

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Institut für experimentelle Biologie, Moskau; Direktor: Prof. N. K. KOLTZOEFF.)

Variabilität von *Paramecium caudatum* bei langdauernder Einwirkung differenter Temperaturen.

Von

W. I. Olifan,

unter Mitwirkung von E. S. Alfeewskaja.

In den Variabilitätserscheinungen der Organismen unterscheidet man, wie bekannt, zwei Arten von Veränderungen: 1. Die genotypische Variabilität, bei welcher die Veränderungen der Merkmale mit Umwandlungen der Erbanlagen verbunden sind, und 2. Die Modifikationsvariabilität, bei welcher die Veränderungen durch direkte Einwirkung des Milieus entstehen und nach dem Fortfall dieser Einwirkung verschwinden; in diesem Falle verändern sich nur die Merkmale des Organismus, der Genotypus aber bleibt unverändert.

1921 stellte JOLLOS noch eine Art von Variabilität der Organismen fest. Unter langdauernder Einwirkung einer Reihe von Faktoren (arsenige Säure, Calciumsalze, hohe Temperatur) gingen die Modifikationen der Paramäcien seiner Versuche in solche Veränderungen über, die auch nach Ausschaltung der sie induzierenden Einwirkungen über Hunderte von Teilungsfolgen hinweg erhalten blieben.

Ungeachtet ihrer Stabilität konnte man diese Veränderungsart nicht als eine genotypische betrachten: nach vielen Teilungen klangen die erworbenen Abänderungen allmählich ab. Nach dem Geschlechtsprozeß — der Konjugation, oder nach einigen Parthenogenesen — Endomixen, wurde ein sofortiges Schwinden der gewonnenen Umstimmungen beobachtet.

JOLLOS betrachtet diese Veränderungen als prinzipiell verschiedene von Mutationen und zählt sie dabei zu derselben Art wie die Modifikationen. Er bezeichnete sie als Dauermodifikationen.

JOLLOS rechnet zu den Veränderungen der genannten Art die zu verschiedener Zeit beschriebenen Veränderungen in Resistenz gegenüber den Toxinen bei den Trypanosomen, Hefen und Bakterien, die Veränderungen des Pigmentes bei den Bakterien, Pilzen und Flagellaten — Erscheinungen, die von den sie beobachteten Autoren als erbliche beschrieben wurden.

1924 beschrieb JOLLOS morphologische Veränderungen der Schale von Thekamöbe *Arcella polypora*, die infolge der dauernden Einwirkung auf dieselbe von Produkten des Metabolismus entstehen. Diese neu erschienenen Eigentümlichkeiten im Schalenbaue haben sich während vieler vegetativer Generationen aufbewahrt, erscheinen demnach nach JOLLOS als Dauermodifikationen.

1924 gelang es M. HARTMANN die Modifikationsformen der Alge *Gonium* (8- und 1 zellige anstatt der normalen 16 zelligen Kolonien) bei dauernder Einwirkung der Faktoren des äußeren Mediums zu Dauermodifikationen zu verwandeln: 1 zellige *Gonium*-Kolonien haben sich in der Kultur nach dem Fortfall der auf ihre Morphe einwirkenden Faktoren trotz ihrer energischen vegetativen Vermehrung aufbewahrt. 1931 beschreibt JOLLOS Dauermodifikationen, ausgelöst durch den Temperatureinfluß bei der Heliozoa *Actinophrys sol*.

Bereits 1921 spricht JOLLOS die Meinung aus, daß die Dauermodifikationen nicht nur den Protozoen, sondern auch den höheren Pflanzen und den Metazoen eigen sind. Als solche betrachtet er das Umschlagen im Plasma bei der Pflanze *Mirabilis Jalapa*, welches von CORRENS (1908) beobachtet wurde, die von WOLTERECK (1921) festgestellten Veränderungen des Kopfhelmes der Cladocere *Hyalodaphnia cucullata* unter dem Einfluß der Herabsetzung von Assimilation, sowie eine Reihe anderer Tatsachen. 1931 erschien die Arbeit von KAESTNER, der die Puppen von *Habrobracon Juglandis* dem Einfluß der extremen Temperaturen aussetzte. Er bekam Veränderungen in der Imagopigmentation, wobei diese Veränderungen bei den nächsten Generationen beibehalten wurden, unter der Bedingung, daß dem Temperatureinfluß das Weibchen oder beide Eltern ausgesetzt wurden. Nach KAESTNER ist es am wahrscheinlichsten, daß das Eiplasma der Träger dieser abklingenden Veränderung sei.

Eine vollständige Zusammenfassung der Erforschungen über die Dauermodifikationen, die bis zum Jahre 1929 erschienen sind, findet man in der Arbeit von HÄMMERLING (1929). Indem der Verf. die bis jetzt

gewonnenen Angaben einer Analyse unterzog, scheidet er im vollen Einklang mit JOLLOS die Dauermodifikation als eine Variabilität, die von der Mutationsvariabilität prinzipiell verschieden ist, dabei hauptsächlich infolge folgender Eigentümlichkeiten der ersteren: zu allererst ist es der vorübergehende Charakter der Dauermodifikationen. Jedoch nicht die Tatsache der Inkonstanz der Dauermodifikationen an sich, sondern vielmehr der Charakter dieser Inkonstanz bestimmt den Unterschied der Dauermodifikationen gegenüber den Mutationen: 1. erscheinen Dauermodifikationen nicht auf einmal und plötzlich wie die Mutationen, sondern erst allmählich; 2. der geschlechtliche Vorgang bringt in der Regel ein scharf ausgeprägtes Schwinden der Dauermodifikationen (jedoch in einigen Fällen, bei den Infusorien, sind dieselben erst nach einer Reihe von Konjugationen verschwunden); 3. endlich, im Falle der Dauermodifikationen, kann man durch schroffen Wechsel der Außenbedingungen eine schnelle Rückkehr zur Norm erzielen.

Worin besteht jedoch das Wesen der Dauermodifikationen?

Die uns zur Verfügung stehenden Tatsachen geben uns heute keine Möglichkeit, dieser Erscheinung eine Erklärung zu geben. Das einzige, was wir sagen können, ist, daß unter dem dauernden Einfluß etwaiger veränderter Faktoren des Außenmediums im Zellplasma (und in einigen Fällen in seinen gesonderten Strukturen außerhalb des Micronucleus) tiefe Umstimmungen vor sich gehen; dieselben lassen die Gene selbst unverändert, zwingen sie jedoch, sich in einer etwas anderen Form zu äußern als bei normalem Zustande des Organismus, binnen einer mehr oder minder langdauernden Periode, nachdem die Einwirkung des Faktors, der die Abänderung induziert hat, ausgeschaltet wurde. Dem Wesen dieser Umstimmungen näherzutreten, schien mir eine interessante, wenn auch etwas schwierige Aufgabe.

Die vorliegende Arbeit gilt als die erste Etappe der Untersuchungen in dieser Richtung — das Auslösen auf dem Wege der Dauereinwirkung der Faktoren des Außenmediums derartiger tiefgehenden Umstimmungen —, die bei vielen vegetativen Generationen erhalten bleiben sollten sogar nach dem Fortfall dieser Einwirkungen.

Material und Methode.

Als Untersuchungsobjekt diente das Infusorium *Paramecium caudatum*. Die Beobachtungen wurden an Klonen geführt, welche auf dem Wege der vegetativen Vermehrung eines isolierten Individuums gewonnen waren. Als Milieu, in welchem die Klonen

kultiviert wurden, diente die 0,01 Proz.-Lösung von BENECKE; als Nahrung dienten durch Erwärmen getötete Hefen. Allgemeine Kulturen wurden in Kolben kultiviert; alle 5 Tage wurde das Milieu und die Nahrung erneuert. Die Versuche wurden mit individuellen Kulturen geführt: In Salznäpfchen mit gleichem Volumen der BENECKE-Lösung sowie mit demselben Nahrungsquantum wurden von den Paramäcien je ein Individuum pro Salznapf eingesetzt. Die Kontrolle der Kulturen und der Wechsel des Milieus und der Nahrung wurden jeden Tag vorgenommen. Die ersten Versuche wurden steril nach der Methode von D. RAFFEL (1930) angesetzt; da jedoch diese Versuche dieselben Resultate wie die nicht sterilen Serien ergaben, wurde weiterhin mit den sterilen Serien nicht gearbeitet. Der Faktor, dessen langdauernde Einwirkung studiert wurde, war die Temperatur: kalte — 6° und 3°; mäßige — 18, 20° und 26° und warme — 30°, 32° und 35°. Als Indikator der Reaktion der Paramäcien auf die Temperaturveränderung wurde der Teilungsrhythmus gewählt. Der Teilungsrhythmus wurde durch die durchschnittliche Anzahl der Teilungen von je zehn individuellen Kulturen während der 5 Tage ausgedrückt. Die Teilungen wurden jeden Tag abgeschätzt. Aus den Salznäpfchen wurde jeden Tag in ein neues bloß ein Infusorium eingesetzt. Periodisch nach der Fixation und nach der Färbung der Paramäcien mit Methylgrün-Essigsäure wurde auf Endomixis untersucht. In der Regel waren die Resultate negativ. Im Klon A trat während der gesamten Beobachtungsperiode (1³/₄ Jahr) niemals eine Konjugation auf. Im Klon C beobachtete man die Konjugation bloß einmal, dabei nicht in der Versuchskultur, sondern in der Reservekultur.

