzieht und eine Deutung der im Dauerpräparat neben dem Macronucleus sich färbenden Einschlüsse erschwert wird, besonders wenn sie bereits angedaut sind. Die in Frage kommenden Stentoren hatten ein Aussehen, wie es Fig. 13 darstellt. Bei Wiederbeginn der Teilungsvorgänge dagegen ist das Plasma vollkommen klar. Es liegt am nächsten hier eine Umregulierung der Kernfunktionen anzunehmen, wie MORGAN (1901) bei Regenerationsversuchen beobachtete. Ob diese mit Macronucleuserneuerung verbunden ist, muß unentschieden bleiben. Für eine solche Deutung spräche das außerordentlich regelmäßige Aussehen des Macronucleus nach solchen Teilungsdepressionen, das aber auch durch eine Strukturänderung des Plasmas zustande kommen könnte.

Ich hatte schon weiter oben kurz erwähnt, daß die Teilungsrate von Futter- und Sauerstoffmenge abhängig sei. Bei einer geeigneten Kombination (wenig Futter, wenig Sauerstoff) hätte also die Teilungsrate sehr herabgesetzt sein müssen. Das beweisen meine Plattenkulturen mit organischen Lösungen. Die Kulturen mit Fleischextraktlösung gediehen in diesem Punkte recht verschieden und zeigen gewöhnlich sehr große Intervalle zwischen zwei Teilungen. Infolge des Sauerstoffmangels schwindet das Plasma. Daß dies so ist, beweisen Versuche in tieferen Schalen: Die Stentoren gingen hier immer sehr schnell ein, in der Wärme schneller als in der Kälte. Die Objektträgerkulturen hielten sich nur wegen ihrer im Verhältnis zur Flüssigkeitsmenge sehr großen Oberfläche. Die Bestätigung dieser Ansicht brachten die Versuche mit zweigliedriger Reinkultur der Futterorganismen: Colpidien mit Colibakterien in einer Lösung von 1proz. Pepton + 1proz. Traubenzucker wurden auf eingeschliffenen Objektträgern Stentoren als Nahrung geboten. Die erste Reaktion bestand in einem zweimaligen Abwerfen der blauen Hülle. Der nunmehr gelbe Stentor kugelte sich ab und ging bald zugrunde. Nachprüfungen zeigten, daß weder die Colibakterien noch die Nährlösung allein diese Reaktion hervorriefen. Dagegen wurden Colpidien in geringerer Konzentration gut vertragen und natürlich auch gefressen. Auch diese Versuche ergaben (sie wurden später meistens in Uhrschildchen durchgeführt), daß der Sauerstoffmangel eine Plasmaverkleinerung herbeiführte, so daß häufig die Colpidien nicht mehr

eingestrudelt werden konnten und die Stentoren sich mit den Bakterien begnügen mußten. Die Teilungsrate war sehr herabgesetzt. Ich gebe im folgenden die größten Werte der Zeitintervalle zwischen zwei Teilungen für die beiden Versuchsgruppen:

Tabelle IX.

Zucht	Gruppe I (Fleischextraktlösung).						Gruppe II (Coli-bact. — Colpidien).	
	X	RT	Oc	LIV	XI	VIIIb	Ib ₁	I
Datum	17.—31. 1.	8.—30. 12.	10. bis 23. 12	22. 11. bis 6. 12.	8.—20. 12.	4.—20. 12.	9.—24. 6.	7.—27. 6.
Zeitspanne zwischen 2 Teilungen	18 Tage	23 Tage	14 Tage	15 Tage	13 Tage	16 Tage	16 Tage	20 Tage

Von einer Teilungsrate kann man hier nicht mehr sprechen. Die Ernährung ist ausreichend für den Betriebsstoffwechsel, aber ungenügend für den Baustoffwechsel oder der Sauerstoffmangel verhindert die Teilungsvorgänge. Dann würde gelegentliche Teilung mit einer zufällig herbeigeführten Sauerstoffvermehrung zusammenhängen. Ich möchte mich für die letztere Auffassung entscheiden, da bei der Coli-Colpidiummethode Algenzufuhr eine fast normale Teilungsrate hervorrief. Daß natürlich auch Ernährungsverhältnisse mitsprechen, zeigen die Versuche von M. HARTMANN (1921), der bei *Stentor coeruleus* dadurch die Teilung verhinderte, daß er Stücke des Plasmaleibes abschnitt; die regenerativen Prozesse ersetzen also die Teilung.

2. Diesen Schilderungen abgeänderter Teilungsvorgänge möchte ich Mitteilungen gegenüberstellen über anscheinend explosionsartig auseinander gesprengte Microindividuen von *Stentor coeruleus*, die den Anlaß zu dieser Arbeit gaben und nunmehr eine Erklärung finden sollen.

Bei Durchmusterung meines Freilandmaterials, das frisch am Tage vorher eingebracht war, entdeckte ich immer merkwürdige Microformen von *Stentor*, die entweder aus Längsrissen oder Querspaltungen entstanden gedacht werden mußten. Sie hatten meist eine lanzettliche Form, einige Membranellen bedeuteten den Rest der Wimperzone und der Macronucleus lag mit wenigen Segmenten zusammengefallen in der Mitte dieses Gebildes (Fig. 30). Oder das ganze Gebilde bestand nur aus der Wimperzone und ihrer

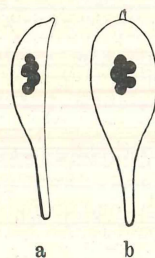


Fig. 30 (schematisch).
a) Schmalseite.
b) Breitseite.

Oder das ganze Gebilde bestand nur aus der Wimperzone und ihrer

nächsten Umgebung (Fig. 23b). Während die erstere Art eine dem normalen *Stentor* ähnliche Bewegung hatte, dreht sich die letztere Form meist im Kreise. Nachdem das Freilandmaterial einige Tage gestanden hatte, waren solche Formen nicht mehr zu finden. Der prinzipielle Unterschied von den vorher besprochenen Teilformen liegt darin, daß hier keine Umbildung zu einem einigermaßen normalen *Stentor* erfolgt. Die Tatsache, daß die Verletzung meist sehr groß ist oder daß der Kern nicht mehr normal funktioniert, kann als Ursache dafür angesehen werden.

