

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut in Berlin-Dahlem.  
Abteilung M. HARTMANN.)

## Untersuchungen an *Actinophrys sol* EHRENBURG.

### II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels.

Von  
**Karl Bělár.**

(Hierzu 17 Textfiguren <sup>1)</sup> und Tafel 14 u. 15.)

---

#### Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	371
2. Problem- und Fragestellung . . . . .	378
3. Der „Hauptversuch“ (die dauernd agame Züchtung) . . . . .	383
4. Die Depressionen . . . . .	392
5. Die experimentelle Auslösung des Befruchtungsvorganges . . . . .	403
6. Die Keimung der Zygoten . . . . .	414
7. „Verjüngung“ als Folgeerscheinung der Befruchtung . . . . .	416
8. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen . . . . .	420
9. Literaturverzeichnis . . . . .	428
10. Tafelerklärung . . . . .	435

---

#### I. Einleitung.

„Wir haben bisher zu sehr unter dem Bann der ganz einseitigen Auffassung gestanden, als wäre das Normale auch das schlechthin Notwendige für die Pflanzen.“ (KLEBS 1904 p. 290.)

Der Komplex von Problemen, zu deren Lösung die im folgenden mitgeteilten Versuche einen Beitrag liefern sollen, wird am besten

---

<sup>1)</sup> Die Textfiguren 11—17 sind ihrer Größe wegen vor den Tafeln eingeklebt.  
Archiv für Protistenkunde. Bd. XLVIII. 25

durch das von WEISMANN geprägte Schlagwort „die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen“ charakterisiert. Im Zentrum aller Betrachtungen und Untersuchungen, die sich in diesem Kreise bewegen, steht die Befruchtung, genauer gesagt, die prinzipielle Bedeutung, die die Ausbildung sexuell differenzierter Zellen und ihre Folgeerscheinungen für den Ablauf alles Lebens hat; wobei die drei Hauptfragen: 1. Ob die Befruchtung eine Lebensnotwendigkeit ist, 2. was den Eintritt von Befruchtungsvorgängen verursacht, 3. welcher Art die Wirkungen der Befruchtung sind, meist gleichzeitig diskutiert werden.

Der Weg, den die Forschung zur Lösung dieser Probleme eingeschlagen hat, ist zu oft schon dargestellt worden, als daß hier mehr als eine kurze Skizze am Platze wäre. Als erster hat wohl BÜTSCHLI 1876 seine (auf Versuche über die Teilungsrate von *Paramaecium putrinum* gestützte) Ansicht in den Worten formuliert: „Die Bedeutung des Conjugationsactes ist eine Verjüngung der ihn begehenden Thiere.“ Ungefähr gleichzeitig hat ENGELMANN auf Grund morphologischer Studien über die Conjugation der Infusorien diesen Vorgang als „Reorganisation des Organismus“ angesprochen. 1882 faßte BÜTSCHLI seine Ansichten nahezu unverändert noch einmal zusammen. Im selben Jahre erschien die Schrift WEISMANN's „Über die Dauer des Lebens“, deren wesentlicher Inhalt als wohlbekannt vorausgesetzt werden darf. Als nächster brachte MAUPAS 1888 Tatsachenmaterial zum Befruchtungsproblem bei. Es waren wieder Versuche an Infusorien: Er stellte ein Absinken der Teilungsrate im Laufe von zahlreichen asexuellen Generationen fest, welches zum Tod führte, wenn nicht eine neuerliche Conjugation die „Verjüngung“ bewirkt. Die Resultate MAUPAS erfuhren dann um die Wende des Jahrhunderts eine Bestätigung und Erweiterung durch CALKINS und R. HERTWIG, die ebenfalls nur durch Konjugation zu behebende Depressionszustände fanden. R. HERTWIG fügte diese Befunde seiner Theorie von der Bedeutung der Kernplasmarelation ein und kommt im Gegensatz zu WEISMANN zum Schluß, daß „die Bedingungen des Todes in der lebenden Substanz von Anfang an gegeben sind; sie sind eine notwendige Konsequenz der Lebensfunktionen“ (1904 a, p. 306). Diese Ansicht, die in mehr oder weniger modifizierter Form von den meisten Zoologen akzeptiert wurde, geriet auch nicht ins Wanken, als ENRIQUES 1903—1910 und sein Schüler ZWEIBAUM 1912 Versuchsergebnisse an Ciliaten über vollkommen willkürliche Auslösung der Conjugation sowie über lang andauernde Züchtung unter Ausschaltung derselben, die keine Schädigungen zur Folge hatte, mitteilten; die



Befunde dieser beiden Forscher waren zu vieldeutig, die experimentelle Beherrschung der Formwechselphasen war keine unumschränkte und konnte vor allem bei Nachprüfung (JOLLOS uned.) nicht bestätigt werden. Erst die sensationelle Mitteilung WOODRUFF's: „Two thousand generations of *Paraemaecium*“ brachte 1911 die Gemüter in Bewegung; bei der exakten Technik der Versuche war an der Richtigkeit der mitgeteilten Tatsache: daß *Paramaecium* jahrelang gezüchtet werden kann, ohne daß die Kette der fortgesetzten Zweiteilungen durch Conjugationsakte unterbrochen wird, nicht zu zweifeln. Die „potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen“ schien erwiesen. Aber bald wurde auch dieser Fall dem allgemein als gültig angenommenen Schema wieder eingefügt und zwar durch die Arbeit von WOODRUFF & ERDMANN (1914), in der gezeigt wurde, daß in der von WOODRUFF asexuell gezüchteten Linie in regelmäßigen Zeitabständen, alle vier bis fünf Wochen (also nach einer bestimmten Anzahl von Teilungen) ein parthogenetischer „Reorganisationsprozeß“ (Endomixis) vorkommt, der mit einer beträchtlichen Abnahme der Teilungsrate verbunden ist.

Das Bild, welches man sich von der Stellung des Befruchtungsprozesses in der organischen Welt machte, war dadurch wieder einheitlich geworden: indem man in erster Linie die physiologische Wirkung der Befruchtung ins Auge faßte, durfte man auch asexuelle Reorganisationsprozesse in diesem Sinne in den Erscheinungskreis der Sexualität einbeziehen, welcher nun endgültig in die Reihe jener Lebenserscheinungen gestellt schien, deren rhythmische Wiederkehr in erster Linie von innen heraus, durch Faktoren, die zu der sogenannten ererbten Konstitution des Organismus gehören, bedingt und reguliert wird. Den Einflüssen der Umwelt räumte man eine bescheidene, mehr modifikatorische Rolle ein, sie sollten den Eintritt der Befruchtungsvorgänge beschleunigen oder verzögern können, aber nie über einen gewissen Maximaleffekt hinauskommen; das entscheidende Wort sollte inneren autonomen Faktoren vorbehalten bleiben.

Auf die WOODRUFF-ERDMANN'sche Arbeit folgte eine Reihe weiterer Publikationen von zumeist amerikanischen Autoren, die die bei *Paramaecium* beobachteten Vorgänge in mehr oder weniger abgeänderter Form bei andern Ciliaten feststellten.

Bisher war nur von Versuchen an tierischen Protisten, die mit einer einzigen Ausnahme (R. HERTWIG: *Actinosphaerium*) einer einzigen Klasse angehörten, die Rede gewesen; warum das? Und wieso schien es berechtigt, die aus diesen Versuchen gezogenen Schlüsse derartig zu generalisieren, daß man die prinzipielle Notwendigkeit

der Befruchtung für alles Lebende endgültig festgestellt zu haben glaubte?

Die Antwort auf die erste Frage ist einfach genug: Weil die übrigen Protozoen dem Experiment unzugänglich waren. Coccidien und Gregarinen weisen zwar Befruchtungsprozesse in den verschiedensten Variationen auf, entziehen sich aber als Parasiten nicht nur kontrollierbaren Einflüssen, sondern auch der direkten kontinuierlichen Beobachtung; Foraminiferen, Heliozoen und Myxomyceten konnte man nicht exakt genug züchten und in dem übrigen Heer der freilebenden heterotrophen Protozoen gibt es zwar leicht kultivierbare Formen genug, aber mit ganz wenigen Ausnahmen ist bei keiner der Befruchtungsprozeß eine einwandfrei festgestellte und häufig zu beobachtende Erscheinung.<sup>1)</sup>

Aber auch auf die zweite Frage fällt es nicht schwer eine, ja sogar zwei Antworten zu finden, deren erste lautet: Die Verallgemeinerung der (auf Grund der an Ciliaten gewonnenen Versuchsergebnisse gebildeten) Vorstellung über die Rolle der Sexualität erschien deshalb statthaft, weil (allerdings nicht zu zahlreiche) Versuche an geeigneten Metazoen<sup>2)</sup> die an Protozoen gemachten

---

<sup>1)</sup> Da diese Behauptung einer viel verbreiteten Ansicht (nämlich daß Befruchtungsvorgänge bei allen Protozoengruppen nachgewiesen sind) widerspricht, bedarf sie vielleicht näherer Begründung. Die erwähnten Ausnahmen sind: *Amoeba diploidea*, *Amoeba mira*, *Trichosphaerium sieboldi* und *Scytomonas subtilis*; als beinahe sicher gestellt darf das Vorkommen von Befruchtungsvorgängen bei Radiolarien gelten, obwohl ein ganz lückenloser Beweis bis heute aussteht. Von allen anderen Angaben (*Arcella*, *Diffugia*, *Cryptodiffugia Centropyxis*, *Chlamydomphrys*, *Amoeba minuta*, *Amoeba proteus*, *Prowazekia*, *Mastigella vitrea* und noch viele andere) muß man m. E. eine Bestätigung durch Nachuntersuchungen abwarten, bevor man sie für gesichert ansehen darf. Wenn man bedenkt, daß die meisten dieser Angaben völlig isoliert dastehen, manchmal aber wieder für ein Objekt drei verschiedene Befruchtungstypen beschrieben und die möglichen Fehlerquellen (Parasiten, Plasmogamie; rückgängig gemachte Teilung; auf diese letztere Fehlerquelle geht auch meine Beschreibung von Befruchtungsvorgängen bei *Trypanoplasma heliciis* zurück, die ich seitdem als völlig irrtümlich erkannt habe) nicht in Betracht gezogen wurden, wenn man sich ferner gegenwärtigt, wieviele scheinbar sichere Angaben (z. B. die Autogamie von *Entamoeba muris*) sich als unrichtig herausgestellt haben, so wird man den Skeptizismus, der hier zum Ausdruck kommt, nicht übertrieben finden. Außerdem erscheint er mit einer gelegentlichen Äußerung KORONIS (1921): „In the autogamy of *Actinosphaerium*, as described by HERTWIG, there is a significant resemblance to endomixis in *Paramecium* (sic!) and inadequate evidence of syngamy of the supposed (!) pronuclei“ verglichen, direkt milde.

<sup>2)</sup> *Hydra* und Oligochaeten; weder die übrigen Cnidarier noch Schwämme, Rhabdocölen, Bryozoen und Tunicaten wurden meines Wissens in dieser Hinsicht bisher untersucht.

Erfahrungen durchaus zu bestätigen schienen. „Geeignet“ bedeutet Formen, für welche die Notwendigkeit von Befruchtungsvorgängen noch zu beweisen war, denen also außer der geschlechtlichen noch ungeschlechtliche Fortpflanzung zu Gebote steht; für die übrigen Tiere ist sie ja eine Selbstverständlichkeit<sup>1)</sup>. Auch hier schien fortgesetzte asexuelle Fortpflanzung mit einer nicht zu beseitigenden Schädigung des Organismus verbunden zu sein.

Es war daher nur logisch, noch einen weiteren Schritt zu tun und die Parthenogenese insofern der asexuellen Fortpflanzung gleichzusetzen, als man auch von ihr annahm, daß sie als alleiniges Fortpflanzungsmittel zur Arterhaltung nicht ausreiche, sondern daß auf eine mehr oder weniger große Zahl von parthenogenetischen Generationen mindestens eine bisexuelle folgen müßte. Die Erscheinung der Heterogonie fand so als vollkommene Parallele zur Metagenese hinreichende Erklärung. Dieser Versuch, der Amphimixis zu noch größeren Ehren zu verhelfen, mußte allerdings als gescheitert betrachtet werden. WEISMANN hat in der Zeit von 1894—1912 ca. 150 parthenogenetische Generationen von *Herpetocypris reptans* gezüchtet, ohne eine Herabsetzung der Vitalität zu beobachten. Trotzdem erschien es noch 1920 WINKLER der Mühe wert, das weit verbreitete Vorkommen dauernder Parthenogenese als alleinigen Mittels der Arterhaltung im Tierreich wahrscheinlich zu machen und nachzuweisen. Und es ist kein Zufall, daß diese Arbeit von einem Botaniker gemacht wurde; wir kommen dadurch beinahe von selbst auf die zweite Antwort auf unsere zweite Frage: Die Befruchtung konnte nur deshalb mit solcher Selbstverständlichkeit als allgemeine Lebensnotwendigkeit angesehen werden, weil die Zoologie zu wenig Fühlungnahme mit der Botanik hatte. Was von vornherein dem Zoologen als selbstverständlich erschien, war es für den Botaniker ganz und gar nicht. Jeder kennt die mannigfaltigen vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten, die der Pflanze zu Gebote stehen: Stecklinge, Pfropfreiser, Ausläufer usw. Neigte die Zoologie von vorne herein eher dazu, die Frage zu stellen, ob die ungeschlechtliche Fortpflanzung (die im Tierreiche eine Art Ausnahmefall darstellt) zur Arterhaltung genügt, ob also bei den betreffenden Formen die Befruchtung etwa überflüssig

---

<sup>1)</sup> Allerdings nur so weit die Existenz des gesamten Individuums in Frage kommt; die Gewebeskulturtechnik hat ja neuerdings die Frage nach einer „potenziellen Unsterblichkeit“ einzelner Gewebezellkategorien nahegelegt und zum Teil ist auch eine beträchtliche Verlängerung des asexuellen Lebens von Gewebezellen über die individuelle Altersgrenze der betreffenden Tierart hinaus schon nachgewiesen.

ist, so lag dem Botaniker die Frage nach einer Notwendigkeit der Befruchtung viel näher. Es genügt an dieser Stelle den Namen GEORG KLEBS zu nennen, um an die Fülle von Tatsachenmaterial die der botanischen Fortpflanzungsphysiologie zu unserem Thema bereits zur Verfügung steht, zu erinnern und — darauf aufmerksam zu machen. Denn: mag auch der Name KLEBS genügend bekannt sein, eingehendes Vertrautsein mit dem Lebenswerk dieses Mannes ist, wie ich glaube, noch immer nicht zu dem Element allgemein biologischer Bildung geworden, das es sein müßte. Es ist an dieser Stelle garnicht möglich, die tatsächliche Situation dieses Problems in der Botanik auch nur andeutungsweise wiederzugeben, und es ist auch garnicht nötig. In welchem Maße die prinzipielle Stellung der Befruchtung unter den Lebenserscheinungen der Pflanzen bereits klargestellt ist, mögen zwei Zitate zeigen: „In den bisher genauer untersuchten Fällen entscheidet die Außenwelt, ob überhaupt und zu welcher Zeit und in welchem Grade die Fortpflanzung (zum Teil = Befruchtung. B.) anstelle des vegetativen Wachstums tritt“ (KLEBS 1904 p. 553); und „Es dürfte sich also bei Pflanzen kein Beispiel dafür anführen lassen, mit dem sich beweisen ließe, daß ununterbrochene apomiktische Vermehrung als solche zur Schwächung und Existenzgefährdung der Art führe. Wohl aber gibt es zahlreiche Beispiele, die dartun, daß die Art sich auch bei rein ungeschlechtlicher Vermehrung dauernd ohne Schädigung zu erhalten vermag“ (WINKLER 1920, p. 138). Über die tatsächliche Fundierung dieser beiden Sätze sich durch Einsichtnahme in die einschlägige botanische Literatur ein Urteil zu bilden, muß ich dem Leser überlassen.

Der historische Abschnitt dieser Einleitung bedarf nur weniger Züge der Ergänzung. Während sich für die Metazoen allmählich Angaben mehrten, daß es doch dauernde ungeschlechtliche Fortpflanzung ohne Schädigung der Vitalität gäbe (CHILD: *Planaria velata*, SCHUSTER: *Pristina*, STOLTE: *Nais*, GOETSCH: *Hydra*, HARTMANN: *Stenostomum*, HÄMMERLING: *Aeolosoma*; ich selbst habe *Chaetogaster diastrophus* über 2 Jahre lang asexuell gezüchtet), bleibt für das Gebiet der Einzelligen nurmehr eine Arbeit zu erwähnen, die zu denselben Resultaten kommt. HARTMANN (1921) hat von *Eudorina elegans* durch 5 Jahre (bis heute acht) 1300 (bis heute über 2300) asexuelle Generationen ohne irgendwelche Schädigungen gezüchtet und keinerlei Depressionen und Reorganisationsvorgänge beobachten können und hat damit dem Satz WEISMANN'S: „Ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung beweist, daß Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerläßlich sein kann“ (1891, p. 141) neuerdings Genüge geleistet.

Trotzdem vermochten auch diese Versuche die communis opinio nicht zu ändern; nach wie vor behauptete die Verjüngungshypothese, wenn auch in abgeänderter Form, ihre Herrschaft in der Zoologie. Hatte sie doch durch die Entdeckung von mehr oder weniger asexuellen Reorganisationsvorgängen und ihre physiologische Gleichstellung mit der Amphimixis eine bequeme Hintertür gefunden: man brauchte in den verschiedenen Formulierungen an die Stelle des Wortes „Be-fruchtung“ bloß das Wort „Reorganisationsvorgang“ zu setzen, um die Hypothese den neuen Tatsachen anzupassen und in vollem Umfang beizubehalten. Mit einigen wenigen Ausnahmen (JOLLOS, SCHLEIP, DOFLEIN) ist wohl der Standpunkt der meisten Zoologen durch das folgende Zitat aus KORSCHOLT (1922 p. 80) zu kennzeichnen: „Über das letztere Verhalten (nämlich die physiologische Degeneration nach andauernder asexueller Vermehrung B.) bestehen nun infolge der anscheinend unbegrenzten Fortführung der Kulturreihen berechnete Zweifel, aber andererseits spricht die Einrichtung der Konjugation und ihre vermutliche Bedeutung (!) sehr entschieden für das Vorhandensein und die Notwendigkeit eines Cyclus. Wenn dieser unter besonderen Umständen, wie sie auch in jenen Kulturen gesetzt sind, verlängert wird, so bedeutet dies noch keine grundsätzliche Änderung.“

Eine neuerliche experimentelle Bearbeitung des Problems erschien also schon aus diesen Gründen angebracht. Außerdem wurden aber noch im besonderen gegen die Beweiskraft der HARTMANN'schen Versuchsergebnisse noch zwei Einwände erhoben: 1. ist nicht jede Generation cytologisch untersucht worden, also das Nichtvorhandensein eines apomiktischen Reorganisationsvorganges nicht genügend erwiesen (RH. ERDMANN 1921, p. 848), 2. ist *Eudorina* „ein grüner Organismus mit pflanzlicher Ernährungsweise, von dem unseres Erachtens nicht auf tierische Organismen geschlossen werden sollte“ (GOLDSCHMIDT 1920, p. 21, Fußnote).

Lassen sich nun auch diese Einwände durch einfache Überlegungen, wie dies durch HARTMANN schon geschehen ist, z. T. entkräften, so muß doch jedermann das Recht zugestanden werden, der Kohlensäureassimilation einen beliebig großen Einfluß auf den Verlauf aller übrigen Lebensvorgänge zuzuschreiben (allerdings geschieht dies bei GOLDSCHMIDT nicht in konsequenter Weise) und damit ergab sich die Notwendigkeit einer Untersuchung, die diese Einwände berücksichtigt und ihnen aus dem Wege geht. Aber es gibt noch ein drittes Moment, welches eine Neubearbeitung der Frage wünschenswert erscheinen läßt. Nämlich: Der HARTMANN'sche *Eudorina*-stamm konnte bis jetzt mit keinerlei Mitteln zur Bildung

sexueller Kolonien veranlaßt werden, hat solche auch seit Beginn des eigentlichen Versuchs nie spontan gebildet, und man möchte beinahe prophezeien, daß dies auch in Zukunft nie der Fall sein wird. Einerseits könnte man nun sagen, daß wohl dieser *Eudorinastamm* durch die Laboratoriumsbehandlung endgültig agam geworden ist, daß aber die Verjüngungstheorie der Befruchtung, wenn auch in ihrem Geltungsbereich dadurch eingeschränkt, doch für solche Organismen gültig sein müßte, die die Fähigkeit zur Befruchtung noch besitzen. Mag auch dieser Einwand logisch noch so anfechtbar sein, so wurde die in ihm enthaltene Behauptung doch schon oft stillschweigend gesetzt: In den meisten Diskussionen über das Befruchtungsproblem werden Bakterien und Cyanophyceen nicht erwähnt. Andererseits und vor allem könnte aber die Argumentation im KLEBS'schen Sinne weit beweiskräftiger auftreten wenn es gelänge, beide Phänomene, agame Fortpflanzung und Sexualität bei einem Protisten mit holozoischer Ernährung nebeneinander zu untersuchen und ihre Verknüpfung experimentell zu analysieren.

Die Anregung zu einer solchen Untersuchung stammt von Prof. HARTMANN und er hat mich auch auf die Objekte verwiesen, bei denen ein solches Unternehmen die meiste Aussicht auf Erfolg hat: die Süßwasserheliozoen. Warum von diesen *Actinophrys sol* gewählt wurde, habe ich schon an zwei Stellen (1921, 1922) auseinandergesetzt.

Wenn ich in dieser Arbeit auf einige der aufgeworfenen Fragen eine, wie ich hoffen möchte, befriedigende Antwort geben kann, so verdanke ich das in erster Linie natürlich der Gunst des Objektes. In zweiter Linie aber meinem Lehrer, Herrn Prof. HARTMANN, der mich in einer Weise zum Herrn meiner Arbeitszeit machte, die für das Verhältnis zwischen Chef und Assistent keineswegs üblich (und auch nicht überall durchführbar) ist und mir so die reichen Arbeitsmöglichkeiten unseres Institutes in vollstem Umfange eröffnete.

## 2. Problem- und Fragestellung.

Als Einleitung seien nochmals die wesentlichsten Thesen der modifizierten Verjüngungstheorie der Befruchtung in ihrer extremsten und am konsequentesten durchgeführten Form wiederholt. Ich zitiere daher aus einem kleinen Artikel von RH. ERDMANN: „ . . . so hat die Aufzucht von *Paramaecium* in reinen Linien gezeigt, daß der Individualtod vermieden werden kann, daß aber im Organismus oder der Organismenreihe Reorgani-

sationsprozesse in irgendeiner Form vorkommen müssen, um die Spezies am Leben zu erhalten .... Diese Reorganisationsvorgänge, die als periodisch im Speziesleben wiederkehren müssen, die mit cytologischen und physiologischen Veränderungen begleitet sein müssen .... treten in den verschiedensten Formen und oft unkenntlichen Abarten in der Organismenreihe auf und sollten vom theoretischen Standpunkt in allen belebten Organismen nachweisbar sein“ (1921 p. 848 u. 849).

Zieht man die Gültigkeit dieser Behauptungen in Zweifel und dazu ist man berechtigt, denn: 1. sind sie nur für einen kleinen Teil der Tierwelt bewiesen, 2. hat die botanische Entwicklungsphysiologie Tatsachen festgestellt, die eine solche Verallgemeinerung der Verjüngungstheorie unstatthaft erscheinen lassen, — so ergibt sich die neuerliche Problemstellung von selbst:

1. Ist Sexualität, d. h. Ausbildung von sexuell differenzierten Zellen oder Gameten und die damit verbundenen Folgeerscheinungen eine prinzipiell lebensnotwendige Erscheinung (das heißt: ein Vorgang, ohne den bei allen Organismen eine Kontinuität des Lebens auf die Dauer nicht möglich ist), oder wird sie dies nur unter bestimmten Konstellationen innerer und äußerer Bedingungen? Ist die Befruchtung prinzipiell lebensnotwendig, worin besteht dann ihre spezifische Wirkung?

2. Ist dauernde Fortpflanzung durch vegetative Zwei- oder Mehrfachteilung mit einer Herabsetzung der Vitalität untrennbar verbunden, führt sie also bei allen Organismen unfehlbar zum Tode, insbesondere auch bei allen Tieren? oder gibt es Organismen, die kein innerlich bedingtes physiologisches Altern kennen.

3. Wodurch wird also der Eintritt der Befruchtungsbedürftigkeit (das ist: ein physiologischer Zustand des betreffenden Systems, in dem die Kontinuität des Lebens nur durch einen Befruchtungsakt gewahrt werden kann) verursacht? Ist dieser Eintritt bei allen Organismen von autonomen Vorgängen abhängig, oder gibt es auch Formen, bei denen Änderungen von Umweltfaktoren völlig hinreichen und unbedingt nötig sind, um den Eintritt sexueller Vorgänge herbeizuführen.

4. Gilt dasselbe auch für Reorganisationsvorgänge apomiktischer Art? müssen solche in mehr oder weniger streng fixiertem Rhythmus zwischen mehr oder weniger große Reihen agamer Fortpflanzungsschritte eingeschaltet werden, um die mit der asexuellen Vermehrung verbundenen Schädigungen hintan zu halten oder zu beseitigen?

5. Ist es statthaft, Umordnungsvorgänge irgendwelcher Art, die in ihrer physiologischen Wirkung die Befruchtung ersetzen können, für alle Organismen zu postulieren, sobald bei diesen richtige Sexualität nicht nachzuweisen ist?

Frage 1 kann ohne weiteres verneint werden.

Frage 5 ist ein methodologisches Problem und die Beantwortung muß auf Grund theoretischer Überlegungen angestrebt werden.

Frage 4 ist zum Teil deskriptiv zu behandeln, zum Teil ergibt sich ihre Beantwortung aus den Versuchsergebnissen der Fragestellungen ad 2 und 3.

Frage 2 und 3 führen zu folgenden Fragestellungen:

a) „Ist es möglich, Organismen, die in der freien Natur regelmäßig geschlechtliche Fortpflanzung neben einer ungeschlechtlichen aufweisen, dauernd ungeschlechtlich zu züchten ohne jegliche Schädigung, Depression oder irgendwelche regulierenden anderen Zellvorgänge als die, welche bei der gewöhnlichen Kern- und Zellteilung sich finden“ (HARTMANN 1917 und 1921 p. 224). Diese Formulierung bedarf für unser Objekt einiger Abänderungen. Erstens wissen wir nicht, ob bei *Actinophrys* in der freien Natur Befruchtungsvorgänge regelmäßig vorkommen; zweitens aber empfiehlt es sich vielleicht, um Mißverständnissen aus dem Wege zu gehen, die Fragestellung noch unmittelbarer auf das beabsichtigte Experiment hin zuzuschneiden. Von den Vertretern der Verjüngungshypothese wurde die Fragestellung immer in etwa der folgenden Weise formuliert:

b) „Treten auch bei völliger Konstanz aller Umweltfaktoren nach einer gewissen Zahl agamer Generationen Befruchtungs- oder Reorganisationsvorgänge spontan ein, und wiederholen sich diese rhythmisch?“

Gewisse Umweltfaktoren während der ganzen Versuchszeit konstant zu gestalten, ist eine Unmöglichkeit, mag auch das technische Rüstzeug noch so vollkommen sein. Eine einfache Überlegung zeigt, daß die Wechselwirkung zwischen Versuchstier und Umweltfaktor (beispielsweise Nahrung) unausgesetzte Änderungen des letzteren zur Folge haben muß; selbst die Forderung, diese Änderungen auf Differentialwerte herabzudrücken, muß als ein Ideal erscheinen. Solange dieser Forderung nicht menschenmöglichst Rechnung getragen wird, so lange kann immer wieder prinzipiell der Einwand erhoben werden, daß die Inkonstanz der Außenfaktoren (die der Natur jedes derartigen Experimentes zufolge immer in ge-



wissem Sinne rhythmisch sein wird) an dem Zustandekommen der autonom erscheinenden rhythmischen Vorgänge beteiligt ist. Daraus geht aber hervor, daß die Verjüngungshypothese nie strikte bewiesen werden kann.

Außerdem ist aber Fragestellung b) gar nicht vollständig, da sie die Möglichkeit einer potentiellen Unsterblichkeit gar nicht in Erwägung zieht. Tut man dies, so gelangt man zu einer Formulierung, die in Verbindung mit b) erst die vollständige Fragestellung ergibt, nämlich:

c) „Kann man durch eine Versuchsanordnung, die möglichste Konstanz aller Umweltfaktoren anstrebt, eine Milieukonstellation schaffen, bei der durch beliebig lange Zeiträume hindurch die einfache Zwei- (resp. Mehrfach)teilung als einzige Formwechsellerscheinung zu beobachten ist und kann man die ungeminderte Lebenskraft des Versuchstiers zu jeder Zeit, womöglich zahlenmäßig, erweisen?“

In dem Moment, wo man sagen kann „die Zweiteilung ist der einzige Formwechselprozeß in meinen Kulturen“, kann man also aus dem Versuchsergebnis bindende Schlüsse ziehen. Und das kann man bei der Fragestellung b) nicht!

In welcher Weise sich aber auch hier noch weitere Schwierigkeit bemerkbar machen, wird sich im IV. Kapitel zeigen.

Technisch stellen beide Fragestellungen zunächst dieselben Aufgaben. Jedoch ist auch in dieser Beziehung Fragestellung c) einfacher, da sie in dem Moment, wo das angestrebte Resultat vorliegt, gestattet, alle weiteren Bestrebungen nach Vervollkommen der Kulturtechnik einzustellen.

Das Versuchsergebnis zur Fragestellung c) gibt uns aber auch, wenn es positiv ausfällt, schon zum Teil eine Antwort auf das Problem 3; nämlich: Die Sexualität wird nicht von innen heraus bedingt. Um aber die Frage völlig zu beantworten, muß die Fragestellung heißen:

d) „Ist es möglich einen oder mehrere Umweltfaktoren ausfindig zu machen, deren Änderung mit dem Eintritt der Sexualität in einem Kausalnexus steht und kann man dann über die Verhältnisse des Laboratoriumsexperiments hinaus noch den Indizienbeweis führen, daß diese Änderungen auch in der freien Natur das Auftreten der Befruchtungsvorgänge bewirken?“ Eine völlig gleichlautende Fragestellung ist auch für asexuelle Reorganisationsvorgänge zu formulieren.

