

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen.

Von
Methodi Popoff.

(Hierzu Tafel IV und 5 Textfiguren.)

Die ersten genauen Untersuchungen über den Lebenszyklus der einzelligen Organismen rühren von MAUPAS her. An sorgfältig geführten Ciliaten-Kulturen (darunter auch solche von *Stylonychia mytilus*) hat dieser ausgezeichnete Forscher den Beweis erbracht, daß der normale Abschluß einer Zucht von Infusorien die „dégénérescence sénile“ ist. Mit diesem Worte hat er jenen Zustand der Tiere bezeichnet, welcher nach einer, je nach den Arten verschiedenen großen Zahl von agamen Generationen eintritt und in der vollständigen Störung der Lebensfunktionen seinen Ausdruck findet. Als anatomische Konsequenz der „dégénérescence sénile“ hat MAUPAS eine Veränderung im Kernapparat beobachtet: der Macronucleus vergrößert sich, die Micronuclei vermehren sich über das Maß oder schwinden vollständig.

Die späteren Untersuchungen HERTWIG'S, CALKINS, WOODRUFF'S usw. haben gezeigt, daß der Verlauf einer Protozoenkultur nicht ganz so einfach ist, wie ihn der französische Forscher darstellte. Diese Untersuchungen haben ergeben, daß nach Perioden starker Vermehrung Zeiten eintreten, in welchen die Teilungsfähigkeit der Tiere herabgesetzt, ja sogar vollkommen unterdrückt wird. In diesem Zustand, den CALKINS mit dem passenden Worte „Depressionszustand“

bezeichnete, nehmen die Tiere keine Nahrung in sich auf, bleiben unbeweglich am Boden des Kulturgefäßes sitzen, um nach einem oder mehreren Tagen wieder in die lebhafteste Teilung einzutreten. Diese immer häufiger eintretenden und tiefer werdenden Depressionen führen schließlich zur vollständigen Erschöpfung der Kultur, — zu der „dégénérescence sénile“ (MAUPAS), oder, wenn wir den Ausdruck HERTWIG'S anwenden wollen, zu der „physiologischen Degeneration“ der Tiere.

Durch Beobachtungen an ansgedehnten Actinosphaerienkulturen und an vielen Infusorienkulturen (*Dileptus*, *Didinium*, *Paramaecium*) gestützt, sieht HERTWIG die Ursache der Depressionen in der von Zeit zu Zeit erfolgenden übermäßigen Vergrößerung des Kernes. CALKINS dagegen, dem wir Angaben über eine 23 Monate lang geführte Paramaecienkultur verdanken, bestritt zuerst die Beobachtungen HERTWIG'S an Depressionstieren und behauptete, daß die Ursache der Depression nicht anatomischer Natur, sondern rein physiologisch ist. In seiner letzten Arbeit über denselben Gegenstand gibt aber CALKINS diese seine Behauptung zugunsten der HERTWIG'Schen Auffassung auf.

Um erstens für die theoretisch wichtige Frage nach den Ursachen der Depression neue Beobachtungen zu bringen, und zweitens die Resultate MAUPAS' über den Lebenszyklus von *Stylonychia mytilus* nachzuprüfen, wurde auf Veranlassung meines hochverehrten Lehrers Herrn Professor Dr. RICHARD HERTWIG diese Untersuchung von mir vorgenommen.¹⁾ Ich erachte es daher als eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. R. HERTWIG auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Am 1. April 1906 habe ich ein Exemplar (nicht exconjugiertes Tier) von *Stylonychia mytilus* aus den Kulturgläsern des zoologischen Instituts herausgenommen und in dicht schließenden Uhrschildchen weiter kultiviert. Als Nahrung wurde *Colpidium* benutzt.²⁾ Die

¹⁾ Diese Beobachtungen machte ich gelegentlich meiner experimentellen Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße bei der Teilung von *Stylonychia mytilus* bei verschiedenen Temperaturen. Genaueres über die in dieser Richtung gewonnenen Resultate werde ich demnächst mitteilen.

²⁾ Dieses holotriche Infusor ist leicht immer in großen Mengen zu haben, indem man Blätter von Kopfsalat in ein größeres Glas mit Wasser bringt. Dieselben müssen gut gewaschen sein, um die anhaftenden Cysten möglichst zu entfernen. 2 oder 3 Tage später, nachdem eine schwache Fäulnis in dem Glase sich entwickelt hat, bringt man einige Colpidien in die Kultur hinein. Dies genügt,

Kultur habe ich bei Zimmertemperatur, welche während der ganzen Zeit (1. April bis 16. Juli 1906) zwischen ca. 17°—19° C schwankte, fortgeführt. Unter diesen Temperatur- und Nahrungsverhältnissen vermehrte sich die Kultur sehr stark. Da meine Zeit bis zum 12. April nicht ausreichte, um ganz exakte Zählkulturen zu führen, habe ich mich in diesen ersten 12 Tagen damit begnügt, die Kultur bloß von Zeit zu Zeit zu reduzieren. Um dabei die Teilungsrate bestimmen zu können, habe ich jede 5 Tage einzelne Tiere aus der Kultur herausgenommen und weiter isoliert kultiviert. Es ergaben sich $1\frac{1}{2}$ Teilungen in 24 Stunden. Bis zum 12. April teilte sich die Kultur ganz regelmäßig, ohne irgend welche Besonderheiten zu zeigen, an welchem Tage ein Tier von der Kultur isoliert und weiter kultiviert wurde. Diese neue Kultur bezeichne ich als „Zählkultur A“. Außerdem habe ich noch zwei Zählkulturen: „Zählkultur B“ und „Zählkultur C“ und die Anfangskultur (1. April) als „Hauptzimmerkultur“ weiter fortgeführt. In der nun folgenden Beschreibung werde ich ausführlicher über die Zählkultur A berichten. Am Schluß dieses Berichts werden einige Bemerkungen über den Verlauf der anderen Kulturen Platz finden.

Zählkultur A.

Nachdem die Zahl der Tiere auf 10 gestiegen ist, habe ich jeden weiteren Tag die Kultur immer auf 10 Tiere reduziert. Auf diese Weise konnten mir keine eingetretenen Veränderungen in dem Zustand der Tiere entgehen. Nach dem genau für jeden Tag geführten Protokoll, das ich hier im knappen Auszug wiedergebe, habe ich die Lebenskurve (Textfig. 1) von *Stylonychia mytilus* hergestellt.

daß nach weiteren 3—4 Tagen die Kultur von Colpidien winnelt. Man muß immer darauf achten, daß die Fäulnis in der Kultur sich nicht zu sehr entwickelt, da die Stylonychien eine solche Nahrung nicht vertragen. Man gießt am besten jede 2 Tage die Hälfte von dem Wasser der Futterkultur ab, füllt frisches Brunnenwasser nach und bringt wieder dazu einige frische Salatblätter. Die den Stylonychien zugeführte Nahrung muß in kleinen Portionen sorgfältig mit einer starken Lupe durchmustert werden, damit man versichert ist, daß keine anderen Infusorien sich darin befinden. Wird zufällig die Futterkultur durch Oxytrichen oder andere Raubinfusorien verunreinigt, so ist sie nicht mehr brauchbar. Das Wasser und die Nahrung der Stylonychienkultur muß unbedingt jeden Tag gründlich gewechselt werden.

Datum	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	Bemerkungen
April 1.	Die am 1. April 1906 mit einem Tier angelegte Kultur („Hauptzimmekultur“) teilte sich bei starker Ernährung und bei einer Temperatur von 17° C bis zum 12. April 1906, ohne irgend welche Besonderheiten zu zeigen, ca. 1½ mal in 24 Stunden.			An diesem Tage wurde ein Tier von dieser Kultur herausgenommen und weiter kultiviert.
	12.	1		
	13.	4/4	2	
	14.	12/10	1·5	
	15.	24/10	1·2	
	16.	30/10	1·5	
	17.	28/10	1·4	
	18.	35/1	1·25	
	19.	4/4	2	
	20.	14/10	1·8	
	21.	27/10	1·35	
	22.	32/10	1·6	
	23.	35/1	1·75	
	24.	3/3	1·5	
	25.	7/7	1·17	
	26.	17/10	1·2	
	27.	17/10	0·7	
	28.	21/10	1·06	
	29.	21/10	1·06	
	30.	32/10	1·6	
Mai 1.	18/10		0·8	} Depression. — Alle Tiere haben sich wieder erholt.
2.	11/10		0·1	
3.	15/10		0·5	
4.	18/10		0·8	
5.	21/10		1·06	
6.	27/10		1·35	
7.	22/10		1·1	
8.	19/10		0·9	
9.	21/10		1·06	
10.	20/10		1	
11.	25/10		1·25	
12.	19/10		0·9	
13.	34/10		1·7	
14.	34/10		1·7	
15.	36/10		1·8	
16.	33/10		1·65	
17.	22/10		1·1	
18.	20/10		1	
19.	19/10		0·9	
20.	22/10		1·1	
21.	32/10		1·6	
22.	29/10		1·45	
23.	16/10		0·6	
24.	18/10		0·8	
25.	19/10		0·9	
26.	22/10		1·1	
27.	28/10		1·4	
28.	21/10		1·06	} Depression mit Neigung zur Conjugation.
29.	13/10		0·3	
30.	12/10		0·2	
31.	13/6		0·3	