Um der Frage, wie sie wohl entstehen möchten, auf den Grund zu kommen, trennte ich am Fundort sofort Boden- und Oberflächenmaterial in der Annahme, daß letzteres vielleicht sich anders verhielte als jenes. Im übrigen wurden auf dem Transport und im Institut beide Arten gleich behandelt. Und wieder traten zahlreiche Microstentoren auf, aber diesmal nur unter den Oberflächenformen. Die Grundformen hatten also die Behandlung, die in Umgießen und Durchschütteln der Gläser bestand, ohne Veränderung vertragen. Es konnte also entweder die Erschütterung sein oder die Imprägnierung des Wassers mit sauerstoffzehrenden Stoffwechselprodukten oder beide Faktoren zusammen, die zur Microindividuenbildung führten. Schüttelversuche, die daraufhin angestellt wurden, hatten zwar den Erfolg, daß Stücke des Ectoplasmas der Stentoren herausgerissen wurden. Aber der Schaden wurde bald wieder repariert durch Umbildung in neues Cortikalplasma; etwa stehengebliebene Reste von Plasma wurden sehr rasch angeschmolzen. Wurde länger und öfter geschüttelt, so zerflossen die Stentoren gewöhnlich. Niemals zeigte sich die für die Microform typische Längs- und Querzerreißung. Konnte also die Erschütterung des Mediums die merkwürdigen Gebilde nicht hervorrufen, so konnten es vielleicht die sauerstoffzehrenden Substanzen. Dafür spricht das unterschiedliche Resultat bei den Oberflächen- und Bodenformen; die letzteren sind an eine geringere Sauerstoffmenge angepaßt und ertragen deshalb Schwankungen des Gasgehalts.

Ich muß an dieser Stelle bemerken, daß zu verschiedenen Jahreszeiten die Stentoren in ihren Ansprüchen an den Sauerstoff des Wassers und an Temperaturen sich sehr verschieden verhalten: waren im Winter 25° die höchsten Temperaturen, die man ihnen zumuten konnte, so waren im Sommer 30° C durchaus Durchschnittswerte, während bei 20° die Zuchten schon den Charakter von Kältekulturen hatten. Das Material vom Juli 1921 war an eine geringe Wassermenge mit stärkster organischer Inanspruchnahme, allerdings bei

reichlichem Algenwuchs, angepaßt. Und so war es nicht verwunderlich, daß in dem Julimaterial keine derartigen Teilformen auftraten. Im Institutsaquarium wurden von diesem Fang zwei Gläser aufgestellt, davon das eine durchlüftet, das andere nicht. Nach 7 Tagen waren die Stentoren dieses letzteren Glases tot, die in jenem wiesen großen blaue Formen auf. Eine dritte Versuchsanordnung, dasselbe Material in Petrischalen, bestätigte die Befunde: hier hatten sich auch ohne Durchlüftung die Stentoren gut gehalten, da die große Oberfläche bei geringer Wassermenge einen reichlichen Gasaustausch ermöglichte, vor allem wenn hin und wieder umgerührt wurde.

All diese Tatsachen beweisen die ausschlaggebende Bedeutung des Sauerstoffs für *Stentor coeruleus*, so daß anzunehmen ist, daß eine Veränderung im Gasgehalt des Mediums vor allem durch Aufrühren des Grundes schädlich ist, was durch zunehmende Vakuolisierung des Plasmas sichtbar wird. In ihrem Gefolge treten dann wohl die Zersprengungen auf, die natürlich — davon bin ich überzeugt — durch Schütteln und Durchsieben des Materials begünstigt werden. In dieser Weise, nehme ich an, sind die Microindividuen bei *Stentor coeruleus* entstanden.

Fassen wir kurz zusammen, was über die Bedingungen des Teilungsvorganges zu sagen ist:

Der Teilungsvorgang kann von seinem normalen Ablauf abweichen bis zum Extrem völlig ungleicher Plasma- und Kernteilung. Abnorme Kernteilung hat ihre Ursache in Zerreißen des Kernes infolge schädlicher Einflüsse auf das Plasma und passiver Verlagerungen des Kernes, die soweit gehen können, daß nur noch Plasma abgeschnürt wird. Abnorme Plasma- und Kernteilung wird bedingt durch ungenügende Größenzunahme zwischen zwei Teilungen bei gleicher durch die Ausmaße des Flimmerstreifens bedingter Teilungsgröße. Die Vorgänge des Depressionsstadiums, das auf solche Abortivteilungen folgt, sind vorerst unbekannt. Der Rhythmus der Teilungsrate kann durch Außenbedingungen verändert werden, und zwar spielen Futter- und Sauerstoffmenge die größte Rolle. Die Bildung von Microformen ohne Teilungsvorgang ist der Anreicherung des Wassers mit sauerstoffzehrenden Stoffen zuzuschreiben. Dabei teilt sich das Plasma in meist kernhaltige Längs- und Quer-

stücke, die unter den Durchschnittsbedingungen nicht lebensfähig sind.

B. Theoretischer Teil.

a) Die Kernplasmabeziehungen.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, daß eine Menge von Beziehungen zwischen Kern, Plasma und Teilungsvorgang einerseits und den verschiedenen Außenfaktoren andererseits bestehen. Um sie nochmals zusammen vor Augen zu führen, möchte ich sie in dem folgenden Schema gruppieren:

Tabelle X.

Beschleunigter Stoffumsatz ¹⁾.

Langsamer Stoffumsatz ²⁾.

	Viel Sauerstoff.	Wenig Sauerstoff.	
Viel Futter	Große Kerne mit kleinen Segmenten, normale Plasmastruktur, großer Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.	Große Kerne mit großen Segmenten, Plasmastruktur gröber, kleiner Plasmakörper, wenige Teilungen. Depression.	Mittelgroße Kerne mit großen Segmenten, große Vakuolen, großer Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.
Wenig Futter	Kleine Kerne mit kleinen Segmenten, vakuoliges Plasma, großer Plasmakörper. Lebhaftige Teilung.	Kleine Kerne mit großen Segmenten, vakuoliges Plasma, kleiner Plasmakörper, Teilung selten. Nicht dauernd lebensfähig.	Kleine Kerne mit großen Segmenten, große Vakuolen, großer Plasmakörper. Teilung selten.

¹⁾ Infolge hoher Temperatur.

²⁾ Infolge tiefer Temperatur.