Die technischen Aufgaben, die die Fragestellungen c) und d) stellen, sind in mehr oder weniger vollkommener Weise bereits von

allen neueren experimentellen Bearbeitern dieser Probleme gelöst worden. In der einen Versuchsserie — sie sei in der Folge „Hauptversuch“ genannt — versucht man, alle greifbaren Umweltfaktoren: Temperatur, chemische Beschaffenheit des Mediums, Nahrung und Licht möglichst gleichmäßig zu gestalten und beobachtet die Versuchstiere möglichst oft und genau, womöglich messend.

Eine prinzipielle Frage ist jedoch zweckmäßigerweise schon hier zu erledigen. Man hört nicht selten folgenden Einwand: es ist zwar zuzugeben, daß man mit geeigneten Mitteln den rhythmischen Eintritt autonomer Lebenserscheinungen hintanhalten oder gar verhindern kann, aber selbst wenn das auf die Dauer möglich sein sollte, ist es noch sehr die Frage, ob man daraus Schlüsse auf den normalen Ablauf der betreffenden Vorgänge ziehen darf. Mag dieser Einwand auch in anderen Fällen (z. B. die Zyklen der Cladoceren) berechtigt sein, hier ist er es nicht, da es hier nur darauf ankommt, die prinzipielle Möglichkeit einer dauernd agamen Züchtung zu beweisen. Richtig an diesem Einwand ist in unserem Fall nur die Forderung, daß 1. alle Lebensäußerungen des Versuchsobjekts, die uns bekannt sind, entweder im Versuch selbst oder in jedem beliebigen Zeitpunkt der Versuchsdauer (in sog. Abzweigungen) auf völlig normale Weise vonstatten gehen müßten; und daß 2. der Versuch wirklich nur in einem „die-Tiere-möglichst-unbehelligt-sein-lassen“ bestehen darf, daß also nicht etwa der Eintritt von Erscheinungen, der bei einem Sichselbst-Überlassensein der Tiere<sup>1)</sup> zu befürchten ist, durch besondere nach Bedarf erfolgende Eingriffe verhütet wird. Ich denke dabei an die Beseitigung von Schädigungen, die angeblich zu große Monotonie der Ernährung bei verschiedenen Organismen bewirken soll, durch Änderung der Diät. Sollte der Einwand aber mehr bedeuten, als diese eigentlich selbstverständliche Forderung, indem er nämlich den anormalen Charakter der Versuchsbedingungen betont, dann negiert er das biologische Experiment; experimentieren heißt nichts anderes, als: abnorme Situationen setzen. Indes ist es aber doch ratsam, obigem Einwand noch eine weitere Konzession zu machen, indem man nämlich den „Hauptversuch“ in mehreren Serien, denen jede eine andere möglichst verschiedene Umweltskonstellation repräsentiert, ablaufen läßt. Das den Versuchsergebnissen dieser Parallelserien Gemeinsame wird dann schon eher einen biologisch vertrauenerweckenden Eindruck machen und gestattet vor allem viel leichter Schlüsse auf den normalen Ablauf der Erscheinungen in der freien Natur.

<sup>1)</sup> Nicht etwa: der Kultur!

Neben dem „Hauptversuch“ müssen dann beliebig viele Nebenversuche angestellt werden, in denen man bestimmte Umweltfaktoren in möglichst einfacher Weise abändert; falls eine solche Änderung für irgendeinen Formwechselprozeß sich als bestimmend erweist, so ist dann zu prüfen, ob diese Änderung jederzeit für die Auslösung des betreffenden Vorgangs genügt oder was für eine Situation vorliegen muß, damit die betreffende Änderung auslösend wirkt.

### 3. Der „Hauptversuch“ (die dauernd agame Züchtung).

Über die technischen Einzelheiten der Kultur habe ich im ersten Teil dieser Untersuchungen (1923) bereits genaue Angaben gemacht und kann daher darauf verweisen. Der „Hauptversuch“ wurde in zwei Serien geführt:

Serie A. Einzellkultur (Stamm „A II“; 8 Klone, die auf acht am 9. Oktober 1920 aus Zygoten geschlüpften Keimlinge zurückgehen. Der Mutterstamm wurde im August in einem Wasserbecken des Berliner Zoologischen Gartens gefischt). Medium: KNOP'sche Nährlösung 0,01 %ig, Futter: *Chlorogonium euchlorum*, Gefäße: dicke Objektträger mit je zwei Hohlschliffen in feuchter Kammer, Temperatur: 21° C. Die Kulturen wurden täglich kontrolliert, in jedem Ausschliff die Tiere gezählt und der allgemeine Habitus festgestellt <sup>1)</sup>, beide Daten im Protokoll vermerkt (im Bedarfsfall wurde auch eine genauere mikroskopische Untersuchung vorgenommen und halbtägig kontrolliert). Dann wurde aus jedem Ausschliff ein Individuum herausgenommen (zu Zeiten vorher gewaschen) und in einen neuen Ausschliff übertragen. Abzweigungen wurden entweder direkt vorgenommen oder es wurde (für Massenkulturen) vorher die Individuenzahl im hohlgeschliffenen Objektträger angereichert und die Tiere dann in ein Schälchen übertragen.

Serie B: Massenkulturen. Medium: KNOPSche Nährlösung 0,05 proz., Futter: *Gonium pectorale*, Gefäße: Boverischalen aus Jenenser Glas oder Quarz, Zimmertemperatur. Zur Weiterführung der Kultur, die alle 5—7 Tage erfolgte, werden ca. 20 Tiere einer alten Kultur

---

<sup>1)</sup> Dies geschah unter einer monokularen Leitzlupe, in der die Tiere dem Auge ungefähr in derselben Größe erschienen, wie auf den Photographien der Taf. 2. Diese zeigen deutlich, daß man bei dieser Vergrößerung sehr leicht jede einigermaßen erhebliche Veränderung der Tiere feststellen kann; vor allem aber ist es wohl unmöglich, ein Befruchtungsstadium zu übersehen. Die Art der Protokollierung ist aus Fig. 11 ersichtlich.

entnommen und vor Übertragung in die neue Schale gewaschen. Es wurden vier Parallelserien geführt, die auf vier am 6. Oktober 1920 aus Zygoten des Ausgangsstammes „A II“ geschlüpfte Individuen zurückgehen. Auch diese Kulturen wurden unter der Lupe täglich kontrolliert, wobei die geringe Größe der Schale ein genaues Durchmustern gestattete, so daß auch hier ein Übersehen von Befruchtungsstadien ausgeschlossen war. Außerdem wurden zur Übertragung in neue Kulturen nur solche Tiere gewählt, die eine Teilung gerade hinter sich hatten, so daß auch dann, wenn in der Kulturschale die Befruchtung etwa schon begonnen hatte, nur Tiere mit einer rein agamen „Vergangenheit“ zur Weiterzucht verwendet wurden. Da außerdem die Bedingungen für das Keimen der Zygoten eng umgrenzt und mir zum größten Teile bekannt sind, ist es fast ausgeschlossen, daß in Kulturen, die diesen Bedingungen nicht ausgesetzt waren, Tiere aus Zygoten ausschlüpfen. Daß dies nicht unumschränkt gilt, werden wir weiter unten sehen; immerhin hat aber auch dies nichts zu bedeuten, da 1. eine solche Kultur, in der die Zygoten spontan keimen (was übrigens im Verlaufe des „Hauptversuches“ nie vorkam) selbstverständlich nie zur Weiterzucht verwendet wurde und weil ferner 2. frischgeschlüpfte Tiere überaus leicht zu erkennen sind. Diese Fehlerquellen werden hier deshalb so ausführlich besprochen, weil die Serie B manches viel einleuchtender demonstriert, als die Einzellkultur. Ich habe selbstverständlich versucht, die Kulturbedingungen noch weiter zu variieren, was der Natur der Sache nach nur durch Änderung der Nahrung geschehen konnte; allein weder *Euglena* noch *Chlamydomonas* noch *Stichococcus* erwiesen sich als brauchbares Futter und Colpidien werden zwar gerne gefressen, aber die Kulturen werden dann durch Bakterien sehr bald so stark verunreinigt, daß eine rationelle Kultur auf die Dauer unmöglich ist.

Wenn ich am Schlusse dieser Einleitung noch die Namen derjenigen Herren anführe, die die Freundlichkeit hatten, meine Kulturen zu den Zeiten, wo ich von Berlin abwesend war, zu betreuen, so geschieht dies nicht nur, um ihnen auch an dieser Stelle meinen Dank zum Ausdruck zu bringen, sondern auch um dem Leser die die Resultate vertrauenswürdig erscheinen zu lassen; es waren dies: im Winter 1920—21 Dr. V. JOLLOS, im Sommer 1921 und Winter 1921—22 Dr. F. VON WETTSTEIN und von 1922—23 Dr. F. SÜFFERT.

Nunmehr können die Resultate mitgeteilt werden. In beiden Serien hat sich *Actinophrys sol* vom 9. Oktober 1920 bis heute (die

Arbeit wurde am 30. Juni 1923 abgeschlossen) durch einfache vegetative Zweiteilung vermehrt, ohne dazwischen geschaltete Befruchtungsakte und künstliche Stimulation. In dieser Zeit sind in der Serie A 1244 Teilungsschritte absolviert worden. In beiden Serien wurden die Änderungen der Umwelt durch häufige Übertragung in neue Kulturmedien auf ein rationelles Mindestmaß reduziert, und wir dürfen darin das bestimmende Moment, welches eine wahrscheinlicherweise unbegrenzte vegetative Vermehrung ermöglicht, erblicken. Ob und mit welchem Grade der Bestimmtheit man auch das Vorkommen von asexuellen Reorganisationsprozessen in Abrede stellen kann, soll das Kapitel IV zeigen.

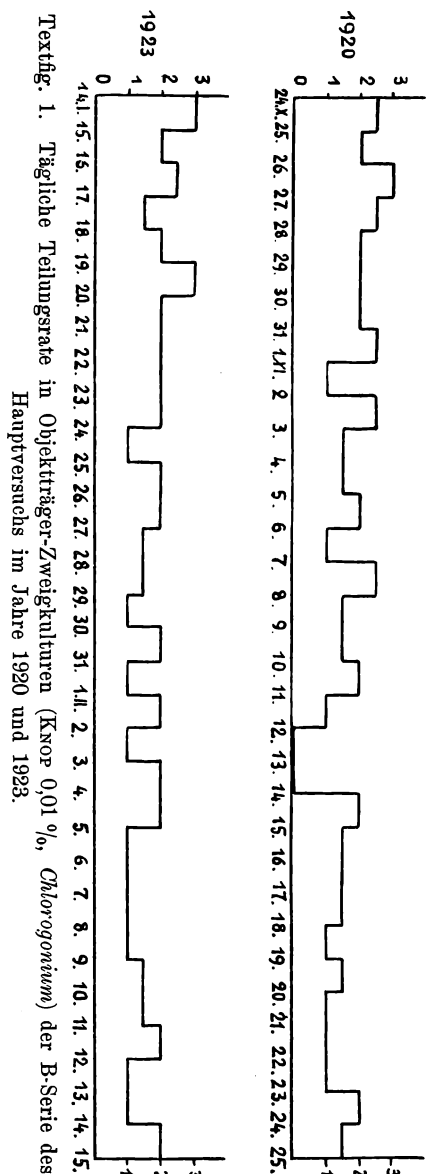
Hier soll nur der biologische Effekt der dauernd agamen Züchtung auch noch an Hand quantitativer Daten geprüft werden. Das Hauptresultat steht fest: Beide Serien sind noch am Leben.<sup>1)</sup> Je länger die Dauer der agamen Zucht nun ist, desto mehr würde diese einfache Feststellung genügen. Bei einer Versuchsdauer von  $2\frac{2}{3}$  Jahren ist es jedoch vielleicht angebracht, die ungeminderte Vitalität der Versuchstiere noch durch detaillierte Angaben zu belegen. Vitalität ist nun alles andere als ein scharf definierter Begriff. Denn wenn auch in großen Umrissen der geordnete Ablauf aller lebenserhaltenden Vorgänge als ein Kriterium hoher Vitalität gelten kann, so ist es doch bei Prüfung eines Einzelvorgangs, losgelöst vom gesamten Lebensgetriebe, nicht immer so einfach zu entscheiden, ob er nun als Vitalitätsindikator gelten kann oder nicht. Es braucht nur an die Steigerung der Teilungsrate, die HARTMANN bei *Eudorina elegans* durch Dauerbelichtung, also eine ungünstige Milieuänderung, erzielt hat und die zur Degeneration führt, erinnert zu werden oder an das Sich-zu-Tode-fressen mancher Organismen, um zu zeigen, daß letzten Endes doch wieder der vage Begriff der Harmonie des Ganzen herangezogen werden muß, um den Vitalitätswert eines Einzelvorgangs richtig einzuschätzen; damit ist aber die Ermittlung quantitativer Daten oft wieder illusorisch gemacht.

Es wird sich daher im vorliegenden Falle vielleicht empfehlen, sich insoweit zu bescheiden, als nur untersucht werden soll, ob sich Zahlenwerte, die bestimmten Lebensvorgängen beigeordnet sind, im Verlaufe der agamen Züchtungsperiode geändert haben oder nicht und erst dann die Einordnung dieser Werte in eine allgemeine

---

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Wegen der Unmöglichkeit, in der Einzellkultur Depressionen völlig auszuschalten, wurde sie im Sommer 1923 abgebrochen; die Massenkulturen befanden sich im Sommer 1924 noch in derselben Verfassung wie oben geschildert.

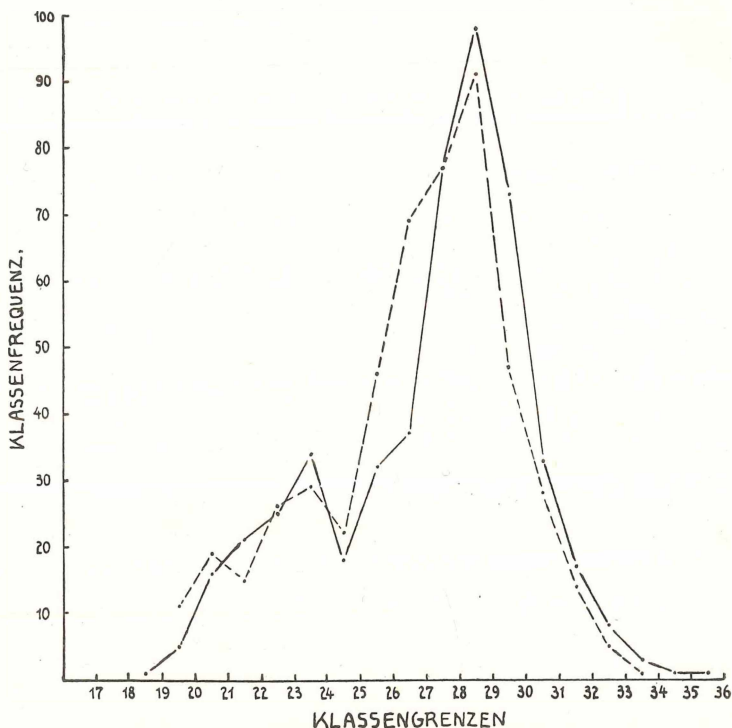
Vitalitätsnorm zu versuchen. Als geeignet habe ich hierfür zwei Werte befunden: die Teilungsrate und den Mittelwert der Cysten-durchmesser. Daß sich die Teilungsrate in der Einzellkultur nicht



wesentlich geändert hat, geht aus Textfig. 11 hervor; daß sie auch durch die agame Zucht in der Massenkultur keinerlei Beeinflussung erfahren hat, kann auf zweierlei Weise gezeigt werden: 1. in den Massenkulturen selber ist die Zeit, die von der Anlage der Kultur bis zum Beginn der Befruchtung (siehe 5. Kap.) verstreichen muß, im Durchschnitt dieselbe geblieben, und diese Zeit ist, wie weiter unten gezeigt werden soll, eine Funktion der Teilungsrate (Textfig. 13). 2. Entnimmt man einer Massenkultur Individuen und überträgt sie in hohlgeschliffene Objektträger (Knop 0,01 %ig, *Chlorogonium*), so zeigt sich ein typisches Verhalten der Teilungsrate, welches aus den Kurven der Textfig. 1 deutlich ersichtlich ist; in den ersten Tagen erreicht sie den Durchschnittswert 2, um dann nach einiger Zeit auf 1,5 herabzusinken. Textfig. 1 zeigt, daß diese Reaktionsnorm durch 2 Jahre agamer Züchtung nicht geändert wurde. Die Variabilität der Cystendurchmesser<sup>1)</sup> zeigt ebenfalls keine Änderung, wie aus Textfig. 2 ersichtlich ist und ein Vergleich der beiden Mittelwerte zeigt: im Jahre 1923 beträgt er  $31,02 \mu \pm 0,16$  gegen  $30,74 \mu \pm 0,15$  im Jahre 1921.

<sup>1)</sup> Für die Konstruktion jeder Kurve wurden Proben aus drei Kulturen ent-

Teilungsrate und Cystengröße wurden zunächst aus dem Grunde gewählt, weil sie die am leichtesten feststellbaren quantitativen Daten sind. Außerdem wurde seit jeher speziell die Teilungsrate als brauchbarer Vitalitätsindikator angesehen und verwendet. Auch die Cystengröße wurde von R. HERTWIG bei *Actinosphaerium Eichhorni*



1921			11	19	15	26	29	22	46	69	77	91	47	28	14	5	1		
1923		1	5	16	21	25	34	18	32	37	77	98	73	33	17	8	3	1	1

KLASSENFREQUENZEN

Textfig. 2. Variabilitätskurven der Cystendurchmesser des Stammes AII (Serie B des Hauptversuchs) im Jahre 1921 (unterbrochen) und 1923 (ausgezogen). Gesamtzahl jeder Population: 500. Klassenspielraum: 1 mm oder  $1,15 \mu$ . Die Nebengipfel jeder

Kurve (in Klasse 23,5) ist durch parthenogenetische Cysten entstanden.

nommen. Nach dem frischen ungequetschten Präparat wurden mit dem Zeichenapparat die Umrisse der inneren Cystenhülle gezeichnet (aus zwei Kulturen je 200 Cysten, aus einer 100) und dann mit dem Zirkel ausgemessen. Die in mm-Werten ausgedrückten Durchmesser wurden direkt zur Konstruktion der Kurven verwendet. Die wirklichen Werte erhält man in  $\mu$  durch Multiplikation der mm-Werte mit 1,15.

wenn auch nicht direkt als Vitalitätsindikator bezeichnet, so doch in diesem Sinne als eines der Kriterien derjenigen Veränderungen angesehen, die nach seinen Erfahrungen eine lang andauernde agame Vermehrung zur Folge haben sollte; er schreibt: „Vergleicht man die Cystengrößen in den ersten Wochen einer Kultur mit denen, welche man nach monatelang fortgesetzter Kultur erzielt, so enthalten die Cysten anfänglich achtmal so viel Masse als später . . . ich erzielte stets durch lang fortgesetzte Kultur Verkleinerung der Cysten und Störungen der Reifungsteilungen“ (1905, p. 192—193). HERTWIG versteht hier allerdings unter Cysten die sog. Primärcysten von *Actinosphaerium*, die den einzelnen Gamonten von *Actinophrys* entsprechen, aber da bei dieser ein inniger Zusammenhang zwischen Gamonten- und Cystengröße besteht, glaube ich ihn für *Actinosphaerium* auch annehmen zu dürfen. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß ich auch die Kernplasmarelation von zahlreichen Cysten im Jahre 1921 und 1923 untersucht habe; sie war unverändert geblieben; die Kernplasmarelation der vegetativen Tiere zu untersuchen, hat wegen des ungemein wechselnden Grades der Vakuolisierung des Protoplasmas wenig Sinn.

Weiterhin habe ich auch die Erfahrung gemacht, daß bei *Actinophrys* Herabsetzung der Teilungsrate und Cystengröße *ceteris paribus* Hand in Hand gehen mit herabgesetzter Resistenz gegen allerlei Schädigungen (schlechte Nährlösung, verunreinigtes Futter, hohe Temperatur). Damit dürfte die Berechtigung, die Cystengröße als Vitalitätsindikator anzusehen, dargelegt sein.

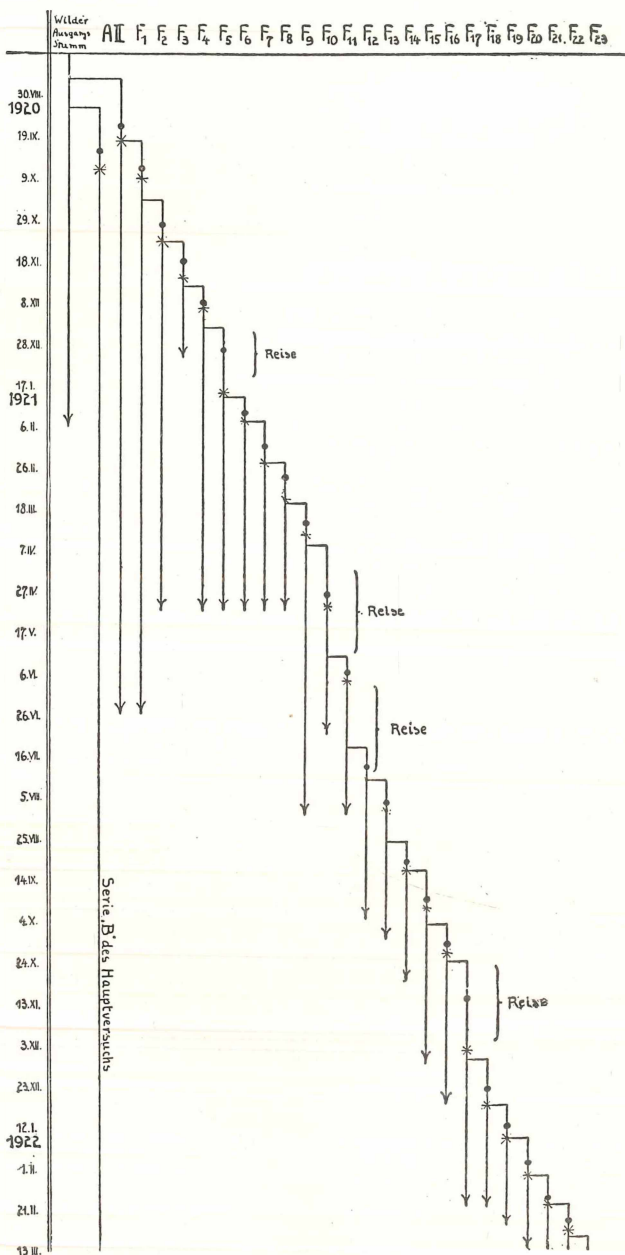
Einen weiteren Beleg für die ungeminderte Lebenskraft der Tiere in beiden Serien des Hauptversuchs nach fast dreijähriger agamer Züchtung ergibt die Beobachtung des Befruchtungsvorganges. Von Zeit zu Zeit wurden der Einzellkultur Tiere entnommen, in Massenkulturen sich vermehren gelassen und den die Befruchtung auslösenden Bedingungen ausgesetzt. Die Versuche fielen zu allen Zeiten positiv aus; die Zeit, die von der Anlage der Kultur bis zum Eintritt der Befruchtung verstrich, war, wenn man den Temperaturfaktor in Rechnung stellte, immer die gleiche; und der Befruchtungsvorgang selbst verlief immer unter den gleichen Begleiterscheinungen und lieferte normale Cysten. Ja, sogar der für diesen Stamm charakteristische relativ hohe Prozentsatz parthenogenetischer Cysten blieb in allen diesen Zweigkulturen annähernd derselbe (s. Textfig. 2, der zweite Gipfel der Kurve in der Klasse 23—24). Weiterhin ergaben sich auch keinerlei Unterschiede zwischen den Kulturen 1921 und denen des Jahres 1923 in bezug



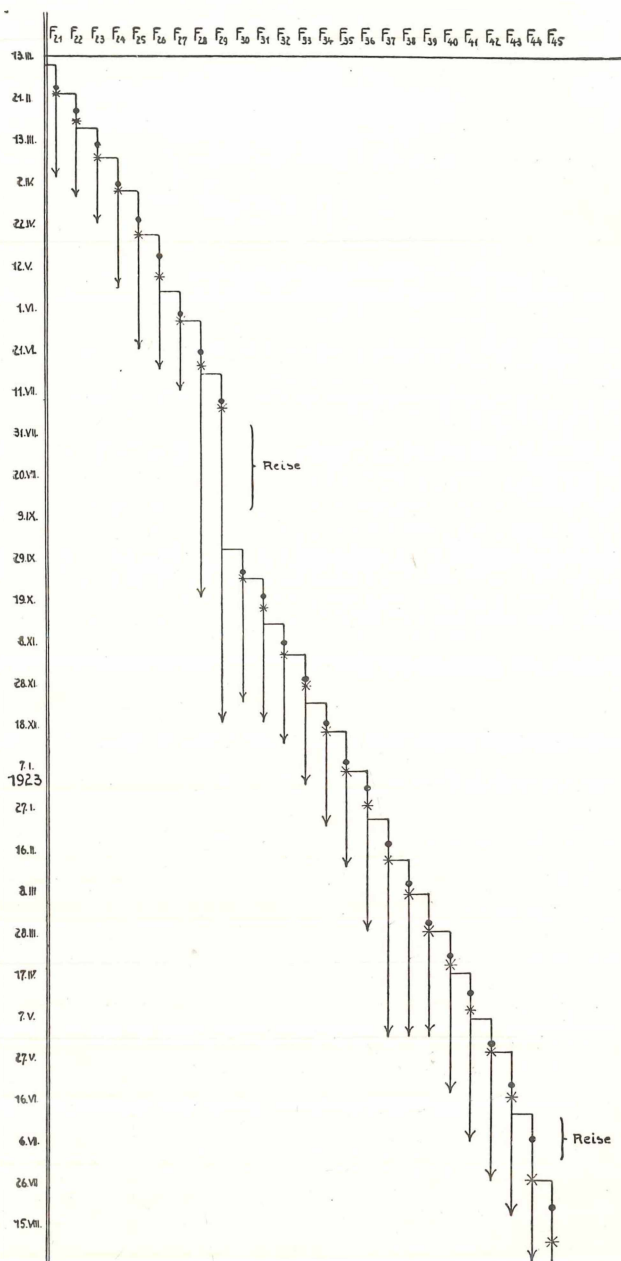
auf die Resistenz diversen Schädigungen gegenüber. Im Gegenteil, der Stamm „A II“ erwies sich im Durchschnitt sogar als resistenter verschiedenen anderen Stämmen gegenüber, die das gleiche Alter und die gleiche Abstammung hatten, in deren Vorgeschichte jedoch zahlreiche Befruchtungsakte zwischen die einzelnen agamen Fortpflanzungsperioden eingeschaltet waren.

Und damit kommen wir zu einer letzten Demonstration der Unschädlichkeit einer langwährenden asexuellen Vermehrung. Neben den beiden Serien des „Hauptversuchs“ wurde eine Parallelserie gezüchtet, in der die Befruchtung nicht durch Konstanz des Milieus ausgeschaltet war, sondern möglichst bald experimentell ausgelöst wurde; die Cysten wurden sodann möglichst schnell zum Keimen gebracht und die Keimlinge weiter gezüchtet. Diese  $F_1$ -Generation wurde möglichst bald wieder zur Befruchtung gezwungen und die Cysten zur Keimung gebracht. Dieselbe Prozedur wurde mit  $F_2$  wiederholt, und in dieser Weise die Serie in continuo weitergezüchtet (Textfig. 3).

Auf diese Weise hatte ich jederzeit einen *Actinophrys*stamm zur Verfügung, der zwar ursprünglich von Geschwistertieren der Ausgangsindividuen der beiden Serien A und B abstammte, bei dem aber innerhalb derselben Zeit, in der die Serie A eine gewisse Zahl agamer Teilungsschritte absolviert hatte, eine gewisse Zahl von Befruchtungsakten zwischen eine Reihe abgeschlossener Perioden agamer Vermehrung eingeschaltet war. Bestünde die Verjüngungshypothese der Befruchtung für *Actinophrys* zu Recht, dann müßten die Tiere dieser Nebenserie, die so und so oft Gelegenheit zur „Verjüngung“ hatten, ihren dauernd agam gezüchteten Geschwistern des „Hauptversuchs“ gegenüber eine höhere Vitalität haben; richtiger gesagt, sie müßten die Vitalität der Ausgangskultur in ungemindertem Grade bewahrt haben, während sie in den agamen Serien abgeschwächt sein müßte. Dies ist nicht der Fall. Im Gegenteil! Oft zeigt eine der F-Generationen eine geminderte Vitalität, während die Lebenskraft der Hauptserien ungemindert auf gleicher Höhe blieb (Textfig. 14). Was für die Vitalität im allgemeinen, gilt auch im einzelnen für Teilungsrate und Cystengröße. Im 4. Kapitel wird noch einiges Material zu dieser Frage beigebracht werden. Hier sei nur noch so viel gesagt, daß es, wenn wir die schädigende Wirkung der asexuellen Fortpflanzung einmal (wenigstens für unseren Fall) als nicht vorhanden ansehen, relativ verständlich ist, wieso unter Umständen einmal eine F-Generation



Textfig. 3a. Aufeinanderfolge der sexuellen Generationen des Stammes „A II“. ○ = Befruchtung, \* = Keimung. Die senkrechten Pfeile zeigen an, bis zu welchem Datum die betreffende F-Generation asexuell gezüchtet wurde. Da zu den Zeiten, in denen ich verreist war, meine Vertreter diesen Versuch nicht fortzusetzen, sondern nur alle gerade vorhandenen Generationen asexuell weiterzuzüchten hatten, zeigt die Reihe an diesen Stellen längere Zeiträume an.



Textfig. 3b.