Datum	Zahl der Tiere	Reduziert auf	Zahl der Teilungen	Bemerkungen
Juni 1.	6/4		0	
2.	7/7		0·7	
3.	17/10		1·2	
4.	26/10		1·3	
5.	27/10		1·35	
6.	30/10		1·5	
7.	31/10		1·55	
8.	34/10		1·7	
9.	23/10		1·15	
10.	23/10		1·15	
11.	13/8		0·3	
12.	8/4		0	
13.	12/10		1·5	} Depression mit starker Neigung zur Encystierung. 6 Tiere haben sich encystiert.
14.	11/11		0·1	
15.	6/5		0·1	
16.	8/7		0·6	
17.	18/10		1·2	
18.	21/10		1·05	
19.	38/10		1·9	
20.	33/10		1·65	
21.	26/10		1·3	
22.	33/10		1·65	
23.	31/10		1·55	
24.	38/10		1·9	
25.	45/10		2·12	
26.	51/10		2·3	
27.	33/10		1·65	
28.	32/10		1·6	
29.	35/10		1·75	
30.	10/7		0	
Juli 1.	1/1		0	} Sehr tiefe Depression. Alle Tiere bis auf eins angestorben.
2.	1/1		0	
3.	1/1		0	
4.	5/4		2·25	
5.	16/5		2	
6.	25/10		2·25	
7.	21/10		1·05	
8.	35/10		1·75	
9.	36/10		1·8	
10.	9/9		0	} Sehr tiefe Depression. Kein Tier konnte sich erholen. Dieser Teil des Protokolls ist aus Angaben der Hilfskulturen α und β , welche ich am 9. Juli von der Zählkultur A abgezweigt habe, kombiniert. Näheres siehe im Text.
11.	9/9		0	
12.	10/5		0·1	
13.	10/10		1	
14.	5/5		0	
15.	5/5		0	
16.	Die Kultur angestorben.			

Auf der Abscisse *AB* (Textfig. 1) ist die Zeit in Abständen von je einem Tage vermerkt, auf der Ordinate *AC* ist die Teilungsintensität dargestellt. Bei genauer Durchsicht dieser Kurve ist zu bemerken, daß bis zum 2. Mai die Kultur nur kleine Schwankungen¹⁾ in der Teilung

¹⁾ Auf diesen eigenartigen rhythmischen Verlauf der Teilungen, welcher sich in jeder Infusorienkultur bemerkbar macht, will ich gleich von Anfang an hier kurz eingehen. Diese Schwankungen rühren davon her, daß nicht alle Tiere unter

gezeigt hat, die Teilungsrate ist aber durchschnittlich genommen ca. $1\frac{1}{2}$ mal in 24 Stunden geblieben. Am 1. Mai hat sich die Kultur nur 1 mal geteilt. Dies wäre an sich nichts Außergewöhnliches gewesen, wenn mir nicht aufgefallen wäre, daß die Tiere nicht besonders stark ausgewachsen waren. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß dieselben nur spärliche Nahrung in sich aufgenommen haben. Bei manchen Tieren konnte ich kleine Unregelmäßigkeiten am hinteren Ende des Körpers beobachten. In den Lebensbedingungen der Kultur waren gar keine Veränderungen eingetreten. In der Hilfskultur¹⁾ waren genau dieselben Erscheinungen zu beobachten. Am 2. Mai hatte sich in der Zählkultur bloß ein Tier geteilt. Vier Tiere von der Kultur waren von unregelmäßiger Körpergestalt. Bei denselben beobachtete ich eine Reduktion der Schwanzborsten. Die Tiere nahmen noch keine Nahrung in sich auf und führten träge Bewegungen am Boden des Gefäßes aus. Am 3. Mai fingen die Tiere von neuem zu fressen an und gewannen ihr normales Aussehen. Fünf von denselben haben sich geteilt; am 4. Mai nahm die Kultur ihren normalen Verlauf. Es ist klar, daß die Tiere eine schwache Depression durchgemacht haben, von welcher sich alle Tiere wieder erholen konnten.

In den darauf folgenden Tagen vermehrte sich die Kultur mit ihrer gewöhnlichen Teilungsgeschwindigkeit ganz normal weiter. Nur in der Zeit zwischen 13. und 16. Mai ist eine beträchtliche Erhöhung der Teilungsrate bemerkbar. Die Ursache dazu ist in der bis zu 22° C. gesteigerten Zimmertemperatur zu suchen. Diesem Teilungsaufschwung ist daher im gegebenen Falle keine besondere Bedeutung beizumessen. Am 23. Mai hat sich eine kleine Abweichung in dem Gang der Kultur bemerkbar gemacht. Es haben sich bloß 6 Tiere geteilt. Auffallend war dabei, daß alle Tiere in der Kultur noch sehr klein waren. Die normale Körpergestalt war, mit einer

den gleichen Lebensbedingungen bezüglich der Nahrung stehen können und darum Verschiebungen in der Teilungszeit der Tiere eintreten. Beim Zählen der Kultur, was gewöhnlich zwischen 8–9^h morgens geschah, sind daher nebeneinander Tiere zu beobachten, welche kurz vor der Teilung stehen, und solche, welche sich eben geteilt haben. Es ist leicht einzusehen, daß unter solchen Umständen in der kurzen Zeit von 24 Stunden die Zahl der Tiere kleine Schwankungen zeigen wird. Einen Einfluß auf die Teilungsrate hatte auch die schwankende Zimmertemperatur. Die prägnanten Abweichungen in dieser Beziehung werde ich an der betreffenden Stelle erwähnen.

¹⁾ Von der reduzierenden Kultur wurden jeden Tag, je nachdem 5–10 Tiere gesondert und bis zum folgenden Tag für sich kultiviert. Dies geschah, um irgend welchen eintretenden Eventualitäten mit der Zählkultur vorbeugen zu können. Diese Kulturen nenne ich „Hilfskulturen“.

Ausnahme, beibehalten. Das betreffende Tier war von unregelmäßiger Körperform und war undurchsichtig geworden. Am anderen Tag nahm die Kultur ihr normales Aussehen an; alle Tiere waren ausgewachsen.

Nach dieser sehr schwachen Depression steigt die Teilungskurve bis zum 27. Mai allmählich mehr und mehr, nm am 28. und 29. Mai sehr tief herabzusinken. An diesem letzten Tag haben sich bloß 3 Tiere von der ganzen Kultur geteilt. Alle Tiere in der Kultur bewahrten aber noch ihr ganz normales Aussehen. Auffällig war es, daß manche Tiere einige Zeit nebeneinander schwammen, ohne daß dieser Vorgang zur Conjugation führte. Am 30. Mai zeigte die Kultur ein ganz anderes Bild. Von den 10 Tieren, mit welchen die Kultur weiter geführt wurde, haben sich bloß 2 Tiere geteilt. Es wurden also im ganzen 12 Tiere. Zwei von diesen waren stark deformiert, die anderen 10 waren undurchsichtig und mit kleinen Unregelmäßigkeiten in der Konturierung des hinteren Körperendes. Die Schwanzborsten waren noch vorhanden. Am 31. Mai haben sich nur 3 Tiere geteilt. Von den 13 Tieren, welche sich jetzt in der Kultur befanden, waren 2 stark deformiert, 4 sehr klein und fast rund, die anderen trüb im Aussehen und sehr schwach beweglich. Von den 6 Tieren, mit welchen die Kultur weiter geführt wurde, waren am 1. Juni 2 ausgewachsen, 2 noch klein und 2 abgerundet. — es war keine Teilung eingetreten. Erst am 2. Juni hat sich die Kultur wieder einmal geteilt. Alle Tiere wurden wieder ganz normal und stark ausgewachsen. Von dieser länger als am 2. Mai dauernden Depression haben sich alle Tiere wieder erholen können. Die Kultur nahm in den folgenden Tagen bis zum 10. Juni ihren normalen Verlauf und zeigte eine rasch aufsteigende Teilungsintensität. Nach einer so starken Depression ist dieser Teilungsaufschwung und das starke Anwachsen der Tiere besonders auffallend. Am 9. Juni trat in der Kultur eine Neigung zur Encystierung ein. An diesem Tag haben sich 3 Tiere abgekugelt und encystiert, die übrigen waren sehr stark herangewachsen und von ganz normalem Aussehen. In genau solchem Zustand war auch die Hilfskultur; dort auch wurden neben den normalen, encystierte Tiere vorgefunden. Trotzdem ich für die weitere Führung der Kultur immer nur ganz normal aussehende Tiere nahm, traten bis zum 15. Juni immer einige neu encystierte und abgekugelte Tiere auf. Gleichzeitig damit trat auch ein starkes Herabsinken der Teilungsrate der Kultur ein. So z. B. haben sich am 11. Juni nur 3 Tiere geteilt. In der Kultur waren also 13 Tiere, 8 davon normal ausgewachsen und 5 encystiert. Am

12. Juni haben sich diese 8 Tiere nicht geteilt, vielmehr wurden 2 weitere encystiert gefunden. Von den 6 normal gebliebenen, nicht encystierten Tieren habe ich 4 getrennt und weiter kultiviert. Diese haben sich am 13. Juni $1\frac{1}{2}$ mal geteilt. Am 14. und 15. Juni trat zum letzten Male Encystierung in der Kultur ein.