Beschreibung der Versuche.

Klon C wurde aus einem *Paramecium caudatum*-Individuum ausgeschieden, welcher aus der Population, die den Teich im Petrowsko-Rasumowskoje (Moskau) bewohnte, isoliert wurde. 1. Januar 1933 wurde der Klon C in drei Zweige geteilt, von denen jeder in verschiedene Temperatur in Thermostaten gesetzt wurde. Ein Zweig wurde bei 6° C kultiviert, der andere bei 25° und der dritte bei der Temperatur von 32°.

Nach einigen Tagen wurde der Teilungsrhythmus bei verschiedenen Temperaturen durchgemustert; Resultate, die die mittlere Anzahl der Teilungen für 5 Tage darstellen, sind auf der Tabelle 1 dargestellt.

Den 20. Februar wurden die Kulturen von jedem der Temperaturzweige in Zimmertemperatur eingesetzt; die Temperatur schwankte

Tabelle 1.

| Temperatur | 5—6° | 25° | 32° |
|------------------|------|------|------|
| Teilungsrhythmus | 0,32 | 1,20 | 1,50 |

von 17—20°. Nach 15 Tage Aufenthalt bei gleicher Temperatur, wurde der Teilungsrhythmus jeder der Zweige, die verschiedenen Temperaturen ausgesetzt wurden, gemessen. Diese Messung wurde nach 45 Tagen und darauf nach 60 Tagen (gerechnet vom Tage der Überführung verschiedener Temperaturzweige in die mäßige Temperatur), wiederholt. Die gewonnenen Resultate sind in der Tabelle 2 angeführt.

Tabelle 2.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien vom Klone C nach 50tägiger Abkühlung.

| Benennung des Klones | C 32/18 | | C 25/18 | C 32/18 | |
|----------------------|------------------|---|------------------|------------------|--|
| | Teilungsrhythmus | Beschleunigung beim Vergleich mit 25/18 | Teilungsrhythmus | Teilungsrhythmus | Verlangsamung beim Vergleich mit 25/18 |
| 15 Tage | 1,65 | + 21,32% | 1,36 | 1,19 | — 12,5 % |
| 45 " | 0,66 | + 4,76% | 0,63 | 0,56 | — 11,11% |
| 60 " | 0,87 | + 8,75% | 0,80 | 0,57 | — 28,75% |

Auf Grund der Angaben, angeführt in den Tabellen 1 und 2, kann man folgende Schlußfolgerungen ziehen: 1. Der Klon, der mehr als 1½ Monate bei kalter Temperatur kultiviert wurde, bei welcher der Teilungsrhythmus sehr verlangsamt war, besitzt nach seiner Übertragung in die mäßige Temperatur einen beschleunigten Teilungsrhythmus, was im Laufe von 60 Tagen erhalten bleibt, d. h. während vieler vegetativen Generationen.

2. Der Klon, der bei erhöhter Temperatur (32°) gezüchtet wurde, die eine beschleunigte Teilung der Paramäcien hervorruft, gibt nach der Übertragung der Kulturen in die mäßige Temperatur eine Verlangsamung der Teilung, die auch lange Zeit beibehalten wird.

Klon A stammte im August 1933 von einem *Paramecium caudatum*, welches aus einer wilden Kultur von Heuinfusion ausgeschieden wurde. Ähnlich dem Klone C wurde er in Kulturen, verschiedener Temperatur 7°, 18°, 26° und 30° geteilt. Der Teilungsrhythmus der Kulturen war verschieden im Zusammenhang mit der Verschiedenheit der Temperatur, wie das auf Tabelle 3 dargestellt ist.

Tabelle 3.

| Temperatur | 7° | 18° | 26° | 30° |
|------------------|------|------|------|--------------------|
| Teilungsrhythmus | 0,24 | 1,24 | 3,00 | 1,64 ¹⁾ |

Nach dem 1½ monatlichen Aufenthalt bei verschiedenen Temperaturen wurden von allen Paramäcienklonen die Zweige genommen zwecks ihrer Kultivierung bei gemäßigter Temperatur — 18—20°. Nach 2 Tagen der Übertragung in die mäßige Temperatur wurde der Teilungsrhythmus gemessen. Die Messungen wurden nach 15, 24, 37, 50, 110 usw. Tagen wiederholt. Resultate sind in der Tabelle 4 dargestellt.

Tabelle 4.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien vom Klone A nach 1½ monatlicher Abkühlung.

| Die Zeit des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Der Teilungsrhythmus der Klonen | | Beschleunigung und Verlangsamung der abgekühlten Kulturen beim Vergleich mit der Kontrolle |
|--|---------------------------------|-------------------|--|
| | Abgekühlte A 6/18 | Kontrolle A 26/18 | |
| 2 Tage | 0,93 | 0,51 | + 82,35% |
| 15 " | 1,33 | 1,19 | + 11,78% |
| 24 " | 1,33 | 0,77 | + 23,38% |
| 37 " | 1,68 | 1,44 | + 5,26% |
| 50 " | 1,02 | 1,56 | — 34,62% |
| 110 " | 1,70 | 1,52 | + 11,83% |
| 130 " | 1,86 | 1,89 | — 1,59% |
| 140 " | 2,30 | 1,91 | + 20,42% |
| 146 " | 1,93 | 1,63 | + 18,40% |
| 152 " | 2,07 | 2,25 | — 8,00% |

Die Angaben der Tabelle 4 sprechen dafür, daß auch die Kulturen des Klones A, die im Laufe von 1½ Monaten abgekühlt wurden, bei Zurückversetzung in die mäßige Temperatur binnen einer ziemlich langen Periode (mehr als ein Monat) einen mehr beschleunigten Teilungsrhythmus besaßen als die Kulturen von demselben Klone, die bei der für *Paramaecium* optimalen Temperatur (26°) gezüchtet wurden. Am 50. Tage zeigt die Kultur A 6/18 schon eine Verlangsamung im Teilungstempo. Weitere Beobachtungen haben ein unregelmäßiges Abwechseln der Beschleunigung und der Verlangsamung

¹⁾ Vom Klone C unterscheidet sich der Klon A durch seine Reaktion auf die Erhöhung der Temperatur: der Klon C reagiert auf die hohe Temperatur bis 32° durch Beschleunigung der Teilung. Der Klon A hat eine Erhöhung des Teilungsrhythmus bis 26°, bei 30° und oberhalb geht die Teilung langsamer.

des Teilungsrhythmus der Kultur A 6/18 im Vergleich mit der Kontrolle gezeigt; dies zwingt uns die Vermutung auszusprechen, daß nach gewisser Zeit der Stimulationseffekt, hervorgerufen durch eine langdauernde Abkühlung, schon bei vegetativer Vermehrung der Paramäcien verschwindet. Während der Beobachtungsperiode haben sich in der Kultur A 6/18 ca. 200 vegetative Generationen gewechselt. Darunter hatten die ersten ca. 60 Generationen einen beschleunigten Teilungsrhythmus, was bei darauffolgenden Generationen mit derselben Genauigkeit schon nicht verfolgt werden konnte.

Nach 3 monatlichem Aufenthalt bei verschiedenen Temperaturen differenter Kulturen des Klones A wurden von ihnen wiederum Zweige abgetrennt, die in mäßige Temperatur übertragen wurden; der Teilungsrhythmus wurde wiederum periodisch gemessen. Die Resultate der Beobachtungen sind in der Tabelle 5 angegeben.

Tabelle 5.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien vom Klone A nach 3 monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung u. Verlangsamung d. Teilungsrhythmus d. abgekühlten Kulturen beim Vergleich mit der Kontrolle |
|---|-------------------------------|-------------------|--|
| | Abgekühlte A 6/18 | Kontrolle A 26/18 | |
| 2 Tage | 2,28 | 1,94 | + 18,04% |
| 20 " | 1,94 | 1,45 | + 33,79% |
| 45 " | 1,47 | 1,39 | + 5,76% |
| 60 " | 1,69 | 1,58 | + 6,96% |
| 70 " | 2,05 | 1,78 | + 15,17% |
| 103 " | 1,82 | 1,67 | + 8,93% |
| 124 " | 1,84 | 2,03 | - 9,36% |
| 130 " | 0,69 | 0,86 | - 19,66% |

Aus den angeführten Angaben ist zu ersehen, daß bei der langdauernden Abkühlung der beschleunigte Teilungsrhythmus der der Abkühlung ausgesetzten Kulturen noch länger — bei ca. 180 vegetativen Generationen — erhalten bleibt. Weiterhin kann man eine Depression beobachten.