Aufeinanderfolge der sexuellen Generationen des Stammes „A II“. Fortsetzung.

geringere Lebenskraft zeigt, als die Tiere der agamen Hauptserie. Im Verlauf solcher langdauernder Kulturversuche sind die Organismen natürlich Schädigungen verschiedenster Art ausgesetzt. Nun habe ich schon 1923 die Empfindlichkeit der Befruchtungsstadien, Cysten und Keimlinge hervorgehoben. Es wäre also gar kein Wunder, wenn ein Stamm, dessen Vorgeschichte so und so viele Perioden erhöhter Empfänglichkeit für alle möglichen schädlichen Einflüsse aufweist, zu Zeiten weniger „auf der Höhe“ ist als ein Stamm, dessen Vorgeschichte von solchen sensiblen Perioden freigeblichen ist.

Wir können nunmehr das Ergebnis dieses Kapitels, wie folgt, kurz zusammenfassen. Die  $2\frac{2}{3}$  Jahre lang andauernde agame Züchtung hat keinerlei erkennbare Schädigungen der Versuchstiere zur Folge gehabt; die Tiere der asexuellen Versuchsserie unterscheiden sich in keiner Weise von Tieren eines Stammes, bei denen in dieselbe Zeitspanne, in der jene 1244 Teilungsschritte absolviert haben, 43 Befruchtungsakte fielen.

#### 4. Die Depressionen. (Taf. 1 u. 2.)

Bisher war unser Augenmerk nur auf das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein von Befruchtungsvorgängen in den agamen Zuchtstadien gerichtet gewesen. Gilt nun dasselbe, was wir für die Befruchtung diesbezüglich aussagen konnten, auch für asexuelle Reorganisationsprozesse? Ist es, mit anderen Worten, möglich, den Nachweis zu erbringen, daß in den beiden Serien des Hauptversuchs auch solche Reorganisationsprozesse nicht vorkommen und nicht vorgekommen sind?

Für Reorganisationsvorgänge, die irgendwelchen sexuellen Charakter haben (etwa Parthenogenese) kann dieser Nachweis ohne weiteres für erbracht gelten. Wenn man sich den ganzen Ablauf des normalen Befruchtungsvorgangs von *Actinophrys* vergegenwärtigt, so wird man zugeben müssen, daß ein Prozeß, der mit der Befruchtung etwas gemeinsam hat, in einigen Punkten mit ihm übereinstimmen müßte, z. B. Rückbildung der Pseudopodien, Fettspeicherung, Cystenbildung. Das wäre aber ein derart auffälliges Phänomen, daß es nicht hätte übersehen werden können.

Es bleibt also nur die Möglichkeit des Vorkommens ganz andersartiger Reorganisationsvorgänge übrig. Und da ist zunächst die Frage aufzuwerfen, ob denn Anhaltspunkte vorliegen, welche die

Diskussion dieser Möglichkeit überhaupt rechtfertigen. Solche Anhaltspunkte gibt es nun (leider! möchte ich beinahe sagen). Es sind die ziemlich zahlreichen Punkte in der Kurve der Figur 11, an denen die Teilungsrate auf den Wert 0 herabsinkt und die jedem Gegner der hier vertretenen Anschauungen gewiß schon aufgefallen sind. Es liegt gewiß sehr nahe, sie mit den Depressionen („rhythms“) der Ciliatenzuchten zu identifizieren und an diesen Stellen Reorganisationsprozesse zu vermuten.

Diese Depressionen müssen vor allem genauer beschrieben werden. Textfig. 11 zeigt zunächst nur, daß in verschiedenen großen Abständen die Teilungsrate den Wert 0 erreicht, manchmal nur für die Dauer eines Tages, nie für länger als drei Tage. Das Zuchtprotokoll zeigt außerdem, daß dieses Sinken der Teilungsrate zwar nicht selten länger anhält, in allen diesen Fällen jedoch stets mit dem Tode der betreffenden Linie sein Ende findet (Textfig. 15). Auf diesen Tiefpunkten der Kurve haben die Tiere meist <sup>1)</sup> ein vom normalen Habitus abweichendes Aussehen; und zwar lassen sich zwei verschiedene Typen von Veränderungen deutlich unterscheiden, die als Depression und Degeneration bezeichnet werden mögen. Ungefähr entsprechen jene den „leichten Depressionen“ R. HERTWIG's = „rhythms“ der Amerikaner, diese den „tiefen Depressionen“ HERTWIG's = „depressions“ der Amerikaner. Die morphologischen Veränderungen, die diese Stadien begleiten, sind ungemein charakteristisch und stets dieselben. Ihre genaue Festlegung gestattet auch die Behauptung, daß diese beiden Vorgänge gelegentlich, wenn auch weit seltener, auch in der Serie B des Hauptversuchs, also in den Massenkulturen auftreten.

Der Depressionsvorgang (Taf. 14, Fig. 2—4, Taf. 15 Fig. 7, 8) ist zunächst gekennzeichnet durch mehr oder weniger plötzliche Sistierung der Nahrungsaufnahme; die von früher her im Tier befindliche Nahrung wird jedoch verdaut und eine bereits angebaute Teilung unter allen Umständen noch durchgeführt.

Ist das unmittelbar vor Eintritt der Depression aufgenommene Nahrungsquantum verhältnismäßig groß, so können im Depressionszustand noch eine, ja gelegentlich noch sogar zwei Teilungen erfolgen. Es kommt auch nicht selten vor, daß eine dieser Teilungen

---

<sup>1</sup> Gelegentlich sind die Tiere an den Nullpunkten der Kurve in keiner Weise von normalen zu unterscheiden und in diesen Fällen kann die Sistierung der Teilung stets in ungezwungener Weise auf ungenügende Ernährung oder tiefe Temperatur zurückgeführt werden.

„stecken bleibt“. Das Tier verharret dann bis zum Ende der Depression auf dem Biskuit- oder Hantelstadium. In Gestalt und Pseudopodienbildung unterscheiden sich die Depressionstiere in keiner Weise von normalen Individuen. Dasselbe gilt anfangs auch für die Größe, die jedoch bei längerem Anhalten der Depression erheblich abnehmen kann (Taf. 14 Fig. 5, Taf. 15 Fig. 7). Die Abwesenheit von Nahrungsvakuolen und -resten gestaltet die äußeren Körperrumrisse und die Vakuolisierung des Ektoplasmas gleichmäßiger, verwischt andererseits die Abgrenzung des Entoplasmas. In extremen Fällen nimmt die Zahl der Lipoblasten stark zu; solche Formen neigen dann stets zum Übergang in das Degenerationsstadium. Gefärbte Totalpräparate sowie Schnitte zeigen keinerlei Kernveränderungen. Ich habe zeitweilig die Tiere der Serie A einer längeren cytologischen Kontrolle, wie sie RHODA ERDMANN für alle derartigen Kulturen verlangt, unterworfen, und nie eine Abweichung von dem oben mitgeteilten Tatbestand feststellen können. Die betreffenden Perioden cytologischer Kontrolle sind in Textfig. 11 angemerkt.

Das Hauptergebnis der morphologischen Untersuchung der Depressionen ist jedoch, daß zwischen Depressions- und Normalzustand alle Übergänge vorkommen (Taf. 15 Fig. 8), daß somit die oben gegebene Beschreibung nur das Extrem charakterisiert. Fig. 8 zeigt, daß auch im Depressionsstadium Nahrung aufgenommen und verdaut werden kann. An sich wäre all dies noch kein stichhaltiges Argument gegen die Auffassung der Depression als einer autonomen „Alters“erscheinung, es gewinnt jedoch sofort an Bedeutung, wenn der Versuch zeigt, daß die Depression in jedem der auf Fig. 8 abgebildeten Stadien sofort aufgehoben werden kann, während sie andererseits unter optimalen Bedingungen (nur in Massen- oder alten Zählkulturen) wochenlang andauern kann. In diesem Zusammenhang ist beachtenswert, daß die Mehrzahl aller Abbildungen von *Actinophrys* in der Literatur Depressionsformen wiedergibt und daß ich im Freien auch fast stets solche gefunden habe.

Die Depression kann nun entweder (direkt oder nach vorhergehender Atrophie) zum Tode führen, der dann im Laufe weniger (5—8) Stunden unter körnigem Zerfall des Protoplasmas eintritt und das Tier in ein bräunliches Körnerhäufchen verwandelt, oder es tritt die Rückkehr zur normalen Lebenstätigkeit ein und zwar kann das in jedem Stadium der Depression erfolgen. Dies geschieht entweder ganz plötzlich (innerhalb von 2—8 Stunden) was nur bei Änderung des Kulturmilieus der Fall ist, oder allmählich;

letzteres dürfen wir als eine Art Adaptation ansehen, wobei wahrscheinlicherweise schädliche Substanzen durch die Lebenstätigkeit der Heliozoen beseitigt werden.

Von ganz anderem Habitus sind die Degenerationsstadien (Taf. 14 Fig. 6, Taf. 15 Fig. 9, 10). Sistierung der Nahrungsaufnahme tritt auch hier ein. Nur erfolgt sie allmählich und erst nach Sistierung der Teilung. Doch stimmen die Anfangsstadien sehr oft mit Depressionen überein. Auch hier ist das Gleichförmigwerden aller cytoplasmatischen Strukturen zu beobachten. Doch treten noch hinzu: 1. Fettspeicherung, 2. Riesenwuchs und 3. Kernhypertrophie. Die Fettspeicherung tritt erst nach völliger Sistierung der Nahrungsaufnahme ein und steigert sich von da ab, bis das Plasma der Tiere beinahe so dunkel wird, wie im Metaphasenstadium der progamen Mitose. Sie tritt zunächst an der Grenze zwischen Ento- und Ektoplasma auf und verbreitet sich von da über das ganze Ektoplasma. Doch kommt es nie zur Bildung von so großen Fettkugeln wie bei der Befruchtung; das Protoplasma sieht stets ziemlich fein gekörnt aus und macht Tiere, die nicht gequetscht sind, fast undurchsichtig. Riesenwuchs und Kernhypertrophie brauchen nicht unbedingt im Gefolge der Fettspeicherung aufzutreten. Der Tod tritt oft schon vorher ein. Im anderen Fall kann der Gesamtdurchmesser der Tiere auf das zweieinhalbfache des normalen Durchschnittswertes gesteigert werden. Bei Kernhypertrophie wird meist die Menge der Nukleolarbrocken stark vermehrt, die zu großen Ballen gehäuft die Kernmembran in dichter Schicht bedecken. Erst in ihrem weiteren Verlauf kann der Kerndurchmesser bis auf das doppelte Normalmaß ansteigen.

Tiere, die diese Veränderungen zeigen, sind nun nach meinen Erfahrungen stets dem Tode geweiht. In keinem Fall, weder in der Zählkultur noch bei Isolierung aus Massenkultur gelang es, Degenerationsstadien wieder zur normalen Vermehrung zu veranlassen. Der Tod trat auch hier stets im Verlaufe einiger Stunden unter körniger Desorganisation des Protoplasmas ein. Auf diese Feststellung ist deshalb besonderes Gewicht zu legen, weil die dunkle Granulierung des Protoplasmas bei oberflächlicher Betrachtung den Verdacht besonders nahe legt, daß in diesen Stadien, ähnlich wie bei *Paramaecium* Reorganisationsprozesse vor sich gehen.

Ich glaube mich nicht mit der rein negativen Feststellung begnügen zu dürfen, daß ich in keinem Fall von Depressionen auch nur Spuren irgendwelcher Reorganisationsvorgänge habe feststellen können. Solange es nicht gelungen ist, die Depressionen durch

weitere Vervollkommnung der Kulturtechnik gänzlich in Wegfall zu bringen (die Versuche werden deshalb fortgesetzt), muß es mein Bestreben sein, den Nachweis zu führen, daß diese Depressionszustände nur durch Änderungen bestimmter Umweltfaktoren verursacht werden. Denn die Möglichkeit einer Beeinflussung des Eintretens von Vorgängen, die primär von innen heraus induziert sind, durch äußere Faktoren wird ja auch von den Vertretern der Verjüngungshypothese zugegeben. Für einen solchen Nachweis genügt es auch keineswegs zu zeigen, daß man mit geeigneten Mitteln Depressionen jederzeit auslösen kann. Man muß vielmehr den Indizienbeweis dafür anstreben, daß auch die Depressionen in den beiden Serien des Hauptversuchs auf Milieuveränderungen zurückzuführen sind.

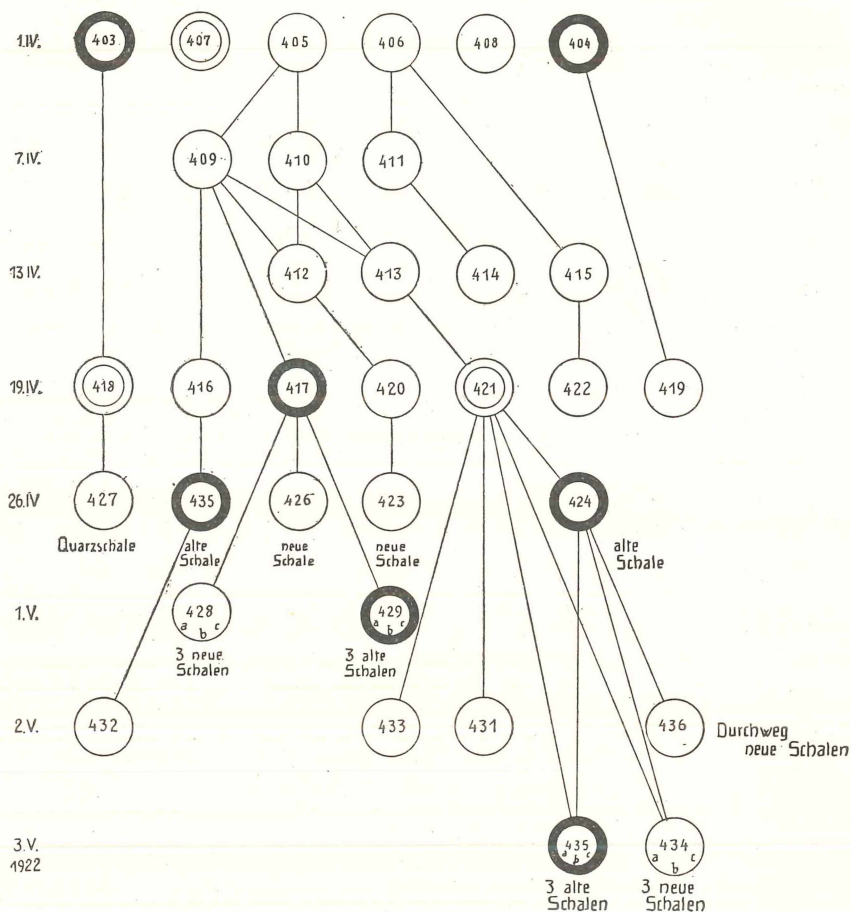
Hier ist zunächst auf einen wichtigen Punkt aufmerksam zu machen. Die Nullpunkte in der Kurve der Fig. 11 bedeuten keineswegs, daß an dem betreffenden Tage in allen acht Einzellinien der Serie A Depressionen eingetreten sind. Denn wie die Protokollproben (Textfig. 15) zeigen, können an ein und demselben Tage in einem Objektträger die Tiere normale Vermehrung zeigen, in einem anderen hingegen sich in Depression befinden. Wir dürfen hierin die Wirksamkeit des gänzlich unberechenbaren Glasfaktors erblicken. Da ich nun bei der Konstruktion der Kurve gezwungen war, den kontinuierlichen Lebensfaden der Kultur rückläufig, also von 1923—1920 im Protokoll zu verfolgen (eine Angabe von Durchschnittswerten der Teilungsrate aller acht Linien pro Tag, in die natürlich alle irrelevanten Todesfälle hineinkommen würden, erschien mir als unrationell), so gibt bei der Kurve nicht ganz das tatsächliche Bild wieder. Es sind daher der folgenden Betrachtung aus der Kurve der Fig. 11 alle Nullpunkte auszuschneiden, denen 1. nicht eine allgemeine Depression in allen acht Linien entspricht und 2. alle diejenigen, in denen die Tiere völlig normalen Habitus zeigen. Aber selbst nach Elimination dieser bleibt noch immer eine ziemlich große Zahl von Nullpunkten übrig, die dann in der Kurve durch ein darüber stehendes D gekennzeichnet sind.

Versuche, die Depressionen experimentell auszulösen, habe ich oft und stets mit Erfolg ausgeführt. Als hierfür wirksam haben sich erwiesen: 1. schlechtes Glas der Kulturgefäße, d. h. lange gebrauchtes Jenenser oder gewöhnliches Laboratoriumsglas; 2. Gefäße, in denen viel mit Fixierungsmitteln hantiert wurde; 3. Kulturgefäße, die von den Resten früherer Kulturen nur ungenügend gereinigt waren; 4. unbewegliche, resp. abgestorbene Futterflagellaten; 5. Futterauf-



schwemmungen, die mit Chlorellen oder Bakterien stark verunreinigt sind; 6. Abweichungen in der Zusammensetzung der Nährlösungen; 7. hohe Temperatur (über 25° C).

Schon diese Mannigfaltigkeit von Faktoren, die alle denselben Effekt haben, läßt uns die innere Bedingtheit der Depressionen

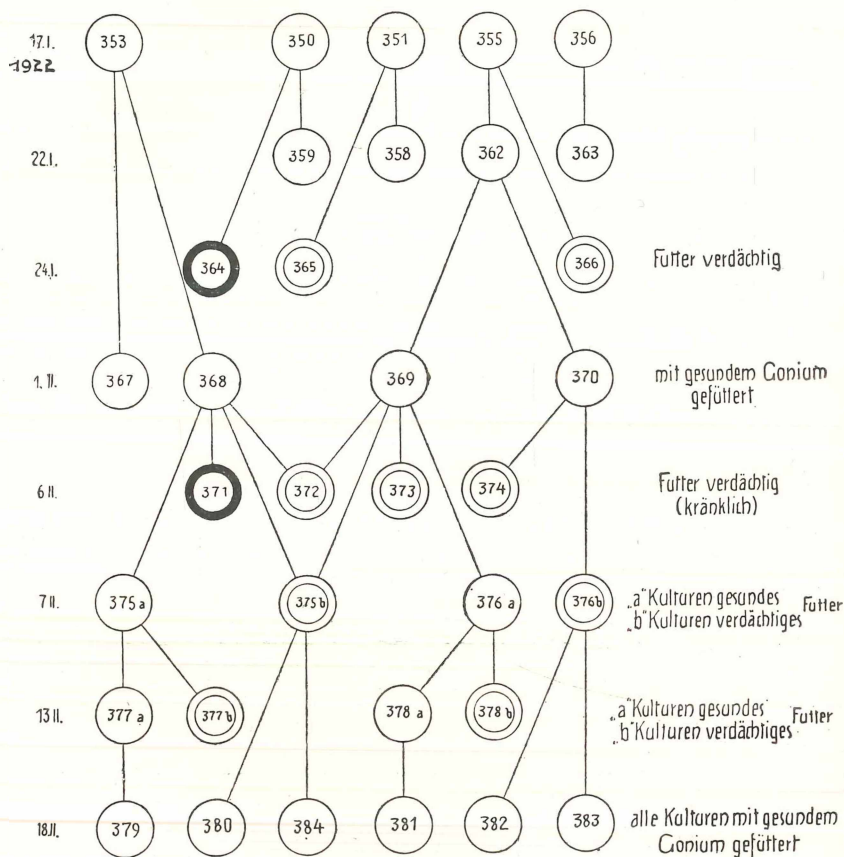


Textfig. 4. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

verdächtig erscheinen. Auf der anderen Seite macht sie es aber begreiflich, daß die Depressionen in meinen Kulturen nie völlig auszuschalten waren. Weiterhin kann es dann aber auch nicht wundernehmen, wenn es mir nicht in allen Fällen möglich gewesen

ist, den oder die Faktoren, die im einzelnen Fall gerade verantwortlich zu machen waren, genauer zu ermitteln.

Daher muß der Indizienbeweis auf dreierlei Weise angestrebt werden. Der Hinweis auf das gänzlich ungeordnete Auftreten der Depressionen (Textfig. 11, 13 und Zählkulturprotokoll, Textfig. 15)



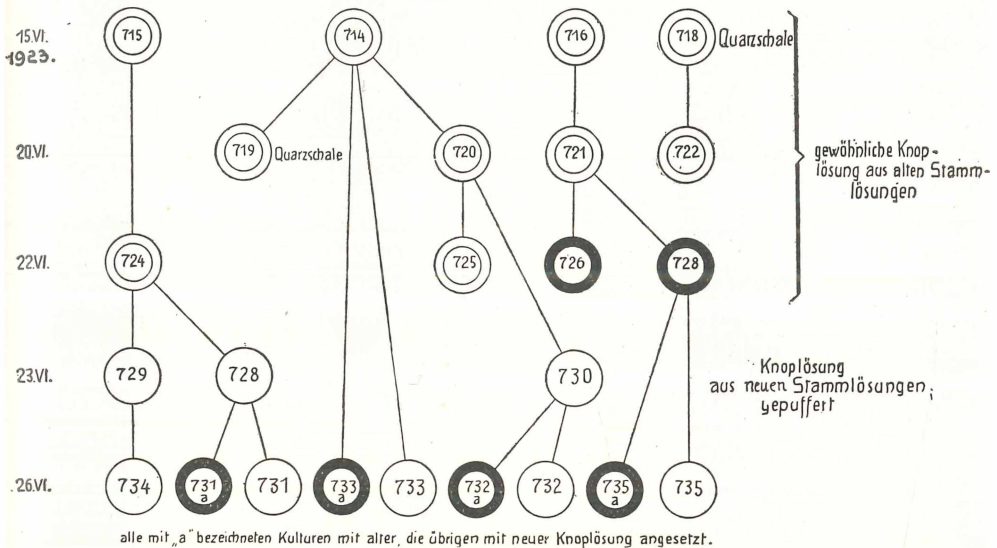
Textfig. 5. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

kann nicht mehr als eine vage Andeutung des von mir für wahr gehaltenen Sachverhalts darstellen. Es sind also in diesem Sinne folgende Tatsachen als Indizien anzuführen:

1. Die Koinzidenz der Depressionsstadien mit einer oft erst nachträglich ermittelten Änderung eines Milieufaktors, die allerdings

nicht immer nachweisbar war; die beobachteten Fälle sind in der Textfig. 15 und im Protokoll der Serie B (Textfig. 13) verzeichnet.

2. In vielen Fällen war es möglich, in der B-Serie einer bereits eingetretenen Depression dadurch ein mehr oder weniger rasches Ende zu bereiten, daß der verdächtige Außenfaktor in einem Teil der Kulturen beseitigt wurde; so behandelte Kulturen verhielten sich wieder normal, während in den anderen die Depression anhielt (Textfig. 4—6). Am leichtesten gelang die Ausschaltung des Glasfaktors durch Verwendung von Quarzschalen. Ebenso war eine Chlorelleninfektion leicht zu erkennen, schwerer jedoch zu bekämpfen,



Textfig. 6. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

da in diesem Falle die Infektion von den Agarplatten, auf denen die Futterflagellaten gezüchtet wurden, ihren Ausgang genommen hatte. Noch schwieriger war die Beeinflussung durch anderweitig ungeeignetes Futter, dessen Qualität zwar leicht feststellbar war, zu beseitigen. Denn das Gedeihen und damit die Beschaffenheit der Flagellaten hängt wieder von den unvermeidlichen Schwankungen in der Beschaffenheit der Nährböden ab. Und am allerschwierigsten sind Mängel in der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung nachzuweisen, da wir damit in den Bereich der oligodynamischen Giftwirkungen kommen. Auch hierfür sind die positiven Fälle in

Textfig. 11 und in dem Protokoll der Serie B (Textfig. 13) eingetragen. Daß bei der Einzellkultur der Nachweis durch Anlegen von Zweigkulturen viel schwerer ist als bei Massenkulturen, ist verständlich, da ja als Vergleichszeit immer nur ein Tag zur Verfügung steht und man die Kulturen nicht ungebührlich schwächen darf. Außerdem ist gerade hier der Glasfaktor sehr schwer auszuschalten, da mir weder Objektträger aus Jenenser Glas geschweige denn aus Quarz zur Verfügung standen. Immerhin scheint mir noch zweierlei beachtenswert. Erstens der Umstand, daß die Depressionen in der B-Serie viel viel seltener auftraten als in der Zählkultur, was bei Annahme einer inneren Bedingtheit fast unverständlich ist, jedoch sofort verständlich wird, wenn wir eine Verursachung durch Außenfaktoren annehmen. In der jeweiligen Milieuconstellation der Objektträgerkulturen verweilt das Versuchstier nur je einen Tag und vermag sich daher Einflüssen, die durch das Glas oder Futter in der Lösung wirksam werden, nicht wie in den Schalen der B-Serie anzupassen und unterliegt ihnen daher viel leichter. Daher summieren sich die Schädigungen unter Umständen, so daß die nächstfolgende vielleicht nur ganz geringfügige Schädigung schon wieder einen deutlichen Effekt hat. Für die ganz überragende Bedeutung des Glasfaktors sprechen außerdem die überaus häufigen Fälle, in denen von den acht Parallellinien der Serie A jeweils zwei in ein und demselben Objektträger befindliche in ihrem Verhalten genau übereinstimmen (siehe Protokollprobe, Textfig. 15). Sie läßt sich aber gelegentlich auch in noch eindeutigerer Weise demonstrieren. Öfters habe ich verdächtige Objektträger, d. h. solche, in den Depressionen ohne ersichtliche Ursache isoliert auftraten, markiert, und es zeigte sich bei deren Wiederverwendung, daß der Verdacht oft sehr gerechtfertigt war. Als Beispiel diene der Ausschnitt aus dem Protokoll der Serie A (Textfig. 7): Während die 6 ersten Linien in „harmlosen“ Objektträgern gezüchtet wurden, verwendete ich für die beiden letzten, zwei als verdächtig markierte Objektträger. In diesen beiden letzteren kam es nun immer zu Depression und Degeneration, auch wenn, wie aus dem Protokoll ersichtlich, die abgestorbenen Individuen immer wieder durch gesunde Schwestertiere der anderen Einzellinien ersetzt wurden.

3. Die Depression konnte in den meisten Fällen durch Beseitigung des verdächtigen Faktors mit einem Schlage behoben werden (Textfig. 4–6), was unter der Annahme ihrer rein äußerlichen Bedingtheit ohne weiteres verständlich ist. Betrachtet man die Depressionen aber als Manifestation von rhythmischen Reorgani-

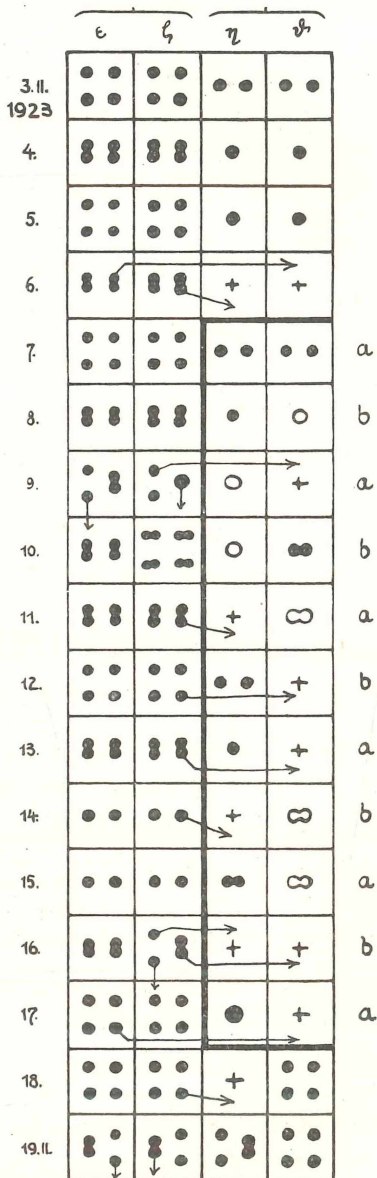


sationsvorgängen, so müßte man diese „über Nacht“ erfolgende Rückkehr zur normalen Lebenstätigkeit als eine Unterbrechung dieses Reorganisationsvorganges ansehen, der, an sich schon erstaunlich, auf die Dauer wiederholt aber kaum von günstiger Wirkung sein dürfte.

4. Ich konnte feststellen, daß in sehr vielen Fällen gleichzeitig mit den Depressionen in den Serien des Hauptversuchs auch bei Klonen gleicher Abstammung, die aber verschiedenen geschlechtlichen Generationen angehörten (Textfig. 16), ferner bei anderen *Actinophrys*-Stämmen von verschiedenen Fundorten und schließlich bei ganz anderen Organismen ebenfalls Depressionen auftraten, wenn die betreffenden Kulturbedingungen mit denen des Hauptversuchs übereinstimmten. Eine solche Koinzidenz hat schon JOLLOS (1916) bei *Paramecium* für dieselbe Argumentation

Textfig. 7. Protokollprobe der A-Serie des Hauptversuchs. In den stark eingerahmten Teil wurden abwechselnd zwei „giftige“ Objektträger (a und b) verwendet.

ausgenutzt: Er fand, daß die Zeitpunkte, in denen die Parthenogenese bei einer Reihe von Klonen auftritt, die zwar die gleiche Abstammung, aber nicht gleiche Vorgeschichte haben (d. h. ihre jeweils letzte Parthenogenese zu verschiedenen Zeiten absolviert hatten) bei zunehmender Dauer des Versuchs einander immer näherrücken und schließlich zusammenfallen. Dieser Befund mahnt aber gleichzeitig auch zur Vorsicht. Denn da die maßgebende Wirkung innerer Faktoren (also das physiologische Altern des Makronucleus) für den Ein-



Textfig. 7.

tritt der Parthenogenese der Ciliaten nahezu für erwiesen betrachtet werden muß, so kann diese Angleichung der Rhythmen bei ein und demselben Stamm eventuell durch Beteiligung äußerer Faktoren genügend erklärt werden. Allerdings wenn diese „Angleichung“ wie in unserem Fall plötzlich, wenige Tage nach Beginn des Versuchs eine nahezu vollständige wird, dann klingt diese Erklärung schon etwas gezwungen. Die „Beteiligung“ von Außenfaktoren, die es bewirken kann, daß bei drei Linien die Depressionen 5, 3 und 1 Woche nach der jeweils letzten Kopulation zum erstenmale an ein und demselben Tag eintritt, muß dann schon eine ganz gewaltige sein.