Unter dem Mikroskop zeigten nicht alle abgerundeten Tiere eine ausgebildete Cystenmembran. In sehr vielen Fällen fehlte dieselbe gänzlich; diese Tiere starben nach ein paar Tagen ab. Über das Schicksal der Cysten mit normal ausgebildeter Cystenmembran kann ich nur sagen, daß die Zahl der Cysten von 14. bis zum 17. Juni die gleiche blieb. Das Auskriechen der Tiere aus den Cysten konnte ich direkt nicht beobachten, da dieselben nicht isoliert, sondern in dem Uhrschildchen mit der Zählkultur belassen wurden. Am 18. Juni waren von den 5 Cysten nur noch 2 übrig geblieben. Es ist anzunehmen, daß 3 von den Cysten ausgekrochen waren. Die anderen 2 Cysten habe ich abgetötet. Nach dieser mit sehr starker Neigung zur Encystierung begleiteten Depression nahm die Kultur am 16. Juni unter sehr lebhafter Vermehrung und starker Größenzunahme der Tiere ihren normalen Verlauf, mit den gewöhnlichen Schwankungen in der Teilungsrate. Diese lebhafte Vermehrung dauerte bis zum 29. Juni. Erwähnenswert ist, daß während dieser Zeit hier und da in der Kultur Tiere auftraten, welche nicht ganz normale Gestalt aufwiesen. Die hintere Körperhälfte war schmaler als gewöhnlich und das betreffende Körperende von nicht ganz regelmäßiger Kontur. Solche Tiere sahen durchsichtiger als die übrigen aus. Außer diesen Abweichungen war der Verlauf der Kultur ganz normal. Am 29. Juni zählte die Kultur 35 Tiere. Wie gewöhnlich wurden an diesem Tag 10 Tiere gesondert und weiter kultiviert. Am 30. Juni fand ich die Tiere ungeteilt und klein. Das Plasma derselben war undurchsichtiger geworden. Die Form des Körpers zeigte Unregelmäßigkeiten. Die Tiere lagen am Boden und führten nur noch träge Bewegungen aus. Nur ein Tier war noch ganz munter und von normalem Aussehen. Am 1. Juli war in der Zählkultur A nur noch ein stark deformiertes und kaum bewegliches Tier lebend. Alle übrigen Tiere sind ausgestorben. Am 2. Juni hat das einzig übrig gebliebene Tier von neuem Nahrung aufzunehmen angefangen. Das Tier sah normal aus, war aber noch sehr klein. Am 3. Juni fand ich das Tier stark herangewachsen, normal und in lebhafter Bewegung. Am 4. Juli zählte die Kultur 5 herangewachsene Tiere.¹⁾

¹⁾ Leider unterließ ich, genaue Messungen über die Größe der Tiere im Laufe der Kultur zu machen.

Hier möchte ich die Schilderung des weiteren Verlaufes der Kultur etwas unterbrechen und über das Schicksal der am 29. Juni von der Zählkultur A abgezweigten Hilfskultur berichten. Am 30. Juni war in der Hilfskultur keine Teilung eingetreten. Die Tiere befanden sich in genau demselben Zustand wie diejenigen von der Mutterkultur um dieselbe Zeit (siehe oben). Am 1. Juli zählte die Hilfskultur 8 deformierte und kleine Tiere. In allen war eine starke Reduktion der Schwanzborsten bemerkbar. Diese 8 Tiere sind am 2. Juli bis auf 1 ans gestorben. Dieses übrig gebliebene Tier nahm keine Nahrung auf und führte nur noch kaum merkliche Bewegungen aus. Am 3. Juli starb auch dieses Tier ab. Von den 35 Tieren, welche die Kultur A vor der Depression zählte, konnte sich also nur 1 Tier erholen. Die Kultur war gerettet und wurde weiter fortgeführt.

Nach dem 3. Juli trat eine Zeit sehr lebhafter Vermehrung ein (siehe die Lebenskurve, Textfig. 1). Die Tiere waren auffallend groß und das Plasma derselben war sehr vacuolenreich geworden. Besonders auffallend war eine große Vacuole in der Mitte des Körpers, welcher infolgedessen an dieser Stelle breiter als bei ganz normalen Tieren geworden war. Beim durchfallenden Lichte sah diese Vacuole grünlich aus. Die lebhaftere Vermehrung der Kultur dauerte einschließlich bis zum 9. Juli. Die an diesem Tag getrennten 10 Tiere fand ich am 10. Juli nicht geteilt, gar nicht herangewachsen und von anormaler Körpergestalt. Die Tiere bewegten sich sehr träge und nahmen keine Nahrung auf. Am 11. Juli waren diese 10 Tiere infolge der tiefen Depression ausgestorben. Es blieben mir nur die Tiere der am 9. Juli von der Zählkultur abgezweigten Hilfskultur. Dieselbe zählte am 9. Juli 26 Tiere, welche am 10. Juli munterer und lebhafter als die Tiere der Zählkultur A geblieben waren. Die Tiere haben noch ihre normale Größe beibehalten, im Körper war aber nur spärliche Nahrung vorhanden. Das stark vacuolisierte Protoplasma mit der großen Vacuole in der Mitte des Körpers war besonders auffallend. Die Kultur hatte sich trotzdem schwach vermehrt. An demselben Tage (10. Juli) teilte ich diese Kultur in zwei weitere Kulturen: Kultur α und Kultur β , jede mit 10 Tieren. Am 11. Juli fand ich die Tiere der Kultur α nicht vermehrt. Alle waren in starker Depression und sehr schwach beweglich. Die Kultur β machte einen etwas besseren Eindruck: Die Tiere, wenn auch sehr träge, bewegten sich noch. Am 12. Juli war von der Kultur α kein einziges Tier am Leben geblieben. In der Kultur β dagegen war eine Vermehrung der Tiere zu bemerken. Es

waren 23 kleine Tiere vorhanden. Ich teilte diese Kultur abermals in zwei Kulturen β^1 mit 5 Tieren und Kultur β^2 mit 18 Tieren. Am 13. Juli waren in der Kultur β^1 10 sehr kleine und träge bewegliche Tiere vorhanden. Die große bräunliche Vacuole in der Mitte des Körpers war bei allen Tieren vorhanden, was den sonst klein gebliebenen Tieren ein anormales Aussehen gab. Die Kultur β^2 enthielt 27 kleine Tiere; es war also eine schwache Vermehrung zu beobachten. Ich führte diese Kultur mit 15 Tieren weiter. Am 14. Juli war in den beiden Kulturen gar keine Vermehrung zu beobachten. Die Tiere führten nur noch sehr schwache Bewegungen am Boden des Gefäßes aus, nahmen gar keine Nahrung in sich auf und waren noch kleiner geworden. Der Körper war unregelmäßig konturiert. Am 15. Juli zeigten die Tiere nur noch sehr schwache Bewegungen und am 16. Juli sind die beiden Kulturen ausgestorben. Von dieser tiefen Depression konnte sich kein einziges Tier erholen.

Ähnliche Lebenskurven zeigten alle anderen Kulturen. Dort wechselten auch Perioden starker Vermehrung mit Depressionsperioden. Je nachdem die Kulturen von der vorher besprochenen Zählkultur A abgezweigt, oder mit ganz anderen Tieren angelegt wurden, wechselte die Zeit, in welcher die Depression bei denselben eintrat. Selbst in dem ersten Fall, d. i. wenn die Kultur von der Zählkultur A stammte, stellte sich eine ziemlich große Differenz in den Zeiten des Eintritts der Depression ein. So z. B. in einer Kultur (Zählkultur B), welche am 21. April von der Zählkultur A abgezweigt wurde, trat die Depression nicht am 2. Mai (vgl. die Lebenskurve. Textfig. 1), sondern erst am 5. dieses Monats, d. h. in einer Zeit, in welcher die Zählkultur A sich schon wieder in lebhafter Vermehrung befand. Ähnliche Abweichungen waren auch bei allen anderen Kulturen zu bemerken. Alles das spricht dafür, daß die Ursache der Depression nicht in dem zufälligen Wechsel der äußeren Existenzbedingungen, wie Qualität der Nahrung, des Wassers u. dgl. zu suchen ist, sondern daß diese Ursache in dem Organismus selbst liegt. Denn, würde ersteres der Fall sein, dann sollte die Depression, wenn man berücksichtigt, daß alle Tiere mit derselben Nahrung versehen wurden und unter denselben äußeren Bedingungen gestanden, in allen Kulturen immer gleichzeitig eintreten; dies war jedoch nicht der Fall.