Die Prüfung des Teilungsrhythmus wurde auch nach 5 Monaten der Einwirkung der kalten Temperatur ausgeführt. Die Temperatur wurde in den zwei letzten Monaten bis auf 3° herabgesetzt. Angaben der Messungen am Teilungsrhythmus dieser Kultur werden in Tabelle 6 angeführt.

Aus den Angaben der Tabelle 6 ist zu ersehen, daß der erhöhte Teilungsrhythmus bei der Kultur, die während 5 Monate abgekühlt wurde, noch länger — bei mehr als 250 vegetativen Generationen —

Tabelle 6.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien nach 5 monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung der abgekühlten Kulturen beim Vergleich mit der Kontrolle |
|---|-------------------------------|----------------------|--|
| | Abgekühlte A 3/18 | Kontrolle A 26/18 | |
| 15 Tage | 1,83 | 1,64 | + 11,59% |
| 30 " | 1,96 | 1,84 | + 6,52% |
| 40 " | 2,14 | 2,05 | + 4,39% |
| 52 " | 1,25 | 1,09 | + 14,68% |
| 62 " | 2,00 | 1,63 | + 22,70% |
| 75 " | 1,05 | 0,80 | + 31,25% |
| 82 " | 1,46 | 1,37 | + 6,57% |
| 95 " | 1,50 | 1,47 | + 2,04% |
| 113 " | 1,92 | 1,66 | + 15,66% |
| 175 " | 1,49 | 1,45 | + 2,76% |

erhalten bleibt. Weitere periodische Prüfung des Teilungsrhythmus von Paramäcien gab stets Hinweise auf die Beschleunigung des Rhythmus der früheren kalten Kulturen bei ihrer Überführung in die Zimmertemperatur. Die Resultate wurden in den Tabellen 7 (7½ Monate Abkühlung), 8 (8½ Monate Abkühlung), 9 (15 Monate Abkühlung) und 10 (20 Monate Abkühlung) durchgeführt. Die Tabellen 8, 9 und 10 geben die Resultate der Versuche, die in ihrer Aufstellung etwas abgeändert wurden. Als Kontrolle des Teilungsrhythmus dienten bei früheren Versuchen Kulturen, die bei der Temperatur 26° (für Paramäcien optimale Temperatur) gehalten wurden. Weiterhin wurde bei den früheren Versuchen nach der Übertragung der abgekühlten Kulturen in die Zimmertemperatur auch die Kontrolle aus dem Thermostat in dieselbe Temperatur (17—21°), bei welcher die Prüfung des Teilungsrhythmus ausgeführt wurde, mit übertragen. Die Angaben, die bei solcher Versuchsaufstellung gewonnen wurden, konnte man nicht als zutreffend genug betrachten, um zu schließen, daß die Dauerstimulation des Teilungsrhythmus in Paramäcienkulturen durch langdauernde Kältewirkung erzeugt ist. Die Beschleunigung des Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen bei Anwesenheit der Kontrolle, deren Temperaturbedingungen sich auch veränderten, konnte nicht nur davon abhängen, daß der Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen beschleunigt wurde, sondern auch infolge der Verlangsamung der Teilung der Kontrollkulturen, dank ihrer Übertragung in etwas herabgesetzte Temperatur (von 26° in 17—20°). Bei Versuchen, deren Resultate in den Tabellen 8, 9 und 10 angeführt werden, dienten als Kontrolle die Kulturen, welche bei derselben Temperatur

gezüchtet wurden, bei welcher der Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen geprüft wurde.

Tabelle 7.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien nach 7 $\frac{1}{2}$ monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung der abgekühlten Kulturen |
|---|-------------------------------|----------------------|---|
| | Abgekühlte A 3/18 | Kontrolle A 28/18 | |
| 25 Tage | 1,04 | 0,42 | + 147,62% |
| 55 „ | 0,95 | 0,68 | + 39,70% |
| 75 „ | 1,28 | 1,25 | + 2,40% |

Tabelle 8.

Veränderungen des Teilungsrhythmus nach 8 $\frac{1}{2}$ monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung der abgekühlten Kulturen |
|---|-------------------------------|----------------------|---|
| | Abgekühlte A 3/18 | Kontrolle A 18/18 | |
| 2 Tage | 1,92 | 0,98 | + 95,92% |
| 96 „ | 1,73 | 1,38 | + 25,36% |

Tabelle 9.

Veränderungen des Teilungsrhythmus nach 15 monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung der abgekühlten Kulturen |
|---|-------------------------------|----------------------|---|
| | Abgekühlte A 3/18 | Kontrolle A 18/18 | |
| 2 Tage | 1,61 | 1,45 | + 11,03% |
| 8 „ | 1,38 | 1,26 | + 9,52% |
| 14 „ | 1,62 | 1,31 | + 23,67% |
| 16 „ | 1,44 | 1,30 | + 10,80% |
| 105 „ | 2,58 | 1,83 | + 40,96% |
| 180 „ | 1,62 | 1,47 | + 10,20% |

Tabelle 10.

Veränderungen des Teilungsrhythmus nach 20 monatlicher Abkühlung.

| Dauer des Aufenthaltes bei mäßiger Temperatur | Teilungsrhythmus der Kulturen | | Beschleunigung der abgekühlten Kulturen |
|---|-------------------------------|----------------------|---|
| | Abgekühlte A 3/18 | Kontrolle A 18/18 | |
| 8 Tage | 1,67 | 1,55 | + 7,75% |
| 14 „ | 1,50 | 1,35 | + 11,11% |
| 18 „ | 1,47 | 1,43 | + 2,86% |
| 24 „ | 2,53 | 1,73 | + 46,24% |

Besprechung der Ergebnisse.

Die angeführten Angaben stellen mit aller Klarheit die Tatsache fest, daß die dauernde Einwirkung der niedrigen und der hohen Temperaturen zu komplizierten Umstimmungen bei den Paramäcien führt, was sich derart ausdrückt, daß bei ihrer Überführung in die mäßige Temperatur diese Infusorien einen beim Vergleich mit der Kontrolle veränderten Teilungsrhythmus zeigen: langdauernde Abkühlung führt zu einem beschleunigten Teilungsrhythmus, langdauernder Aufenthalt bei erhöhter Temperatur verlangsamt die Teilung in Zimmertemperatur. Dabei haben sich diese Veränderungen, wenn man die Paramäcien wiederum unter die normalen Temperaturbedingungen setzt, während vieler Wochen und Monate, d. h. während vieler vegetativen Infusoriengenerationen aufbewahrt.

Gehen wir jetzt zur Behandlung der gewonnenen Angaben über, in welchen das Hauptgewicht auf Versuche mit Abkühlung gelegt wird, da Kulturen, die dem Einfluß der hohen Temperatur ausgesetzt waren, gewöhnlich recht bald ausstarben.

Vor allem erscheint die Frage, ob wir die Tatsache des Stimulierens der Teilung bei Infusorien durch langdauernde Einwirkung der Kälte als neu betrachten können?

In der Literatur finden wir in den Arbeiten von MIDDLETON (1918) und JOLLOS (1921) Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur auf Infusorien, wobei beide Autoren sich als Ziel setzten, erblich fixierte Veränderungen unter dem Einfluß des äußeren Milieus auszulösen. MIDDLETON züchtete zwei Zweige ein und desselben Klones von *Styloichia pustulata* bei kalter (6—9°) und warmer (28—30°) Temperatur; nach ihrer Übertragung in die Zimmertemperatur stellte er fest, daß nach dem Aufenthalt in verschiedenen Temperaturen binnen mehr als 40 Tagen die früher warmen sich langsamer vermehrten als die früher kalten. Obwohl MIDDLETON auf die große Sterblichkeit von *Styloichia*, die der höheren Temperatur ausgesetzt waren, hinweist und die Verlangsamung als Folge der schädlichen Einwirkung der hohen Temperatur erklärt, nennt er dennoch die von ihm erlangten Unterschiede in der Teilungsgeschwindigkeit zweier Temperaturzweige — erbliche Umwandlungen, die durch den Einfluß der erhöhten Temperatur hervorgerufen sind. Jedoch bei Feststellung der Unterschiede in der Vermehrungsgeschwindigkeit der früher kalten und früher warmen Kulturen spricht MIDDLETON nur von der Verlangsamung der Teilung der Kulturen, die durch Einwirkung der hohen Temperatur ausgelöst waren und spricht

nichts über die Beschleunigung der Vermehrung unter dem Einfluß der Kälte.