Wie aber, wenn Depressionen gleichzeitig auftreten: bei *Actinophrys*-Stämmen verschiedenster Provenienz, bei *Actinosphaerium eichhorni*, zwei großen Süßwasseramöben, *Clathrulina elegans*, *Centropyxis aculeata*, *Stylonychia* sp., *Stentor polymorphus* und mirabile dictu, bei *Chaetogaster diastrophus* und *Nais elinguis*? Der Standpunkt der Verjüngungshypothese wäre dann nur durch die Annahme zu retten, daß alle diese Organismen ungefähr dieselbe innere Rhythmik haben; wobei zu bedenken ist, daß die Annahme des allgemeinen Vorkommens innerlich bedingter rhythmischer Reorganisationsprozesse bei allen Organismen eine Verallgemeinerung der an Infusorien erhobenen Befunde ist, deren Berechtigung weiter unten erst zu prüfen sein wird. Und gerade die Beobachtungen an Infusorien zeigen, in wie verschiedenen Intervallen die Rhythmik der Reorganisationsprozesse bei verschiedenen Formen verläuft.

Wäre es angesichts dieses sonderbaren Tatbestandes nicht viel einfacher zu sagen: da bei *Actinophrys* nicht die geringsten cytologischen Anhaltspunkte für ein Vorkommen von Reorganisationsprozessen im Depressionsstadium vorliegen<sup>1)</sup>, hingegen die Depressionen jederzeit durch Änderung von Umweltfaktoren, deren Wirksamkeit in der Kultur wahrscheinlich gemacht werden konnte, ausgelöst resp. auf umgekehrtem Wege sofort beseitigt werden können, und da schließlich die spontan in den *Actinophrys*-Kulturen auftretenden Depressionen fast immer mit Depressionen in Kulturen anderer *Actinophrys*-Stämme und anderer unter den gleichen Kulturbedingungen stehender Organismen zusammenfallen, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß in jedem Fall die Depressionen bei *Actinophrys* nichts anderes darstellen, als eine Reak-

<sup>1)</sup> Außerdem kennen wir bei *Actinophrys* keine einzige Struktur, deren Morphogenese es gestattet, ihr ein physiologisches Altern zu vindizieren.

tion des Organismus auf Schädigungen, die durch Änderung bestimmter Umweltfaktoren zustande kommen.

Die Richtigkeit dieser Behauptung glaube ich durch die oben mitgeteilten Tatsachen hinlänglich wahrscheinlich gemacht zu haben.

Anhangsweise sei noch die wahrscheinliche Art dieser Schädigung kurz erörtert. Das Primäre scheint nach dem Vorangegangenen und nach der ziemlich weitgehenden Übereinstimmung der Depressionsstadien mit den Anfangsstadien der Befruchtung die Hemmung der Nahrungsaufnahme, also eine Beeinflussung der normalen Ectoplasmafunktionen zu sein. Zweierlei weist darauf hin: Einerseits die Beobachtungen von KOLTZOFF und anderen, welche die weitgehende Beeinflussung der Fähigkeit für Nahrungsaufnahme durch Außenfaktoren bei Infusorien zeigen, andererseits die mangelnde Fähigkeit der in Depression befindlichen *Actinophrys*-Individuen, sich an eine Unterlage anzuheften.

### 5. Die experimentelle Auslösung des Befruchtungsvorgangs.

Wenn man in ein Kulturgefäß einige Individuen von *Actinophrys* und eine genügende Menge Futter bringt und diese Kultur dann sich selbst überläßt, so tritt in ihr nach einer mehr oder weniger langen Periode agamer Vermehrung früher oder später bei einem variablen Prozentsatz der Tiere der Befruchtungsvorgang ein. Dieser Versuch kann beliebig oft und jederzeit angestellt werden und zeigt in Verbindung mit dem Hauptversuch, daß die Befruchtung bei *Actinophrys sol* durch Setzung einer bestimmten Konstellation der äußeren Lebensbedingungen jederzeit vollkommen willkürlich ausgelöst werden kann.

Der Versuch gelingt in jeder für die Kultur tauglichen Flüssigkeit (KNOP'sche Nährlösung in den Konzentrationen 0,15—0,01 %, BENECKE-Lösung 0,01 %, Teichwasser) bei Verwendung jeglicher Art von Kulturgefäßen und bei jeder Art von Fütterung, die bei genügender Ernährung keine allzureiche Bakterienentwicklung zur Folge hat. Voraussetzung für sein Gelingen ist nur die Verwendung lebenskräftiger Tiere und einwandfreier Kulturbedingungen zu Beginn des Versuchs. Das heißt in Kulturen, in denen bald oder gleich nachdem sie angesetzt worden sind, Depression eintritt, kann die Befruchtung zwar immer noch erfolgen, aber erst wenn sich die Tiere erholt haben; hält die Depression an, so stirbt die Kultur ab, ohne zu kopulieren.

In der Zeit vom September 1921 bis Ende 1923 wurden rund 2500 solcher Versuche angestellt<sup>1)</sup>. Die Zahl der Mißerfolge betrug rund 150, also 6,5 %. Sie traten fast stets im Gefolge von Depressionen auf.

Die Länge der Zeit, die vom Tag der Anlage der Kultur bis zu dem Tag, an dem die Befruchtung beginnt, verstreicht, ist im allgemeinen umgekehrt proportional a) der Menge der anfangs in die Kultur gebrachten Tiere, b) der Teilungsrate und c) der Temperatur (Optimum 20—21° C). Sie ist direkt proportional a) der Futtermenge und b) dem Volumen der Kulturflüssigkeit. Bei Massenkulturen<sup>2)</sup> in Boverischalen (КНОР 0,05 %, *Gonium pectorale*) schwankt diese Zeit zwischen 8 und 14 Tagen. Herrscht zu Anfang des Versuchs Depression, so dauert es unter Umständen viel länger.

Niemals tritt die Befruchtung bei allen Tieren einer Kultur gleichzeitig auf. Sie beginnt an einer bestimmten Stelle des Gefäßes und breitet sich von da aus. Früher oder später — im Durchschnitt in längstens einer Woche nach Beginn der Befruchtung — sind dann in der Kultur alle Tiere in Zygoten umgewandelt, zwischen denen gelegentlich eine meist recht geringe Zahl „resistenter“ Individuen ihr Dasein fristet. Praktisch kann aber die Zahl der zur Kopulation gezwungenen Tiere mit 100 % angegeben werden.

Schon oben wurde gesagt, daß der Versuch jederzeit angestellt werden kann; es ist vollkommen gleichgültig, wieviel agame Teilungen die betreffende Linie seit dem Ausschlüpfen aus der Zygote hinter sich gebracht hat. Setzt man gleichzeitig Kulturen von 10 verschiedenen Generationen an, denen jede von der anderen um ca. 25 Teilungsschritte entfernt ist, so tritt die Befruchtung in allen Kulturen nahezu gleichzeitig ein (Textfig. 17).

Ja, man kann sogar durch eine geeignete Versuchsanordnung<sup>3)</sup> Individuen, die seit dem Ausschlüpfen aus der Zygote sich überhaupt

<sup>1)</sup> Davon der größte Teil mit dem Hauptversuchsstamm „AII“ (Berlin, Zoologischer Garten) die übrigen mit vier anderen Stämmen: „A III“ (Hundekehlensee), „A IV“ (Berlin, Tiergarten), „A V“ (Tümpel am Forsthaus Dahlem), „A VI“ (Botanischer Garten Wien).

<sup>2)</sup> Im folgenden sind, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, immer solche Kulturen gemeint.

<sup>3)</sup> Zu diesem Zweck vereinigt man eine möglichst große Zahl frisch geschlüpfter Keimlinge in einem Objektträgerausschliff und fügt gerade so viel Futter zu, wie zur Erreichung der Normalgröße nötig ist, aber nicht mehr, da sonst sofort automatisch die erste Teilung erfolgt. Hat man die Proportionen zwischen Futter, Individuenzahl und Menge der Kulturflüssigkeit richtig abgestimmt, so kann man auf zweierlei Weise beweisen, daß die nunmehr in dieser Kultur kopulierenden Individuen



noch nicht geteilt haben, zur Befruchtung zwingen. Auf diese Tatsache ist deshalb Gewicht zu legen, weil sie in eindeutiger Weise zeigt, daß die erfolgreiche Auslösung des Befruchtungsvorgangs von keinerlei inneren Bedingungen, die durch irgendeine Mindestzahl von Teilungsschritten induziert werden, abhängt.

Fragt man andererseits nach dem Zeitpunkt, in dem der Eintritt der Befruchtung durch Rückversetzen der Tiere in frische Kulturlösung noch hintangehalten werden kann, so lautet die Antwort: solange im Kern noch keinerlei Anzeichen einer Spirembildung (für die progame Teilung) sichtbar sind. Solange dies noch nicht der Fall ist, kann das betreffende Individuum, auch wenn es sich 48 Stunden und noch länger nicht geteilt hat, keine Nahrung mehr aufnimmt und sich aller Nahrungsreste entledigt hat, somit alle sonstigen Anzeichen eines bevorstehenden Kopulationsaktes vorhanden sind, stets durch Übertragung in ein frisches Kulturmedium zur agamen Vermehrung angeregt werden. Ist hingegen einmal das einzige im Leben sichtbare Kriterium des Beginns der progamen Teilung, nämlich die scharfe Abgrenzung des Entoplasmas vom Ectoplasma, in Erscheinung getreten, dann nutzen alle Bemühungen, die vegetative Teilung wieder einzuleiten, nichts, auch wenn die Pseudopodien zu dieser Zeit noch nicht eingezogen worden sind; die Befruchtung nimmt dann unaufhaltsam ihren Lauf.

Diese Tatsachen bilden wohl hinlängliche Prämissen für den Schluß, daß in diesem Versuch die Befruchtung durch irgendwelche Änderungen des Kulturmilieus, die von einem bestimmten Zeitpunkt an wirksam werden, verursacht wird. Daß sich im Kulturmilieu einer solchen 10 Tage alten Kultur etwas geändert hat, ist nicht schwer festzustellen: 1. ist die Zahl der Futterflagellaten stark reduziert; 2. ist die Reaktion der Nährlösung etwas nach der Alkalinität hin verschoben. (Frische KNOP-Lösung hat eine  $P_H$  von 5,8—6,2,

---

tatsächlich in der Zeitspanne zwischen Ausschlüpfen und Eintritt der Befruchtung ungeteilt geblieben sind: a) man zählt die Menge der in die Kultur gebrachten Keimlinge genau ab und stellt nach erfolgter Befruchtung die Zahl der Zygoten fest. Stimmen beide Zahlen überein, dann ist der gewünschte Beweis erbracht. (Ob außerdem Tiere absterben, läßt sich leicht durch öftere Kontrolle feststellen.) b) Man legt neben diesem Versuch einige Kontrollserien an, in denen in je einem Objektträgerausschliff je ein gleichaltriger Keimling bei sonst gleichen Kulturbedingungen gehalten wird. Tritt die Befruchtung in den Versuch noch früher ein, bevor sich in den Kontrollserien die Tiere zum erstenmal geteilt haben, so ist ebenfalls der Beweis für die Richtigkeit der obigen Behauptung erbracht.

ist also sauer; in alten Kulturen beträgt die  $P_H$  7,0—7,6<sup>1)</sup>.) Weitere Veränderungen sind zwar nicht so leicht feststellbar, dürfen aber berechtigterweise angenommen werden. Die Konzentration der Abbauprodukte des Stoffwechsels der Heliozoen wird wohl in einer alten Kultur eine viel höhere sein, als in einer frisch angelegten, insbesondere dürfte der Partialdruck der Kohlensäure im Zusammenhang mit der starken Abnahme der Futterflagellaten zugenommen haben.

Ein einfacher Versuch zeigt nun auch, daß dieses veränderte Kulturmilieu tatsächlich den Eintritt der Befruchtung veranlassen kann: Filtriert man die Lösung aus einer alten Kultur und setzt eine beliebige Anzahl von Tieren dazu, die einer jungen Kultur entnommen sind, also auf der Höhe ihrer Teilungstätigkeit stehen, hinein, so beginnt nach 24—36 Std. bei nahezu allen die progame Teilung.

Welcher der oben angegebenen Faktoren, deren Anwesenheit in alter Kulturlösung angenommen werden darf, ist nun der für die Auslösung der Befruchtung maßgebende. Ist es ein einziger oder müssen mehrere zusammenwirken?

1. Die Wasserstoffionenkonzentration kann zuallererst als belanglos ausscheiden; die vegetative Vermehrung geht in alkalisch (durch ein Puffergemisch) gemachter Nährlösung genau so gut von statten wie in gewöhnlicher KNOP-Lösung. Umgekehrt zeigen die weiter unten mitgeteilten Versuche, daß die Befruchtung auch in saurer Lösung völlig normal verläuft.

2. Als nächster Faktor kommen die nicht gasförmigen Stoffwechselendprodukte sowohl der Flagellaten wie auch der Heliozoen in Betracht. Für sich allein sind auch sie unwirksam. Nimmt man nämlich alte Kulturflüssigkeit und filtriert sie, so kann man darin *Actinophrys* zu lebhafter Vermehrung bringen, wenn man Futter zusetzt. Man kann diesen Versuch auch so variieren, daß man in eine Kultur, in der die Tiere kurz vor Eintritt der Befruchtung stehen, frische Futterflagellaten bringt; die vegetative Vermehrung setzt dann sofort ein, und der Beginn der Befruchtung wird dann um mehrere Tage hinausgeschoben. Wiederholt man jedoch diesen Eingriff, versucht man also in ein und derselben Kultur mehrere Male hintereinander durch rechtzeitigen Futterzusatz den Eintritt der Befruch-

---

<sup>1)</sup> Kolorimetrisch mit dem LEITZ'schen Komparator nach L. MICHAELIS gemessen. (Indikatoren: m Nitrophenol, p Nitrophenol,  $\gamma$  Dinitrophenol und  $\alpha$  Dinitrophenol).

tung zu verhindern, so hat man zwar darin Erfolg, aber schon nach der dritten Fütterung beginnt ein plötzliches Sterben der Tiere, dem binnen 12—24 Stunden die ganzen Insassen einer Kultur zum Opfer fallen. Für diesen plötzlichen Tod kann man wohl mit Recht die Stoffwechselendprodukte der Heliozoen verantwortlich machen.

Man könnte nun vielleicht die Wirksamkeit des neuerlichen Futterzusatzes so interpretieren, daß man sagt: die Flagellaten entfernen einen oder mehrere Stoffe, die den Eintritt der Befruchtung verursachen, durch ihre Lebenstätigkeit oder Anwesenheit. Dieser Einwand ist leicht zu widerlegen. Man gibt zu einer alten Kulturlösung eine dichte Aufschwemmung von *Gonium*, läßt das ganze 24 Stunden stehen, filtriert oder zentrifugiert und gibt lebenskräftige Heliozoen ohne Futter hinein: Die Lösung erweist sich trotzdem als wirksam, die Kopulation tritt ebenso nach 24 Stunden ein, wie in der unbehandelten alten Kulturlösung.

3. Die äußerst mühselige Prüfung der letzten in Betracht kommenden Faktoren, nämlich des Kohlensäure- und Sauerstoffpartialdrucks<sup>1)</sup> konnte ich mir ersparen, weil die Prüfung des letzten Faktors ein positives Ergebnis hatte.

4. Dieser letzte Faktor ist der Hunger. Seine Wirksamkeit hat sich schon in den sub 2 angeführten Versuchen gezeigt. Sie kann aber noch einfacher demonstriert werden. Ob man die Tiere in frischer oder alter, in saurer oder alkalischer Kulturlösung hungern läßt, ist ganz gleich; die Befruchtung tritt stets nach 24—36 Stunden ein und zwar nahezu gleichzeitig bei fast allen Tieren des Versuchs. Man kann die Mitwirkung von Stoffwechselendprodukten noch dadurch ganz ausschließen, daß man die Lösung, in der die Tiere ausgehungert werden, alle 6 Stunden erneuert. Auch dann bleibt das Resultat dasselbe.

Daß der Hunger nicht nur in diesem Versuch, sondern auch in den sich selbst überlassenen Kulturen der die Befruchtung auslösende Faktor ist, kann auf zweierlei Weise gezeigt werden. 1. Durch folgenden Versuch: von zwei Serien von Kulturschalen enthält die eine 10 ccm, die andere 2 ccm KNOP-Lösung. In jede Schale kommt das gleiche Quantum einer *Gonium*-Aufschwemmung,

---

<sup>1)</sup> Einige — allerdings nicht exakte Versuche zeigen auch die Irrelevanz dieser Faktoren: einerseits gelingt die Auslösung der Befruchtung durch Hunger auch in frischer mit Luft geschüttelter Nährlösung, andererseits geht die vegetative Vermehrung von *Actinophrys* auch bei dauernder Verdunkelung (also bei sistierter CO<sub>2</sub>-Assimilation der *Gonien*) ungestört weiter; nur muß man in diesem Fall Lösung und Futter täglich wechseln, da die Flagellaten bald absterben.

die vor der Entnahme gut durchgeschüttelt wurde, also in der Raumeinheit die gleiche Zahl von Flagellaten enthält. Und schließlich werden in jede Schale 50 *Actinophrys*-Individuen hineingesetzt. Eine vollkommen gleichmäßige Ausnutzung des Futters wird dadurch gewährleistet, daß die Schalen auf der Drehscheibe eines Klinostaten stehen, so daß sich die Flagellaten nirgends phototaktisch ansammeln und dem Gefressenwerden entziehen können. Die Produktion der Stoffwechselendprodukte muß nun in beiden Serien denselben absoluten Wert liefern. Ihre Konzentration ist jedoch in der zweiten Serie fünfmal so groß wie in der ersten; sind also die Stoffwechselendprodukte der auslösende Faktor, so muß in der zweiten Serie die Befruchtung früher eintreten. Ist es aber der Hunger, so muß in beiden Serien die Befruchtung gleichzeitig eintreten, weil dann das gleiche Nahrungsquantum<sup>1)</sup> in annähernd der gleichen Zeit aufgezehrt wird. Dies letztere ist nun tatsächlich das Ergebnis des Versuches.

Zweitens spricht für die auslösende Wirkung des Hungers das eigenartige zonenweise Vorrücken der Befruchtung in den sich selbst überlassenen Kulturen. In so einer Kultur sammeln sich die Flagellaten stets an dem der Lichtquelle zugekehrten<sup>2)</sup> Rand des Gefäßes möglichst nahe der Flüssigkeitsoberfläche an. Läßt man nun die Schale ruhig stehen, so ist nach beispielsweise 9 Tagen in der Nähe des Lichtrandes noch alles in asexueller Vermehrung begriffen, während in dem dem Licht abgekehrten Teile der Schale schon die ersten Vorbereitungen zur Befruchtung getroffen werden. Dreht man jetzt die Schale um 180°, so ist am nächsten Tag an dieser letzteren Stelle alles wieder rückgängig gemacht, d. h. es hat bei allen Tieren, die sich noch nicht zur progamen Teilung angeschickt haben, die Vermehrung wieder eingesetzt. Am übernächsten Tage hat sich das Bild verkehrt, am nunmehrigen Licht-

---

<sup>1)</sup> Es darf kein zu großes sein, sonst degenerieren die Tiere in der 2 ccm-Serie. Dies ist überhaupt ein noch ungeklärter Punkt: Eine zu große Konzentration von *Gonium* wirkt auf *Actinophrys* schädigend. Selbst in den Kulturen, in denen das Verhältnis der Futterflagellaten zu der Zahl der Heliozoen gut abgestimmt ist, meiden letztere die Stellen dichtester *Gonium*-Ansammlung, das ist der der Lichtquelle zugekehrte Rand der Schale. Und eine Kultur, in der infolge zu großen Überwiegens der Gonien Depression eingetreten ist, oder in der infolge anfänglicher Depression die Flagellaten nicht genügend dezimiert wurden und das Übergewicht erlangten (sie vermehren sich ja in der Kultur weiter), kann oft dadurch gerettet werden, daß man den größten Teil der Flagellaten entfernt.

<sup>2)</sup> Dies gilt für *Gonium*; *Chlorogonium* macht es gerade umgekehrt, geht also zu dem der Lichtquelle abgewendeten Rand der Kulturschale.

rand herrscht die asexuelle Vermehrung vor und weiter rückwärts beginnt die Befruchtung und schreitet, wenn man die Kultur von nun an in Ruhe läßt, in der Richtung auf den Lichtrand vor. Das Drehen der Schale hat mit anderen Worten einen ähnlichen Effekt wie neuer Futterzusatz; ist die Anzahl der noch freibeweglichen Flagellaten schon zu gering, um noch allen Heliozoen der Kultur eine Mahlzeit liefern zu können, so hilft alles Drehen nichts, die Befruchtung nimmt ihren Verlauf, und nur am Lichtrand selbst hält die asexuelle Vermehrung an, solange noch Gonien da sind. Die Photographienreihe der Tafel 15 zeigt die einzelnen Zonen ein und derselben Kultur 9 Tage nach deren Anlage. Wir sehen in der nächsten Umgebung des Lichtrandes (Fig. 11) lauter Teilungsstadien, weiter rückwärts allmähliche Sistierung von Teilung und Nahrungsaufnahme (Fig. 12), in der Schalenmitte die Anfänge der progamen Teilung (Fig. 13), weiter rückwärts deren Endstadium und reifende Gameten (Fig. 14), noch etwas weiter junge Zygoten (Fig. 15) und ganz hinten fertige Cysten (Fig. 16). Parallel mit diesem Vorücken der Befruchtung geht bis zur Photographie 13 eine Verminderung der Zahl der *Gonium*-Kolonien; der Zusammenhang zwischen Nahrungsmangel und Eintritt der Befruchtung ist wohl eklatant. Gelöste Stoffe für diesen verantwortlich zu machen, ist wohl nicht gut möglich, da deren Diffusionsgeschwindigkeit das zonare Vorrücken der Befruchtung unverständlich machen würde, welches in der positiven Phototaxis der Futterflagellaten bei Annahme der auslösenden Wirkung des Hungers eine ganz einfache Erklärung findet.

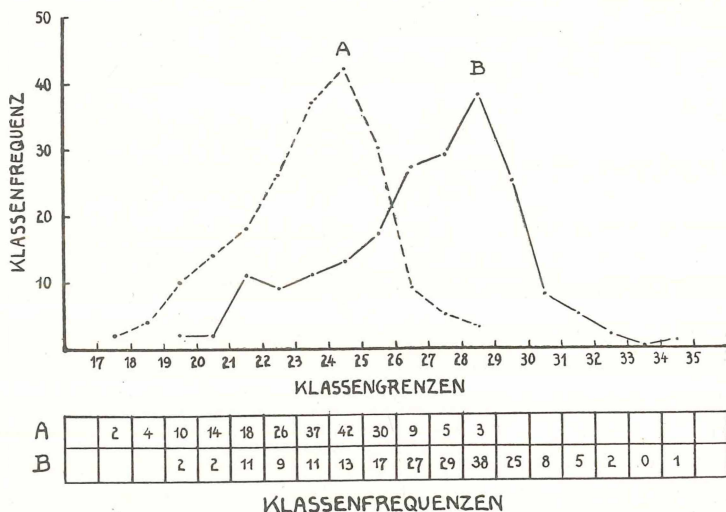
Nunmehr wird es auch verständlich, weshalb in vielen Kulturen zwischen den Befruchtungsstadien eine kleine Zahl „resistenter“ Individuen vorkommt; es sind nicht etwa Tiere, auf welche der die Befruchtung auslösende Faktor keine Wirkung ausübt (etwa vergleichbar den „non conjugating races“ von *Paramaecium*), sondern in der überwiegenden Mehrzahl sind es wohl Individuen, denen es immer wieder rechtzeitig gelungen ist, der einen oder anderen sich herumtreibenden *Gonium*-Kolonie habhaft zu werden. Denn: isoliert man so ein resistentes Tier, so liefert es normal copulierende Nachkommenschaft. Je älter die Kulturen sind, desto geringer ist die Zahl dieser resistenten Tiere und meistens sind sie 6 Wochen nach Anlage der Kultur völlig verschwunden. Allerdings ist hier zu bemerken, daß es einesteils tatsächlich resistente Tiere gibt, die allmählich verhungern, ohne sich durch Befruchtung zu „retten“; sie schrumpfen immer mehr zusammen und lösen sich schließlich in bekannter Weise auf. Die Tatsache jedoch, daß es mir noch nie

gelingen ist, aus einem solchen resistenten Tier einen resistenten Stamm zu züchten, obwohl ich an die 120 solcher Tiere aus allen möglichen Kulturen isoliert und weiter kultiviert habe, läßt den Schluß zu, daß es sich nicht um eine erbliche Abänderung, sondern um einen individuellen Defekt handelt; sehr selten kam es auch vor, daß alle Individuen einer Kultur derart resistent blieben, allerdings war das stets nach einer starken allgemeinen Depression der Fall. Andererseits gibt es auch ganze Stämme (also Klone), die insofern resistent sind, als sie entweder bei Hunger nur in sehr geringen Prozentsätzen oder abnorm copulieren. Von der letzten Art war der Stamm „A I“ (Berlin, Zoologischer Garten), mit dem ich deshalb von November 1919 bis zum Sommer 1920 erfolglos experimentierte. Die Befruchtung trat hier unter denselben Bedingungen ein, wie bei allen anderen Stämmen, verlief aber von der Interkinese ab abnorm und ging fast nie über das Ende der 2. Reifungsteilung hinaus. Im Herbst 1920 hatte dieser Stamm auch diese Fähigkeit eingebüßt: die Tiere starben schon während der progamen Teilung. Normale Zygoten wurden nie gebildet; der Stamm starb übrigens im August 1922 ab. Ein anderer Stamm, „A III“ lieferte zwar normale Zygoten, aber nur in einem Prozentsatz von 0,5 bis 2 % (verglichen mit der Zahl der Tiere, die nach Sistierung der Teilung und Nahrungsaufnahme in der Kultur vorhanden waren). Der Rest ging stets, oft erst viele Wochen nach Anlage der Kultur, unter typischen Hungeratrophieerscheinungen zugrunde. Diese Eigenschaft erwies sich als erblich, denn die drei sexuellen Generationen, die ich von diesem Stamm zog, wiesen ungefähr dieselben Prozentsätze von Zygoten auf. Über die Bedingungen der Entstehung solcher abnormer Stämme weiß ich nichts zu sagen. Sie scheinen (nach R. HERTWIG) auch bei *Actinosphaerium* vorzukommen.

Umgekehrt kommt es aber auch bei normalen Stämmen gelegentlich vor, daß die Befruchtung eintritt, obwohl noch reichlich Futter vorhanden ist. Da auch diese Erscheinung nur im Gefolge einer anfänglichen starken Depression auftrat, ist die Annahme berechtigt, daß auch hier der Hunger das eigentlich auslösende Moment ist, nur daß er nicht durch Nahrungsmangel, sondern durch gehemmte Möglichkeit der Nahrungsaufnahme effektiert wird.

Ein Vergleich, der durch bloßes Hungern in frischen Nährlösungen erzielten Cysten mit den in sich selbst überlassenen Kulturen gebildeten zeigt aber Unterschiede, die die Frage nötig machen, ob nicht doch die drei für die Auslösung der Befruchtung als unwirksam befundenen Faktoren an deren Verlauf in irgend-

einer Weise beteiligt sind. Die auf natürlichem Weg in langsam alternden Kulturen entstandenen Cysten sind nämlich durchwegs etwas größer und vor allem lebenskräftiger als die im „schnellen Verfahren“ gebildeten (Textfig. 8). Verantwortlich sind dafür die Stoffwechselendprodukte zu machen. Und zwar wirken sie in der Richtung auf die kurz vor der Befruchtung stehenden Tiere ein, daß durch ihre Anwesenheit (wobei eine gewisse Konzentration nicht überschritten werden darf; s. o.) die Teilung gehemmt und das Wachstum, speziell die Fettspeicherung gefördert wird; das Resultat sind relativ große Cysten mit reichem Fettgehalt. Je allmählicher



Textfig. 8. Variabilitätskurve der Cystendurchmesser des Stammes A II aus einer an Stoffwechselendprodukten armen (A) und aus einer an Stoffwechselendprodukten reichen Kultur (B). Gesamtzahl jeder Population: 200. Klassenspielraum: 1 mm oder  $1,15 \mu$ . Mittelwerte:  $26,95 \mu \pm 0,18$  (gebrochene Kurve) und  $30,82 \mu \pm 0,23$  (ausgezogene Kurve). Spielraum der Mittelwerte:  $26,41-27,49 \mu$  (unterbrochene Kurve) und  $30,13-31,51 \mu$  (ausgezogene Kurve).

diese Einwirkung ist, desto günstiger ist das Ergebnis. Bewiesen kann diese Wirksamkeit der Stoffwechselprodukte (die Wasserstoffionenkonzentration ist durch Versuche mit gepufferten Lösungen leicht als belanglos zu erkennen) auf zweierlei Weise werden: a) durch Zucht von Tieren in alten Kulturlösungen, b) durch neuerliche Fütterung alter Kulturen, die bei der Anlage nur schwach gefüttert waren und knapp vor der Befruchtung stehen (also in einer an Stoffwechselendprodukten armen Flüssigkeit hungern). Die Resultate sind durchaus eindeutig. In welcher Weise aber

diese Wachstumsförderung eigentlich die Vitalität der fertigen Cysten beeinflußt, ist natürlich schwer zu sagen. Die Versuche stehen auch durchaus im Einklang mit den an anderen Protozoen gemachten Erfahrungen, nach denen Stoffwechselendprodukte teilungshemmend wirken.