Auf eine tiefer eingehende Beschreibung des Lebenslaufes aller dieser verschiedenen Kulturen werde ich mich hier nicht einlassen, da Wiederholungen dabei nicht zu vermeiden sein würden. Bemerken

möchte ich nur, daß in einer Kultur, welche von der Zählkultur A am 20. April abgezweigt wurde und immer mit ein paar hundert Tieren weiter geführt wurde, in der Zeit zwischen 28. und 30. Mai eine starke Neigung zur Conjugation eintrat, welche dadurch zum Ausdruck kam, daß die Tiere paarweise nebeneinander schwammen, um sich nachher wieder zu trennen. Ich konnte während dieser Zeit keine einzige richtige Copula beobachten. Auch in dieser Kultur, welche ganz genau parallelen Verlauf mit der Zählkultur A zeigte, trat die Neigung zur Conjugation in der Zeit auf, wo die Kultur einen Depressionszustand durchmachte. Wie dort, so auch hier haben sich die Tiere erholen können und die Kultur wurde weiter geführt. Dieselbe befand sich am 15. Juni in der lebhaftesten Vermehrung, in welcher Zeit die Zählkultur A dagegen sich in einen tiefen Depressionszustand, begleitet mit Neigung zur Eucystierung befand. Erst zwischen 16. und 18. Juni trat in dieser Kultur Neigung zur Encystierung, welche bis zum 20. Juni dauerte. Von diesem Tag an nahm die Kultur von neuem ihren normalen Verlauf. Am 8. Juli, bis zu welcher Zeit die Tiere sich in sehr gutem Zustand befanden, wurde die Kultur eingestellt. Über den Verlauf der anderen Kulturen habe ich nichts Besonderes zu verzeichnen.

Anatomisches Bild.

Das ist der normale Verlauf einer Stylonychienkultur. Betrachten wir nun den Zustand der Zelle in den verschiedenen Momenten dieses Verlaufes. Für den letzteren Zweck habe ich immer sowohl in Zeiten der lebhaften Vermehrung, wie auch vor, während und nach jeder Depressionsperiode Tiere in Pikrinessigsäure abgetötet, mit Borax-Karmin gefärbt und in Nelkenöl aufbewahrt und untersucht. In den Perioden der normalen-lebhaften Vermehrung sind die Tiere von regelmäßiger Körpergestalt, messen ca. 320—360 μ und besitzen zwei ovale, verhältnismäßig kleine Kerne, von welchen jedem zwei Micronuclei anliegen. Es kommt manchmal vor, wie das der Fall bei dem in Fig. 1 dargestellten Tier ist, daß an dem einen Kern drei Micronuclei anliegen und eius an den anderen. Das sind Abweichungen, denen keine Bedeutung zukommt. Das Plasma ist gewöhnlich mit Nahrungsvacuolen überfüllt, in welchen Nahrung (Colpidien) in verschiedenem Grade des Zerfalls sich befindet, was für eine lebhafte Assimilationstätigkeit zengt.

Ganz anders gestaltet sich das Bild bei Tieren, welche in Depressionsperioden abgetötet worden sind. Wenn wir die Fig. 2—11. welche alle nach solchen Tieren entworfen sind, flüchtig durchsehen, fällt gleich ins Auge, daß die Körpergröße der Tiere beträchtlich abgenommen hat. Niemals findet man Depressionstiere, welche die normale Größe aufweisen. Gewöhnlich schwankt dieselbe in beträchtlichem Maße (von 200—90 μ), wie das auch leicht aus den Abbildungen zu ersehen ist, welche alle bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Das Plasma der Depressionstiere ist gewöhnlich ganz frei von Nahrungsvacuolen, oder dieselben finden sich sehr spärlich. Das auffälligste bei solchen Präparaten ist aber die starke Vergrößerung der Macronuclei. Dieselben verlieren ihre regelmäßige ovale Form, werden gelappt, d. h. sie zeigen Ausbuchtungen und tiefe Einschnürungen. Das Maß der Kernvergrößerung steht in direktem Zusammenhang mit der Stärke der Depression. Am Anfang der Depression ist zu bemerken, daß die Kerne noch nicht so stark vergrößert sind und, daß sie noch ihr kompaktes Aussehen erhalten haben. Hier und da merkt man nur, daß im Innern derselben kleine Vacuolen vorhanden sind (Fig. 2). Die Zahl der Micronuclei bleibt noch normal. Je tiefer die Depression wird, desto mehr vergrößern sich die Kerne, und durch die Mittelphasen Fig. 3—6 kommen wir schließlich zu Formen, bei welchen die Macronuclei geradezu riesenhafte Dimensionen annehmen (Fig. 7—8). In solchen Fällen wird der Kern bandförmig, zeigt unregelmäßige Verdickungen und schlängelt sich nach verschiedenen Richtungen. Mit der allmählichen Zunahme des Kernes ist eine Vermehrung der Vacuolen in demselben zu bemerken, welche manchmal, wie das z. B. in der Fig. 7 abgebildet ist, den ganzen Kern durchsetzen. Diese Vacuolen sind klein, ihre Zahl, wenn man von den extremen Fällen der Fig. 7 absieht, gewöhnlich im Verhältnis zu der Kerngröße nicht bedeutend, so daß die Kernvergrößerung nicht allein eine Folge der Vacuolisierung des Kernes ist, sondern vielmehr auf einer übermäßigen Anhäufung von Chromatinsubstanz beruht. Für den letzteren Fall spricht auch der Umstand, daß der Kern jetzt genau so tief färbbar ist wie zuvor.

Nachdem die Kerne eine beträchtliche Größe erreicht haben, beginnt die Zerstückelung derselben in kleinere Partien. Das geschieht, indem der Kern sich an manchen Stellen mehr und mehr verdünnt und schließlich abschnürt (Fig. 3, 4, 5, 8, 10). Dieser Prozeß ist in allen seinen Mittelstadien ganz genau zu verfolgen. Das enorme Wachstum der Kerne und ihre Zerstückelung findet man mitten in den tiefsten Depressionen. Am Ende der Depressions-

periode werden die Kerne wieder kleiner und bis zu der vollständigen Wiederherstellung der normalen Verhältnisse zwischen Kern- und Körpergröße wiederholen sich in umgekehrter Reihe die Prozesse, welche anfänglich zu der Vergrößerung der Kerne geführt haben. Es ist in der Tat gar kein Unterschied in bezug auf die Kernverhältnisse zwischen einem Tier, welches sich am Anfang der Depression befindet und einem solchen, welches am Ende derselben steht. Es muß also notwendigerweise eine Resorption der Kernsubstanz stattgefunden haben. Die Zerstückelung der Kerne kann man als einen Vorgang, welcher in manchen Fällen zu dem leichteren Zustandekommen dieses Resorptionsprozesses beiträgt, auffassen. Zu dieser Annahme zwingen mich insbesondere Beobachtungen, die ich an Paramaecien gemacht und welche ich später besprechen werde.

Hand in Hand mit der abnormen Vergrößerung der Macronuclei geht die Vermehrung der Micronuclei vor sich. Die letzteren behalten trotz des anormalen Zustandes der Zelle ihre Teilungsfähigkeit, ja es scheint sogar, daß dieser abnorme Zustand unbedingt notwendig ist, damit die Micronuclei in Funktion treten können. Es ist gar nicht selten, daß man sehr kleine Tiere mit enorm großen Kernen findet, in welchen die Micronuclei in Teilung begriffen sind (Fig. 9). Auf diese Weise erklärt sich der Umstand, daß in Tieren mit sehr vergrößerten Macronuclei immer auch eine vermehrte Zahl von Micronuclei zu finden ist. Depressionstiere mit 5 (Fig. 10), 6 (Fig. 6), 7 (Fig. 7, 8) und 8 Micronuclei sind gewöhnliche Erscheinungen. Eine höhere Zahl Micronuclei als 8 habe ich in meinen Präparaten nicht beobachten können.

Die hier erwähnte Abhängigkeit zwischen Teilung der Micronuclei und Kernvergrößerung ist besonders prägnant bei der Conjugation der Infusorien zu beobachten. Das veranlaßte mich nachzusehen, ob nicht in der Tat ein tiefer Parallelismus zwischen den Prozessen, welche zur Depression und denen, welche zur Conjugation führen, existiert. Das wollte ich deswegen schon prüfen, da ich Gelegenheit hatte zu beobachten, daß während einer tiefen Depression der Zählkultur A und der Hauptzimmerkultur eine Neigung zur Conjugation eintrat. Die auf die Kernverhältnisse untersuchten Tiere dieser zwei Kulturen zeigten die typische Vergrößerung der Kerne der Depressionstiere. Da bei meinen Kulturen keine Conjugation eintrat, konnte ich am eigenen Material den Zustand der Kerne von conjugierenden Stylonychien nicht untersuchen. Es wurde mir in dieser Beziehung in liebenswürdigster Weise von Fräulein K. MAYER, stud. zool., geholfen. Eine ihrer Stylonychienkulturen,

welche mit mehreren Ausgangstieren angefangen wurde, schloß mit Conjugation ab. Das mir zur Verfügung gestellte Material zeigte: 1. eine Abnahme der Körpergröße, wie das bei allen in Depression sich befindenden Tiere der Fall ist; 2. die Kerne aller Tiere, sowohl der noch nicht conjugierten (Fig. 11), wie auch deren, welche am Anfang der Conjugation sich befinden (Fig. 12, 13), waren typische Depressionskerne; diese sind alle abnorm vergrößert und gelappt. Sehr oft sind auch vergrößerte Kerne (bei nicht conjugierten Tieren) zu sehen, bei welchen eine beginnende Zerstückelung zu beobachten ist. Alle diese Prozesse bilden ein vollkommenes Gegenstück zu denjenigen der Depressionstiere von meinen Kulturen. Die Übereinstimmung ist so groß, daß es gar nicht möglich war, die Depressions-tiere von meinen Kulturen von den sich in Conjugation befindenden Tieren des Frl. MAYER zu unterscheiden.

Beobachtungen an *Paramaecium caudatum*.