Als Ursache dieser Erscheinung soll man die nicht sehr genaue Methodik von MIDDLETON verantwortlich machen: er verglich die Vermehrungsgeschwindigkeit der zuvor bei höherer Temperatur gehaltenen Kulturen nur mit zuvor bei Kälte gehaltenen und nicht mit der Kontrolle; als solche müßte er die *Styloichia*-Kultur von demselben Klone nehmen, die jedoch unter dem Einfluß der mäßigen Temperatur stand. An der Hand seiner Kontrolle konnte MIDDLETON in keiner Weise in dem von ihm beobachteten Unterschied in der Teilungsfrequenz von *Styloichia* die depressive Nachwirkung der hohen Temperatur von der stimulierenden Wirkung der kalten differenzieren, was mir in meinen Versuchen mit *Paramaecium caudatum* gelungen ist.

MIDDLETONS Erklärungen seiner Resultate an der Hand der erblichen Umstimmungen sind nicht begründet: er konnte die Beständigkeit der bei *Styloichia* gewonnenen Veränderungen überhaupt nicht feststellen, da seine Kulturen nach einigen Monaten infolge des schädlichen Einflusses der hohen Temperatur zugrunde gingen. Gerade durch diese schädliche Einwirkung erklärt JOLLOS die Veränderung der Teilungsgeschwindigkeit der warmen Kulturen von MIDDLETON in Vergleich mit den kalten.

In den Versuchen von JOLLOS, in denen die Reaktion der Paramäcien auf die langdauernde Einwirkung verschiedener Temperaturen untersucht wurde, dienten als Indikatoren auf die Einwirkung folgende Merkmale: Widerstandsfähigkeit gegenüber giftiger arseniger Säure und gegenüber hoher Temperatur, Zelldimensionen und nur in einem kleinen Versuch die Teilungsgeschwindigkeit.

Während der ersten Tage nach der Übertragung der Paramäcienkulturen aus den hohen und niedrigen Temperaturen in die mäßige beobachtete JOLLOS *Endomixis*, und dadurch erklärt er alle Schwankungen in der Größe und in der Teilungsgeschwindigkeit der Paramäcien während der ersten Periode, deren Dauer nach JOLLOS ca. 6 -8 Wochen beträgt. Diese Periode hält JOLLOS für die Regulationsperiode und alle Veränderungen in Größe und Teilungsgeschwindigkeit für Regulationserscheinungen. Diese Veränderungen berührt JOLLOS in seiner Beschreibung der Dauermodifikationen nicht. Zu den Dauermodifikationen rechnet JOLLOS die von ihm in nur wenigen Klonen und bei einer sehr langen Einwirkung der veränderten Temperaturen (1 Jahr, 13 Monate und 2 $\frac{1}{2}$ Jahre) erzielten Veränderungen in der Widerstandsfähigkeit

gegenüber arseniger Säure, in Wärmeresistenz, Verminderung der *Paramaecium*-Dimensionen und im Klone h — der im Laufe von $2\frac{1}{2}$ Jahren unter dem Einfluß der Temperatur von $30-31^{\circ}$ gehalten war — eine Beschleunigung des Teilungsrhythmus (es sei bemerkt, daß dieser Klon eine gleichzeitige Erhöhung der Widerstandsfähigkeit auch gegenüber hoher Temperatur zeigte). Diese Veränderungen waren nicht erblich, da sie nach 3—6 Monaten wiederum verschwanden.

Demnach achtete JOLLOS bei seinen Versuchen mit dem Studium der Dauermodifikationen durch Einwirkung der Temperatur darauf, ob die Paramäcien in bezug auf die Größe und auf die Teilungsgeschwindigkeit sich veränderten, nicht bald nach der Übertragung unter die normalen Bedingungen, wie er bei allen seinen Versuchen mit der Einwirkung von arseniger Säure und Calcium machte, sondern erst nach 8 Wochen. Er erklärte dies, wie oben bereits erwähnt wurde, damit, daß der scharfe Temperaturwechsel *Endomixis* hervorrufe, begleitet von Regulationsprozessen, die sich in der Teilungsgeschwindigkeit zeigten. Warum aber hält es JOLLOS für möglich, in denselben Klonen mit *Endomixis* die Prüfung der Paramäcien in bezug auf ihre Resistenz gegenüber dem Gift und Wärme vorzunehmen? Die tiefgehenden physiologischen Umstimmungen, von denen die *Endomixis* unbedingt begleitet werden sollte und welche den Teilungsrhythmus abänderten, müßten sich doch auch am Resistenz der Paramäcien gegenüber schädlichen Einflüssen abspiegeln.

Folgende Erklärung scheint mir sehr wahrscheinlich. In allen seinen Versuchen mit Dauermodifikationen hatte es JOLLOS mit derartigen Modifikationen zu tun, die nach dem Fortfalle der induzierenden Einflüsse über Hunderte von Teilungsfolgen in derselben Form erhalten wurden, in welcher sie bei direkter Einwirkung der Faktoren erscheinen: z. B. der verlangsamte Teilungsrhythmus unter dem Einfluß des Calciums wird auch unter den normalen Bedingungen erhalten; dasselbe mit Gewöhnungen der Paramäcien an arsenige Säure und an höhere Temperatur. In seinen Temperaturversuchen aber stieß JOLLOS auf eine Erscheinung, bei welcher nach der Ausschaltung der Einwirkung der veränderten Temperatur die Abänderungen in Größe und Teilungsrhythmus ganz entgegengesetzt den Abänderungen unter direkter Einwirkung dieses Faktors waren. JOLLOS entschied sich nicht auch diese Abänderungen als Dauermodifikationen zu rechnen und erklärte sie als Folge der beobachteten *Endomixis*.

Man kann jedoch auch die Annahme machen, daß die *Endomixis* in den Versuchen von JOLLOS dermaßen physiologische Prozesse in der Zelle verletzte, daß die Angaben aus seinen Versuchen ganz anders als die meinen sind. Es ist zu bedauern, daß JOLLOS diese Angaben nicht anführt, sondern sich bloß mit der Bemerkung begnügt, daß sie von der Norm abweichen.

Wir finden also in der Literatur keinen Hinweis auf die Möglichkeit, die Vermehrungsgeschwindigkeit der Infusorien durch Kälteeinwirkung zu stimulieren.

Wie sollen wir nun die bei unseren Paramäcienkulturen durch langdauernde Einwirkung der Kälte erhaltene Abänderungen betrachten?

Über den erblichen Charakter dieser Veränderungen ist natürlich keine Rede.

Auf Grund der Arbeiten der letzten Zeit, hauptsächlich der amerikanischen Schule von JENNINGS (SONNEBORN and LYNCH (1934), RAFFEL (1932) u. a.) sowie der früheren Arbeit von PASCHER (1916) können wir behaupten, daß die Gesetze der Vererbung, aufgestellt für höhere Tiere und Pflanzen, im allgemeinen sich auch auf die Protozoen ausdehnen lassen. Folglich können wir nicht von Generationen bei der vegetativen Vermehrung der Protozoen in dem Sinne, in welchem wir diesen Begriff bei Bezeichnung der geschlechtlichen Vermehrung der Metazoen gebrauchen, sprechen.

Die ganze Gesamtheit der vegetativen Teilungsfolgen der Infusorien — von Konjugation zu Konjugation — entspricht von genetischem Standpunkte nur einer sexuellen Generation der höheren Tiere und Pflanzen. Demnach können wir nur solche Abänderungen bei den Protozoen als erbliche rechnen, welche nicht nur bei vegetativer Vermehrung, sondern auch nach der Konjugation erhalten bleiben (oder in einigen Fällen nach einer Reihe von Konjugationen).

In unseren Versuchen klingen die Abänderungen im Teilungsrhythmus bei *Paramecium caudatum*, welche durch dauernde Einwirkungen der Kälte und der Hitze ausgelöst waren, schon bei rein vegetativer Vermehrung, ohne Konjugation ab. Demnach kann die Frage über den erblichen Charakter dieser Abänderungen nicht gestellt werden. Sie sind offenbar vom Modifikationscharakter.

Jedoch erlaubt es die Erhaltung dieser Variationen in vielen vegetativen Generationen nicht, sie als einfache Modifikationen anzusehen.

Könnte man sie als einfache Nachwirkungen der kalten Temperatur ansehen, indem man so diejenigen Variationen, die mit den

Wirkung der verschiedenen Abkühlungs-
Veränderung des Teilungsrhythmus bei

| Dauer des Abkühlens | 24 Stunden | 48 Stunden | | 96 Stunden | |
|---------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | 1. Versuch | 2. Versuch | 1. Versuch | 2. Versuch |
| Teilungsrhythmus | | | | | |
| Abgekühlte Kulturen | 1,63 | 1,94 | 1,46 | 2,07 | 0,73 |
| Kontrolle | 1,92 | 2,07 | 1,65 | 1,82 | 0,65 |
| Nachwirkung in % | — 15,14 | — 14,49 | — 13,00 | + 13,74 | + 15,76 |

Regulationsanpassungen des Organismus an Temperaturwechsel verbunden sind, nennt?

Zwecks Lösung dieser Frage wurde eine Reihe von Versuchen angestellt, die das Ziel hatten aufzuklären, wie Paramäcien auf die Veränderung der Temperatur in Abhängigkeit von der Dauer des Abkühlens reagieren.