In erster Linie möchte ich betonen, daß dieses Verhalten der Zellkomponenten nur vom jeweiligen Zustand des Ausgangsmaterials aus betrachtet werden muß. Z. B. war die Anpassung an die Konzentration der Stoffwechselprodukte bei den Sommerformen recht weit gediehen, wenn auch die sehr reichlich entwickelten Algen sicherlich starke oxydative Wirkungen entfalteten. Unter diesen Voraussetzungen sind die Ergebnisse ganz eindeutig. Im ersten Teil dieser Arbeit waren die Wirkungen geschildert worden, die die modellierende Tätigkeit der Außenbedingungen an der *Stentoren*-Zelle erzielt. Diese formende Wirkung schien sich ziemlich selbständig auf Plasma, Kern und den Teilungsvorgang zu erstrecken. Nur eine feste Beziehung sahen wir bisher: die verschiedene Größe der Kernsegmente und ihr Abstand voneinander sind der Ausdruck für den Zustand des Plasmas, in das der Kern eingelagert ist. Mit der zunehmenden Vakuolisierung des Plasmas müssen die Ab-

stände der einzelnen Segmente des Macronucleus sich vergrößern, ungleichmäßig werden und eventuell der ganze Großkern seine Lage ändern, da er nur in den Plasmasträngen liegen kann. Die Menge des in solchen Strängen und Kreuzungspunkten angesammelten Plasmas bestimmt die relative Größe des einzelnen Segments. Umgekehrt wird mit zunehmender Homogenisierung des Plasmas die Perlenreihe des Rosenkranzes dichter und gleichmäßiger, und die einzelnen Perlen gleichen sich in der Größe ihren Nachbarn an. Die übrigen Reaktionen auf die Umweltwirkungen, muß man annehmen, laufen vollständig selbständig ab und doch kommen dabei durchschnittlich so normale Größen- und Formverhältnisse zustande, daß die Idee einer festen Größenbeziehung zwischen Kern und Plasma aufkommen konnte. Es sind zwei Ursachen, die dazu geführt haben. Erstens das Zusammenwirken von meist mittleren Außenbedingungen, die wir als die „normalen“ bezeichnen. Und zweitens als viel wichtigere Ursache die Einstellung des Gesamtorganismus auf die gewöhnlich vorhandenen mittleren Außenbedingungen, also sein Angepaßtsein und die Reaktion dieses biologischen Systems auf die Wirkung der Bedingungen an den verschiedenen Angriffspunkten, den Systembestandteilen. Damit ist schon gesagt, daß die Außenbedingungen sich niemals in aller Schärfe auswirken, sondern die sichtbare Wirkung ein Kompromiß darstellt. Nur außergewöhnliche, extreme Faktoren rufen einseitige Reaktionen hervor, die aber häufig mit der Gefahr verbunden sind, daß das lebendige System seinen stationären Gleichgewichtszustand aufgibt und zugrunde geht.

Solche extreme Reaktionen wurden nun auch in den vorliegenden Untersuchungen beobachtet, was sie bedeuten, wird aber erst klar, wenn wir die physiologische Rolle der Zellbestandteile bei *Stentor coeruleus* beurteilen können.

Aus der innigen Beziehung zwischen Struktur des Plasmas und Form des Rosenkranzkernes ist auf einen lebhaften Stoffaustausch zwischen beiden zu schließen und ich will versuchen, das näher zu begründen. Man muß sich vorstellen, daß der Macronucleus einen Schlauch darstellt, die Kernmembran, die alle Eigenschaften organischer Membranen besitzt. An den Stellen, die mit dem umgebenden Plasma in Berührung stehen, bilden sich die Ansammlungen der Chromatinsubstanz, und je nach Plasmamenge und Ernährungszustand sind diese Ansammlungen verschieden groß. Bei einem homogenen wenig vakuolisierten Plasma werden sie im allgemeinen gleich sein, in stark vakuoligem können zwischen großen Kernsegmenten auch ganz unscheinbare auftreten. Eine

tiefgehende Veränderung des Kernes geht bei dem Teilungsvorgang vor sich: der gestreckte Rosenkranz verkürzt sich, seine Glieder verdicken sich und schließlich sinkt die ganze Masse zum kompakten Kern zusammen. Dann wogt die Kernmasse wie eine schwere Flüssigkeit hin und her, wie aus einem Spannungszustand befreit. Die Lösung dieses Spannungszustandes beginnt mit der Quellung der Micronuclei, und gleichzeitig rücken die zahlreichen Kleinkerne zusammen. Vermehrung der Segmente, d. h. Wachstum der Kernsubstanz beobachteten wir am einzelnen Kernglied und an den Enden des ganzen Kernes. JOHNSON (1893) leugnet, daß es zwischen zwei Kernteilungen zu einer Segmentvermehrung kommt, nimmt vielmehr an, daß diese nur nach Kernkondensierung auftrete. Abgesehen von vielen gegenteiligen Einzelbeobachtungen sprechen in erster Linie die Stentoren mit umgeschlagenen Kernenden gegen die Behauptung JOHNSON'S. Dieses Wachstum muß ein Ausdruck der Stoffaufnahme aus dem umgebenden Plasma sein, denn es geht entsprechend der Futtermenge vor sich. Die neugebildeten Segmente werden noch keine Micronuclei besitzen. Erst die nächste Kernkondensation wird eine allgemeine Mischung der Kernsubstanz und eine Neuverteilung der Micronuclei bringen. Dann verschwinden auch die eingeschlagenen Kernenden. Neben diesem funktionellen Kernwachstum muß das Teilungswachstum oder die Kernschwellung unter schädlichen Außenbedingungen als ein wesentlich anderer Prozeß angesehen werden, nämlich als eine Funktionsstörung. Vielleicht läßt sie sich unter der Annahme verstehen, daß Kernstoffe verhindert werden, durch die Membran in das umgebende Plasma zu treten. Daß dieser Zustand stets durch Sauerstoffzufuhr beseitigt wird, zeigt, daß wahrscheinlich Stoffe fermentativen Charakters durch den Sauerstoff aktiviert werden, vor allem aber durch H_2O_2 (Sauerstoff in statu nascendi). Die Hemmung der Fermentbildung geht aber vom Plasma aus, wo durch nicht beseitigte Stoffwechselprodukte der fermentative Prozeß zum Stillstand kommt. Die Wirkung des Sauerstoffs erstreckt sich also zuerst auf das Plasma, wo aus dem Kern stammende Fermente in Tätigkeit gebracht werden und erst in zweiter Linie auf den Kern, wo die Neubildung solcher Fermente wieder belebt wird. Die Kernschwellung bei Stentoren, deren Plasma von unverdaulichem Futter erfüllt ist, und bei Winterformen, wo Mangel an aktivem Sauerstoff und vielleicht Überproduktion an Fermenten bei herabgesetztem Stoffumsatz anzunehmen ist, findet so ihre Erklärung. Diese Depressionszustände können als eine Art Hungerzustand aufgefaßt