Das Material von *Paramaecium caudatum* stammte aus einer Nahrungskultur mit *Stentor coeruleus*, die ich zum Füttern von *Dileptus*-Zählkulturen¹⁾ benutzte. Die Futterkultur befand sich in einem großen cylindrischen Glas. Es wurde immer gesorgt, daß eine reichliche Bacteriennahrung in demselben vorhanden war.²⁾ Bei solchen Existenzbedingungen hat sich außerdem in der Kultur eine unzählige Menge von Paramaecien entwickelt. Von dieser Kultur habe ich nach 1 Monat zwei weitere Futterkulturen mit *Stentor coeruleus* angelegt. Die Paramaecien sind in diesen Kulturen auch mit hineingekommen. Diese neuen Kulturen wurden in derselben Weise immer reichlich gefüttert.

Am 7. Juni war zu bemerken, daß die Bewegungen der Paramaecien träge wurden, und daß die Tiere sich am Rande des Glases in großen Mengen sammelten. Das veranlaßte eine genaue Kontrolle des Zustandes der Tiere in den anderen zwei Gläsern. Dort waren dieselben Erscheinungen zu beobachten. Um die Ursache dieses Verhaltens der Tiere besser prüfen zu können, habe ich Material von allen drei Kulturen mit Pikrinessigsäure abgetötet, mit Borax-Karmin

¹⁾ Über die in dieser Richtung gewonnenen Resultate werde ich gelegentlich meiner Arbeit über *Frontonia* berichten.

²⁾ Dies wurde erreicht, indem jede 2-3 Tage frische Salatblätter in die Kultur hineingetan wurden. Durch das Fehlen der Salatblätter entwickelten sich kolossale Mengen von Bacterien

gefärbt und in Nelkenöl aufbewahrt und untersucht. Dasselbe habe ich jeden folgenden Tag, bis zum 15. Juni regelmäßig vorgenommen.

Das genaue Nachprüfen der Präparate zeigte, daß die Körpergröße der Tiere abgenommen hatte, der Kern dagegen, wie deutlich aus den Fig. 15—19 zu ersehen ist, war enorm vergrößert. (Zum Vergleich habe ich ein normales *Paramecium* in Fig. 14 abgebildet.) Durch ungleichmäßiges Wachstum nach den verschiedenen Richtungen war die ovale Kernform in unregelmäßige übergegangen und zeigte verschieden tiefe Einschnürungen und Lappungen. Das Wachstum des Kernes war am stärksten in der Richtung der Körperlängsachse, wodurch der Kern eine länglich-plumpe Form annahm. Nur selten waren in dem Kern kleine Vacuolen zu beobachten. Manchmal waren kleine achromatische Partien in demselben bemerkbar (Fig. 17). Mit der Borax-Karminfärbung bewahrte der Kern das kompakte Aussehen der Kerne ganz normaler Tiere. Die Kernvergrößerung war infolgedessen an eine übermäßige Bildung von Chromatin-substanz gebunden.

An den stark vergrößerten Kernen waren folgende Prozesse zu beobachten. Hier und da war zu bemerken, daß die Kernmembran an manchen Stellen aufgelöst war (Fig. 15) und daß von dort aus eine Ausstoßung von Chromatin stattfand. Diese Chromatinausstoßung ist an manchen Präparaten besonders reichlich. Das ins Plasma gelangte Chromatin wird allmählich resorbiert. Diese Prozesse bilden ein vollkommenes Gegenstück zu den Vorgängen, welche K. HERTWIG bei den in abnormen Zustand geratenen Actinosphaerien beobachtet hat. An diesen Tieren hat er gefunden, daß infolge andauernder Überernährung eine starke Kernvergrößerung und Kernvermehrung mit darauffolgender lebhafter Chromatinausstoßung stattfindet. In manchen Fällen erfolgt statt der direkten Chromatinausstoßung eine Trennung ganzer Kernteile (Fig. 17, 18), welche später im Plasma aufgelöst werden. Verschiedene Mittelstufen dieser Auflösung des Chromatins sind in den Präparaten leicht zu finden. Durch diesen letzten Prozeß auch, den ich bei *Stylonychia* schon früher erwähnt habe, findet eine Verminderung der Kernsubstanz statt.

Genau solche enorme Kernvergrößerung, Chromatinausstoßung und Kernzerstückelung konnte WL. KASANZEFF bei seinen Versuchen an hungernden *Paramecien* beobachten.

Alle die beschriebenen Vorgänge lassen keinen Zweifel, daß die *Paramecien* meiner Kulturen sich in einem starken Depressionszustand befanden, dessen Ursache nach den früher erwähnten Nahrungsverhältnissen der Kultur in einer andauernden übermäßigen

Ernährung zu suchen ist. Ich war daher in Spannung über den weiteren Verlauf dieses Vorgangs, welcher ja eine Parallele zu meinen Experimenten mit *Stylonychia* bildete.

Während den ersten Tagen der Depression traten in der Kultur nur vereinzelte Conjugationen ein. Am 12. und 13. Juni aber wurde die Zahl derselben erheblich größer. Gegen 15.—16. Juni war die Depression vorüber, es war aber zu bemerken, daß die Zahl der überlebenden Tiere im Verhältnis zu den früher vorhandenen geringer war. An dieser starken Depression sind viele Tiere zugrunde gegangen und viele fanden ihre Zuflucht in der Conjugation.

Die bei *Stylonychia* gemachte Beobachtung, daß die Neigung zur Conjugation während Depressionsperioden eintritt, konnte an *Paramecium* bestätigt werden. Die Kerne der Depressions- und der Conjugationstiere waren hier auch gar nicht voneinander zu unterscheiden. In den beiden Fällen waren enorm vergrößerte Kerne von unregelmäßiger Gestalt zu beobachten. Eine besonders starke Vermehrung der Micronuclei bei den Depressionsparamecien konnte ich nicht beobachten. Wenn auch selten, habe ich doch Depressionstiere gesehen, deren Micronucleus in Teilung (Fig. 15) war und solche, welche schon zwei Micronuclei besaßen. Eine Vermehrung der Micronuclei konnte auch WL. KASANZEFF an die durch Hunger in Depression versetzten Paramecien beobachten. Bei *Paramecium* auch wie bei *Stylonychia* steht also die Teilung der Micronuclei im Zusammenhang mit der abnormen Vergrößerung des Macronucleus.

Als Anhang zu dieser Beschreibung will ich die über dasselbe Thema vorhandenen Literaturangaben kurz erwähnen.

Die in der Mitte der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts von MAUPAS angestellten Versuche über den Lebenscyklus verschiedener Infusorien, darunter auch *Stylonychia mytilus*, haben ergeben, daß die Lebenskurve der Infusorien eine gleichmäßig verlaufende Linie darstellen soll. Erst am Schluß der Kultur sollen Zeichen einer „dégénérescence sénile“ der Tiere eintreten, welche sich in einer abnormen Vergrößerung des Kernes, öfters auch in einer Vermehrung der Micronuclei über die Norm kundgibt. In diesem Zustand beobachtet MAUPAS die Conjugationsepidemien. Bei diesem letzten Vorgang hat er weiter die Beobachtung gemacht, daß der Conjugationstrieb in Kulturen, welche von einem einzigen Tier stammen, zu keinen richtigen Copulae führt. Sollten ausnahmsweise Copulae entstehen, sind die exconjugierten Tiere nicht imstande, lebensfähige

Generationen für längere Zeit zu erzeugen. Eine ausgiebige Conjugation hat MAUPAS erzielen können, wenn er Tiere von verschiedenen Kulturen, welche sich in „dégénérescence sénile“ oder in Perioden näher an derselben befanden, miteinander mischte. Die conjugierenden Tiere zeichnen sich immer durch geringere Körperdimensionen aus.

Wie zu ersehen, ist MAUPAS in dieser Fülle richtiger Beobachtungen nur eines entgangen, d. i. die Feststellung früherer Depressionsperioden, welche für den Verlauf einer Protozoenkultur, wie vor allem die Untersuchungen HERTWIG's und CALKINS zeigten, so charakteristisch sind. Die Ursache dieser Depressionsperioden liegt nach den Angaben der oben genannten zwei Forscher, wie auch nach den späteren Beobachtungen WOODRUFF's in einer übermäßigen Vergrößerung des Kernes. Diese Prozesse verlaufen somit in vollkommener Parallele mit denjenigen, welche MAUPAS bei der „dégénérescence sénile“ beobachtet hat. Graphisch läßt sich daher der Lebenslauf einer Protozoenkultur mit einer wellenförmigen Linie darstellen.

Kurz zusammengefaßt sind die gewonnenen Resultate folgende

1. Die von einem nicht exconjugierten Tier angelegte Kultur von *Stylonychia mytilus* zeigte vom 1. April bis zum 16. Juli 1906 einen Wechsel von Perioden starker Vermehrung mit solchen, in welchen die Lebensfunktionen: Nahrungsaufnahme, Assimilation, Teilung zum Stillstand kamen. Das sind die Depressionsperioden.

2. Bei den Depressionsperioden zeigten die Tiere: 1. eine beträchtliche Abnahme der Körpergröße, was öfters mit einer unregelmäßig werdenden Körperform und mit Reduktion der Schwanzborsten verbunden war; 2. ein trübes oder aber anormal helles Plasma; 3. die auffallendsten Veränderungen machte der Kernapparat durch: der Macronucleus nahm enorm an Größe zu, verlor seine regelmäßige Gestalt und wurde lappig. Bei der Vergrößerung des Macronucleus trat oft eine Vakuolisierung desselben auf. Er behielt aber seine starke Färbbarkeit mit Chromatinfarben, was darauf hinweist, daß die Vergrößerung Folge einer übermäßigen Chromatinanhäufung war. Bei *Paramecium* war die Vakuolisierung des Macronucleus weniger auffallend.