Die Versuche mit kurzdauernder, aber immer anwachsender Abkühlungsdauer.

Nach der Abkühlung der Paramäcien bei Temperatur von 3° (in anderen Fällen mit solcher von 6—7°), welche auch mit individuellen Kulturen vorgenommen wurde, wurden die Infusorien in Zimmertemperatur übertragen, bei welcher der Teilungsrhythmus geprüft wurde. Angaben, die den Mittelwert aus den Teilungen für die ersten 5 Tage nach der Abkühlung darstellen, sind in Tabelle 11 angeführt.

Aus der Tabelle 11 ist zu ersehen, daß eine kurzdauernde Abkühlung: 24—48 Stunden — eine Depression des Teilungsrhythmus beim Vergleich mit der Kontrolle mit sich führt. Abkühlung binnen 96 Stunden gibt nach der Zurückversetzung in die mäßige Temperatur einen etwas beschleunigten Teilungsrhythmus. Eine noch größere Beschleunigung desselben während der ersten 5 Tage gibt die Abkühlung binnen 120 Stunden (30—50 Proz.). Weitere Abkühlung im Laufe von 144, 168, 192 und 210 Stunden löst immer eine Beschleunigung während der ersten 5 Tage aus.

In einer Reihe darauffolgender Versuche wurde der Teilungsrhythmus in den weiteren Tagen des Aufenthaltes der abgekühlten Kulturen in der mäßigen Temperatur verfolgt. Es waren zwei verschiedene Ausgangsperioden der Abkühlung: eine kurzdauernde Ab-

belle 11.

dauer von *Paramecium caudatum* auf die der Überführung in die mäßige Temperatur.

| 120 Stunden | | 144 Stunden | 168 Stunden | 192 Stunden | 210 Stunden |
|-------------|---------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| 1. | 2. | | | | |
| Versuch | | | | | |
| 1,96 | 1,64 | 2,19 | 1,43 | 2,92 | 1,84 |
| 1,50 | 1,16 | 1,71 | 1,28 | 1,71 | 1,16 |
| + 30,67 | + 50,00 | + 28,7 | + 11,71 | + 28,66 | + 50,86 |

kühlung (48 Stunden), die eine Depression der Teilung in den ersten 5 Tagen in der mäßigen Temperatur mit sich brachte und die Periode einer längeren Abkühlung (168 Stunden), die die Beschleunigung der Teilung in derselben Periode ergab.

Resultate der Versuche sind in Tabelle 12 zusammengebracht.

Tabelle 12.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien mit differenter Abkühlungsdauer — während mehrerer 5 Tage.

| Dauer der Abkühlung | 48stündige Abkühlung | | | | 168stündige Abkühlung | | |
|---------------------|----------------------|--------|---------|---------|-----------------------|--------|---------|
| | erste | zweite | dritte | vierte | erste | zweite | dritte |
| Teilungsrhythmus | Fünf Tage | | | | Fünf Tage | | |
| Abgekühlte Kulturen | 1,46 | 1,31 | 1,35 | 2,41 | 1,43 | 1,61 | 0,96 |
| Kontrolle | 1,65 | 1,22 | 1,91 | 1,94 | 1,28 | 1,71 | 1,38 |
| Nachwirkung in % | — 13 | + 7,38 | — 41,48 | — 19,92 | + 11,72 | — 5,85 | — 30,77 |

Indem man also den Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen weiter als im Laufe der ersten 5 Tage verfolgt, wird man gewahr, daß 1. Kulturen, die nicht mehr als 48 Stunden abgekühlt waren und die während der ersten 5 Tage eine Herabsetzung des Teilungsrhythmus ergaben, eine Tendenz zur Herabsetzung derselben auch während darauffolgender Tage, mit geringen Perioden von etwaiger Beschleunigung hatten; 2. Kulturen, die während einer längeren Periode (168 Stunden) abgekühlt waren, und die eine Beschleunigung des Rhythmus in den ersten 5 Tagen zeigten, geben darauf eine Depression im Teilungsrhythmus.

Es war interessant bis ins Detail die Nachwirkung der kalten Temperatur während der ersten Tage nach der Übertragung in die

mäßige Temperatur in Abhängigkeit von verschiedener Dauer der Abkühlung zu verfolgen. Auf der Tabelle 13 ist die Nachwirkung des Abkühlens nach je 24 Stunden dargestellt.

Tabelle 13.

Veränderungen des Teilungsrhythmus der Paramäcien (während der ersten 5 Tage) in Abhängigkeit von der Dauer der Abkühlung.

| Zeit bei mäßiger Temperatur | Nachwirkung der Abkühlung in % | | | | | |
|-----------------------------|--------------------------------|-------------|-------------|--------------|--------------|--------------|
| | 24-stündige | 48-stündige | 96-stündige | 120-stündige | 168-stündige | 210-stündige |
| 1. Tag | -47,55 | + 5,45 | + 65,89 | + 57 | + 86,0 | + 50 |
| 2. " | 0 | - 8,26 | - 9,33 | - 1,12 | + 22,22 | + 33 |
| 3. " | -14,34 | -21,50 | + 16,02 | + 17,5 | + 8,45 | - 63,85 |
| 4. " | — | — | — | — | — | — |
| 5. " | -11,11 | -40,22 | + 3,32 | + 3,33 | - 12,28 | + 1,75 |
| 6. " | — | — | — | — | - 23,72 | + 29,97 |
| 7. " | — | — | — | — | - 4,89 | + 29,71 |
| 8. " | — | — | — | — | + 6,74 | — |
| 9. " | — | — | — | — | + 19,59 | — |
| 10. " | — | — | — | — | - 7,15 | - 38,49 |

Wenn man die Veränderungen im Teilungsrhythmus, der abgekühlten Paramäcien als Summe von Depressionen und Stimulationen während der ersten 5 Tage (in Proz.) im Vergleich mit der Kontrolle bezeichnet, so bekommt man folgende anwachsende Reihenfolge der Zahlen.

Tabelle 14.

| Dauer der Abkühlung | 24 Stunden | 48 Stunden | 96 Stunden | 120 Stunden | 168 Stunden | 210 Stunden |
|---------------------|------------|------------|------------|-------------|-------------|-------------|
| Nachwirkung in % | - 73 | - 64,53 | + 18,97 | + 19,17 | + 104,30 | + 194,15 |

Die Ergebnisse unserer letzten Versuche, die auf den Tabellen 11 bis 14 dargestellt sind, erlauben uns etwas tiefer in die inneren Umstimmungen der Zelle, welche durch langdauernde Einwirkung der niederen Temperatur erzielt wurden, einzudringen.

Die Abkühlung der Paramäcien binnen 24 Stunden mit darauffolgender Übertragung in die mäßige Temperatur führt die Zelle zu einem depressiven Zustande, welcher sich in der Verlangsamung des Teilungsrhythmus im Laufe einiger Tage kundgibt.

Nach 48stündiger Abkühlung führt die Übertragung in die mäßige Temperatur während des ersten Tages zu einer sehr schwachen

Stimulation der Teilung, die in den darauffolgenden Tagen von einer noch tieferen Depression als im ersten Falle begleitet wird. 96stündige Abkühlung führt jedoch während des Aufenthaltes am ersten Tage in der mäßigen Temperatur zu einer starken Stimulation der Teilung, die am nächsten Tage fällt, jedoch während der darauffolgenden 3—4 Tage, obwohl etwas geschwächt, erhalten bleibt. Ein sehr ähnliches Bild der Stimulation wurde bei Abkühlung der Kulturen binnen 120 Stunden erlangt. Paramäcienkulturen, abgekühlt während 168 Stunden, geben ein großes Anwachsen des Teilungsrhythmus bei Übertragung in die mäßige Temperatur. Jedoch beim Verfolgen des Teilungsrhythmus dieser Kulturen während 2 Wochen ist es festzustellen gelungen, daß sogar am 5. Tage an Stelle der Stimulation die Depression einsetzt, die während 3 Tage dauert, wobei späterhin eine unregelmäßige Aufeinanderfolge der Beschleunigung und der Verlangsamung des Rhythmus beobachtet wird. Abkühlung während 210 Stunden gibt ein mehr stabiles Bild in der Erhöhung des Teilungsrhythmus in normaler Temperatur.

Nach der Analyse der Veränderung des Charakters des Reagierens von *Paramaecium caudatum* bei Überführung aus der niedrigen Temperatur (3—6°) in die höhere (18—20°) in Abhängigkeit von der Dauer der Abkühlung, können wir folgende Vermutungen aussprechen: scharfer Temperaturwechsel: Abkühlung, darauf Zurückversetzung in eine höhere Temperatur, lösen in der Zelle tiefgreifende Störungen der Lebensfunktionen aus, welche sich in der Verlangsamung des Teilungsrhythmus kundgeben. Jedoch mehr dauernde Abkühlung führt sehr allmählich zu den tiefen Umstimmungen in der Zelle, und leitet dieselbe in einen neuen Zustand über, der sich bei Übertragung der Kulturen in eine Temperatur von 18—20° derart ausdrückt, daß die Reaktion der Kulturen auf diese Temperatur im Vergleich mit der Reaktion ihrer Schwestern, die der Kälte nicht unterlagen, different ist: ihr Teilungsrhythmus ist bedeutend beschleunigt.