werden. Den gleichen Vorgang der Kernschwellung finden wir aber bei der Vorbereitung zur Teilung wieder und die Frage drängt sich auf, ob hier ähnliche Ursachen zugrunde liegen. Außer acht zu lassen ist die Rhythmik des Vorganges und alle Erscheinungen, die damit zusammenhängen. Wenn man nun bedenkt, daß beim Zellwachstum zwischen zwei Teilungen Kern und Plasma wachsen, die Kernoberfläche aber im Verhältnis zur Plasmamasse im Wachstum zurückbleibt, ist verständlich, daß ein Moment eintritt, wo die Schädigungen der Stoffe, die von den abgegebenen Kernsubstanzen im Plasma nicht bewältigt werden, so groß werden, daß sie die Fermentabgabe dieses Kernes stören („Distanzfaktor“, NEMEČ). Dieser wird dadurch geschädigt und mit ihm die Micronuclei, die daraufhin in Teilung eintreten. Zur Bestätigung dieser Ansicht möchte ich auf die Untersuchung von POPOFF (1909) hinweisen, der durch schädliche Chemikalien ebenfalls Micronuclei zur Teilung veranlaßte, der dann Zellteilung folgte. Daß Sauerstoffzufuhr diesen depressionsähnlichen Vorgang beschleunigt, hat damit nichts zu tun. Hier handelt es sich um Änderung der Teilungsrate, des in der Stentorenzelle verankerten Rhythmus. Dieser kann dann umreguliert werden, wenn sich zwischen Wachstum und Teilung ein Mißverhältnis herausgebildet hat. Der neue Rhythmus, der Außen- und Systembedingungen entspricht, arbeitet dann wieder mit einer gewissen Konstanz bis zur nächsten Störung.

Wir müssen also annehmen, daß der Kern die Bildungsstätte fermentartiger Stoffe, vielleicht von Profermenten ist, die ihr Baumaterial aus dem umgebenden Plasma beziehen. Kleine Kernsegmente zeigen dann einen Membranzustand an, der ungehinderten Austritt der Fermente erlaubt und damit die Assimilation im Plasma ermöglicht. Sowohl im Hunger- wie im Depressionsstadium als auch in gewissem Sinne vor der Teilung verhindert eine Zustandsänderung der Kernmembran durch Anreicherung von Stoffwechselprodukten in der Umgebung die Abgabe der Fermentstoffe an das Plasma und führt, vielleicht unter Mitwirkung von Wasseraufnahme, zur Kernschwellung, die durch Sauerstoff behoben wird, bzw. durch den Teilungsvorgang. Es ist zu vermuten, daß der im Wasser gelöste Sauerstoff dabei weniger wirksam ist als das von den Algen abgegebene H_2O_2 . Diese Anschauung würde in manchen Punkten

mit den Ansichten von VERWORN (1892) über die Kernplasmabeziehungen übereinstimmen.

In der gleichen Richtung liegt auch die Erklärung für das Verhalten des Plasmas. Um von der auffallenden Tatsache des Plasmaschwundes auszugehen, nicht nur bei Nahrungsmangel, sondern auch bei Sauerstoffarmut, könnte man auch hier annehmen, daß der Sauerstoff die Plasmahaut durchlässig macht und in seiner Abwesenheit die Plasmahaut sich verdichtet, so daß Wasseraufnahme verhindert wird. Weniger sind es assimilatorische Effekte, die Zellvergrößerung bewirken: das zeigen die großen Plasmakörper in den Sauerstoff-Hungerkulturen und die kleinen in den Nährlösungskulturen, deren ausreichende Futtermengen sich in dem Kernwachstum zu erkennen geben. Gewiß bewirkt der Abbau der Stoffe eine Erhöhung des osmotischen Druckes durch Spaltung der großen Moleküle in kleinere. Wichtiger erscheint für die Größenzunahme der Stentoren die Tatsache, daß H_2O_2 die Permeabilität reversibel erhöht ähnlich wie die Kohlensäure bei den Blutkörperchen, wie HÖBER (1914) nach SZÜTS berichtet, wie ganz allgemein eine normale Komponente eines Stoffes, die in wechselnder Konzentration die Zellen umgibt, befähigt ist die Permeabilität zu ändern.

Die Unterdrückung von Teilungsvorgängen bei den Fleischbrühe- und Reinkulturzuchten ist als Lähmung der Teilungsrate durch Sauerstoffmangel im Plasma aufzufassen, wie JOLLOS (1921) kürzlich ebenfalls die Meinung ausgesprochen hat, daß der erblich festgelegte Sitz der Teilungsrate das Plasma ist. Von diesen Anschauungen aus ist das Verhalten von Macronucleus und Plasma bei *Stentor* in allen Umweltzuständen verständlich. Von normalem Verhalten, das den Anschein einer festen Relation zwischen Kern und Plasma aufkommen ließ, abweichend, drückt sich das eine Extrem in Plasmaschwund und reichlichem Wachstum des Macronucleus, das andere Extrem in einem sehr großen, zum Teil von Vakuolen erfüllten Plasmaleib mit wenigen schmalen Segmenten des Großkerns aus. Wenig Plasma mit wenig Kernsubstanz kommt bei den ungleichen Teilungen häufig vor, großer Kern in großem Plasmaleib fällt unter die Norm. Für das gegensätzliche Verhalten beider Zellkomponenten sehen wir in Nahrungsquantität und der Menge des im Wasser gelösten Sauerstoffs die bewirkenden Faktoren.

b) Literaturbesprechung.

Im Mittelpunkt aller Untersuchungen an *Stentor* standen von jeher Teilungsvorgang und Kernveränderung. Eine von BALBIANI (1891) zuerst beobachtete Erscheinung, die auch JOHNSON (1893) beschreibt und mit Regeneration bezeichnet und die auch GREELEY (1902) erwähnt, muß durch meine Untersuchungen eine andere Deutung erfahren. BALBIANI beobachtete eine Folge von Erscheinungen genau wie beim Teilungsvorgang (neue Peristomanlage, kompakter Kern). Die Peristomanlage vereinigte sich sodann wieder mit der alten und eine Teilung unterblieb. Da dieser Vorgang besonders unter ungünstigen Bedingungen in Erscheinung trat, liegt es nahe zu vermuten, daß die früheren Autoren die Abortivteilung übersahen und nur die formative Periode beobachteten. Denn für eine Erneuerung eines Organells wie des Peristoms ist eine Kernverdichtung nicht notwendig. Außerdem berichtet JOHNSON, daß ein *Stentor* sich „anstatt“ Regeneration einer Teilung unterzog. Die Kernsegmentvermehrung, die dieser Autor sah, ist ebenfalls mit Teilung vereinbar. Das Verhalten der Micronuclei wird nicht besonders erwähnt und wird vermutlich analog dem bei Teilung sein.