3. Die Teilung der Microuclei steht in sehr enger Beziehung zu der Vergrößerung des Macronucleus, daher kommt es auch, daß bei Depressionstieren fast immer eine vermehrte Zahl von Microuclei vorhanden ist.

4. Der Lebenszyklus der Stylonychienkultur läßt sich graphisch mit einer wellenförmigen Linie darstellen.

5. Zeigt diese Kurve, daß die Depressionsperioden im Lauf der Kultur immer tiefer und tiefer wurden (man vergleiche das gesetzmäßige Hinuntersinken der Depressionen von 2. Mai, 1. Jnni, 15. Juni, 1.—3. Juli bis zum 15. Jnli, Textfig. 1) und schließlich zur völligen Erschöpfung und Aussterben der Kultur führten.

6. Je tiefer die Depressionen wurden, desto weniger Tiere konnten sich von neuem erholen.

7. Bei der Erholung wiederholten sich in umgekehrter Reihe die Prozesse, welche zur Depression führten. Ein Teil vom Kern wird allmählich resorbiert. Dieser letzte Prozeß wird erleichtert durch Zerstückelung des Kernes (*Stylonychia*, *Paramaccium*), oder aber durch direkte Chromatinausstoßung von demselben in das umgebende Plasma (*Paramaccium*).

8. Nach Perioden tiefer Depression war sehr oft eine erhöhte Teilungsfähigkeit der Kultur zu beobachten, was besonders deutlich nach der Depression vom 1.—3. Juli hervortrat.

9. Der Trieb zur Conjugation trat nur während Perioden starker Depression ein. Die eben in Conjugation eingetretenen Tiere zeigten alle Merkmale der Depressionstiere: Anfhören der Ernährung, Abnahme der Körpergröße, abnormes Auswachsen der Macronuclei, Vermehrung der Micronuclei.

10. Bei meinen Stylonychienkulturen, welche von einem einzigen Tier seinen Ausgang nahmen, führte der Conjugationstrieb nicht zur Bildung echter Copulae. Bei der Stylonychienkultur der stud. zool. Frl. K. MAYER dagegen, welche mit mehreren Ausgangstieren angefangen wurde, schloß die Kultur mit Conjugation.

11. Durch Conjugation beendeten die durch starke Überernährung in tiefe Depression geratenen Paramaccienkulturen. In diesen Kulturen auch war die Parallele zwischen den Depressions- und Conjugationstieren eine vollkommene.

Allgemeiner Teil.

Eine einheitliche Erklärung der beschriebenen Vorgänge ergibt sich aus der Kernplasmarelationslehre R. HERTWIG'S. Hier muß ich etwas weiter ausholen. Wie bekannt besagt diese Lehre, daß der Quotient, den man erhält, wenn man die Plasmamasse durch die

Kernmasse dividiert eine gesetzmäßige Größe ist. Soweit dieser Quotient beibehalten wird, befindet sich auch die Zelle in normalem Zustand. Wird durch einseitige Begünstigung des Wachstums des Kernes oder des Plasmas allein, ein Mißverhältnis in der Größe dieser beiden Zellteile herbeigeführt, so gerät die Zelle in anormalen Zustand. Je nach der Tiefe dieser Störung findet eine partielle oder totale Sistierung der Lebensfunktionen statt. Je nach der Tiefe dieser Störung sind auch verschiedene Prozesse nötig, um die Zelle von neuem in ihren normalen Zustand zu bringen. Das nähere Verfolgen dieses Grundgedankens ergibt die folgenden Abstufungen.

1. *Teilung der Zelle.* Wie es R. HERTWIG von seiner Kernplasmarelationslehre ausgehend zuerst postulierte, was durch die noch nicht veröffentlichten Messungen WIERZBICKI's bestätigt wurde,¹⁾ sind in dem Kernwachstum zwischen zwei aneinanderfolgenden Zellteilungen, zwei Momente scharf aneinander zu halten: 1. Funktionelles Wachstum des Kernes und 2. Teilungswachstum desselben. Während der ersten Periode, welche von einer Teilung bis unmittelbar zu der nächst darauffolgenden Teilung sich erstreckt, wächst der Kern im Verhältnis zum Plasma sehr langsam. Es kommt schließlich zu einem großen Mißverhältnis zwischen Kern- und Plasmagröße, das HERTWIG Kernplasmaspaltung nannte. Die Zelle kommt dadurch in abnormen Zustand. Die Regulierung des Kernwachstums ist nicht mehr möglich und der Kern beginnt auf einmal sehr stark auf Kosten des Plasmas zu wachsen d. i. der Kern tritt in das Teilungswachstum ein. Er wächst bis auf das Doppelte von seiner ursprünglichen Größe heran. Dieser abnorme Zustand der Zelle wird durch die Teilung beseitigt. Die letztere ist sodann als ein Regulationsprozeß zu betrachten. Die nicht absolute Exaktheit des Teilungsprozesses bei der Zweiteilung des Kernes, noch mehr aber die allmählich sich anhäufende Vergrößerung des Kernes infolge eines andauernden Funktionierens, führt schließlich zu solchen Störungen in dem Verhältnis zwischen der Kernplasmagröße, daß eine Teilung der Zelle unmöglich gemacht wird. Infolge des übermäßigen Anwachsens des Kernes werden die Funktionen der Zelle in Stillstand gebracht.

2. *Die Zelle tritt in Depression ein.* Je intensiver die Zelle funktioniert, desto früher wird eine übermäßige Vergrößerung

¹⁾ Meine an *Frontonia* und anderen Infusorien ausgeführten und demnächst zu veröffentlichenden Messungen bestätigen vollkommen die Grundprinzipien der Kernplasmarelationslehre und die Folgerungen derselben bei der Teilung der Zelle.

des Kernes erzielt, desto früher werden daher die Depressionszustände eintreten. Die genaue Erforschung der Wirkung aller derjenigen Faktoren, wie Überernährung, Hunger, rasche Temperaturveränderungen nach vorausgegangener starker Ernährung usw., welche alle eine schnellere Herbeiführung der Depression begünstigen, hat ergeben, daß dieselben das Wachstum des Kernes einseitig stark beeinflussen. Um wieder in den normalen Zustand kommen zu können, muß in der Zelle eine Verminderung der Kernsubstanz stattfinden. Dies erfolgt durch Chromatinausstoßung von seiten des Kernes oder durch direkte Resorption von Kernteilen von seiten des Protoplasmas. Alles das sind daher Regulationsprozesse ähnlich denen, welche von GOLDSCHMIDT, MATHEWS, von mir und von anderen Autoren auch bei der Metazoenzelle (Chromidienbildung bei stark funktionierenden Gewebszellen, bei den Geschlechtszellen usw.) beobachtet worden sind.

Im Laufe der Kultur stellen sich die Depressionen öfters und tiefer ein. Das zeugt dafür, daß die Selbstregulierung der Zelle immer schwerer und ungenügender wird. Die Resorptionsfähigkeit des Protoplasmas wird bei allzugroßem Anwachsen des Mißverhältnisses zwischen Kern und Plasma schließlich paralysiert. Die enorme Vergrößerung des Kernes kann nur noch unvollkommen oder überhaupt nicht mehr durch das Einwirken des Zellprotoplasmas rückgängig gemacht werden. Die Zelle auf sich selbst überlassen wird dem physiologischen Tode erliegen.

3. In diesen tiefen Depressionen tritt der Conjugationstrieb ein, welcher zu richtigen Conjugationsepidemien führt. Durch den Conjugationsprozeß wird eine totale Umwälzung in dem Kernapparat herbeigeführt und dadurch die Zelle wieder in ihren normalen Zustand in bezug auf die Kernplasmaverhältnisse versetzt. Der Conjugationsvorgang ist somit als ein regulatorischer Prozeß aufzufassen. Er hat als solcher einen Sinn nur bei Zellen, welche sich in äußerst abnormem Zustand befinden, d. i. bei Zellen in tiefer Depression. Dies erklärt, warum die Neigung zur Conjugation erst mit dem Altwerden der Kultur sich einstellt. Dies erklärt ferner, warum die öfters angewandten Eingriffe zur Herbeiführung der Conjugation einen Erfolg nur bei solchen Kulturen haben. Halten wir uns einen Augenblick bei diesem letzten Punkt auf, um näher zu sehen was für Veränderungen in dem Zustand der Zelle die gebräuchlichen Conjugationsmethoden bedingen und ob sie zugunsten der hier aufgestellten These, d. i. daß jede Conjugationszelle eine Depressionszelle ist, sprechen.