Nunmehr ist es auch verständlich, weshalb der geplante Versuch, eine Reihe aufeinanderfolgender Befruchtungen ohne dazwischengeschaltete Teilungen herzustellen, mißlang; man kann eben die Einwirkung der Stoffwechselendprodukte nie genügend allmählich gestalten, weil sonst die Tiere anfangen würden, sich zu teilen, und man erzielt daher nur relativ schwächliche Cysten. Die ungünstige Einwirkung des Glases der hohlgeschliffenen Objektträger (nur in solchen kann der Versuch überhaupt angestellt werden), kommt noch dazu.

---

Es ist dies nicht der erste Fall, in dem die Abhängigkeit des Eintritts der Befruchtung von äußeren Faktoren bei tierischen Protisten nachgewiesen wurde; wenn wir von allen Fällen absehen, in denen die Auslösung der Befruchtung nicht jederzeit und nur in einem geringen Prozentsatz der Versuche gelungen ist, so bleiben nur *Uroleptus mobilis* (CALKINS) und *Amoeba diploidea* (HARTMANN u. NÄGLER) übrig, denen sich neuerdings *Glaucoma scintillans* (CHATTON) hinzugesellt hat. Bei den beiden ersten Formen wird die Befruchtung ebenso ausgelöst wie bei *Actinophrys*, also durch Belassen der Tiere in einem allmählich alternden Kulturmilieu. In beiden Fällen wurde aber bisher kein einzelner Faktor als wirksam isoliert. Andererseits wurde der Hunger schon oft als auslösender Faktor bezeichnet, speziell von R. HERTWIG, POPOFF, JENNING's und anderen, doch konnte kein eindeutiger Beweis für seine alleinige Wirksamkeit erbracht werden, da unbekannte Konstellationsbedingungen, die HERTWIG als sexuelle Stimmung bezeichnet, noch hinzutreten müssen, damit der Hunger wirksam wird. Die wenigen Versuche, die ich an *Actinosphaerium* bisher habe anstellen können, scheinen die Befunde HERTWIG's in dieser Richtung zu bestätigen; in den Hungerkulturen encystiert sich meist nur ein gewisser nicht sehr hoher Prozentsatz dieser Tiere.<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen hat sich gezeigt, daß sich *Actinosphaerium* doch genau so verhält wie *Actinophrys*, d. h. daß bei geeigneter Kulturmethode der Hunger bei sämtlichen Individuen einer Kultur den Eintritt der Befruchtung verursacht. Die Versuche zeigten auch, daß dazu bei *Actinosphaerium* eine „sexuelle Stimmung“ sowenig vonnöten ist, als bei *Actinophrys*.



Das einzig Neue an diesen mitgeteilten Versuchsergebnissen ist 1. die Verbindung der willkürlichen Auslösung der Befruchtung zu jeder Zeit (also der Nachweis, daß keine „Stimmung“ nötig ist) mit dem Hauptversuch (der dauernd agamen Züchtung) und 2. die Isolierung eines einzigen Faktors, der an sich für die Auslösung genügt und dessen gelegentliches Inkrafttreten auch in der freien Natur füglich angenommen werden darf. Und schließlich sind diese Versuche auch nur neu, soweit sie an einem tierischen Organismus gemacht wurden. Bei Pflanzen wurde all dies von KLEBS schon längst und zum Teil viel einleuchtender demonstriert.

Der Wunsch, die kausale Bedingtheit ein und desselben Vorgangs bei verschiedenen Organismen möglichst einheitlich zu erfassen, ist begreiflich. Wenn wir das für unseren Fall versuchen, so müssen wir uns bewußt sein, daß wir auch nach der Ermittlung eines wirksamen Faktors von der Ordnung, wie es der Hunger ist, eigentlich noch gar nichts wissen.

Die HERTWIG'schen Versuchsergebnisse schließen sich meinen ohne weiteres an; auch für *Uroleptus mobilis* und *Amoeba diploidea* wird man vorläufig den wirksamen Faktor in der alternden Kultur als Hunger bei gleichzeitiger Einwirkung von Stoffwechselprodukten mutmaßlich bezeichnen dürfen. Für Pflanzen kommt KLEBS 1903 zu dem Resultat: „Im allgemeinen wird das Wachstum (= agame Vermehrung B.) durch die Gesamtheit alles dessen erregt, was als günstige Ernährung zu bezeichnen ist, während für die Veranlassung des Fortpflanzungsprozesses (= Befruchtung oder Sporenbildung B.) eine Einschränkung und Veränderung der Ernährung charakteristisch ist.“ Die Befunde von PRANDTL an *Didinium nasutum* (Auslösung durch plötzliche Temperatursteigerung) von ENRIQUES und ZWEIBAUM über die auslösende Wirkung bestimmter Salze für die Conjugation bei Ciliaten, denen sich in neuester Zeit die von E. und M. CHATTON anschließen, scheinen eine hingegen ganz neue Seite des ganzen Problems aufzudecken. Die Versuche des Ehepaars CHATTON erscheinen gegenüber denen ihrer Vorgänger als ein Fortschritt, weil in ihnen die Conjugation bei *Glaucoma scintillans* jederzeit durch Behandlung mit 0,1—2 % iger Lösung von Calciumchlorid ausgelöst werden kann. Natürlich kann man sich auch in allen diesen Fällen helfen, indem man sagt, daß diese Faktoren zunächst die Nahrungsaufnahme sistieren oder beeinträchtigen und damit wäre wieder der Hunger letzten Endes das wirksamste. Allerdings wäre dann erst die Wirksamkeit bloßen Hungers ohne Salzbehandlung erst zu beweisen. Und schließlich: solange wir nicht in Kenntnis prinzipieller

Feststellungen über die Wirkung des Hungers auf das Protoplasma sind, bleibt jede weitere Spekulation müßig; es geschah nur einer gewissen Abrundung zuliebe, wenn die bisherigen Befunde anderer Forscher in diese Betrachtung aufgenommen wurden.

Zusammenfassend kann also gesagt werden: Aus dem Ergebnis des Hauptversuchs, nämlich, daß bei dauernder näherungsweise Gleichmäßigkeit eines geeigneten Kulturmilieus die Befruchtung nicht von selbst eintritt, folgt mit zwingender Notwendigkeit,<sup>1)</sup> daß der Eintritt der Befruchtung bei *Actinophrys sol*<sup>2)</sup> nur auf die Änderung irgendeiner Komponente dieses Milieus als Reaktion erfolgt, daß also, mit anderen Worten, die Befruchtung rein äußerlich bedingt ist. Als auslösender Reiz wurde Hunger, also Sistierung des assimilatorischen Stoffwechsels festgestellt, die Anwesenheit von Stoffwechselendprodukten bewirkt Teilungshemmung und Wachstumsförderung der vor der Befruchtung stehenden Tiere und begünstigt die Bildung von kräftigen reservestoffreichen Zygoten.

## 6. Die Keimung der Zygoten.

Eine Untersuchung über die Physiologie des Formwechsels bliebe unvollständig, wenn sie die Bedingungen für das Ausschlüpfen der Tiere aus den Cysten unberücksichtigt ließe. Es kann dies hier, obwohl sich dafür in den anfangs gegebenen Fragestellungen kein Platz findet, um so eher geschehen, als die Mitteilung der diesbezüglichen Resultate keinen großen Raum beansprucht.

Die Keimung der Zygoten erfolgt allemal, sobald sie aus der Flüssigkeit, in der sie gebildet wurden, in ein Medium mit niedrigerem osmotischen Druck übertragen werden. Beispielsweise aus KNOP 0,05 %ig (oder  $\frac{1}{400}$  molar) in KNOP 0,01 %ig. (oder  $\frac{1}{2000}$  molar) BENECKE 0,01 %ig, Teichwasser oder Aqua dest. In praxi geschieht dies zweckmäßig nicht durch Entnahme von Zygoten mit der Pipette und Übertragung in neues Medium, sondern in der Weise, daß man die alte Kulturlösung aus der Schale, an deren Boden die fertigen Zygoten festgesetzt sind, ausgießt und die Schalen nunmehr nach mehrmaligem Abspülen mit der hypotonischen Lösung anfüllt. Es

<sup>1)</sup> Allerdings nur, wenn man nahezu vier Jahre als genügend lange Versuchsdauer anerkennt.

<sup>2)</sup> In dieser allgemeinen Fassung nur gültig, wenn man eine prinzipielle Übereinstimmung aller nicht experimentell untersuchten Repräsentanten der Spezies *Actinophrys sol* mit meinen Versuchsstämmen zugibt. Ich glaube, das darf man.

ist noch zu beweisen, daß hierbei nur der osmotische Druck wirksam ist, denn 0,05 proz. KNOP-Lösung aus einer alten Kultur unterscheidet sich ja von frischer 0,01 proz. Lösung außer im osmotischen Druck noch in der Wasserstoffionenkonzentration und in dem Vorhandensein von Stoffwechselendprodukten. Letzteres ist leicht auszuschließen. In frischer 0,05 proz. KNOP-Lösung erfolgt auch bei Anwesenheit von Futter und nach wochen- und monatelangem Verweilen keine Keimung. Wohl aber bleiben sie bis zu 9 Monaten nach der Befruchtung keimfähig. Wenn sich die Ruheperiode nicht weiter ausdehnen läßt, so liegt das nicht etwa daran, daß die Cysten nach einer gewissen Zeit von selbst keimen, sondern daran, daß es auf die Dauer auch im Eisschrank nicht möglich ist, schädliche Einflüsse, denen die Zygoten offenbar sehr leicht erliegen, von ihnen fernzuhalten. Sie sterben einfach allmählich ab. Auch die Änderung der Wasserstoffionenkonzentration ist nicht das Bestimmende. Denn wenn man die 0,01 %ige. (oder  $\frac{1}{2000}$  molare) KNOP-Lösung durch Pufferung <sup>1)</sup> ohne Änderung des osmotischen Drucks auf dieselbe  $P_H$  bringt, wie die 0,05 %ige. Lösung ( $\frac{1}{400}$  molar) aus der alten Kultur, so erfolgt trotzdem die Keimung. Außerdem läßt sich zeigen, daß nicht etwa ein absoluter Wert des osmotischen Drucks für die Keimung nötig ist, sondern daß allein eine relative Herabsetzung genügt. Läßt man nämlich die Befruchtung statt in  $\frac{1}{400}$  molarer Lösung in  $\frac{1}{100}$  molarer Lösung sich vollziehen, so genügt für das Ausschlüpfen der jungen Tiere die Einwirkung einer  $\frac{1}{400}$  molaren Lösung, die bei den Zygoten, die in  $\frac{1}{400}$  molarer Lösung gebildet waren, unwirksam bleibt.

Die Wirksamkeit dieses Faktors in der freien Natur ist schwer vorstell- und nachweisbar. Vor allem wissen wir ja nicht, ob und wann *Actinophrys* im Freien regelmäßig Zygoten bildet. Der Vollständigkeit halber ist zu bemerken, daß man zwar schon ganz junge Zygoten, also sofort nach der endgültigen Ausbildung der beiden

---

<sup>1)</sup> Eine in den relativen Gewichtsverhältnissen der einzelnen Salze mit der Original-KNOP-Lösung ziemlich übereinstimmenden Lösung kann hergestellt werden, wenn man die Stammlösung der einzelnen Salze  $\frac{1}{2}$  molar ansetzt und 6 Teile  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -, 5 Teile  $\text{KNO}_3$ -, 2 Teile  $\text{MgSO}_4$ -, 3,5 Teile  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ -Lösung auf 148,5 Teile dest. Wassers nimmt. Diese Lösung ist dann  $\frac{1}{20}$  molar und entspricht ungefähr der KNOP-Lösung mit 1 Proz. Gesamtgehalt an Salzen. Die weiteren Verdünnungen ergeben sich von selbst. Zur Pufferung verwandte ich eine  $\frac{1}{400}$  molare Lösung von  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ , die je nach der gewünschten  $P_H$  in einem zu der vorhandenen Menge von  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  bestimmten Mengenverhältnis der fertigen Lösung zugesetzt wird. Für die Einführung in die Meßtechnik der Wasserstoffionenkonzentration sowie für manchen wertvollen Rat bei der Herstellung der gepufferten Lösungen habe ich Dr. HERMANN v. BRUNSWIK zu danken.

Cystenmembranen durch das erwähnte Mittel zum Keimen bringen kann, daß aber ein weit höherer Prozentsatz von Keimlingen resultiert, wenn die Zygoten älter sind. Temperaturerhöhung innerhalb gewisser Grenzen (das Optimum für alle Lebensvorgänge ist 20° C; bei weiterer Steigerung erfolgt sehr bald ein steiler Abfall zum Maximum bei 27°), ist ebenfalls förderlich. Ferner gelingt es auch unter Einhaltung dieser Vorschriften nicht in allen Fällen die Zygoten zum Keimen zu bringen, ohne daß es mir möglich gewesen ist, hierfür eine Ursache zu finden. In allen diesen Fällen ist die Widerstandsfähigkeit der Cysten gegen hypotonische Lösungen eine dauernde geblieben. Das heißt also: ist der Versuch einmal mißlungen, so können die Cysten durch keinerlei Manipulationen zum Keimen veranlaßt werden und sterben früher oder später ab.

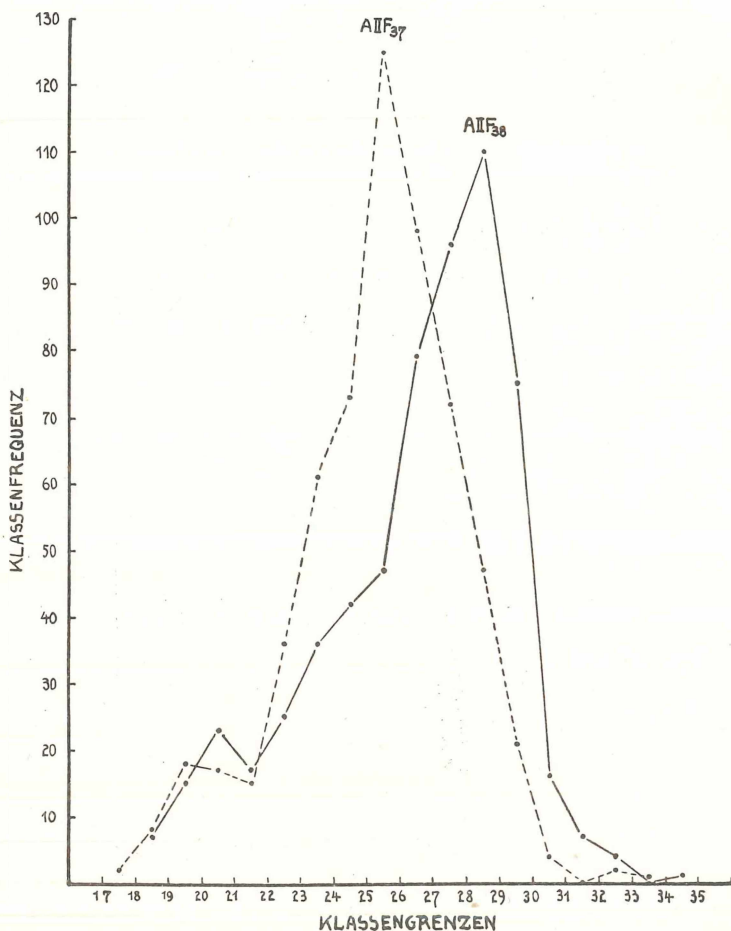
Außerdem konnte bei einzelnen Kulturen beobachtet werden, daß die Keimung spontan, also ohne Behandlung mit hypotonischen Lösungen erfolgte. Allerdings ließ das sonstige Verhalten solcher Kulturen (es waren stets entweder Kulturpopulationen oder meist ganze Stämme von geringer Vitalität) den Schluß zu, daß es sich hier um ein abnormes Verhalten handelt. Trotzdem muß angenommen werden, daß die Keimung der Cysten nicht nur durch den von mir analysierten, sondern auch noch durch andere unbekannte Faktoren bewirkt werden kann. In den Fällen, die zu dieser Vermutung Anlaß geben, ist offenbar die Empfindlichkeit der Tiere gewissen, auch in den Kulturen sich ständig ändernden Außenfaktoren gegenüber bedeutend erhöht; denn prinzipiell müssen wir auch für die Keimung der Zygoten von *Actinophrys* unbedingte Abhängigkeit von äußeren Bedingungen annehmen. Für die erwähnten Ausnahmefälle wäre die gegenteilige Annahme erst zu beweisen.

## 7. „Verjüngung“ als Folgeerscheinung der Befruchtung.

Bei der ständigen Untersuchung eines derart umfangreichen Materials, wie es für diese Versuche nötig war, liefen natürlich so und so viele Beobachtungen unter, deren Mitteilung in diesem Rahmen nicht gerechtfertigt erscheint, da sie anekdotenhaften Charakter tragen würde. Wenn im folgenden eine Ausnahme gemacht wird, so geschieht das in der Hauptsache deshalb, weil die betreffende Tatsache ein wenig zur Rehabilitierung der „Verjüngungstheorie“ der Befruchtung, deren Widerlegung ein großer Teil dieser Arbeit gewidmet ist, beiträgt.

Bei Aufzucht einer sexuellen Generation kann es gelegentlich vorkommen, daß sie im Vergleich mit anderen Generationen, speziell

mit der, aus deren Zygoten sie gezüchtet wurde (also ihrer  $P_1$ -Generation) eine bedeutend herabgesetzte Vitalität aufweist: Die Empfindlichkeit schädigenden Einwirkungen gegenüber ist stark erhöht (Neigung



A II F<sub>37</sub>

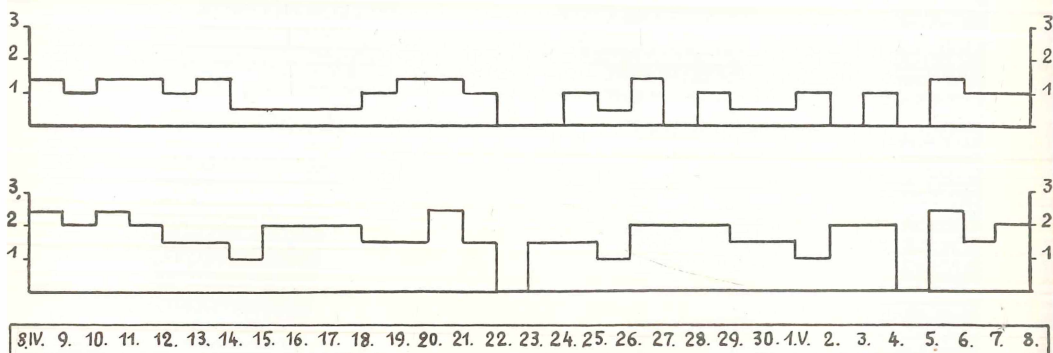
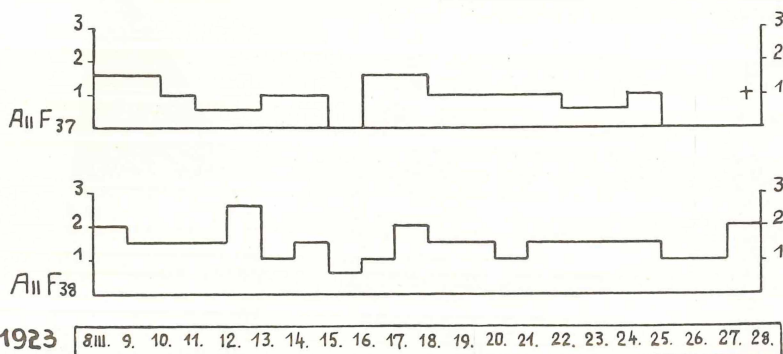
A II F<sub>38</sub>

	2	8	18	17	15	36	61	73	125	98	72	47	21	4	0	2	1		
		7	15	23	17	25	36	42	47	79	96	110	75	16	7	4	0	1	

KLASSENFREQUENZEN

Textfig. 9. Variabilitätskurve der Cystendurchmesser des Stammes A II F<sub>37</sub> und des „verjüngten“ Stammes A II F<sub>38</sub>. Gesamtzahl jeder Population 600 (je 200 Messungen aus einer Kultur; jede der drei Kulturen von F<sub>37</sub> war gleichaltrig mit einer der drei Kulturen von F<sub>38</sub>). Klassenspielraum: 1 mm oder 1,15  $\mu$ . Mittelwerte: F<sub>37</sub>: 29,095  $\mu \pm 0,12$ . F<sub>38</sub>: 30,36  $\mu \pm 0,15$ . Spielraum der Mittelwerte: F<sub>37</sub>: 28,73—29,45, F<sub>38</sub>: 29,91—30,81.

zu Depressionen), dadurch ist die an sich schon etwas niedrigere Teilungsrate sehr unregelmäßig, der Mittelwert des Cystendurchmessers ist relativ klein, gelegentlich kommt noch das oben erwähnte spontane Keimen der Zygoten hinzu, schließlich degeneriert sehr oft ein wechselnder Prozentsatz der Cysten sehr bald nach der Befruchtung und bei Keimungsversuchen fällt der Mehrzahl der Keimlinge das Auschlüpfen aus den Membranen ziemlich schwer, wodurch der größte



Textfig. 10. Tägliche Teilungsrate des (geschädigten) Stammes A II F<sub>37</sub> und des „verjüngten“ Stammes A II F<sub>38</sub>. Beide am selben Tage aus Massenkultur in Objektträger übertragen.

Teil von ihnen während dieser Prozedur zugrunde geht. Diese Eigenschaften kommen in mehr oder weniger starker Ausprägung allen Kulturen eines solchen Stammes zu, sie verlieren sich nicht bei noch so sorgfältiger Behandlung und es ist nach den Ergebnissen des Hauptversuchs fast überflüssig zu sagen, daß wir darin keine physiologische Alterserscheinungen erblicken dürfen; vielmehr dürfte irgendeine Schädigung im Verlaufe des Befruchtungsaktes der be-

treffenden  $P_1$ -Generation oder während der Keimung der Zygoten hierfür verantwortlich zu machen sein.

Züchtet man nun aus den am besten geratenen Zygoten dieser kränklichen  $F_1$ -Generation unter allen Kautelen die  $F_2$ -Generation heran, so kann man sehr oft ein völliges Verschwinden aller Kriterien einer niedrigen Vitalität feststellen: die Hinfälligkeit ist behoben, die Teilungsrate regelmäßiger und höher, die Cysten sind größer und keimen nicht spontan sondern nur bei Einwirkung hypotonischer Lösungen und dann in völlig normaler Weise (Textfig. 9, 10.) Gelegentlich ist aber diese Rückkehr zur normalen Vitalität keine vollkommene, sondern wird es erst in der nächsten ( $F_3$ )-Generation.

Man kann diese Erscheinungen, daß eine irgendwie erworbene Schwächung der Lebenskraft, die durch eine Reihe vegetativer Teilungen und günstige Lebensbedingungen nicht zu beseitigen ist, durch einen Befruchtungssakt mit einem Schlage verschwindet, sehr wohl als Verjüngung bezeichnen, muß aber dabei zweierlei nicht vergessen: 1. daß es in keinerlei Weise erwiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht ist, daß diese Schädigungen das Resultat des Altersprozesses darstellen, daß vielmehr die Ergebnisse des Hauptversuchs das Gegenteil beweisen; 2. daß mit dieser Bezeichnung die ökologische Seite des Vorgangs zwar sehr gut charakterisiert ist, über seine physiologische Natur damit jedoch nichts ausgesagt wird.

Strebt man das letztere an, so ist die überaus klare Parallele mit den von JOLLOS bei *Paramaecium* beobachteten Dauermodifikationen in den Vordergrund zu rücken, wie das auch seitens HARTMANN'S 1921 für einen hypothetischen Fall geschehen ist. Auch hier haben wir eine Eigenschaft vor uns, die durch vegetative Teilungen gar nicht oder nur wenig gemindert wird, durch eine Konjugation oder Parthenogenese unter Umständen mit einem Schlag verschwindet. Der einzige Unterschied ist der, daß teleologisch betrachtet die betr. Eigenschaften bei *Paramaecium* z. T. vorteilhafter, bei *Actinophrys* hingegen nachteiliger Natur sind. Damit ist dieser Erscheinung ihr richtiger Platz unter den Folgeerscheinungen der Befruchtung angewiesen. Diese Art von „Verjüngung“ ist nichts anderes als die Beseitigung einer Dauermodifikation von negativem Selektionswert. Und dieser Natur müssen alle Verjüngungen bei Organismen sein, bei denen ein physiologisches Altern von asexuellen Zellgenerationen nicht vorkommt.

## 8. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen.

„Was das Wesen der Entwicklung ist, wissen wir nicht, ebensowenig was das Wesen eines chemischen Vorgangs ist. Wohl aber wissen wir, daß gewisse Entwicklungsvorgänge durch bekannte Faktoren jederzeit willkürlich hervorgerufen werden können. Solche Tatsachen sind überhaupt das einzig Sichere, was wir von den Bedingungen kennen.“

KLEBS 1903 p. 26.

1. Unter einer bestimmten Konstellation annähernd gleichbleibender Außenbedingungen ist bei *Actinophrys sol* die asexuelle Zweiteilung der einzige morphologisch feststellbare Formwechselprozeß; im Laufe von  $2\frac{2}{3}$  Jahren erfolgten 1244 Teilungsschritte.

2. Diese dauernd agame Vermehrung hatte keinerlei nachträglichen Folgen; sowohl der allgemeine Habitus wie auch einzelne meßbare Lebenserscheinungen waren zu Ende des Versuchs, wie auch in der Zwischenzeit, genau die gleichen wie zu Anfang.

3. Zeitweilig kamen Depressionsperioden vor, charakterisiert durch Sistierung von Teilung und Nahrungsaufnahme und erhöhte Hinfälligkeit der Tiere. Doch konnten trotz eingehender cytologischer Untersuchung keine begündeten Anhaltspunkte gewonnen werden, die die Annahme des Ablaufs innerlich bedingter Reorganisationsprozesse nicht sexuellen Charakters in diesen Perioden berechtigt erscheinen lassen; vielmehr sprechen gewichtige Indizien dafür, daß die Depressionen nur auf Einwirkung ungünstiger Außenfaktoren zurückzuführen sind.

4. Der Befruchtungsvorgang kann jederzeit dadurch willkürlich ausgelöst werden, daß man *Actinophrys* hungern läßt. Anwesenheit von Stoffwechselendprodukten begünstigt die Entstehung lebenskräftiger Cysten, ist aber für das Zustandekommen der Befruchtung nicht nötig.

5. Das Ausschlüpfen der jungen Heliozoen aus den Cysten kann jederzeit durch Einwirkung von Flüssigkeiten, die einen niedrigeren osmotischen Druck haben, als die, in der die Befruchtung vor sich gegangen ist, veranlaßt werden. Umgekehrt können die Cysten durch Verweilen in einer mit dem Kulturmedium, in dem sie gebildet wurden, isotonischen Flüssigkeit beliebig lange Zeit unverändert bleiben und keimen dann nicht spontan, sondern sterben nach einer gewissen Zeit ab. Doch bestehen Anzeichen dafür, daß auch andere noch unbekannte Faktoren die Keimung veranlassen können.



6. Sind Befruchtungsstadien oder keimende Zygoten Schädigungen durch Umweltfaktoren unbekannter Natur ausgesetzt, so prägen diese ihre Wirkung unter Umständen allen nunmehr folgenden asexuellen Generationen auf. Die nächstfolgende Befruchtung vermag die Folgen dieser Schädigungen unter Umständen mit einem Male restlos zu beseitigen. Dies ist als ein Spezialfall von Dauermodifikationen anzusehen.

---

Zum Schluß sei es mir gestattet, die vielen theoretischen Auslassungen über die Verjüngungstheorie der Befruchtung um eine weitere zu vermehren. Wenn schon die im vorhergehenden mitgeteilten Versuchsergebnisse, die ja nur Epigonen anderer bereits entscheidender Versuche sind, dieser Hypothese, die in manchen ihrer Formulierungen schon eher ein Dogma zu nennen ist, in ihrer allgemeinsten Fassung den tatsächlichen Boden entzogen zu haben scheinen, so muß doch der Versuch gemacht werden ihre methodische Fundierung kritisch zu erörtern. Ich glaube nun nicht etwa, im folgenden auch nur in einem Punkt prinzipiell Neues sagen zu können. Im Gegenteil, alles was ich anzuführen habe, ist in der einen oder anderen Form in mehr als einer Abhandlung zu diesem Thema schon ausgesprochen worden. Einzig der Umstand, daß die Diskussion über dieses Problem noch immer im vollsten Gange ist und das, obwohl einige strittige Punkte bereits heute meines Erachtens als völlig erledigt anzusehen sind, hat mich zu diesem neuerlichen Versuch bestimmt.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den wesentlichen Inhalt der „Verjüngungstheorie“: Bei allen Organismen ist mit dem Lebensprozeß eine Abnützung der Struktur und der Organisation, kurz alle die Erscheinungen, die wir als physiologisches Altern bezeichnen, untrennbar als notwendige Folgeerscheinung verbunden. Durch die Aufeinanderfolge von so und so vielen Zellteilungsvorgängen werden die Manifestationen dieses Alterns in Form einer abnehmenden Erhaltungsgemäßheit aller Lebensvorgänge — soweit wir den Organismus an sich und nicht etwa in bezug auf seine Nachkommen oder das ihm übergeordnete lebende System betrachten — nicht beseitigt, sondern kumuliert. Diese Häufung von Schädigungen führt zwangsläufig an irgendeiner Stelle der Zellteilungskette, die innerhalb eines gewissen Spielraums innerlich — in der spezifischen Struktur des betreffenden Lebewesens — festgelegt ist, also nach einer bestimmten Zeit, die eine Funktion der Abnützungsgeschwindigkeit ist, zum Tode des gealterten Systems. Andererseits bewirkt

dieses physiologische Altern, sobald die Abnützungserscheinungen eine gewisse Höhe erreicht haben, die Vorbereitung von Vorgängen mehr oder weniger selbstregulatorischer Natur, ja sie kann sogar unabhängig von irgendeinem äußeren Anstoß die Auslösung dieser Vorgänge verursachen. Im ersteren Fall sagen wir, die Befruchtungsbedürftigkeit der betreffenden Zellgeneration ist eingetreten, im letzteren Fall: es kommt zu apomiktischen Formwechselprozessen irgendwelcher Art. Physiologisch stimmen aber alle diese Vorgänge, wie in ihren allgemeinen Ursachen, so auch in ihren Wirkungen prinzipiell überein. Sie führen eine Reorganisation der abgenutzten Strukturen herbei und bringen die Lebenskraft des alternden Systems oder eines seiner gealterten Teile wieder auf den Ausgangspunkt zurück. Diese physiologische Übereinstimmung ist das Wesentliche dieser Umordnungsprozesse, die der Natur ihrer Ursachen gemäß rhythmisch aufeinander folgen müssen; ihre morphologische Erscheinungsform kann hingegen sehr verschieden sein: Befruchtung, Parthenogenese, Encystierung, Sporenbildung, Chromatinabgabe und -neubildung, ihr Vorkommen ist aber auch bei solchen Organismen anzunehmen, wo bisher der tatsächliche Nachweis dafür noch nicht erbracht wurde.