In der ungleichen Teilung sieht SCHUBERG (1891) eine Folge eines mehr oder weniger großen zeitlichen Abstandes von der Conjugation. Das ist schon deshalb unwahrscheinlich, weil die Conjugation bei *Stentor* im Freien anscheinend höchst unregelmäßig auftritt. HAMBURGER (1908) und MULSOW (1913) konnten sie nur im Frühjahr feststellen.

ALLESCHER (1912) geht von der falschen Annahme aus, daß die Stentoren verschiedener Größe Vertreter zahlreicher Rassen seien. PROWAZEK (1904) stellte fest, daß Zwergindividuen vor Depressionen auftreten. Bei solchen Teilungen kamen auch kernlose Stücke vor. Bemerkenswert ist, daß PROWAZEK auch von der Regeneration kernloser Stücke berichtet, allerdings nimmt er die Anwesenheit gewisser chromatischer Substanzen im Plasma an. Aber auch ohne das ist es durchaus verständlich, wenn z. B. von Peristomresten aus ein neues Peristom ohne Kern sich bildet. Über die Lebensdauer kernloser Stücke machte PROWAZEK ähnliche Beobachtungen wie ich oben mitgeteilt habe. Das Verhalten solcher kernloser Stücke ist die beste Illustration einer Abgabe von Stoffen aus dem Kern an das Plasma. Sind im kernlosen *Stentor* diese Stoffe aufgebraucht, so ist die Assimilation unterbrochen und die scheinbar ungestörten Funktionen kommen zum Stillstand. Auch GRUBER (1886) vertrat den Stand-

punkt, daß bei einmal eingeleiteten physiologischen Prozessen der Kern überflüssig ist. Seinen Ausführungen über den normalen Teilungsvorgang bei *Stentor* kann ich nicht beipflichten. So sagt er, daß die Nahrungsmenge für die Teilung unwesentlich ist und bemerkt doch gleich im nächsten Satze, daß seine Kulturen bloß bis zur vierten Generation gediehen sind (doch wohl wegen ungenügender Nahrung!), und zwar ohne Wachstum zwischen den Teilungen. Dieses Verhalten führt nach ihm schließlich zur Conjugation. Auch er beobachtete eine Rhythmik des Teilungsvorganges, die sich in der „Teilung ohne nachfolgendes Wachstum“ ausspricht, und eine festgelegte Teilungsrate von normalerweise 48 Stunden. Daß die Stentoren in reinem Wasser sich nur bis zur vierten Generation hielten und dabei etwa auf $\frac{1}{4}$ ihres Volumens reduziert wurden, spricht für die Wirksamkeit des Sauerstoffs bei der Teilung. Das ganze Verhalten der GRUBER'schen Stentoren findet seine Erklärung im ungeeigneten Futter.

Der Teilungsvorgang kann schon bei Erscheinen des Wimperbandes nicht mehr rückgängig gemacht werden. Dies wies STEVENS (1903) durch dorsoventrale Teilung eines Stentors in der formativen Periode nach. In beiden Teilen trat nach einiger Zeit Kernkondensation ein. Bei den Abortivteilungen konnten kleinste Plasmastücke ohne Kern nicht mehr funktionieren. In diesem Zusammenhange ist es von Interesse, die Behauptung F. LILLIES (1896) zu vermerken, daß der kleinste Teil eines *Stentors*, der noch zu regenerieren fähig ist, $\frac{1}{3}$ der Länge und $\frac{1}{27}$ des Volumens eines *Stentors* betragen muß. Er führt dies auf eine bestimmte Minimalstruktur zurück, die zum Leben notwendig sei. Diese Teilstücke wurden im Schüttelversuch gewonnen. Ich glaube allerdings, daß diese Zahlen nicht die unterste Grenze angeben, vorausgesetzt, daß die Teilstücke einen Kern besitzen, also funktionieren. Schon aus meinen Abbildungen ist ersichtlich, daß Verkleinerung auf $\frac{1}{64}$ des Normalvolumens möglich ist. Solche Verhältniszahlen zwischen größten und kleinsten Stentoren fand auch MORGAN (1901), ist aber der Meinung, daß die wirklichen Werte weniger extrem sind, da das Plasma Wasser verliert.

Eine eingehende Würdigung muß die Literatur finden, die sich mit den Depressionszuständen der Protozoen befaßt, in erster Linie die Arbeiten der HERTWIG'schen Schule. Nach R. HERTWIG's (1902) und POPOFF's (1908) Angaben führt Hunger und Depression ebenso wie das Teilungswachstum des Kerns zur Kernvergrößerung. Diese letztere stellen beide Autoren (1908) in einer Kurve dar, die unser

Interesse erfordert. Während zwischen zwei Teilungen die Kurve des Plasmawachstums regelmäßig ansteigt, sinkt die Kurve des Kernwachstums zuerst ab, steigt dann sehr flach an und vereinigt sich zuletzt steil ansteigend mit der Plasmakurve. Nach HERTWIG bedeutet dieser letzte Teil das Teilungswachstum, der übrige Teil der Kurve ist die Darstellung des funktionellen Wachstums. Wie verhält es sich aber mit dem ersten Absinken der Kurve? HERTWIG erklärt es mit erhöhter Resorption des Chromatins nach der Teilung. Nach meinen Anschauungen ist diese Kernverkleinerung durchaus verständlich: die Kernschwellung wird nach der Teilung, die ihre Ursachen beseitigt, rückgängig gemacht und damit erklärt sich das Absinken der Kurve.

Aber nicht nur die Kernschwellung als Einleitung der Teilung, sondern auch die depressive Veränderung muß als pathologischer Prozeß angesehen werden, denn sie läßt sich durch günstige Bedingungen bei *Stentor* entweder vermeiden oder rückgängig machen. Damit schließe ich mich Ansichten an, die von ENRIQUES (1912) zuletzt geäußert wurden. Eine weitere Überlegung läßt Zweifel aufkommen, ob parthenogenetische und Conjugationsvorgänge eine im Lebenszyklus begründete Notwendigkeit sind. Es ist nämlich bemerkenswert, daß Conjugation und parthenogenetische Kernerneuerung hauptsächlich bei Formen beobachtet werden, die in polysaprogen Medien sich aufhalten. Betrachten wir die Gattung *Paramaecium*: wir sehen, daß Conjugation und Parthenogenese bei *putrinum*, *aurelia* und *caudatum* oft beobachtet werden. Sehr viel seltener scheinen solche Prozesse bei *bursaria* zu sein, die bekanntlich in Symbiose mit Grünalgen lebt. Es ist nicht bekannt, daß Infusorien, die symbiotische Algen mit sich führen, eine periodische Kernerneuerung durchmachen. Dagegen ist *P. putrinum* den meisten Conjugationen unterworfen, wie JOUKOWSKY (1898) mitgeteilt hat. *Putrinum* lebt aber in polysaprogen Umgebung und die häufige Erneuerung des Kernmaterials ist vielleicht gerade deshalb notwendig. Andere Formen mit symbiotischen Algen, wie *Bursella spumosa* (SCHMIDT 1921) und Formen, die an einen sauerstoffreichen Lebensraum angepaßt sind, wurden selten oder gar nicht in Conjugation angetroffen. Das gilt auch für *Stentor*, denn bisher wurde die Conjugation bei *Stentor coeruleus* nur im Frühjahr im Freien und in Aquarien unter anscheinend ungünstigen Bedingungen festgestellt (MULSOW 1913). Schließlich muß hier erwähnt werden, daß M. HARTMANN (1917—21) gerade bei den autotrophen Volvocineen Befruchtungsvorgänge ausschalten konnte, während WOODRUFF (1921),