Die angeführten Angaben erlauben uns, die ungünstige Nachwirkung des schroffen Wechsels der Temperatur, die bei der Abkühlung binnen 1—2 Tage beobachtet wurde, von jenen Veränderungen zu trennen, die erst allmählich bei immer mehr dauernder Abkühlung anwachsen; sie haben einen ganz entgegengesetzten Charakter als die Veränderungen bei kurzdauernder Abkühlung und bei sehr lange dauernder Einwirkung der Kälte auch nach Fortfall dieser Einwirkung in Hunderten von vegetativen Generationen erhalten bleiben. Mit anderen Worten, wir beobachten hier das, was

JOLLOS (1921) und HÄMMERLING (1929) gerade als besonders eigentümlich für die Dauermodifikationen betrachten: eine nicht plötzliche Entstehung neuer Eigentümlichkeiten, sondern ihr erst allmähliches Anwachsen.

Als eine weitere Eigentümlichkeit der Dauermodifikationen halten JOLLOS und HÄMMERLING die Fähigkeit der veränderten Organismen sich bei schroffem Wechsel der Außenbedingungen der Norm anzunähern. In den Versuchen von JOLLOS trug schroffer Wechsel der Nahrungsbedingungen des Milieus und der Temperatur zur schnellen Rückkehr der Paramäcien zur Norm bei.

In unseren Versuchen, die unten beschrieben werden, wurden *Paramaecium caudatum*-Kulturen, die unter verschiedenem Temperatureinfluß gehalten waren und die einen veränderten Teilungsrhythmus hatten, einem scharfen Wechsel von Nahrungsverhältnissen und Milieu, ausgesetzt.

In anderen Versuchen wurden sie mit Röntgenstrahlen bestrahlt.

Die Versuche mit Wechsel der Nahrungsverhältnisse.

Von der Paramäcienkultur IX 3/18, die unter dem Einfluß der niedrigen Temperatur binnen 15 Monate sich befand, und die wie alle Paramäcien in unseren Versuchen in der Lösung von BENECKE mit getöteten Hefen als Nahrung gehalten wurde, wurde eine Kultur ausgeschieden, deren Individuen wir eine gewisse Periode auf der filtrierten und gekochten Heuinfusion bei mittlerer Temperatur kultiviert haben. Als Nahrung wurden durch Kochen getötete *Bacterium coli* hinzugefügt.

Nach einigen Tagen wurde der Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen gemessen: derjenigen, die im früheren Medium blieben (in BENECKE-Lösung), derjenigen, die einige Tage im Heuinfusion kultiviert wurden und auch der Kontrolle (in BENECKE-Lösung), die der Abkühlung nicht unterlag. Die Angaben sind auf der Tabelle 15 dargestellt.

Tabelle 15.

Veränderung des Teilungsrhythmus bei Wechsel des Milieus und der Nahrungsbedingungen.

| Benennung der Kultur | Teilungsrhythmus bei 20° Temperatur |
|--|-------------------------------------|
| Abgekühlte { IX 3/18 in Beneckelösung + Hefe IX 3/18 in Heuinfusion + Bakterien II 18/18 Kontrolle | 2,58 2,36 1,83 |

Wie aus der Tabelle 15 zu ersehen ist, haben die Veränderungen im Milieu und in der Nahrung bei Paramäcien mit beschleunigten Teilungsrhythmus zu seiner Herabsetzung gebracht, was sie den Paramäcien der nicht abgekühlten Kulturen etwas annäherte.

Mehr demonstrativ sind Versuche mit den röntgenisierten Kulturen, die vordem der dauernden Einwirkung der niedrigen (6°) und hohen (32°) Temperatur unterworfen waren.

Die Versuche mit Röntgenstrahlen.

Versuch I. Den 9. Mai 1933 wurden Kulturen des Klones C, die während einer ziemlich langen Periode (ca. $4\frac{1}{2}$ Monate) bei verschiedener Temperatur (6° , 25° und 32°) gehalten wurden, und die einige Tage vor der Röntgenbestrahlung in Zimmertemperatur überführt wurden, wurden mit einer Dose von 6000 r bestrahlt, welche, wie eigene Versuche und Angaben aus der Literatur zeigen, für die Paramäcien physiologisch wenig empfindlich ist.

Beleuchtungsbedingungen: Apparat Stabiliwolt, Brennweite 20cm, 175 kl. Watt, 4 Milliampere. Die Bestrahlung der Paramäcien wurde in Salznäpfchen durch einen Aluminiumfilter, Dicke von 1 mm, ausgeführt. Dauer der Bestrahlung: 22 Min. 36 Sek.

Nach der Röntgenbestrahlung wurde der Teilungsrhythmus in individuellen Kulturen aller bestrahlten Paramäcien und parallel ihrer nicht röntgenisierten Schwester während 9 Tage verfolgt.

Tabelle 16.

Veränderungen des Teilungsrhythmus verschiedener Temperaturkulturen von Paramäcien des Klones C unter dem Einfluß der Röntgenstrahlen.

| Benennung der Kultur | Teilungsrhythmus (Dose 6000 r) | | | |
|----------------------------------|--------------------------------|-----------------|-------------------------|---|
| | Abgekühlte Kulturen 6/20 | Kontrolle 25/20 | Erwärmte Kulturen 32/20 | |
| Vermerk über die Röntgenisierung | | | | |
| Nicht röntgenisierte | 1,19 | 1,17 | 0,76 | Mittelwert aus 6 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 0,77 | 1,13 | 0,93 | |
| Effekt der Bestrahlung | — 36,14% | — 3,41% | + 22,37% | |
| Nicht röntgenisierte | 1,99 | 1,60 | 1,08 | Mittelwert aus 9 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 0,64 | 1,48 | 1,19 | |
| Effekt der Bestrahlung | — 67,34% | — 7,5% | + 10,15% | |

Wie aus der Tabelle 16 zu ersehen ist, hat die Bestrahlung eine ganz verschiedene Reaktion in den Paramäcien-Kulturen, je nach den Veränderungen, die durch die differente Temperatur-

einwirkung hervorgerufen waren: in Kulturen, die unter einer langdauernden Abkühlung standen und die einen erhöhten Teilungsrhythmus unter der normalen Temperatur erwarben, rief die Röntgenbestrahlung eine Erniedrigung des Teilungsrhythmus hervor — auf 36,14 Proz. in der ersten Periode nach der Bestrahlung und auf 67,34 Proz. in 9 Tagen nach der Bestrahlung. In Kulturen, die unter dem Einfluß der hohen Temperatur standen, und die infolge dieses Einflusses einen erniedrigten Teilungsrhythmus in der mäßigen Temperatur besaßen, führte die Röntgenbestrahlung zu einem entgegengesetzten Effekte zur Erhöhung des Teilungsrhythmus auf 22,37 Proz. in den ersten 6 Tagen nach der Bestrahlung und auf 10,15 Proz. im Mittel für 9 Tage nach der Bestrahlung. In Kulturen, in denen sich die Temperaturbedingungen wenig veränderten, wirkte die Röntgenbestrahlung nur schwach auf den Teilungsrhythmus.

Ein gleicher Versuch wurde auch mit dem Klone A wiederholt.

Versuch II. Den 8. Mai 1934 wurden zwei Temperaturkulturen von *Paramaecium caudatum* des Klones A röntgenisiert. Der erste Kultur war ca. 8 Monate unter einer niedrigen Temperatur (6°) und die zweite unterlag einige Wochen einer hohen Temperatur (32°). Es wurden zwei Versuchsserien angestellt. In der ersten Serie war die Bestrahlungsdose — 7000 r — nahe der, welche die Kulturen des Klones C bekommen haben. In der zweiten Versuchsserie war die Bestrahlung eine etwas langdauernde: binnen 3 Stunden mit 3 geringen Intervallen 3—5 Minuten. Die Dose, die die Paramäcien dieser Serie bekamen war 27 000 r gleich. Die Bedingungen der Beleuchtung: Apparat, Brennweite, Stromstärke, Filter waren dieselben wie beim ersten Versuch mit dem Klone C. Der Unterschied zwischen den Versuchen bestand nur in den Temperaturbedingungen bei der Bestrahlung: beim zweiten Versuch war die Temperatur bedeutend höher. Nach der Bestrahlung war der Teilungsrhythmus von *Paramaecium* binnen 10 Tage geprüft. Die bei diesem Versuch gewonnenen Angaben sind in den Tabellen 17 und 18 angeführt.