Die allgemein bekannte Methode ist diejenige von MARPAS. Sie

besteht darin, daß man Infusorien, welche lange Zeit vorher reichlich ernährt wurden, auf einmal hungern läßt. MAUPAS konnte auf die theoretische Begründung dieser seiner auf empirischem Wege aufgestellten Methode nicht ins klare kommen. Nunmehr können wir dies, Dank der Untersuchungen HERTWIG's und seiner Schüler. Die Versuche KASANTZEFF's an Paramaecien zeigten nämlich, daß durch das Hungernlassen der Tiere eine rasche Zunahme des Kernes herbeigeführt wird. Die durch eine übermäßige Ernährung zu tiefen Depressionen neigenden Kulturen, werden durch den Hunger sofort an den Rand einer solchen gestellt. Die in tiefe Depression geratenen Tiere finden einen Ausweg in der Conjugation. — Noch ein Beispiel HANS PRANDTL hat zahlreiche Conjugationen von *Didinium nasutum* [O. F. MÜLLER] erzielt durch die folgende, nach den hier wiedergegebenen theoretischen Überlegungen, feinsinnig kombinierte Methode. „Schon früher hatten MAUPAS, R. HERTWIG und PROWAZEK bei den verschiedensten Infusorienarten dadurch Conjugation erzielt, daß sie die Tiere nach Perioden starker Vermehrung in Hungerkulturen versetzten. R. HERTWIG fand ferner bei *Dileptus*, daß die Conjugations-epidemien bei fortgesetzter Kultur an Intensität zunehmen und kurz vor dem Eintritt von tiefen Depressionszuständen ihren Höhepunkt erreichten. Als Ursache der Depression hatte R. HERTWIG an *Actinosphaerium* das übermäßige Wachstum des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma durch starke Fütterung nachweisen können. Er glaubt deshalb die Ursache der Conjugation in dem durch starke Fütterung bedingten übermäßigen Wachstum des Hauptkerns erblicken zu müssen. Ein weiteres Resultat der HERTWIG'schen Forschungen, daß die Zelle normalerweise bei höherer Temperatur im Verhältnis zum Protoplasma einen viel kleineren Kern besitze als bei niedriger Temperatur, legte mir folgende Überlegung nahe: Bringt man Tiere, die einige Zeit in Zimmertemperatur stark gefüttert wurden und hierdurch eine Größenzunahme ihrer Kerne erfahren haben, plötzlich in einen Brutofen von etwa 25° C, so haben die Tiere für diese Temperatur viel zu große Kerne. Gesellt man der Temperaturerhöhung noch Hunger bei, so ist den Tieren die Möglichkeit erschwert, das große Mißverhältnis von Kern und Protoplasma durch Stoffaufnahme zu regulieren. Sie sind künstlich an den Rand einer Depression gebracht. Sie werden wohl nur durch eine Umwälzung im Keruapparat imstande sein, zum normalen Zustand zurückzukehren und dies geschieht wohl am gründlichsten durch Conjugation.“

Nach dieser Methode PRANDTL's habe ich selbst viele und viele

Tausende Conjugationen von *Epistylis* bekommen. Die Tiere wurden bei reichlicher Nahrung und bei einer Temperatur von 13°—14° C kultiviert. Unter diesen Lebensbedingungen vermehrten sie sich sehr stark. Nach einiger Zeit habe ich von dieser Kultur drei Hungerkulturen abgezweigt und bei Temperatur von 25°, 22° und 17° C weiter kultiviert. Schon nach 30 Stunden trat Conjugation ein. Durch die erwähnten Conjugationsmethoden werden daher die Tiere durch äußere Einwirkungen sprungweise in den Zustand einer tiefen Depression versetzt, eine Depression, die sie bei normalem Verlauf erst viel später, vielleicht z. B. nach ein paar Monaten ohnedies erreicht hätten.

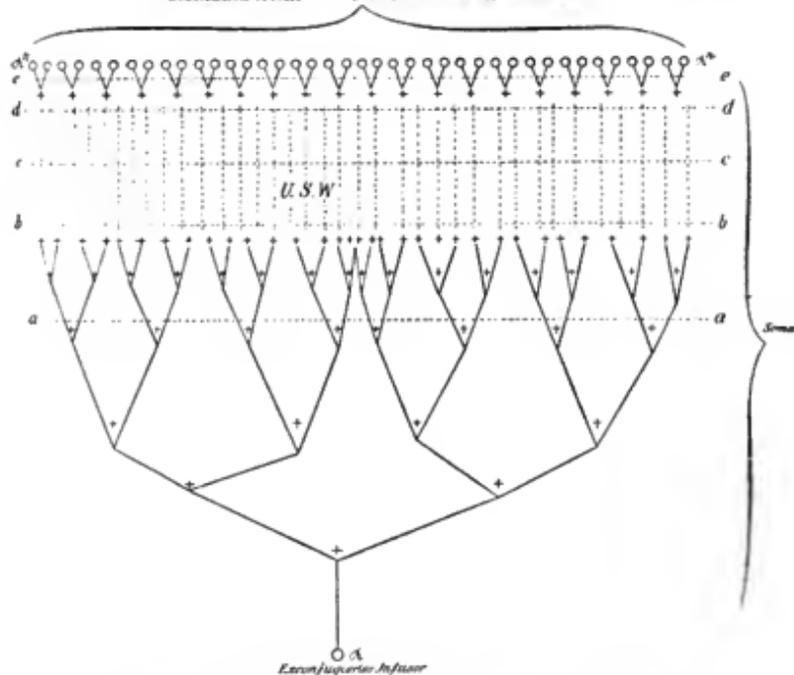
Von diesem Standpunkt über die Natur der Conjugationszellen ausgehend, werde ich im folgenden versuchen, die Schlußfolgerungen dieser Betrachtungsweise näher zu präzisieren.

Im Jahre 1882 hat WEISMANN die These aufgestellt, daß die Protozoenzelle unsterblich ist. Dank ihrer Fortpflanzungsweise durch Teilung soll sie sich bei günstigen äußeren Bedingungen ins unendliche erhalten können. Da über die Ursachen des Conjugationsvorganges damals nichts Genaueres bekannt war, wurde dieser Vorgang einseitig aufgefaßt, mit den Vererbungsfragen theoretisch verknüpft und in dem Amphimixis seine alleinige Bedeutung und kausale Begründung gesehen. Seinen Gedankengang auf die Metazoen erweiternd, erblickt WEISMANN in den generativen Zellen unsterbliche, der Protozoenzelle vollkommen gleichwertige Elemente, welche sich von Generation zu Generation weiter ins unendliche fortpflanzen können, ohne jemals von Degeneration befallen zu werden, welche letztere den Tod der somatischen Zellen allein herbeiführt. Der Tod als Faktum tritt zum erstenmal bei den somatischen Zellen der Metazoen ein und ist nicht als physiologische Notwendigkeit, sondern als Anpassungserscheinung an die Lebensbedingungen aufzufassen.

Bei Aufstellung dieser seiner These hat WEISMANN einen Grundfehler gemacht, indem er ein einziges Infusor mit einem Metazoenindividuum verglichen hat, d. h. ein Individuum höherer Ordnung (das Metazoenindividuum) mit einem solchen niederer Ordnung (die Protozoenzelle) für gleichwertig erklärt hat. Auf diesen Fehler haben besonders MINOT, MAUPAS und HERTWIG hingewiesen. Nicht das einzige Infusor ist einem Metazoon gleichzustellen, sondern die ganze Generationsfolge desselben. Präzisieren wir diese beiden für

unsere weiteren Ausführungen wichtigen Begriffe. Die Untersuchungen MACPAS' an Infusorien, diejenigen HERTWIG's an Infusorien und besonders an *Actinosphaerium*, ferner die Untersuchungen CALKINS', LORANDE LOOS WOODRUFF's und die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen, daß Protozoenkulturen, von einem Ausgangstier beginnend, welche geräumige Zeit kultiviert werden, nach einer gewissen, je nach den Arten verschieden großen Zahl von Generationen in so

Geschlechtszellen = Geschlechtsatrize der Metazoen



Textfig. 2. Schema I. Generationsfolge einer Protozoenzelle.

a Exconjugiertes Ausgangstier. Mit \pm sind die agamen Generationen bezeichnet. Die \circ stellen die Conjugationstiere dar. Die queren punktierten Linien a—a, b—b, c—c, d—d, e—e bezeichnen die Depressionsperioden.

tiefe Depressionszustände eintreten, daß die entstandenen Defekte nicht mehr durch Selbstregulation rückgängig gemacht werden können. Die ganze Generationsfolge eines Infusors, welche allein einem Metazoen verglichen werden darf, an sich selbst überlassen, stirbt an Erschöpfung aus, sie entgeht dem Tode nicht. Alle Zellen dieser Infusoriengeneration bewahren aber infolge ihres vollkommen

selbständigen Lebens sämtliche Funktionen, welche für das Leben eines selbständigen Zellorganismus unentbehrlich sind, intakt: die Funktion der Nahrungsaufnahme, der Assimilation, der Bewegung usw., und schließlich die Funktion der geschlechtlichen Fortpflanzung. An dem tiefen Depressionspunkt seiner Existenz angelangt, besitzen daher alle Zellen einer Infusorienzucht die Fähigkeit, dem Tode zu entgehen. Dies wird erreicht durch die Conjugation. In den bis zu diesem letzten Moment durch Zweiteilung sich fortpflanzenden agamen Generationen, welche dem Soma eines Metazoons vergleichbar sind, erwacht der Geschlechtstrieb, das Soma schwindet auf einmal und die ganze Zucht verwandelt sich in ein Geschlechtsindividuum, welches ausschließlich aus Zellen im Depressionszustand, bzw. aus Geschlechtszellen besteht (Textfig. 2).