dessen *Aurelia*-Kulturen bereits bis zur 8000. Generation (Dez. 1920) gediehen sind, diese Kulturen zwar von Conjugationen, nicht aber von parthenogenetischen Kernerneuerungen freihalten konnte.

Nach allem bin ich also geneigt, die depressiven Kernzustände bei den Infusorien durch die Außenbedingungen veranlaßt zu betrachten. Sie sind aber nicht zu vermeiden, weil viele der in Betracht kommenden Formen an polysaprobe Umgebung angepaßt sind. Es ist allerdings nicht immer notwendig, daß solche Formen stets Kernveränderung zeigen, wie JOUKOWSKY (1898) für *Pleurotricha lanceolata* zeigte. Hier traten niemals Degenerationserscheinungen auf. Nur ungleiche Teilprodukte ließen ihn auf verschiedene Bedingungen innerhalb seiner Kulturen schließen. Auch in einem anderen Punkte stimme ich mit JOUKOWSKY überein. Nach ihm ist die Teilungsrate abhängig 1. von Temperatur, 2. von der Menge der Stoffwechselprodukte, 3. von Individualität und Vergangenheit. Ersetzen wir Stoffwechselprodukte durch den Quotienten $\frac{\text{Nahrungsquantum}}{\text{Sauerstoffmenge}}$, Individualität durch Reaktionsnorm und Vergangenheit durch die Summe von Regulationen, die als Folge der Depression notwendig werden, so kann man JOUKOWSKY völlig beistimmen. Dieser Autor beobachtete auch die Trennung des Kernes in einzelne Stücke innerhalb des Plasmaleibes wie vor ihm JOHNSON und nach ihm GREELEY und SCHMIDT.

Wie schon oben erwähnt, hat OTTO HARTMANN in einer Reihe von Arbeiten den Temperatureinfluß auf Zelle, Kern und Nucleolus und auf die Relationen zwischen ihnen in den verschiedensten Tiergruppen geprüft. Es ist klar, daß dieser Einfluß vor allem auf heterotrophe Organismen noch weiter analysiert werden kann und außerdem in vielen Fällen gar nicht der entscheidende Faktor ist. Dadurch bleibt das Ergebnis unsicher und deshalb sind HARTMANN's Resultate an autotrophen Pflanzenzellen klarer. Ein allgemein gültiges Resultat springt bei diesen Untersuchungen nicht heraus, sondern der Verfasser sieht in dem Verhalten der Zellen die Summe innerer und äußerer Bedingungen, die an den Zellbestandteilen in selbständiger Weise angreifen, ein Resultat, dem man beistimmen kann. Von speziellem Interesse ist seine Feststellung, daß die Zellgröße im Sommer stets geringer ist als im Winter, dann die Tatsache, daß die Depression ein ganz anderes histologisches Bild bietet als alternde Zellen, nämlich vergrößerte Kerne. Bedeutsam scheint mir HARTMANN's Bemerkung, daß die Kernplasmarelation in Teichen größer ist als in Seen. Das Überwiegen der Litoralzone

in jenen und damit die energischere Wirkung der in dieser Zone reichlichen Bodengase mag dabei eine gewisse Rolle spielen, während in Seen das Pelagial für den Gesamtgasgehalt des Wasserbeckens ausschlaggebend ist. In pflanzenphysiologischen Experimenten stellte HARTMANN die Abhängigkeit der Plasmastrukturen von der Temperatur fest, so daß starke Temperaturerhöhung und Hunger dieselben Bilder ergeben, und er berichtet, daß eine Relationsänderung nach seinen Beobachtungen niemals von selbst zurückgeht, wie JOLLOS (1921) das für Protozoen behauptet. In der Arbeit über Größenänderungen der pflanzlichen Chromatophoren betont HARTMANN vor allen Dingen die große Ungewißheit, ob die Zellverkleinerung durch Substanzabgabe oder durch Wasserabgabe erfolgt. Damit wird aber jeder Vergleich von Plasmagrößen illusorisch, worauf schon v. TSCHERMAK (1916) hinwies. Gleich NEMEČ und CHILD ist HARTMANN der Meinung, daß das Alter die Kernmembran verfestigt und so eine relativ geringere Kerngröße resultiert.

Ich möchte den Abschnitt damit beschließen JOHNSON's Beobachtungen über Physiologie und Biologie der Stentoren kurz zu besprechen. Wie alle Autoren, die sich mit *Stentor*-Kulturen befaßten, gelang es ihm nicht, *Stentor* über einige Generationen hinaus zu züchten. Mit Heuinfus und *Glaucoma* kam keine regelmäßige Teilungsrate zustande, dagegen ergab Zugabe von *Scenedesmus* bedeutend bessere Resultate und der Verfasser konnte wenigstens 10 Generationen beobachten, ganz entsprechend meinen Erfolgen mit Algen. Nach 2—3 Teilungen machte sich die reduzierte Teilungsgröße bemerkbar. Als Grund gibt JOHNSON ungenügende Zeit zum Vollwachstum an. Mir scheint Nahrungsmangel bedeutend wahrscheinlicher, weil eine 24 Stundenrate bei ca. 20° C durchaus normal ist. Auch ohne Futteraufnahme kam Teilung zustande (*Scenedesmus*-Wirkung!). Zwergformen von 5—10 Segmenten hatten relativ sehr viel weniger Plasma. JOHNSON kommt zu dem Resultat, daß bei schmaler Kost *Stentor* am besten gedeiht, wenn auch die Teilung dabei unterbleibt, und er betont, daß die größten Formen keineswegs die fruchtbarsten und kräftigsten sind. Eine Deutung dieser Befunde ist durch meine Ausführungen gegeben worden. JOHNSON's Kulturbedingungen waren ungünstiger als die entsprechenden Freilandbedingungen, denn nach kurzer Zeit wurden die Abkömmlinge verschieden groß.