Beide Serienversuche mit der Röntgenbestrahlung der Kulturen des Klones A gaben dasselbe Bild der ungleichen Einwirkung der Röntgenstrahlen auf Paramäcien mit verschiedener Temperaturvorgeschichte: der beschleunigte Teilungsrhythmus der abgekühlten Kulturen fällt nach der Bestrahlung mit der Dose von 7000 r auf 50,24 Proz. beim Vergleich mit der nicht bestrahlten Kultur während der ersten fünf Tage nach der Röntgen-

Tabelle 17.

Veränderung des Teilungsrhythmus verschiedener Temperaturkulturen von Paramecien des Klonen A nach der Bestrahlung mit der Dose von 7000 r.

| Benennung der Kultur | Teilungsrhythmus (Dose 7000 r) | | |
|----------------------------------|--------------------------------|-----------------------|--|
| | Abgekühlte Kultur 6/20 | Erwärmte Kultur 32/20 | |
| Vermerk über die Röntgenisierung | | | |
| Nicht röntgenisierte | 2,03 | 1,22 | Mittelwert aus 6 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 1,01 | 1,54 | |
| Effekt der Bestrahlung | — 50,24% | + 26,13% | |
| Nicht röntgenisierte | 1,57 | 1,36 | Mittelwert aus 10 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 0,76 | 1,55 | |
| Effekt der Bestrahlung | — 51,59% | + 13,97% | |

Tabelle 18.

Veränderung des Teilungsrhythmus verschiedener Temperaturkulturen von Paramecien des Klonen A nach der Bestrahlung mit der Dose von 27 000 r.

| Benennung der Kultur | Teilungsrhythmus (Dose 27 000 r) | | |
|----------------------------------|----------------------------------|--|--|
| | Abgekühlte Kultur 6/20 | Erwärmte Kultur 32/20 | |
| Vermerk über die Röntgenisierung | | | |
| Nicht röntgenisierte | 2,03 | 0,99 | Mittelwert aus 6 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 1,31 | 1,29 | |
| Effekt der Bestrahlung | — 35,46% | + 23,25% | |
| Nicht röntgenisierte | 1,57 | Bestrahlte Kulturen gingen nach 7 Tagen zugrunde | Mittelwert aus 11 Tagen nach der Bestrahlung |
| Röntgenisierte | 1,20 | | |
| Effekt der Bestrahlung | — 23,57% | | |

bestrahlung und auf 51,59 Proz. während 10 Tagen nach derselben. Der verlangsamte Teilungsrhythmus der Kulturen, die der Erwärmung unterlagen, stieg auf 26,23 Proz. während der ersten fünf Tage nach der Röntgenbestrahlung und auf 13,97 Proz. während 10 Tage nach derselben.

In Versuchen mit der Bestrahlungsdose von 27 000 r, ergaben abgekühlte Kulturen mit dem beschleunigten Teilungsrhythmus eine Verzögerung auf 35,46 Proz. nach der Bestrahlung während der 5 Tage und auf 23,57 Proz. für 10 Beobachtungstage. Kulturen, die der Einwirkung hoher Temperatur unterlagen, gaben in dieser Versuchsserie eine

Beschleunigung auf 23,25 Proz. im Vergleich mit der Kontrolle für die ersten 5 Tage nach der Bestrahlung.

Die beschriebenen Versuche mit Röntgenbestrahlung unserer Paramäcienkulturen geben uns eine positive Antwort auf die Frage, ob man durch Einwirkung des schroff veränderten äußeren Milieus die dauernd erhaltene Modifikationen von *Paramaecium caudatum* schwächen und dadurch zur Norm annähern kann.

Die Analyse unserer Ergebnisse läßt also feststellen, daß die Veränderungen im Teilungsrhythmus, die durch langdauernde Kälteeinwirkung auf die Paramäcienkulturen entstanden, sich durch folgende charakteristische Eigentümlichkeiten auszeichnen:

1. Nach Fortfall der Kälteeinwirkung verschwindet die erworbene Abänderung des Teilungsrhythmus von Paramäciën nicht, sondern sie bleibt über Hunderte von vegetativen Generationen erhalten.

2. Der beschleunigte Teilungsrhythmus entsteht nicht plötzlich nach der Zurückversetzung in die mittlere Temperatur, sondern folgt nach einer gewissen Periode von Depression (die als Resultat der sich in der Zelle abspielenden Anpassungsprozesse ausgewertet sein kann); die Beschleunigung, die zunächst durch einige Etappen verläuft, wächst dann allmählich an um endlich in eine dauernd und stabil erhaltene Abänderung des Teilungsrhythmus von Paramäciën überzugehen.

3. Durch schroffen Wechsel der Nahrungsbedingungen und des Chemismus vom Milieu wie auch durch Einwirkung von Röntgenstrahlen werden die abgeänderten Paramäcienkulturen in solchen Zustand übergeführt, bei welchem sie sich ihrem Teilungsrhythmus nach den normalen Kontrollkulturen näherten.

Da JOLLOS und HÄMMERLING, die sich mit dem Problem der Dauermodifikationen besonders eingehend befaßten, die oben beschriebenen Eigentümlichkeiten gerade als charakteristische Züge der Dauermodifikationen betrachten, halte auch ich es für möglich, die in meinen Versuchen erlangten Modifikationen von *Paramaecium caudatum* als Dauermodifikationen zu nennen.

Um in das Wesen dieser Modifikationen tiefer eindringen zu können und diejenigen Umwandlungen zu verstehen, die im Zellmetabolismus bei der langdauernden Abkühlung der Zelle einerseits und dem langdauernden Erwärmen derselben andererseits vorgehen, ist eine große experimentelle Arbeit zum Studium der Physiologie der Zelle, die noch so wenig erforscht ist, notwendig.

Versuche mit dem Studium des allmählich anwachsenden Teilungsrhythmus (bei stets anwachsenden Abkühlungsdauer), sowie Versuche mit dem entgegengesetzten Effekt, erhalten bei Röntgenbestrahlung der abgekühlten Kulturen mit dem beschleunigten und der erwärmten mit dem verlangsamten Rhythmus — klären nur zum Teil diejenigen inneren komplizierten und rätselhaften Prozesse, die sich dabei in der Zelle abspielen.

Die Arbeit in dieser Richtung ist nun begonnen.

Zusammenfassung.

1. Die genotypisch einheitliche Kulturen von *Paramecium caudatum* waren der langdauernden Einwirkung differenter Temperaturen — niedriger (3° und 6°), mäßiger ($17-20^{\circ}$ und 26°) und hoher ($30-32^{\circ}$) — ausgesetzt. Die Versuche waren mit individuellen Kulturen, welche in alltäglich erneuerter BENECKE-Lösung mit bestimmter Konzentrationen von Hefen als Nahrung gezüchtet waren, angestellt.

2. Nachdem die differenten thermischen Kulturen aus Kälte und Hitze in ein- und dieselbe mittlere Temperatur zurückversetzt wurden, zeigte es sich, daß der Teilungsrhythmus der abgekühlten Paramäcien bedeutend beschleunigt und derjenigen von Hitze zurückversetzten bedeutend verlangsamt war, im Vergleich mit ihren Schwestern, die als Kontrolle in mittlerer Temperatur blieben.

3. Das Studium des Teilungsrhythmus von Paramäcien, die zuvor der langdauernden Einwirkung von differenter Temperaturen ausgesetzt waren, zeigte, daß die gewonnenen Abänderungen binnen vieler Wochen über manche vegetative Generationen erhalten bleiben. Nach einer bestimmten Zeitdauer aber klingen diese Abänderungen des Teilungsrhythmus bei rein vegetativer Vermehrung ab.

4. Die Analyse der Ergebnisse unserer Versuche führt uns zu folgenden Schlüssen: 1. Die oben genannte auf eine Reihe von vegetativen Generationen übergehenden Abänderungen können nicht als erbliche erfaßt werden, denn vom genetischen Standpunkte kann man die vegetative Generationen von Protozoen mit sexuellen Generationen höherer Tieren und Pflanzen nicht gleichsetzen; 2. Die Erhaltung der erworbenen Abänderungen im Teilungsrhythmus — auch nach Ausschaltung der sie induzierenden Einwirkungen — erlaubt uns nicht, solche Umstimmungen als einfache Modifikationen zu erfassen.

5. Um die Frage aufzuklären, ob man die gewonnene Umstimmungen der Paramäcien nicht als Folge einfacher Temperaturnachwirkung (die durch schroffen Wechsel der Temperatur ausgelöst

sein könnten) erklären kann, wurde eine Reihe von Experimenten bei kurzdauernder Abkühlung angestellt.