Ich habe mir Mühe gegeben, in obiger Formulierung den wesentlichen Inhalt der Verjüngungshypothese möglichst sinngetreu und präzise auszudrücken. Und die folgende Argumentation beansprucht nur dann Gültigkeit, wenn die hier gegebene Formulierung der Verjüngungshypothese auch von deren Anhängern als ausreichend und nicht entstellend anerkannt werden darf.

Die erste prinzipielle Feststellung, die nun zu machen ist, lautet: direkt zu widerlegen ist diese Hypothese niemals, da in ihr zwei Annahmen gemacht werden, die durch keine wie immer gearteten negativen Beobachtungstatsachen als unrichtig erwiesen werden können: 1. die Annahme des Vorkommens von Abnutzung oder eines physiologischen Alterns nach einer bestimmten Zeit, 2. die Annahme des Vorkommens von Reorganisationsvorgängen irgendwelcher Art. Diese beiden Thesen sind auch die Hauptwaffen der Theorie. Einerseits kann gegen jeden Versuch, der das Nichtvorhandensein physiologischer Alterserscheinungen nach einer gewissen Periode asexueller Vermehrung erweist, der Einwand erhoben werden, daß die Versuchsdauer zu gering ist, daß also bei längerem Anhalten der vegetativen Vermehrung die physiologische Degeneration eben doch von selbst eingetreten wäre. Andererseits kann man jeder Feststellung, der zufolge es nicht gelungen ist,

Reorganisationsprozesse zu beobachten, entgegenhalten: die Reorganisationsprozesse sind hier eben von so unscheinbarer Art, daß sie übersehen wurden. Damit ist nun die Notwendigkeit, sich mit diesen Einwänden auseinander zu setzen, gegeben; denn es ist klar, daß die Tragweite jeder experimentellen Untersuchung, die die Verjüngungshypothese zu widerlegen trachtet, durch die beliebige Dehnbarkeit der Forderungen, die beide Einwände stellen können, eingeschränkt werden muß. Diese Einwände sind nämlich nichts anderes als Postulate und daher zunächst ebenso unangreifbar wie das Postulat der Urzeugung.

Der einzige Weg, der somit übrig bleibt, ist die Prüfung, ob diese Postulate in so allgemeiner Form überhaupt eine Berechtigung haben. Und da müssen wir zunächst die tatsächlichen Grundlagen der Verjüngungshypothese uns der Reihe nach ansehen. Es sind dies:

1. Die Feststellung eines physiologischen Alterns<sup>1)</sup> bei höheren Tieren und Pflanzen, soweit deren Individuen als ganze in Betracht kommen (die ja als eine Folge von asexuellen Zellteilungsprozessen aufgefaßt werden können).

2. Die Feststellung, daß bestimmte Arten von Zellen, wenn sie einmal aus dem embryonalen teilungsfähigen Zustand in den für eine bestimmte Funktion differenzierten Zustand übergegangen sind, eine mehr oder weniger beschränkte Lebensdauer besitzen und schließlich im Verlaufe des normalen Lebensprozesses in Gänze absterben oder am Abschluß dieser Lebensdauer nur unter Aufgabe ihrer früheren Form, also durch eine Art Reorganisationsprozeß, erneute Teilungsfähigkeit wiedererlangen. (Als Beispiel für die erste Art seien die Epidermiszellen der Wirbeltiere, als solches für die zweite Art die tierischen Eizellen genannt.)

---

<sup>1)</sup> Es empfiehlt sich vielleicht an dieser Stelle, die Begriffe Abnützung (= physiologisches Altern) und Altern (morphologisch gefaßt), wenn auch nicht ausreichend zu definieren, so doch festzulegen. Unter Abnützung oder physiologischem Altern ist also jede stoffliche oder strukturelle Veränderung an einem lebenden System, die den Ablauf der Lebensvorgänge, soweit das System als Ganzes in Betracht kommt, beeinträchtigt und früher oder später unmöglich macht. Unter Altern im morphologischen Sinne seien alle strukturellen Veränderungen verstanden, die das kontinuierliche Weiterleben eines lebenden Systems in einer bestimmten Form unmöglich machen. Diese Veränderungen finden ein zwangsläufiges Ende entweder mit dem irreversiblen Stillstand des Lebensvorganges oder mit einem regulatorischen Wiedereinbeziehen des betreffenden Systems in den Stoffwechsel eines übergeordneten Systems unter vorübergehender oder endgültiger Aufgabe der früheren Form des gealterten Systems.

3. Die Feststellung, daß bei Infusorien nach einer mehr oder weniger bestimmten Zahl asexueller Vermehrungsschritte Alterserscheinungen eintreten, die sich morphologisch vor allem am Macronucleus manifestieren und nur durch Conjugation oder asexuelle Reorganisationsvorgänge beseitigt werden können; hierzu kommen noch einige Versuche von R. HERTWIG, die für *Actinosphaerium* prinzipiell dasselbe zu erweisen scheinen.

4. Die Erscheinungen der Metagenese und der Heterogonie.

5. Die Feststellung, daß bei *Hydra* nach einer bestimmten Periode, in der die Knospung die einzige Vermehrungsart sein kann, Depressionszustände, also Perioden einer erniedrigten Vitalität auftreten, die zum Tode des Tieres führen und in denen die Neigung zur Bildung von Geschlechtszellen in erhöhtem Maße vorhanden ist.

Die Verallgemeinerung dieser fünf Daten konnte nur unter Hinzuziehung von zwei weiteren Vorstellungen zu der eingangs dargelegten Form der Verjüngungshypothese führen.

6. Daß der Lebensprozeß ganz allgemein mit einer Abnützung der lebenden Substanz oder Struktur verknüpft ist.

7. Daß die weite Verbreitung der Sexualität im gesamten Organismenreiche doch auf eine tiefe Gesetzmäßigkeit hinweist, die den Eintritt der Befruchtung als eine prinzipielle Lebensnotwendigkeit anzusehen zumindest nahelegt.<sup>1)</sup>

Diese Grundlagen bedürfen nun jede für sich eines besonderen Kommentars.

ad 1 und 2. Das physiologische Altern der ausschließlich auf den Befruchtungsakt als Arterhaltungsmittel angewiesenen Tiere ist eine feststehende Tatsache, soweit sie sich auf deren ganze Individuen bezieht. Hingegen ist noch nie der Nachweis erbracht worden, daß bei Zellen, die ihre Teilungsfähigkeit noch besitzen, also alle diejenigen, die der Botaniker als meristematisch bezeichnet (z. B. Spermatogonien oder die Zellen des Stratum germinativum der menschlichen Haut) und dem Einfluß des alternenden Tieres entzogen sind, ebenso nach so und so viel Teilungen Altersprozesse auftreten. Im Gegenteil, die Gewebeskultur hat uns mit Fällen bekannt gemacht, in denen solche Zellen

<sup>1)</sup> „Würde die vegetative Vermehrung, diese ununterbrochene Teilung somatischer Zellen, allein schon ausreichen, um die Existenz der Art für alle Zeiten gegen das Aussterben zu sichern, wozu wäre dann die geschlechtliche Fortpflanzung da, welche neben der vegetativen bei allen Pflanzen und Pflanzentieren in solcher Verbreitung vorkommt?“ (R. HERTWIG 1906 p. 19.)

noch weiter lebten und sich fortpflanzten, nachdem das Tier, dem sie entnommen waren, dem natürlichen Tod bereits verfallen war. Somit ist eine diesbezügliche Verallgemeinerung der Erfahrungstatsache, daß jedem Tier, welches ein geschlossenes System repräsentiert, eine beschränkte Lebensdauer zukommt, unstatthaft. Die Notwendigkeit eines natürlichen Todes ist nur für ganze Individuen erwiesen und für deren differenzierte Zellen wahrscheinlich gemacht.

ad 3. Der Nachweis, daß bei Ciliaten<sup>1)</sup> ein physiologisches Altern von Zellgenerationen vorkommt, darf wohl beinahe als erbracht gelten; die diesbezüglichen Versuche lassen an Exaktheit der Versuchstechnik und Mannigfaltigkeit der Objekte nichts zu wünschen übrig. Andererseits und vor allem aber haben wir hier eine morphologisch gut definierte Struktur vor uns, die nach Verlauf einer mehr oder weniger großen Zahl von Teilungen aufhört, in ihrer alten Form weiter zu existieren: der Macronucleus. Ist es aber statthaft, die Gültigkeit einer Gesetzmäßigkeit, die für eine Protozoengruppe, welche sich noch dazu von den anderen Gruppen des Protistenreiches eben durch diese Zweikernigkeit unterscheidet, ermittelt wurde, für alle anderen Protisten anzunehmen? insbesondere auch für alle Formen, bei denen ein solches morphologisch feststellbares Altern nicht beobachtet wurde? Die Versuche, die R. HERTWIG an *Actinosphaerium* angestellt hat, entsprechen bezüglich ihrer Technik nicht den Anforderungen, die an Versuche, welche den autonomen Eintritt von Depressions- und Befruchtungsvorgängen auch bei konstanten Außenbedingungen beweisen sollen, heute gestellt werden müssen: als Medium diene Teichwasser, eine Substanz, die in ihrer physiko-chemischen Beschaffenheit durchaus variiert; als Futter diene *Stentor*, also ein Ciliat, von dem wir ebenfalls wissen, daß sein physiologischer Zustand wechselt. Und schließlich ist nach all den Erfahrungen, die man bei Züchtung

---

<sup>1)</sup> (Anmerkung bei der Korrektur: Nicht bei allen! Das zeigen die kürzlich von WOODRUFF u. SPENCER mitgeteilten Versuche, die sie an *Spathidium spathula* angestellt haben. Da bei diesem Infusor Parthenogenese nur in der Cyste stattfindet, so beweist eine über 6 Monate geführte asexuelle Zuchtreihe, während der ca. 600 Teilungsschritte absolviert wurden, daß bei dieser Form ein physiologisches Altern ebensowenig eintreten muß, wie bei *Actinophrys*. WOODRUFF u. SPENCER haben denselben Schluß aus ihren Resultaten, die wohl auch für manchen Gegner der „Verjüngungshypothese“ eine Überraschung waren, gezogen. E. u. M. CHATTON haben zwar für *Glaucoma scintillans* dasselbe behauptet, doch geben sie nicht an, ob und in welcher Weise eine cytologische Kontrolle ihrer Kulturen stattgefunden hat.

von Protozoen gemacht hat, eine sich stetig steigernde Schädigung der Versuchstiere durch Stoffwechselendprodukte gerade bei Ernährung mit proteinreicher Kost sehr wahrscheinlich und nur durch eine viel exaktere Versuchstechnik auszuschließen.<sup>1)</sup>

ad 4. Festgelegte Metagenese und Heterogonie, also eine mehr oder weniger rhythmische Aufeinanderfolge von Befruchtungsakten und ungeschlechtlicher resp. parthenogenetischer Fortpflanzung ist nicht bei allen hierfür in Frage kommenden Formen nachgewiesen; wir kennen nicht wenige Fälle, in denen es gar nicht bekannt ist, ob auf eine Periode apomiktische Fortpflanzung überhaupt ein amphimiktischer Akt erfolgt (einige Oligochäten, *Protohydra*, Rhabdocölen).

ad 5. Was oben für die *Actinosphaerium*-Versuche HERTWIG's gesagt wurde, gilt auch für die Mehrzahl der an *Hydra* angestellten Versuche: Von konstanten Außenbedingungen und Ausschaltung von Schädigungen, die durch die Kulturtechnik bedingt sind, mittels eines exakten Züchtungsverfahrens, kann keine Rede sein. Und in der neuesten Untersuchung zum „Unsterblichkeitsproblem“ der Metazoen, die ebenfalls an *Hydra* von GOETSCH angestellt wurde, wird die Möglichkeit einer unbegrenzt andauernden Vermehrung durch Knospung als sehr wahrscheinlich hingestellt. Alle übrigen Gruppen von Tieren, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen können, sind experimentell überhaupt noch nicht untersucht worden; resp. es konnte in einem Fall (HARTMANN 1921: *Stenostomum leucops*) nachgewiesen werden, daß die Vermehrung durch Teilung mehr als zwei Jahre hindurch anhalten kann, ohne daß physiologische Alterserscheinungen auftreten. Auch hier haben wir also eine Verallgemeinerung von nicht einmal einwandfreien Versuchsergebnissen, die an einem einzigen Organismus gewonnen sind, vor uns.

ad 6. Die Behauptung, daß der Lebensprozeß an sich eine „Abnutzung“ der lebendigen Struktur notwendigerweise zur Folge hat, ist, wie gesagt, nur für ganze Individuen solcher Tiere, die sich nur geschlechtlich fortpflanzen können und für einige Arten von differenzierten Zellen bewiesen. In ihrer allgemeinen Form ist sie nichts anderes als die Anmaßung<sup>2)</sup> eines Wissens von der Natur des

---

<sup>1)</sup> Eine eingehendere Kritik der *Actinosphaerium*-Versuche HERTWIG's soll andererseits erfolgen; wie schon oben gesagt, verhält sich *Actinosphaerium* bei rationeller Kulturtechnik genau so, wie *Actinophrys*.

<sup>2)</sup> Welchen Grad sie erreichen kann, zeigt folgendes Zitat: „... 1913 ... hatte ich gesagt, daß eine vegetative Vermehrung ohne Einschaltung von irgendwelchen Reorganisationsperioden ein logisches Unding sein müßte.“ (RH. ERDMANN, 1915 p. 296.)

Lebensvorgangs, welches wir nicht besitzen; vielleicht auch nur ein unbewußter Anthropomorphismus?

ad 7: Die Frage, wieso denn die Befruchtung eine so weite Verbreitung hat, wenn sie keine lebensnotwendige Erscheinung ist, muß im Rahmen der teleologischen Naturbetrachtung als durchaus berechtigt gelten. Der kausalen Forschung kann sie nur als heuristisches Prinzip dienen, hingegen darf sie nie als Argument in der Diskussion über die kausale Bedingtheit der Befruchtung verwendet werden. Und selbst wenn man ihr hier eine Art von Berechtigung zugestehen wollte, so müßte sich diese Frage eine ebenso anfechtbare Antwort gefallen lassen, welche lautet: Weil die den Eintritt von Befruchtungsvorgängen notwendig machenden äußeren und inneren Bedingungen im Verlaufe des normalen Lebens der betreffenden Tiere wahrscheinlich sehr oft realisiert sein dürften.

Und nun sind wir in der Lage, die Frage zu einem vorläufigen Abschluß zu bringen. Wir sehen, daß die Verjüngungshypothese die allgemeine Gültigkeit von Gesetzmäßigkeiten behauptet, die an einigen wenigen Organismen oder Zellarten in mehr oder weniger exakter Weise nachgewiesen worden sind. Es fällt mir nicht ein, die Voraussetzung aller Naturwissenschaft, nämlich die unvollständige Induktion mit den daraus abgeleiteten Arbeitshypothesen, damit anfechten zu wollen. Wohl aber darf man sagen, daß eine solche Verallgemeinerung nur so lange unbedingt statthaft ist, als erstens keine Tatsachen vorliegen, die ihr widersprechen. Aber auch dann ist es noch immer statthaft, an der betreffenden Hypothese festzuhalten und sie eventuell durch Zusätze zu ergänzen, nämlich wenn sie zweitens für die Erklärung der betreffenden Phänomene nötig ist. Noch rigoroser muß aber auf diesen Forderungen bestanden werden, wenn sich diese induktiv gewonnene Hypothese vollends zu einem Postulat zu entwickeln droht, da dieses seiner Natur nach durch Tatsachen unwiderlegbar ist.

Es ist nicht schwer zu zeigen, daß die Verjüngungshypothese beiden Forderungen nicht Genüge leistet. Tatsachen, die genau das Gegenteil der oben angeführten 5 Gruppen von Befunden erweisen, gibt es genug: Die Ergebnisse der Gewebeskultur, die Versuche an *Oligochaeten* und *Rhabdocölen*, die Versuche an *Eudorina* und *Actinophrys* und das Tatsachenmaterial der botanischen Entwicklungsphysiologie.

Nötig ist die Annahme der Verjüngungshypothese nur für die tatsächlich nachgewiesenen Fälle von physiologischem Altern. Daß

ihre speziellen Fassungen auch hier für die Erklärung nicht mehr als vage Vermutungen zu geben vermögen, zeigt die Einsichtnahme in die einschlägige Literatur. Außerdem ermangeln alle über den Zusammenhang zwischen physiologischem Altern und Verjüngung bisher aufgestellten Hypothesen einer sicheren Fundierung durch Tatsachen: dies gilt sowohl für den hier in Betracht kommenden Teil der Theorie von der Kernplasmarelation (die von ihr geforderte Verschiebung der Kernplasmarelation im Laufe zahlreicher asexueller Zellgenerationen konnte in mehreren Fällen als nicht vorhanden nachgewiesen werden: WHITNEY, HARTMANN, BĚLAŘ), wie auch für die Chromatinregulierungshypothese (sie scheitert an der Unmöglichkeit, Chromatin anders als morphogenetisch, also als Chromosomensubstanz, zu definieren) und die diversen Enzymhypothesen.

Angesichts dieser Sachlage darf man wohl sagen: Es ist nicht Sache desjenigen, der positive Tatsachen festgestellt, also die „potentielle Unsterblichkeit“ für ein Objekt nachgewiesen hat, den Nachweis zu führen, daß postulierte Alterserscheinungen **nicht** auftreten, sondern es ist Sache der Vertreter der Verjüngungshypothese zunächst die Berechtigung dieser Hypothese in ihrer allgemeinsten Form zu beweisen, worauf sich dann erst die Berechtigung ergibt, im Einzelfall die Forderung zu stellen, auch bei negativen Befunden immer wieder nach Umordnungsprozessen zu suchen. Solange aber die Verjüngungstheorie als unzulänglich fundierte Arbeitshypothese angesehen werden darf, solange darf sie nie als Argument in der Diskussion von Tatsachen auftreten.

## 9. Literaturverzeichnis.

A. Neuere zusammenfassende Darstellungen. B. Sonstige Literatur.

### A.

- DOFLEIN, F. (1919): Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena, G. Fischer.
- KORSCHOLT, E. (1922): Lebensdauer, Altern und Tod. Jena, G. Fischer.
- KÜSTER, E. (1921): Botanische Betrachtungen über Altern und Tod. Abhandl. z. theoret. Biol., herausg. von J. SCHAXEL, Heft 10. Berlin, Gebr. Bornträger.
- LIPSCHÜTZ, A. (1915): Allgemeine Physiologie des Todes. Braunschweig, F. Vieweg.
- RUBNER, M. (1908): Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München—Berlin.
- SCHLEIP, W. (1915): Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. Kultur der Gegenwart, Allg. Biol. Bd. 1.
- WINKLER, H. (1920): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena, G. Fischer.



## B.

- BAITSELL, G. A. (1912): Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. I. Conjugation between closely related individuals of *Stylonychia pustulata*. Journ. exp. Zool. Vol. 13.
- (1914): Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. II. A study of the so-called life-cycle in *Oxytricha fallax* and *Pleurotricha lanceolata*. Ibid. Vol. 16.
- BAUR, E. (1917): Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreiche. Kultur der Gegenwart III, 4. 3. Bd.
- BĚLAŘ, K. (1921): Untersuchungen über den Formwechsel von *Actinophrys sol*. Biol. Zentralbl. Bd. 41.
- (1922): Untersuchungen an *Actinophrys sol* EHRENB. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk. Bd. 46.
- BERENBERG-GOSSLER, H. v. (1919): Das Problem des Todes. Anat. Anz. Bd. 52.
- BÜHLER, A. (1904): Alter und Tod, eine Theorie der Befruchtung. Biol. Zentralbl. Bd. 24.
- BUNGE, G. v. (1911): Die Quellen der Degeneration. Basel.
- BÜTSCHLI, O. (1871): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 10.
- (1882): Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. 5.
- (1889): Protozoa. in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Abt.: Infusoria. Leipzig, C. F. Winter, 1887—89.
- CALKINS, G. N. (1902): The life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15.
- (1902): Studies on the life history of protozoa. I. The life cycle of *Paramecium caudatum*. Ibid. Bd. 15 p. 139—186.
- (1902): Degenerations in *Paramecium* and „so-called“ „rejuvenescence“ without conjugation. Amer. Morphol. Soc. Science N. S. Vol. 19 p. 526.
- (1902): The six-hundred and twentieth generation of *Paramecium caudatum*. Biol. Bull. Mar. Labor. Woods Hole Vol. 3 p. 192—205.
- (1904): Studies on the life-history of Protozoa. IV. Death of the A series, Conclusions. Journ. exp. Zool. Vol. 1 p. 423—461.
- (1913): Further light on the conjugation of *Paramecium*. Proc. Soc. exp. Biol. Med. Vol. 10.
- (1915): Cycles, Rhythms and the problem of immortality in *Paramecium*. Amer. Naturalist Vol. 47 p. 65—76.
- (1919): *Uroleptus mobilis* ENGELM. I. History of the nuclei during division and conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 27 p. 293—358.
- (1919): Restoration of vitality through conjugation. Proc. Nat. Acad. Sc. Vol. 5 p. 95—102.
- (1919): *Uroleptus mobilis* ENGELM. II. Renewal of Vitality through Conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 29 p. 121—156.
- (1920): *Uroleptus mobilis* ENGELM. III. A study in vitality. Ibid. Vol. 31 p. 287—305.
- (1921): *Uroleptus mobilis* ENGELM. IV. Effect of cutting during conjugation. Ibid. Vol. 34 p. 444—470.
- & LIEB, C. C. (1902): Studies on the life history of Protozoa. II. The effect

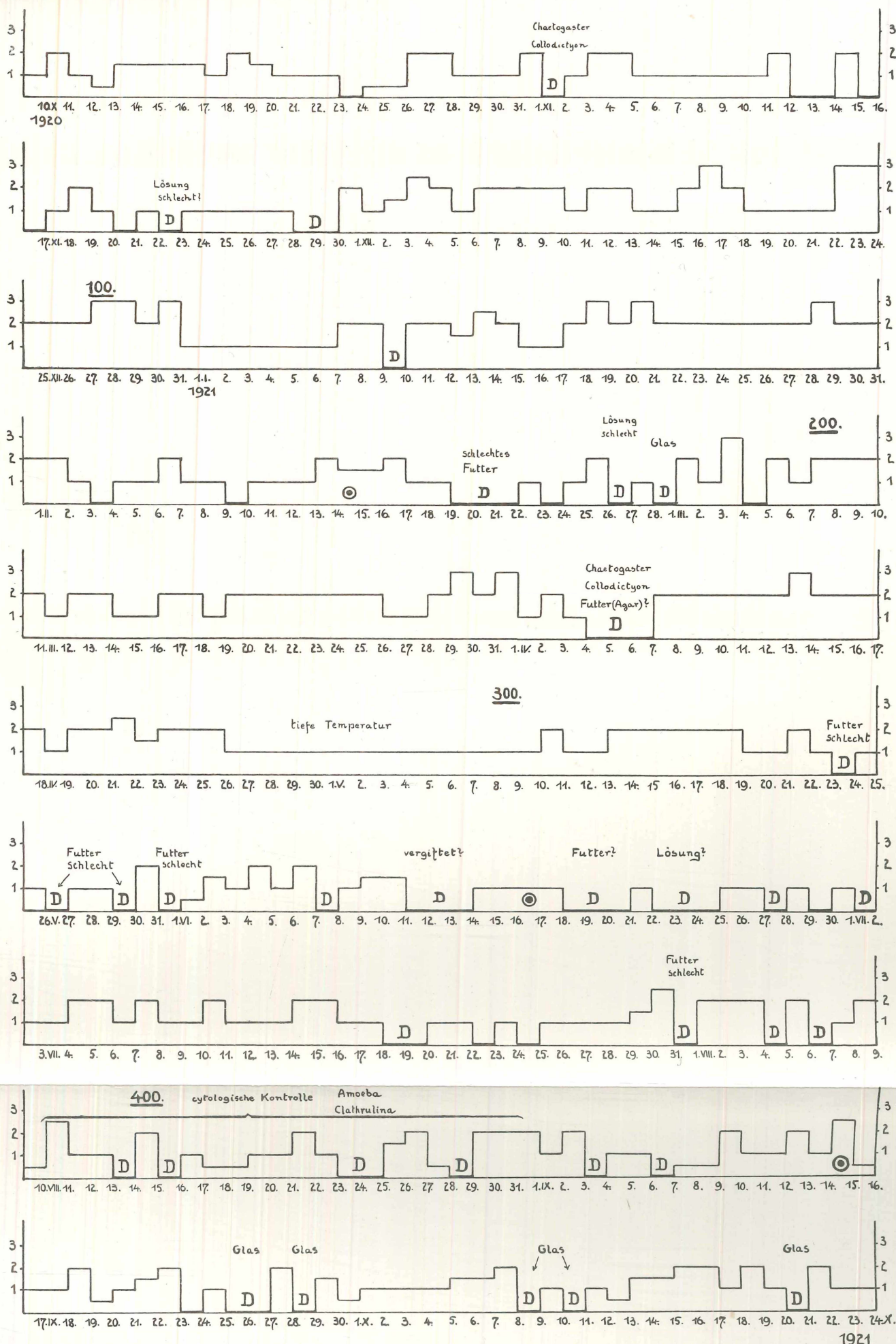
- of stimuli on the life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 p. 355—371.
- CHATTON, E. & M. CHATTON (1923): La sexualité provoquée expérimentalement chez un infusoire: *Glaucoma scintillans*. Predominance des conditions du milieu dans son déterminisme. C. R. Soc. biol. T. 176 p. 1091—1093.
- CHILD, CH. M. (1914): Asexual breeding and prevention of senescence in *Planaria velata*. Biol. Bull. of the Mar. Biol. Stat. Woods-Hole, Mass. Vol. 26 p. 286—293.
- CULL, S. W. (1906): Rejuvenescence as a result of conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 4.
- DAWSON, I. A. (1919): An experimental study of an amiconucleate *Oxytricha*. I. Study of the normal animal with an account of cannibalism. Ibid. Vol. 29 p. 473—507.
- DOFLEIN, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
- ENGELMANN, TH. W. (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morph. Jahrb. I. Bd. 21 u. 22.
- ENRIQUES, P. (1903): Sulla così detta degenerazione senile dei Protozoi. Monitore Zool. ital. T. 14.
- (1905): Ancora della degenerazione senile negli Infusori. R. C. Ac. Lincei T. 14.
- (1905): La sexualité chez les Protozoaires. Riv. di Scienza Bd. 5.
- (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 195—296.
- (1907): La morte. Riv. di Scienza Vol. 2.
- (1908): Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Ibid. Bd. 12 p. 213—273.
- (1909): Sammelautorreferat über die Arbeiten 1903—1908 in Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.
- (1909—1910): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. IV. Trattazione critica delle più importanti questioni. Mem. R. Accad. Sci. dell' Ist. di Bologna Cl. Sc. Fis. Ser. 6 T. 7.
- (1910): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. III. Azione dei sali sulle epidemie dei coniugazioni nel *Cryptochilum nigricans*. Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna Cl. Sci. Fis. Ser. 6 T. 6 1908—1909.
- ERDMANN, RH. (1908): Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. 18.
- (1910): Depression und fakultative Apogamie bei *Amoeba diploidea*. Festschr. f. R. HERTWIG Bd. 1 p. 325.
- (1913): Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei *Amoeba diploidea*. Arch. f. Protistenk. Bd. 29 p. 24—126.
- (1915): Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Jahrg. 1915 p. 277—299.
- (1921): Reorganisationsvorgänge bei „einzelligen“ Lebewesen und ihre Bedeutung für das Problem der „Verjüngung“. Berl. klin. Wochenschr. 1921 Nr. 30 p. 842.
- u. L. L. WOODRUFF (1914): Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen *Paramecien*. Biol. Zentralbl. Bd. 24 p. 484—496.
- — (1916): The periodic reorganization process in *Paramecium caudatum*. Journ. exp. Zool. Vol. 20 p. 59—83.

- FERMOR, X. (1913): Die Bedeutung der Encystierung bei *Stylonychia pustulata* EHRENB. Zool. Anz. Bd. 42.
- FINE, S. M. (1912): Chemical properties of hay infusions with special reference to the titratable acidity and its relation to the protozoan sequence. Journ. of exp. Zool. Vol. 12.
- FRISCHHOLZ, E. (1905): Zur Biologie von *Hydra*. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Zentralbl. Bd. 29.
- GOETSCH, W. (1921): Experimentelle Untersuchungen über Nahrungsaufnahme, Regeneration und Fortpflanzung von *Hydren*. Naturwissenschaften Bd. 9 p. 610—615.
- GOLDSCHMIDT, R. (1920): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Gebr. Bornträger.
- GRUBER, A. (1890): Die Konjugation der Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 10 p. 136.
- HARTMANN, M. (1906): Tod und Fortpflanzung. München.
- (1917): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung und Vererbung) der Phytomonaden (Volvocales). II. Mitteil.: Über die dauernde rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. d. Wiss., Phys.-mathemat. Kl. 1917 p. 760—776.
- (1921): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden (Volvocales). III. Mitteil.: Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 223—286.
- (1922): Über den dauernden Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regeneration. Biol. Zentralbl. Bd. 42.
- HERTWIG, R. (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 18.
- (1889): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Ibid. Bd. 19.
- (1899): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 15.
- (1899): Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Ibid.
- (1900): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Ibid. Bd. 16.
- (1900): Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Ibid.
- (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 32.
- (1902/03): Über das Wechselverhältnis von Kern- und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 18.
- (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. Bd. 23.
- (1904 a): Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschr. z. 70. Geburtstag von ERNST HAECKEL. Jena, G. Fischer.
- (1904 b): Über Conjugation [von *Dileptus gigas*. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. Bd. 20.
- (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. zool. Ges.