Nach Abschluß der Arbeit erschien eine Untersuchung von ZWEIBAUM (1921) in der nachgewiesen wird, daß die Sauerstoffabsorption bei *Paramaecium caudatum* doppelt so groß ist nach der

Conjugation wie vorher. Das ist ein neuer Beweis für den Wert des Sauerstoffs für die Kernfunktion, und die Tatsache, daß unter günstigen Bedingungen die Höhe der Sauerstoffabsorption nach der Conjugation längere Zeit erhalten bleiben kann, spricht dafür, daß in erster Linie Außenbedingungen den Kern schädigen und damit Conjugation auslösen.

Damit will ich die Literaturbesprechung abschließen. Aus den vorstehenden Untersuchungen und der Durchsicht der Literatur ist für die Kernplasmabeziehungen die Erkenntnis gewonnen worden, daß es nicht notwendig ist, irgendeine feste Beziehung zwischen Macronucleus und Plasmamenge anzunehmen, sondern daß es sich hier, wie schon WOODRUFF (1913) ohne es näher zu begründen, vermutete, um eine zufällige Kombination mittlerer Bedingungen handelt, die den Eindruck einer bestimmten Relation hervorrufen.

Würzburg, April 1922.

Erläuterungen zu den Textfiguren.

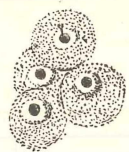
Sämtliche Figuren sind, soweit nicht schematisch oder mit Angabe der Vergrößerung, mit Comp. Oc. 4, LEITZ' Apochromat 16 mm und Zeichenapparat halb-schematisch gezeichnet. Die Figuren 1—12, 14, 15, 17—22, 24, 25, 27, 28 und 30 sind auf die Hälfte verkleinert wiedergegeben. Die Körperrumrisse wurden vielfach in durchbrochener Linie dargestellt, da es sich um Totalpräparate handelt, deren Plasmakörper durch den Druck des Deckglases und entsprechend der Konsistenz des Kanadabalsams mehr oder weniger zusammengedrückt wurde. Verschiedene Formen können also nur bedingt verglichen werden. Die schematischen Zeichnungen haben lebendes Material zur Vorlage gehabt. Die Figuren mit Angabe der Vergrößerung wurden ebenfalls mit Zeichenapparat gezeichnet.

Literaturverzeichnis.

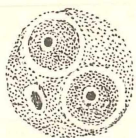
- 1) ALLESCHER, M.: Über den Einfluß der Gestalt des Kernes auf die Größenabnahme hungernder Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 1912.
- 2) BALBIANI, E. G.: Sur les régénérations successives du péristome comme caractère d'âge chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zool. Anz. Bd. 14 1891.
- 3) BÜTSCHLI, O.: Protozoa. in: BRONN's Klassen und Ordnungen 1887—89.
- 4) ENRIQUES, P.: Die Nahrung und die Struktur des Macronucleus. Arch. f. Protistenk. Bd. 26 1912.

- 5) FAURÉ-FREMIET, E.: Sur un cas de monstrosité chez *Stentor coeruleus*. Arch. d'Anat. micr. T. 8 1906.
- 6) GREELEY, A. W.: On the Analogy between the Effects of Loss of Water and Lowering of Temperature (*St. coeruleus*). Amer. Journ. Physiol. Vol. 6 1902.
- 7) GRUBER, A.: Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. Nat. Ges. Freiburg Bd. 1 1886.
- 8) —: Einzellige Zwerge. Festschr. f. LEUKART. Leipzig 1892.
- 9) HAMBURGER, C.: Zur Kenntnis der Conjugation von *Stentor coeruleus* nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 90 1908.
- 10) HARTMANN, M.: Über den Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Regeneration, ein experimenteller Beitrag zur Physiologie des Todes und der Fortpflanzung. „Die Naturwissenschaften“ 1921.
- 11) —: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden (Volvocales). I. Mitteil. Arch. f. Protistenk. Bd. 39 1918. II. Mitteil. Sitz.-Ber. preuß. Akad. Wiss. Bd. 52. III. Mitteil. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 1921.
- 12) HARTMANN, O.: Über das Verhältnis von Zellkern und Zellplasma bei *Ceratium* und seine Bedeutung für Variation und Periodizität. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14 1917.
- 13) —: Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44 1918.
- 14) —: Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationszyklus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919 a.
- 15) —: Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. (Zellphysiol. Exper. an Pflanzen.) Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919 b.
- 16) —: Über die Beeinflussung der Größe pflanzlicher Chromatophoren durch die Temperatur. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15 1919 c.
- 17) HERTWIG, R.: Über das Wechselverhältnis von Plasma und Kern. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. Bd. 18 1902 03.
- 18) —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23 1903
- 19) —: Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1 1908.
- 20) HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1914.
- 21) HOFER, B.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kernes auf das Plasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1888.
- 22) JOHNSON, H. P.: A contribution to the morphology and biology of the Stentors. Journ. Morph. Boston Vol. 8 1893.
- 23) JOLLOS, V.: Experimentelle Protistenstudien I. Arch. f. Protistenk., Bd. 43 1921.
- 24) JOUKOWSKY, D.: Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verh. Naturh.-med. Vereins Heidelberg N. F. Bd. 6 1898.