Die Angaben dieser Versuche zeigten folgendes: 1. Bei Abkühlung binnen 1—2 Tagen, kann man eine Depression im Teilungsrhythmus, nach der Zurückversetzung in mittlere Temperatur bei der Abkühlung — aber während mehr als 2 Tage — eine Stimulation desselben feststellen, wenn man den Teilungsrhythmus als Mittelwert von Teilungen binnen der ersten 5 Tage ausdrückt; 2. In den darauffolgenden 5 Tagen wurde Depression erhalten nicht nur an Paramäcien, welche 2 tägiger Abkühlung ausgesetzt waren, sondern auch an 7 Tage abgekühlten Paramäcien mit Stimulationseffekt in den ersten 5 Tagen; 3. Wenn man den Teilungsrhythmus nicht als den Mittelwert für 5 Tage, sondern dieselbe für jeden Tag ausdrückt, läßt sich eine Reihe von Zahlen erhalten, die folgendes aufzustellen erlauben: Die Depression der Paramäcienteilung, die nach eintägiger Abkühlung in mittlerer Temperatur beobachtet wird, vermindert sich sehr nach 2 tägiger Abkühlung und geht dann in Stimulation der Teilung über; diese wächst allmählich mit Verlängerung der Abkühlungsdauer.

6. Aus den oben genannten Ergebnissen muß folgendes geschlossen werden:

a) Die durch kurzdauernder Abkühlung ausgelöste Abänderungen im Teilungsrhythmus, welche man als Folge von Temperaturnachwirkung erfassen kann, haben ganz entgegengesetzten Charakter als die Umstimmungen, die durch langdauernde Einwirkung von niedriger Temperatur induziert wurden.

b) Diese binnen mehrere Wochen durch Kälteeinwirkung ausgelöste Umstimmungen entstehen nicht plötzlich, sondern nur allmählich.

Folglich dürfen die letzten nicht als Temperaturnachwirkungen aufgefaßt werden.

7. Bei Versetzung der zuvor dauernd abgekühlten Kulturen aus der Beneckelösung + Hefe in Heuinfusion + *Bacterium coli* reagieren Paramäcien auf diesen Wechsel des Milieus und der Nahrungsbedingungen durch Verlangsamung ihres beschleunigten Teilungsrhythmus, was diese abgekühlte Kulturen an ihre nicht abgekühlten Kontrolle näherte.

8. In Experimenten mit Röntgenbestrahlung der zuvor dauernd abgekühlten Kulturen ergab sich, daß der beschleunigte Teilungsrhythmus dieser Paramäcien nach der Bestrahlung bedeutend verlangsamt wurde; die Kulturen aber mit durch dauernde Wärme-

einwirkung verlangsamten Teilungsrhythmus reagierten auf die Röntgenbestrahlung mit Steigerung ihrer Teilung. In beiden Fällen näherte die Röntgenbestrahlung unsere thermischen Paramäcienmodifikationen an ihre Norm.

9. Bei Behandlung der Umstimmungen, die sie als Dauermodifikationen bezeichnen, stellen JOLLOS und HÄMMERLING folgende Eigentümlichkeiten als charakteristische Züge derselben auf:

1. Die Erhaltung der Umstimmungen bei vegetativer Vermehrung.

2. Nicht eine plötzliche Entstehung der Abänderungen, sondern eine allmähliche mit Steigerung von der Einwirkungsdauer anwachsende.

3. Beschleunigung des Abklingens der Umstimmungen durch schroffen Wechsel der Außenbedingungen.

Da die Abänderungen im Teilungsrhythmus in unseren Experimenten gerade durch dieselben Eigentümlichkeiten sich charakterisieren, wurden sie als Dauermodifikationen bezeichnet.

Schluß.

Zum Schluß einige Worte über die Zweckmäßigkeit des Gebrauches des Begriffes „Dauermodifikation“.

1932 erschien die Arbeit von D. RAFFEL (1932), der auf Grund seiner Versuche mit *Paramaecium aurelia* zum Schluß kam, daß die durch Genmutation hervorgerufene erbliche Veränderung in sehr hohem Grade *Paramaecium aurelia* und folglich auch anderen Protozoen eigen ist. Aus diesem Grunde hält er es für möglich, die Erscheinungen der Veränderung, beobachtet von verschiedenen Autoren zu verschiedener Zeit, auf die Erscheinungen der Mutationsvariabilität zurückzuführen. Für Mutationen und ihre darauffolgende Selektion hält RAFFEL auch die Veränderungen, welche von JOLLOS als Dauermodifikationen beschrieben sind. Ich werde nicht darauf eingehen, wie grundlos diese Negation der Dauermodifikationen von RAFFEL ist, sowie seine Erklärung durch Mutationen der von JOLLOS beobachteten Erscheinungen. Das hat JOLLOS ganz überzeugend in seiner Arbeit 1934 getan.

Ich möchte nur erwähnen, ob es begründet sei, das Vorhandensein von Dauermodifikation, als Veränderungen, die sich von der genetischen Variabilität und von der einfachen Modifikation unterscheidet, überhaupt abzulehnen; diese Negation wird von manchen Biologen oft ausgesprochen. Meine eigenen Beobachtungen und die tatsächlichen Angaben, die man in der Literatur findet, zwingen

mich anzunehmen, daß die Aufstellung der Dauermodifikation als eine eigentümliche Modifikationskategorie beim heutigen Zustande unseres Wissens über das Wesen der Variabilitätserscheinungen der Organismen völlig zweckmäßig und sogar notwendig ist. Unbestritten ist heute dieser Begriff noch vieldeutig; er umfaßt die Erscheinungen verschiedener Natur¹⁾. Bevor jedoch diese Erscheinungen nicht geklärt sind, bevor das Wesen der Dauermodifikationen in jedem einzelnen Falle unbekannt ist, ist es notwendig, sie in eine besondere Gruppe Erscheinungen auszuscheiden, um die Aufmerksamkeit auf sie zu konzentrieren und den Gedanken zu ihren Enträtseln zu stimulieren.

Zuletzt halte ich es für eine angenehme Pflicht, dem Direktor des Instituts für experimentelle Biologie, Moskau, Prof. Dr. N. K. KOLTZOFF, meinen Dank für die Aufmerksamkeit und für das Interesse an meiner Arbeit auszusprechen. Zu Dank bin ich auch E. S. ALFEEWSKAJA schuldig, die großen Anteil an der Arbeit beim Beobachten des Teilungsrythmus nahm.

Literaturverzeichnis.

- CORRENS, C. (1908): Über nicht mendelnde Vererbung. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Suppl.-Bd. 1.
- HÄMMERLING, J. (1929): Dauermodifikationen. Handb. d. Vererbungswissenschaft. Herausgegeben von E. BAUR u. M. HARTMANN. Lief. 11 (1., E.) p. 1—66.
- HARTMANN, M. (1924): Über die Veränderung der Kolonienbildung von Eudorina elegans und Gonium pectorale unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. IV. Mitteilung der Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formenwechsels der Phytomonadinen (Volvocalis). Arch. f. Protistenk. Bd. 49.
- JOLLOS, V. (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 1—122.
- (1924): Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Arcellen. Ibid. Bd. 49.
- (1931): Genetik und Evolutionsproblem. Verhandl. d. deutsch. Gesellsch.
- (1934): Dauermodifikationen und Mutationen bei Protozoen. Ibid. Bd. 83 p. 197—218.

¹⁾ Als ein der besten Beweise dafür erscheint die Untersuchung von E. STEIN (1927) an Veränderungen, die bei der Röntgenbestrahlung von *Antirrhinum majus* erhalten wurden. HÄMMERLING (1929) führt sie als einen der besten Beweise der Dauermodifikation an, während der letzten Jahre wurden sie jedoch als somatische Mutationen anerkannt.

- KAESTNER, H. (1931): Die Wirkung von Temperaturreizen auf die Pigmentierung und ihre Nachwirkung in den folgenden Generationen bei *Habrobracon juglandis*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 124.
- MIDDLETON, A. R. (1918): Heritable effects of temperature differences on the fission rate of *Stylonichia pustulata*. Genetics Vol. 3 p. 534—572.
- PASCHER, A. (1916): Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: *Chlamydomonas*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 36 p. 163—168.
- RAFFEL, D. (1930): The effects of conjugation within a clone of *Paramecium aurelia*. Biol. Bull. Vol. 58 p. 293—312.
- (1932): The occurrence of gene mutations in *Paramecium aurelia*. Journ. exper. Zool. Vol. 63 No. 2.
- SONNEBORN, T. M and R. S. LYNCH (1934): Hybridisation and Segregation in *Paramecium aurelia*. Journ. exper. Zool. Vol. 6—7 p. 1—72.
- STEIN, E. (1927): Über experimentelle Umstimmung der Reaktionsnorm bei *Antirrhinum majus*. Biol. Zentralbl. Bd. 47.
- (1930): Weitere Mitteilung über die durch Radiumbestrahlung induzierten Gewebeentartungen in *Antirrhinum* und ihr erbliches Verhalten. Ibid. Bd. 50 p. 129—157.
- WOLTERECK, R. (1921): Variation und Artbildung. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie Bd. 9.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: [86 1935](#)

Autor(en)/Author(s): Olifan W.I.

Artikel/Article: [Variabilität von Paramecium caudatum bei langdauernder Einwirkung differenter Temperaturen. 427-453](#)