- HERTWIG, R. (1906): Über die Ursache des Todes. Beilage zur „Allg. Zeitung“ Nr. 288 und 289 vom 12. u. 13. Dez. 1906 München.
- (1906 a) Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Zentralbl. Bd. 26.
- (1907): Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
- (1908): Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- (1912): Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralbl. Bd. 32 p. 1—45, 65—111, 129—146.
- (1917): Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 34 p. 557—591.
- HOYT, GREGORY, L. (1909): Observations on the life history of *Tillina magna*. Journ. exper. Zool. Vol. 6.
- JAHN, E. (1920): Lebensdauer und Alterserscheinungen eines Plasmodiums. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 37 p. 18—33.
- JENNINGS, H. S. (1910): What conditions induce conjugation in *Paramecium*. Journ. exp. Zool. Vol. 9.
- (1912): Age, death, and conjugation in the light of work on lower organisms. Pop. Sc. Monthly.
- (1913): The effect of conjugation in *Paramecium*. Journ. exper. Zool. Vol. 14.
- & HARGITT (1910): Characteristics of the diverse races of *Paramecium*. Journ. Morph. Vol. 21.
- & LASHLEY, K. S. (1913): Biparental inheritance and the question of sexuality in *Paramecium*. Journ. exper. Zool. Vol. 14 p. 393.
- JOLLOS, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 33 p. 222—234.
- (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Ibid. Bd. 36 p. 497—544.
- (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.
- JOUKOWSKY, D. (1898): Beiträge zur Frage nach den Bedingungen, der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verhandl. d. nat.-med. Ver. Heidelberg Bd. 6.
- KASANZEFF, W. (1901): Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich.
- KHAINSKY, A. (1910): Physiologische Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Biol. Zentralbl. Bd. 30.
- KLEBS, G. (1899): Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, G. Fischer.
- (1903): Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, G. Fischer.
- (1904): Über Probleme der Entwicklung. III. Biol. Zentralbl. Bd. 24 p. 449—465, 481—501, 545—559, 601—614.
- (1917): Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. Bd. 37 p. 373—415.
- KOFOID, C. A. (1921): Symposium on Fertilization. Anat. Rec. Vol. 20 p. 223—225.
- KOLTZOFF, N. K. (1914): Über die Wirkung von H-Ionen auf die Phagocytose von *Carchesium Lachmanni*. Internat. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol. Bd. 1.

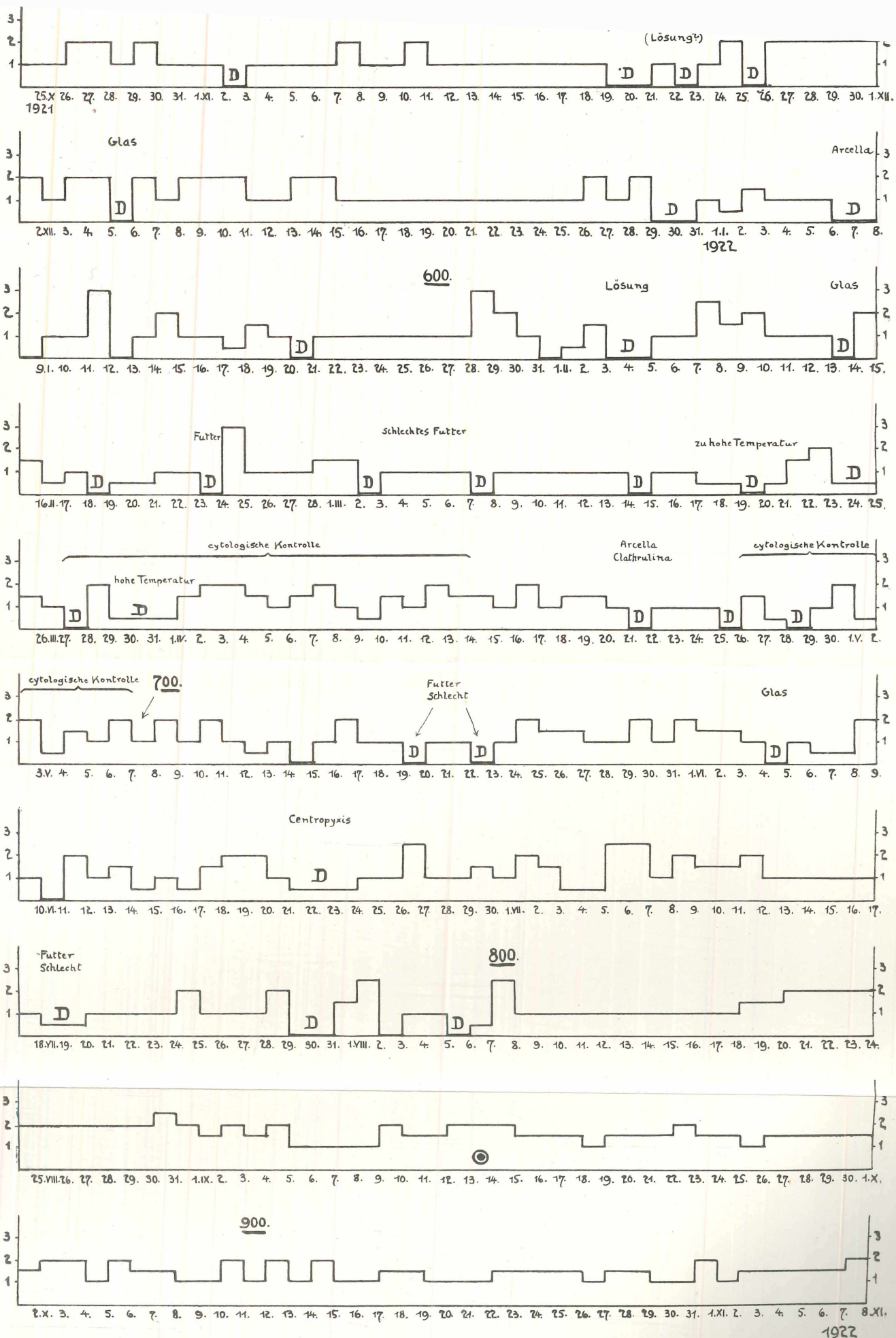
- KORSCHULT, E. (1917): Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 117 p. 301—459.
- KRAPFENBAUER, A. (1908): Einwirkungen der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Inaug.-Diss. München.
- LEDANTEC, F. (1897): La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés. C. R. Ac. Sc. Paris T. 125.
- LIPPS, H. (1920): Experimentelle Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei *Stylaria lacustris*. Biol. Zentralbl. Bd. 40 p. 289—316.
- MCCLENDON (1901): Protozoan studies. Journ. exper. Zool. Vol. 6.
- MAST, S. O. (1916): The significance of conjugation and encystment in *Didinium nasutum*. Abstr. Americ. Soc. Zool. 14th ann. Meet.
- MAUPAS, E. (1888): Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. zool. exp. et gen. T. 6.
- (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. 2. Ser. T. 6.
- METALNIKOW, S. (1919): L'immortalité des organismes unicellulaires. Ann. Inst. Pasteur T. 33.
- MINOT, C. S. (1908): The problem of age, growth and death. New York-London, McMillan Press.
- (1913): Moderne Probleme der Biologie. Jena, G. Fischer.
- NUSSBAUM, M. (1887): Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. mikr. Anat. Bd. 29.
- OPPEL, A. (1913): Explantation. Handwörterb. d. Naturwiss. Jena, G. Fischer.
- POPOFF, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. p. 43—82.
- (1908): Die Gametenbildung und die Konjugation von *Carchesium polypium* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89 p. 478.
- (1909): Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 p. 1—43.
- (1915): Experimentelle Zellstudien. IV. Geschlechtsvorgänge, Parthenogenese (normale und künstliche) und Zellenverjüngung. Ibid. Bd. 14 p. 220—254.
- PRANDTL, K. (1906): Die Konjugation von *Didinium nasutum* O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 229—258.
- PROWAZEK, S. v. (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Ibid. Bd. 9 p. 23—32.
- PÜTTER, A. (1914): Die Chronologie des Zelltodes bei Warmblütern. Naturwissenschaften Bd. 2.
- SCHUSTER, R. W. (1913): Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Internat. Rev. f. Hydrobiol. Biol. Suppl. VI. Serie.
- SLOTOPOLSKY, B. (1900): Zur Diskussion über die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen und über den Ursprung des Todes. Zool. Anz. Bd. 51.
- STOLTE, H. A. (1921): Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Biol. Zentralbl. Bd. 41 p. 535—557.
- (1922): Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. 39 p. 151—194.
- WEISMANN, A. (1882): Über die Dauer des Lebens. Jena, G. Fischer.
- (1892): Über Leben und Tod. Jena, G. Fischer.
- WLADIMIRSKY, A. P. (1916): Are the Infusoria capable of learning to select their food. (Engl. Summar einer russ. Abh.) Russ. Journ. of Zool. Vol. 1.

- WOODRUFF, L. L. (1905): An experimental study on the life history of hypotrichous infusoria. *Journ. exper. Zool.* Vol. 2.
- (1908): The life cycle of *Paramecium* when subjected to a varied environment. *Amer. Natur.* Vol. 42.
- (1909): Further studies on the life cycle of *Paramecium*. *Biol. Bull. Mar. Labor. Woods Hole Mass.* Vol. 17.
- (1911): Two thousand generations of *Paramecium*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 21.
- (1912): A five-year pedigreed race of *Paramecium* without conjugation. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.* Vol. 9.
- (1912a): A summary of the results of certain physiological studies on a pedigreed race of *Paramecium*. *Bioch. Bull.* Vol. 1.
- (1913): The effect of excretion products of Infusoria on the same and on different species with special reference to the protozoan sequence in infusions. *Journ. exper. Zool.* Vol. 14.
- (1914): So-called conjugating and non-conjugating races of *Paramecium*. *Ibid.* Vol. 16.
- (1921): Micronucleate and amiconucleate races of Infusoria. *Ibid.* Vol. 34 p. 329—337.
- (1921 a): The present status of the long-continued pedigree culture of *Paramecium aurelia* at Yale University *Proc. nat. Ac. Sci.* Vol. 7 p. 41—44.
- WOODRUFF, L. L. & BAITSELL (1911): The reproduction of *Paramecium aurelia* in a constant culture medium of beef extract. *Journ. exper. Zool.* Vol. 11.
- — (1911a): Rhythms in the reproduction activity of Infusoria. *Ibid.* Vol. 11.
- — (1911b): The temperature coefficient of the rate of reproduction of *Paramecium aurelia*. *Amer. Journ. of Phys.* Vol. 29.
- & RH. ERDMANN (1914): A normal periodic reorganization process without cell-fusion in *Paramecium*. *Journ. exper. Zool.* Vol. 17 p. 425—502.
- & H. SPENCER (1921): The survival value of conjugation in the life history of *Spathidium spathula*. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.* Vol. 18 p. 303—304.
- — (1921a): The early effects of conjugation on the division rate of *Spathidium spathula*. *Ibid.*
- — (1924): Studies on *Spathidium spathula*. II. The significance of conjugation. *Journ. exper. Zool.* Vol. 39 p. 133.
- YOUNG, R. T. (1917): Experimental induction of endomixis in *Paramecium aurelia*. *Journ. exper. Zool.* Vol. 24 p. 35—54.
- (1918): The relation of rhythms and endomixis, their periodicity and synchronism in *Paramecium aurelia*. *Biol. Bull. of the Mar. Labor. Woods Hole* Vol. 35.
- ZWEIBAUM, J. (1912): La conjugaison et la différenciation sexuelle chez les Infusoires. V. Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison de *Paramecium caudatum*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 26.



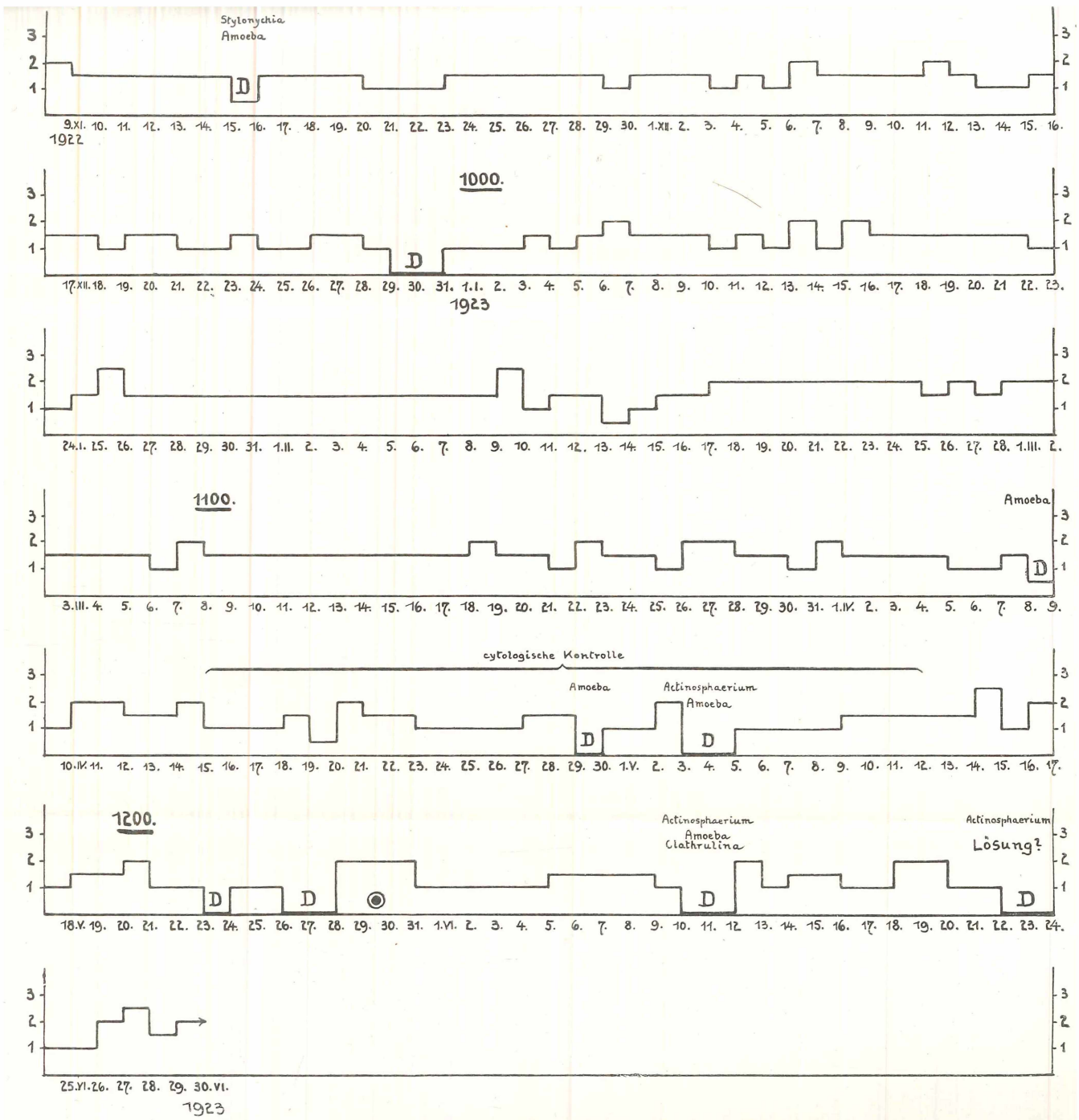
Textfig. 11a. Tägliche Teilungsrate der A-Serie des Hauptversuchs. Abszisse: Kalender; Ordinate: Anzahl der Teilungsschritte pro Tag. D: Depression. Mit darüber stehendem Tiernamen sind die Tage bezeichnet, an denen gleichzeitig mit der Depression bei *Actinophrys* bei anderen Versuchsorganismen Depressionen auftraten; ebenso etwaige festgestellte schädigende Faktoren. ⊙ bedeutet, daß in einer abgezweigten Kultur die Befruchtung normal verlaufen ist



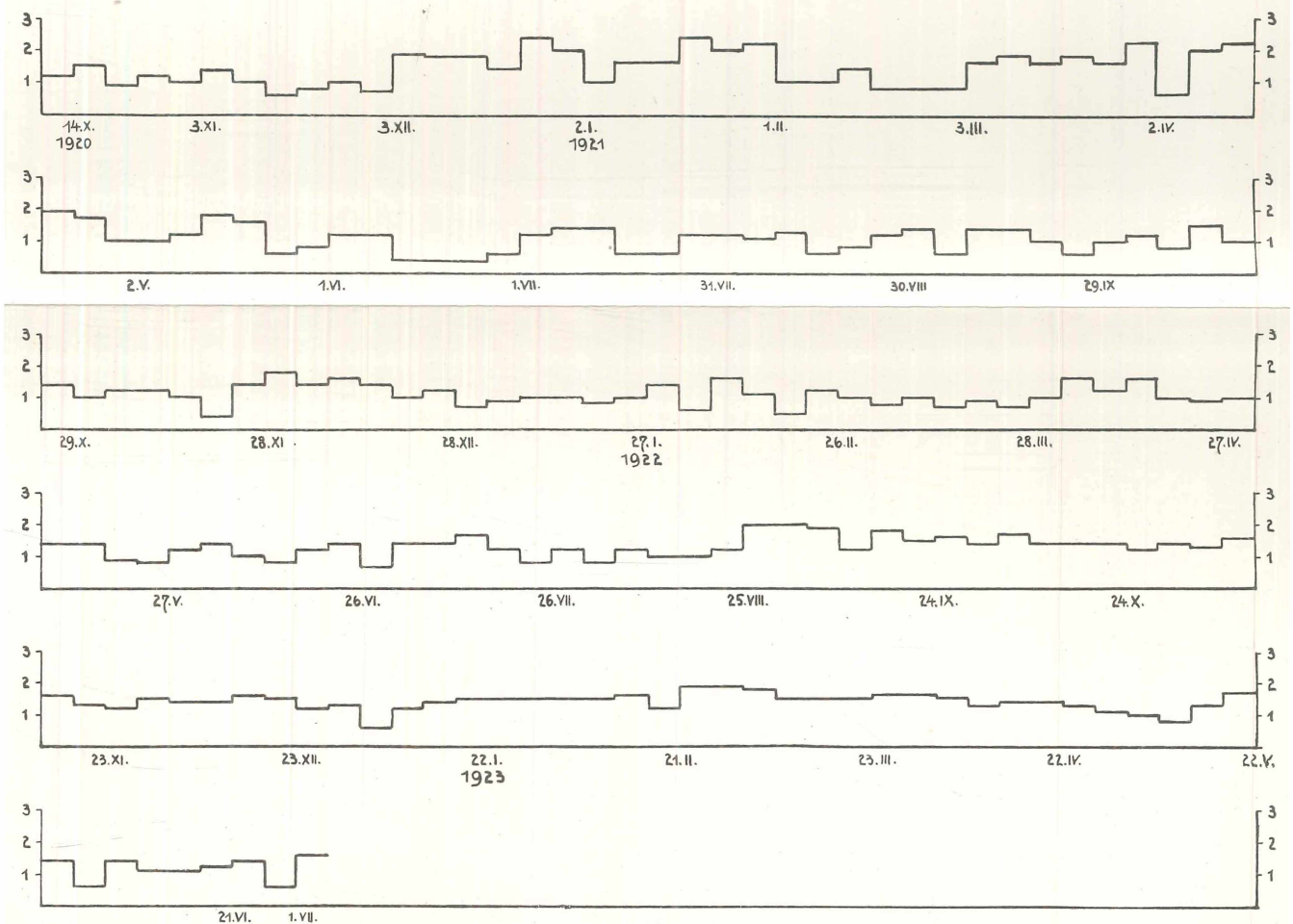


Textfig. 11b. Tägliche Teilungsrate der A-Serie des Hauptversuchs. (Fortsetzung.)

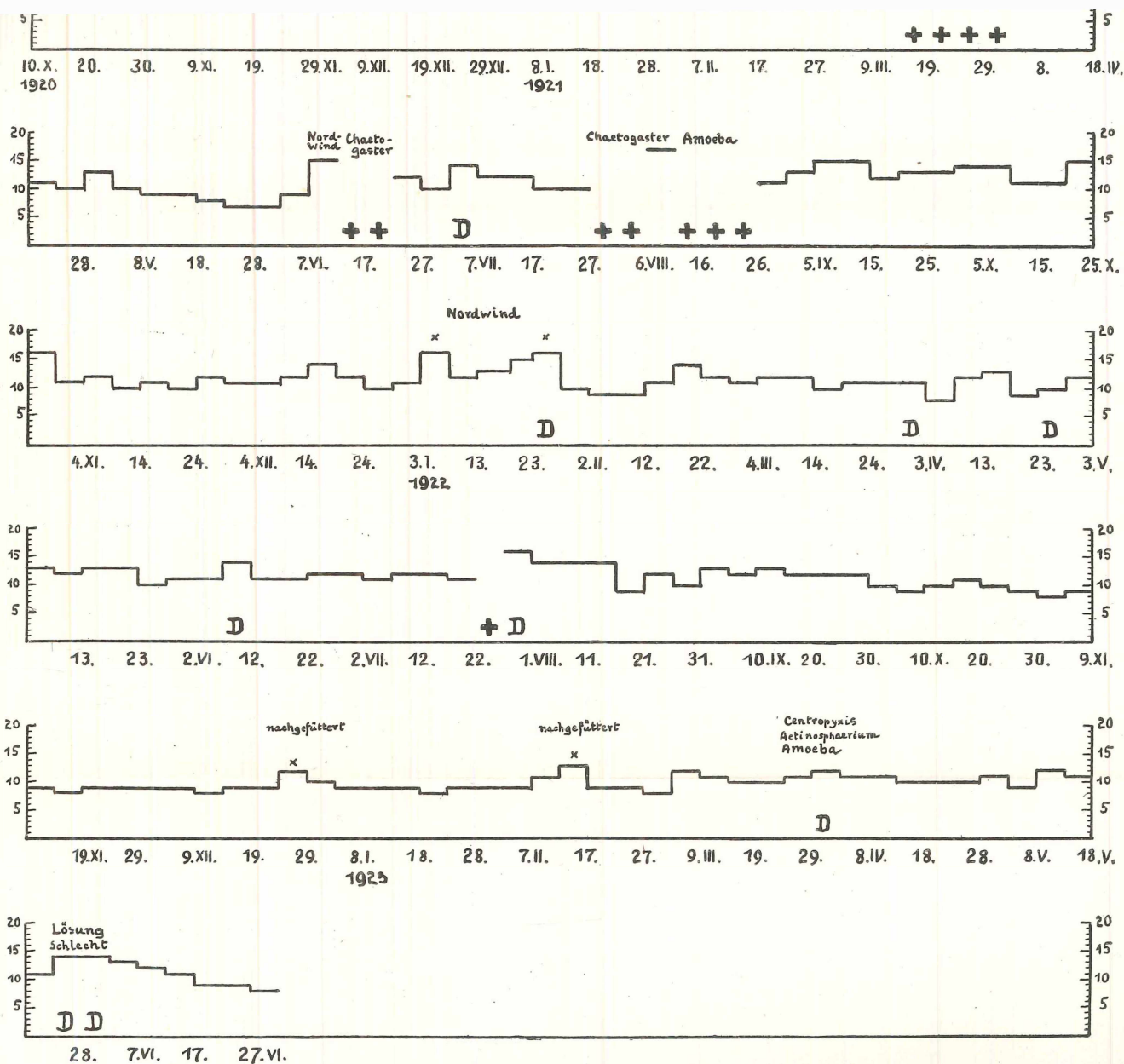




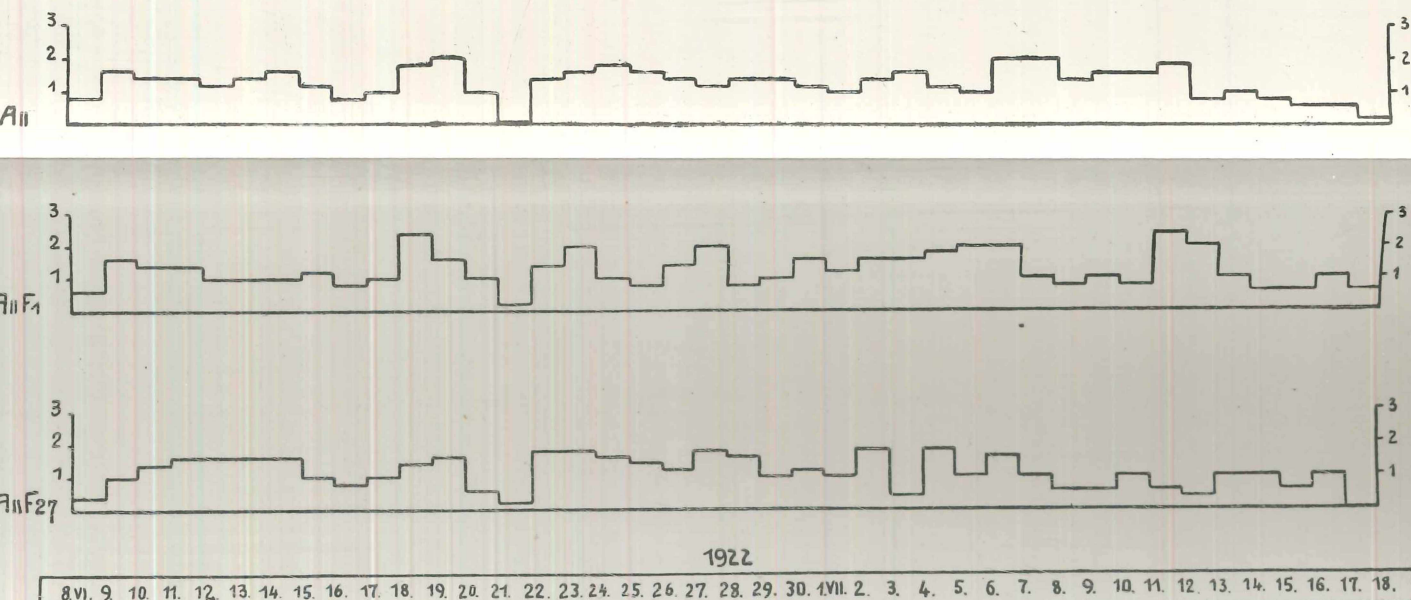
Textfig. 11c. Tägliche Teilungsrate der A-Serie des Hauptversuchs. (Schluß)



Textfig. 12. Durchschnittliche tägliche Teilungsrate der A-Serie des Hauptversuchs. Der Durchschnitt ist wie bei WOODRUFF für je 5 Tage berechnet.



Textfig. 13. Graphische Darstellung der Zeiten, die im Verlaufe der B-Serie des Hauptversuchs in den abgezweigten Kulturen von der Anlage bis zum Eintritt der Befruchtung verstrichen sind. Jede ( $\frac{1}{2}$  cm) Einheit der Abszissenachse bedeutet einen Zeitraum von 5 Tagen, die Ordinate gibt den durchschnittlichen Wert (1 mm = 1 Tag) für alle in diesem Zeitraum angelegten Kulturen an. ++ bedeutet, daß in allen angelegten Kulturen Degeneration eingetreten ist, die darüberstehenden Tiernamen, daß auch in den betreffenden Kulturen dieser Organismen Depression und Degeneration stattfand. D = Depression.



Textfig. 14. Tägliche Teilungsrate bei drei verschiedenen Generationen des Stammes „A II“; Durchschnittswerte aus je drei Parallellinien jedes Stammes berechnet. A II F<sub>1</sub> wurde am 30. Mai 1922 aus Zygoten von A II gezüchtet; alle Versuchslinien sind aus Massenkulturen (Knop 0,05 % ig., *Gonium*) am 7. Juni 1922 in die Objektträgerkulturen (Knop 0,01 % ig., *Chlorogonium*) übertragen worden.