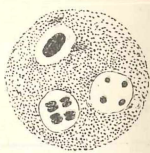
- 25) KASANZEFF: Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Diss. Zürich 1901.
- 26) KLEBS, G.: Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 7 1887.
- 27) KORSCHULT, E.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4 1891.
- 28) LILLIE, FR. R.: On the smallest Parts of *Stentor* capable of regeneration. Journ. Morph. Vol. 12 1896.
- 29) MORGAN, P. H.: Regeneration of proportionate Structures in *Stentor*. Biol. Bull. Vol. 2 1901.
- 30) MULSOW, W.: Die Conjugation von *Stentor coeruleus* und *Stentor polymorphus*. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 1913.
- 31) OEHLER, R.: Gereinigte Ciliatenzucht. Arch. f. Protistenk. Bd. 41 1920.
- 32) POPOFF, M.: Über den Einfluß chemischer Reagentien auf den Funktionszustand der Zelle. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Physiol. Bd. 25 1900.
- 33) —: Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen, Festschrift. f. Rich. Hertwig. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.
- 34) —: Experimentelle Zellstudien I, II, III. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1, 3, 4 1908—10.
- 35) PROWAZEK, S.: Beiträge z. Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen (*Stentor*). Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.
- 36) PÜTTER, A.: Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- 37) RAUTMANN, H.: Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplastkörpers zum Kern. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3 1909.
- 38) SCHIMDT, W. J.: Untersuchungen über Bau und Lebenserscheinungen von *Bursella spumosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 95 1920.
- 39) SCHUBERG, A.: Über das Vorkommen von *Stentor multiformis* im Süßwasser. Zool. Anz. Bd. 19 1896.
- 40) —: Zur Kenntnis des *Stentor coeruleus*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 4 1891.
- 41) STEIN: Der Organismus der Infusionstiere, Leipzig 1867.
- 42) STEVENS, N. M.: Notes on Regeneration in *Stentor coeruleus*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 16, 1903.
- 43) v. TSCHERMAK, A.: Allgemeine Physiologie II, Berlin 1916.
- 44) VERWORN, M.: Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51 1892.
- 45) WALLENGREN: Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 1 1902.
- 46) WOODRUFF, L. L.: Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic Relation during the life of a pedigreed race of *Oxytricha fallax*. Journ. f. exp. Zool. Vol. 15 1913.
- 47) —: The present Status of the long-continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale-University. P. Nat. Ac. Sci. Washington 7, 1921.
- 48) ZWEIBAUM, J.: Ricerche sperimentali sulla conjugazione degli Infusori. I. Influenza della conjugazione sull'assorbimento dell'O₂ nel *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 44 1921.



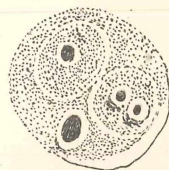
1



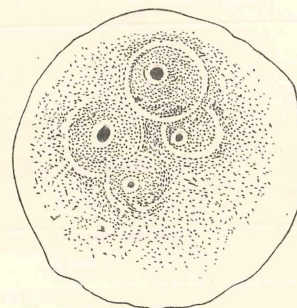
4



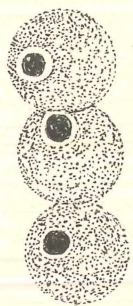
5



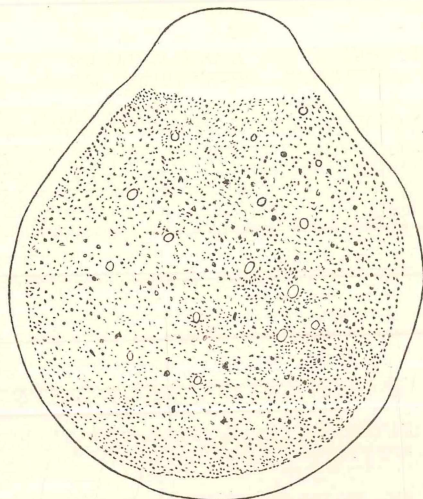
6



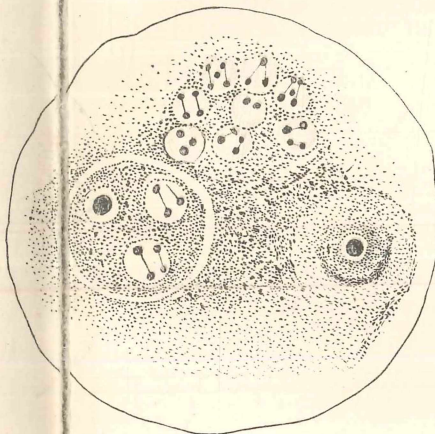
8



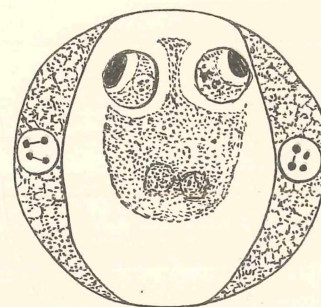
2



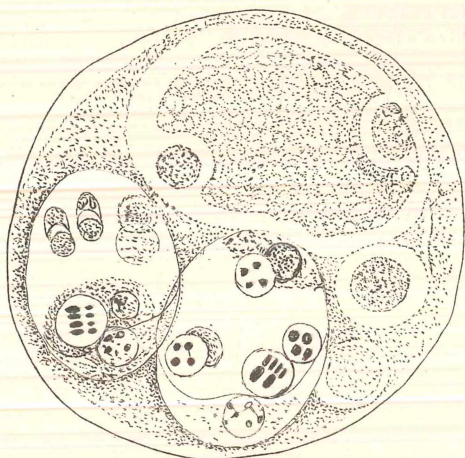
3



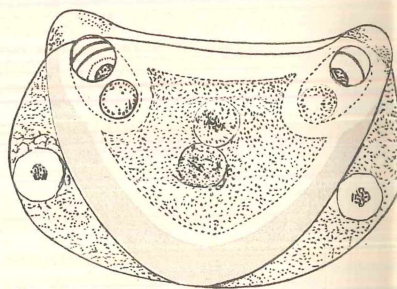
7



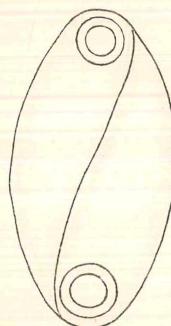
9



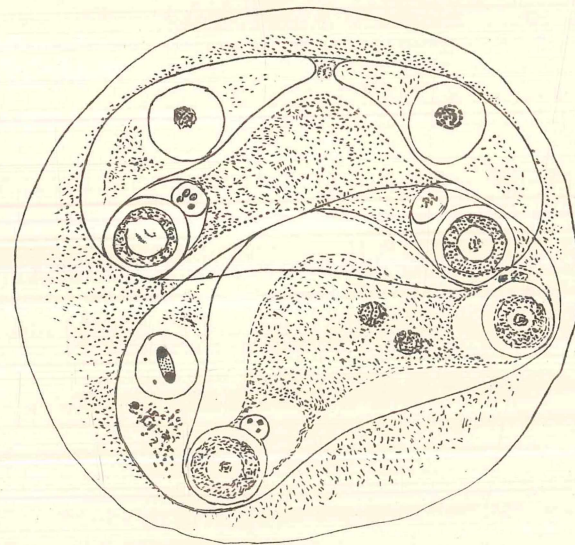
12



10



11



13

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [45_1922](#)

Autor(en)/Author(s): Stolte Hans-Adam

Artikel/Article: [Der Einfluß der Umwelt auf Macronucleus und Plasma von Stentor coeruleus Ehrbg. Ein experimenteller Beitrag zur Frage der Kernplasmabeziehungen 344-389](#)