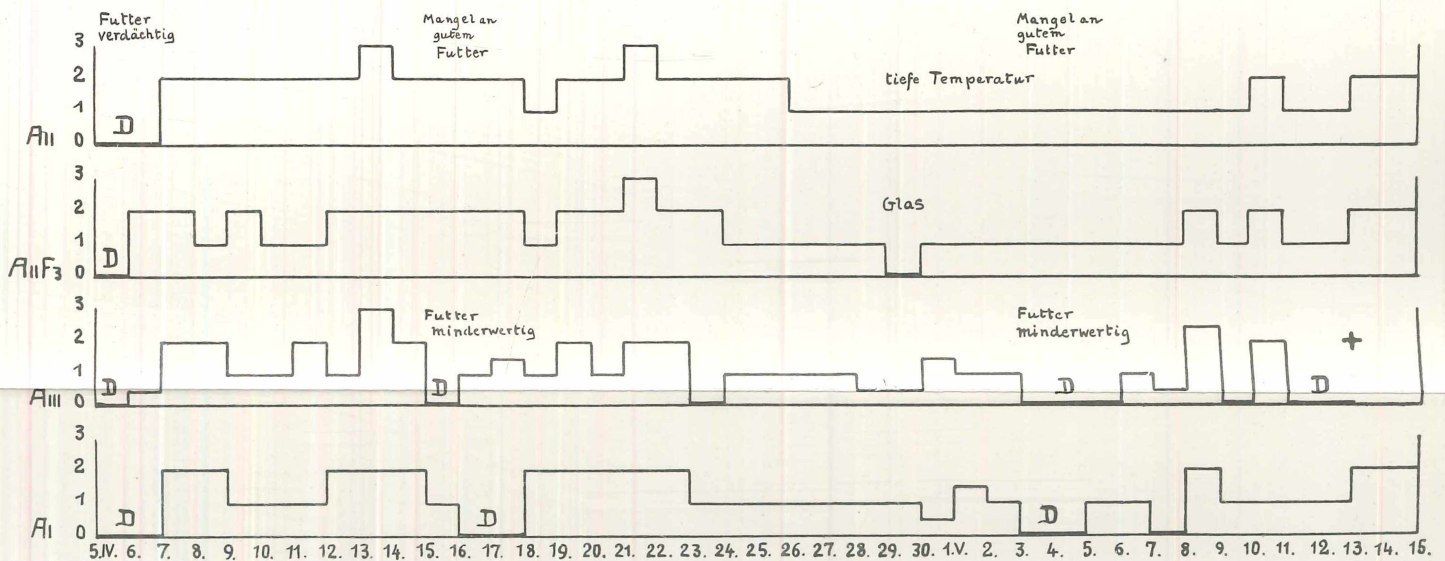
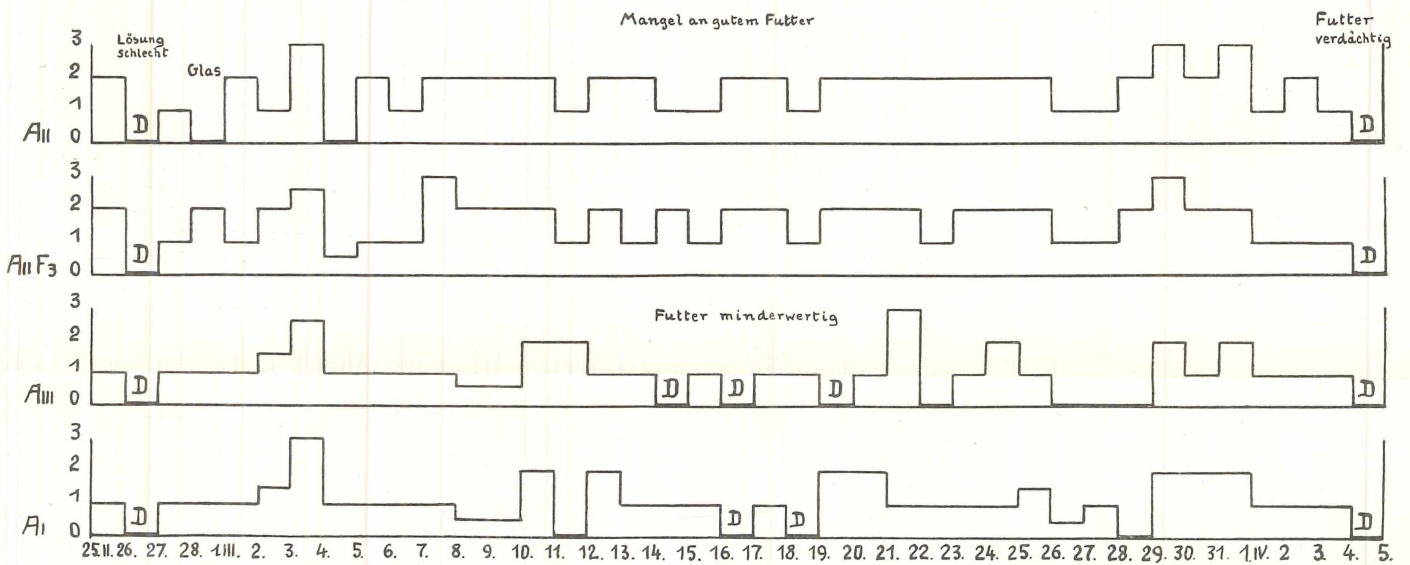
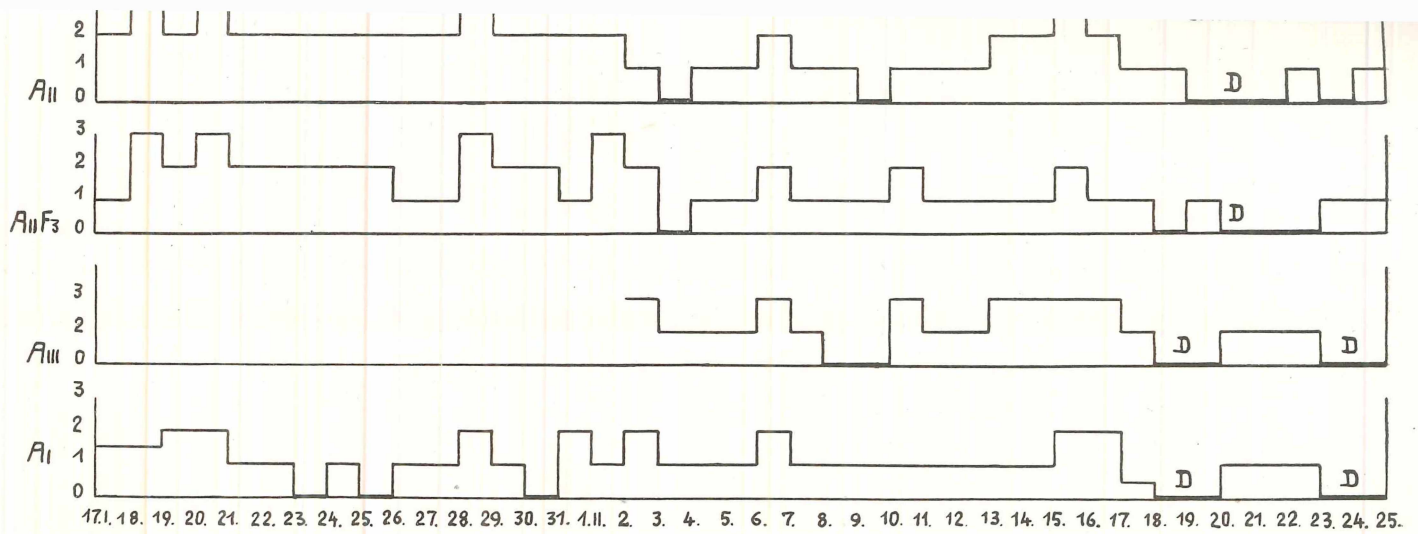
	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	$\zeta$	$\eta$	$\theta$
30.XI.	••	•	••	••	••	••	••	••
1.XI.	•	+	••	••	••	••	••	••
2.	•	•	•	•	••	••	•	•
3.	••	••	••	•	••	••	••	••
4.	••	••	••	•	••	••	••	••
5.	••	••	••	○	••	••	••	••
6.	••	•	alter	Objektor	••	••	••	••
7.	•	•	••	••	••	••	••	••
8.	○	○	••	••	•	•	•	••
9.	+	+	••	••	+	••	••	••
10.	••	••	••	••	••	••	+	+
11.	••	••	••	••	••	••	••	••
12.	••	••	••	••	••	••	••	••
13.	••	••	••	○	••	••	••	••
14.	••	••	○	+	••	••	••	••
15.	••	••	○	○	••	••	••	••
16.	••	••	+	+	••	••	••	••
17.	••	••	••	••	••	••	••	••
18.	••	••	••	••	••	••	••	••
19.	••	••	••	••	••	••	••	••
20.	••	••	○	••	○	+	••	••
21.	••	••	+	••	+	••	••	••
22.	•	•	••	••	+	••	••	••
23.	•	•	•	•	••	••	••	••
24.	○	○	••	••	•	••	••	••
25.XII	+	+	••	••	••	••	••	••

1921

	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$	$\epsilon$	$\zeta$	$\eta$	$\theta$
28.VI.	••	••	••	••	••	••	••	••
29.	••	••	••	••	••	••	••	••
30.	••	••	••	••	••	••	••	••
1.VI.	••	••	••	••	+	••	••	••
2.	••	••	••	••	••	••	••	••
3.	••	••	••	••	••	••	••	••
4.	••	••	••	••	••	••	+	••
5.	••	••	••	••	••	••	••	••
6.	••	••	••	••	••	••	••	••
7.	••	••	••	••	••	••	••	••
8.	••	••	••	••	••	••	••	••
9.	••	••	••	••	••	••	••	••
10.	••	••	••	••	••	••	••	••
11.	••	••	••	••	••	••	••	••
12.	••	••	••	••	••	••	+	••
13.	••	••	••	••	+	+	••	••
14.	••	••	••	••	••	••	••	••
15.	••	••	••	••	••	••	••	••
16.	••	••	••	••	••	••	••	••
17.	••	••	••	••	••	••	••	••
18.	••	••	••	••	••	••	••	••
19.	••	••	••	••	••	••	••	••
20.	••	••	••	••	••	••	••	••
21.	••	••	••	••	••	••	••	+
22.	••	••	••	••	••	••	••	••
23.VII.	••	••	••	••	••	••	••	••

1922

Textfig. 15. Zwei Protokollproben der A-Serie des Hauptversuchs. Je zwei durch eine Klammer vereinigten griechischen Buchstaben bedeuten die beiden Ausschliffe eines Objektträgers. Die dick umrandeten Kolonnen sind die, nach denen die Kurve 1 u. 2 konstruiert wurde. Zahl und Größe der in jedem Ausschnitt bei der Kontrolle vorgefundenen Tiere ist direkt abzulesen. Die nicht ausgefüllten Kreise bedeuten Degeneration.

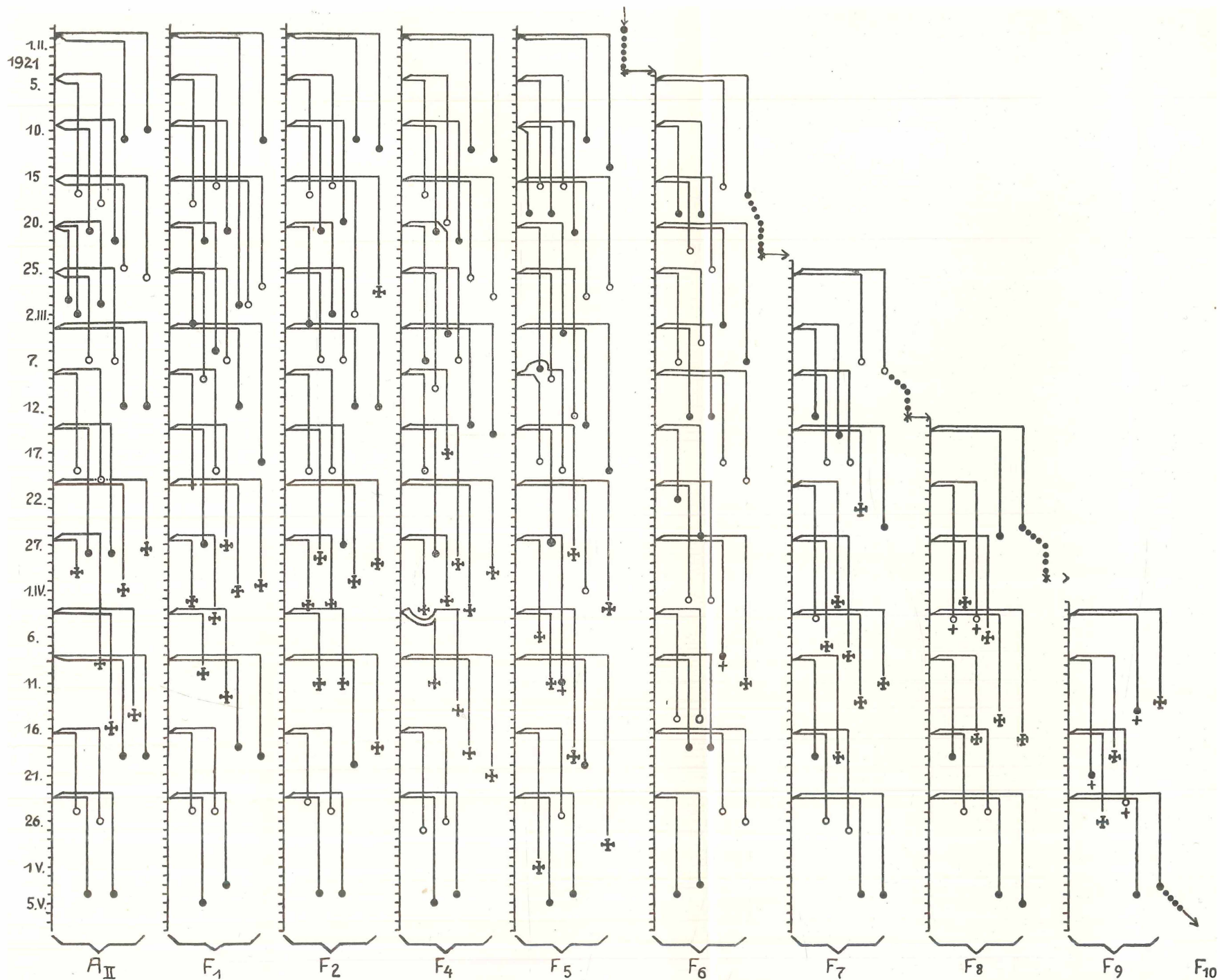


1921

Textfig. 16. Tägliche Teilungsrate von vier verschiedenen Stämmen. Alle am 16. Januar aus Massenkultur (KNOP 0,05 % ig., *Gonium*) in Objektträger (KNOP 0,01 % ig., *Chlorogonium*) übertragen. Zu beachten: die übereinstimmenden Höhe- und Tiefpunkte der Kurve. D = Depression.







Textfig. 17. Graphische Darstellung des nahezu gleichzeitigen Eintritts der Befruchtung in gleichzeitig angelegten Zweigkulturen verschiedener sexueller Generationen von A II. Um den Tag des Beginnes der Copulation leichter auffindbar zu machen, sind die betreffenden Tage alternierend mit vollen und leeren Kreisen markiert. Z. B. alle am 5. Februar angelegten Kulturen haben als Befruchtungszeichen  $\bigcirc$ , alle am 10. Februar angelegten  $\bullet$ , alle am 15. Februar angelegten  $\bigcirc$  usw. Ein Sternchen bedeutet Keimung der nächstfolgenden F-Generation, die Kreuze Degeneration, die Kreise mit Kreuz Depression. Die senkrechte Linie mit Tageseinteilung am Anfang jeder Generationen, von der die Abzweigungen entspringen, stellt ihre asexuelle Zuchtreihe vor.



## Tafelerklärung.

### Tafel 14. Depression und Degeneration.

Fig. 1. Normales, lebenskräftiges Tier aus KNOP 0,05 *Gonium*-Kultur, nach dem Leben. Vergr. 650fach.

Fig. 2. Anfangsstadium der Depression; nach dem Leben. Vergr. 650fach.

Fig. 3. Desgl. nach Präparat (Flemming, 5  $\mu$  Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin). Vergr. 1300fach.

Fig. 4. Vorgeschrrittenes Depressionsstadium mit beginnender Atrophie, nach Schnittpräparat (Technik wie Fig. 3). Vergr. 1300fach.

Fig. 5. Atrophische Zwergform aus KNOP 0,05-*Gonium*-Kultur, nach dem Leben. Vergr. 650fach.

Fig. 6. Degenerationsstadium aus KNOP 0,05-*Gonium*-Kultur (Flemming, 5  $\mu$  Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin). Vergr. 1300fach.

### Tafel 15.

Mikrophotographien lebender Tiere zum Teil in der Kulturschale selbst (alle mit Ausnahme von Fig. 8, 9, 10), zum Teil zwischen Deckglas und Objektträger photographiert. Vergr. 100fach.

Fig. 7. Depressionsstadien in Atrophie.

Fig. 8. Depressionsstadien, rechts Übergang zur Degeneration.

Fig. 9. Degenerationsstadien.

Fig. 10. Desgl., oberhalb der Mitte ein absterbendes Individuum (ohne Pseudopodien).

Fig. 11—16. Aufnahme verschiedener Zonen ein und derselben Kultur (A II 707 v. 1. VI.) 9 Tage nach der Anlage.

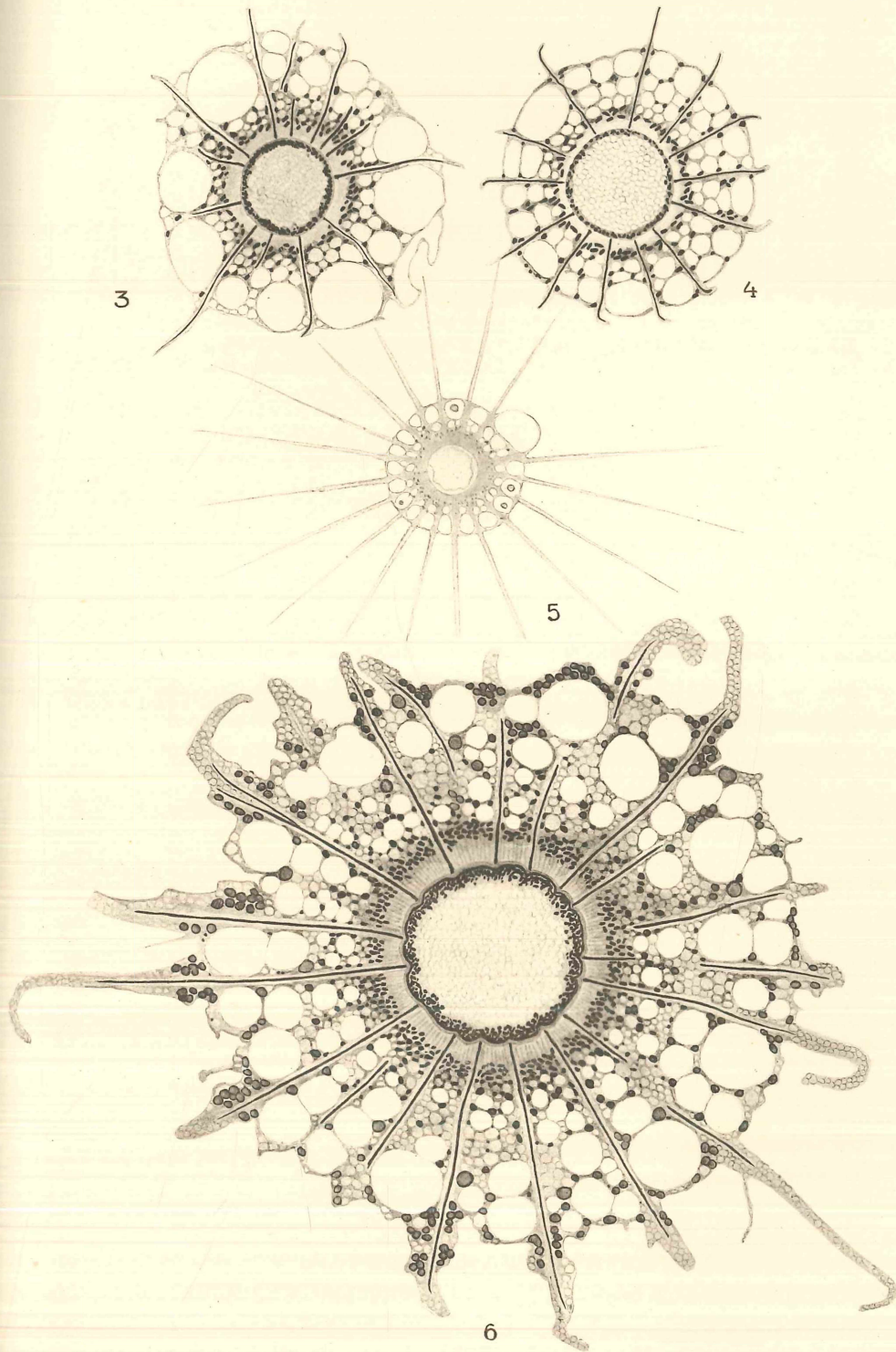
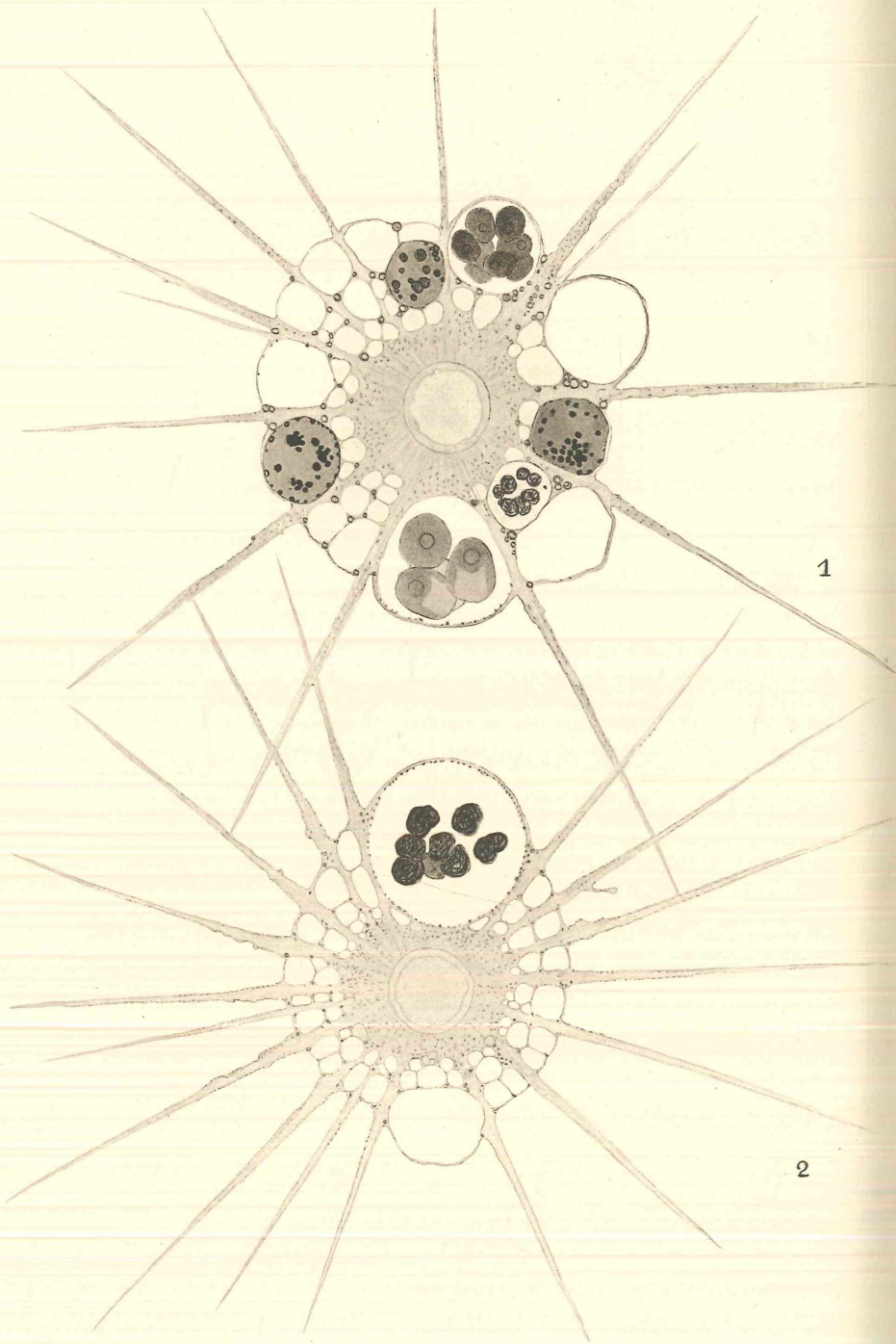
Fig. 11. Lichtrand.

Fig. 12—14. Aufeinanderfolgende Zonen zwischen Lichtrand und Schalenmitte

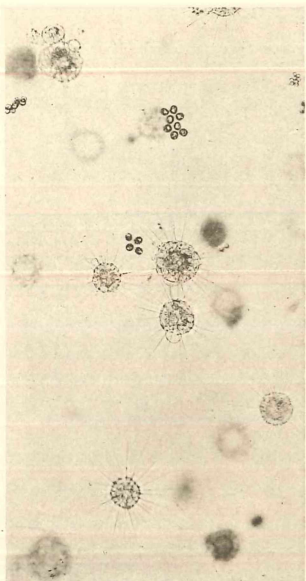
Fig. 15. Schalenmitte.

Fig. 16. Stelle zwischen der Schalenmitte und dem dem Licht abgekehrten Rand der Kulturschale.

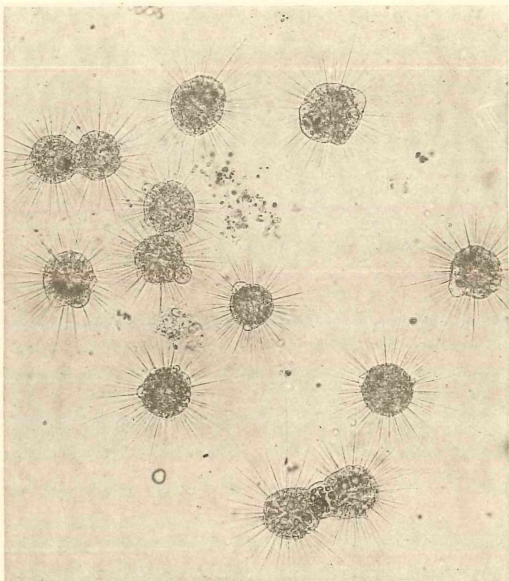




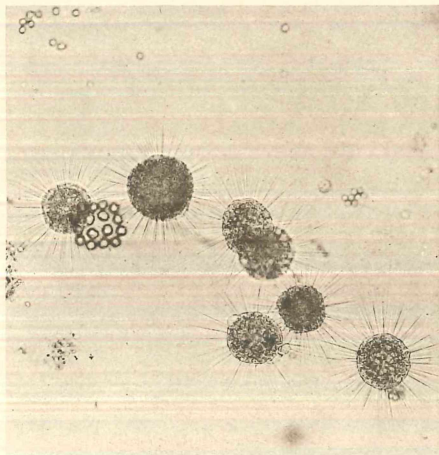




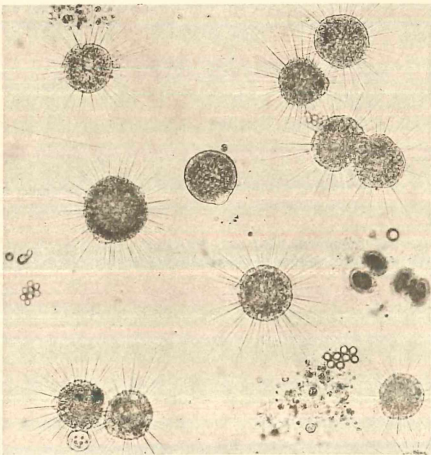
7



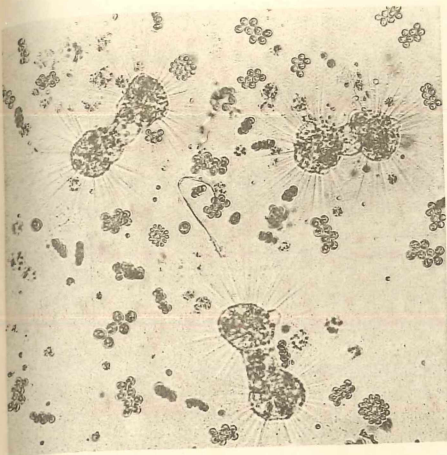
8



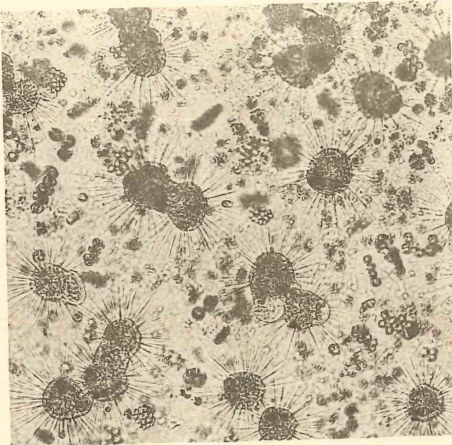
9



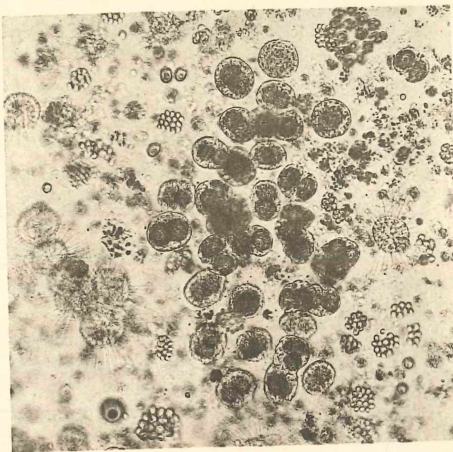
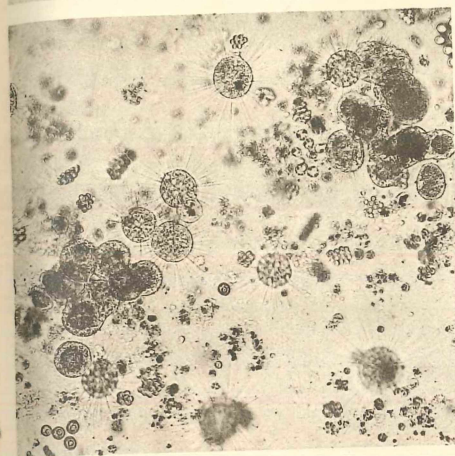
10



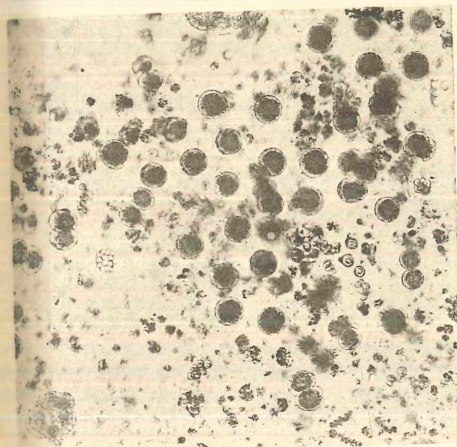
11



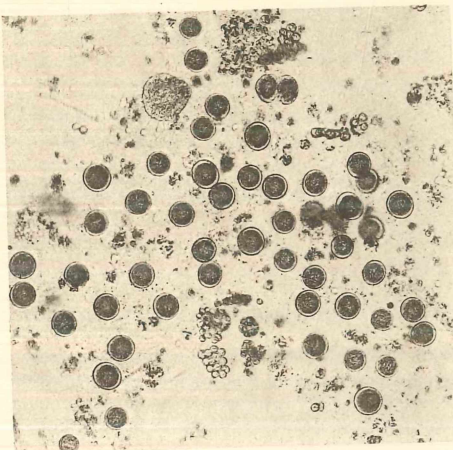
12



14



15



16