Es fällt nun auf, daß Tiere einer und derselben Zucht, oder wie sie MAUPAS nannte, Tiere „proche parents“, selten miteinander conjugieren. Die Ursache dieses Verhaltens liegt in den gleichsinnigen Veränderungen, welche die Nachkommen einer und derselben Zelle infolge der gleichen konstitutionellen Beschaffenheit und den gleichen äußeren Existenzbedingungen erfahren haben. Durch die Conjugation solcher Zellen wird den letzteren so gut als gar nicht oder höchstens sehr unvollkommen geholfen werden, da die Vereinigung gleichsinniger Veränderungen im Plasma und im Kerne zu keinen wirksamen Gegensätzen in der Wechselwirkung dieser beiden Zellbestandteile führen wird.

Stellen wir uns jetzt vor, daß die sich teilenden Infusorien nicht auseinandergehen, sondern fest verbunden bleiben, so wird ein vielzelliger Organismus entstehen. Verfolgen wir daher näher die Genese eines Metazoenindividuums. Die je nach den Umständen befruchtete oder unbefruchtete (parthenogenetische) Eizelle, welche unserem exconjugierten Ausgangsinfusorium entsprechen würde, erzeugt durch fortgesetzte vegetative Vermehrung (Zweiteilung) tausende und tausende Zellen, die, anstatt auseinanderzugehen, fest in Geweben verbunden bleiben. Von diesem letzten Moment ab haben wir mit Faktoren zu rechnen, welche die Unterschiede bedingen, die zwischen einer Protozoenzellgenerationsfolge und einem Metazoenorganismus bestehen. Auf die Erläuterung dieser Unterschiede möchte ich gleich eingehen.

Jedes Zusammenleben der Zellen ist mit einer Arbeitsteilung bei Verrichtung der Lebensfunktionen verbunden. Die Ursachen dieser Arbeitsteilung liegen sowohl in den Beziehungen der Zellen

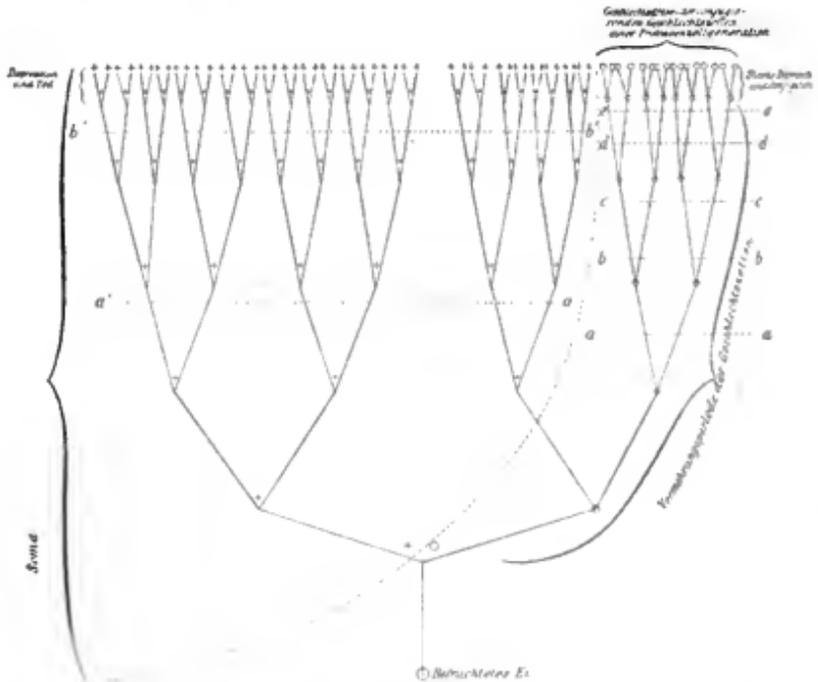
zueinander, wie auch zur Außenwelt. Je nach der Lagebeziehung zu letzterer übernehmen einige Zellen oder ganze Zellverbände das Empfangen der Reize, welche auf den Organismus einwirken (Sinneszellen und Sinnesepithelien), andere übernehmen die Atmungsfunktion, wieder andere die Verdauung usw. Hand in Hand mit dieser Arbeitsteilung und Spezialisierung in Verrichtung von nur einigen Funktionen geht eine Einschränkung in der Leistungsfähigkeit der Zelle. Sie ist nicht mehr fähig, allen denjenigen Funktionen zu genügen, welche die freie Protozoenzelle allein verrichten kann. Das Leben der einzelnen Gewebszellen und der ganzen Gewebeart ist ohne den Zusammenhang zum ganzen Organismus unmöglich. Auf die verschiedenen Mittelstufen, welche sich besonders in den koloniebildenden Flagellaten — *Eudorina*, *Volvox* usw. — auffinden lassen, Mittelstufen, welche die allmähliche Spezialisierung und Einschränkung der Funktionen der Gewebszellen zeigen, will ich nicht eingehen. Diese Sachen sind zu bekannt, um hier nochmals erwähnt zu werden.

Wie jede Zelle, geraten auch die Gewebszellen infolge des andauernden Ansübens ihrer Funktionen in Depressionszustände, die sie von Anfang an durch Selbstregulation bewältigen können. Ich erinnere nur an die Chromidienbildung stark funktionierender Zellen, welche solch einen Regulationsprozeß darstellt. Schließlich aber werden die Defekte der fortdauernden Funktion so stark, daß die Selbstregulation nicht mehr imstande ist, die Zelle von der tiefen Depression zu retten. Da die einseitige Spezialisierung der Gewebszellen ihnen des gründlichsten Mittels zu einer Renovation, den Conjugationsvorgang, beraubt hat, erliegen diese Zellen unfehlbar der Depression (Textfig. 3).

In jedem Metazoenindividuum bleiben aber, noch von der ersten Teilung der Eizelle an, Zellen bewahrt, welche in keinen Gewebeverband eintreten und bei dem Ansüben der verschiedenen Funktionen des Organismus keinen Anteil nehmen. Die besondere Stellung dieser Zellen ermöglicht es ihnen, daß sie der Zellspezialisierung entgehen und dadurch die Funktionen einer Protozoenzelle vollkommen beibehalten. Diese Zellen sind die Geschlechtszellen. Am Ende ihres Lebens treten diese Zellen von dem lockeren Verband, in dem sie sich früher befanden, heraus und leben als ganz freie Zellen weiter. Wie jede Zelle, so werden auch die Geschlechtszellen im Laufe ihrer fortgesetzten Vermehrung und ihres Wachstums in Zustände geraten, in welchen das normale Ausüben der Lebensvorgänge infolge übermäßigen Wachstums des Kernes gestört sein wird. Nach dem Vorausgegangenem wird die Lebenskurve einer Generationsfolge

von germinativen Zellen, d. i. allen germinativen Zellen eines Metazoenindividuums analog der Lebenskurve einer Protozoenzucht verlaufen (Textfig. 3).

Trotzdem in den bisherigen ovo- und spermatogenetischen Untersuchungen dieser Verlauf der germinativen Zellen noch wenig berücksichtigt worden ist, lassen sich doch jetzt noch die in der



Textfig. 3. Schema II.

Metazoenindividuums; Einteilung in somatische (+) und germinative (○) Zellen. Zwischen den Depressionslinien $a-a$ und $c-c$ der Geschlechtszellen sind mehrere Zellgenerationen zu denken; desgleichen auch zwischen den Depressionslinien $a'-a'$ und $b'-b'$ der somatischen Zellen.

$a-a$, $b-b$, $c-c$, $d-d$, $e-e$ Depressionszustände der Geschlechtszellen.

$a'-a'$, $b'-b'$ Depressionen bei den somatischen Zellen.

Entwicklung der Geschlechtszellen auf Depressionszustände hin deutenden Hauptetappen feststellen. Am spärlichsten sind die diesbezüglichen Angaben während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen, welche bis jetzt so gut wie gar nicht einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden ist. Die dort sehr oft

beobachteten gelappten Kerne z. B., welche in verschiedenen Zeitabständen der Vermehrungsperiode öfters wiederkehren und welche bis jetzt die einander widersprechendsten Deutungen (wie Amitose, „Funktionszustand“ usw.) erfahren haben, werden sich nach den in dieser Richtung angestellten eingehenden Untersuchungen von Herrn Dr. ELPALJEWSKY als Depressionskerne auffassen lassen.¹⁾ Die Ähnlichkeit dieser Depressionskerne mit dem gelappten Kern eines Infusors im Depressionszustande ist geradezu überraschend. In beiden Fällen trennen sich ganze Stücke vom Kern ab, um nachher ins Plasma resorbiert zu werden. Dieser Vorgang ist bei den Geschlechtszellen auch, wie das bei den Protozoen der Fall ist, als ein Prozeß aufzufassen, welcher zu einer Verminderung der Kernsubstanz und dadurch zum Normalwerden der Zelle beiträgt.

Besser stehen wir mit den Angaben in der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen. In einer meiner früheren Arbeiten²⁾ habe ich, ausgehend von den Ausführungen R. HERTWIG's,³⁾ auf manche solcher Depressionszustände während dieser Periode hingewiesen. Ich werde hier das früher Gesagte kurz skizzieren und bei dieser Gelegenheit etwas nachholen. Meine Beobachtungen bei der Eibildung von *Paludina vivipara* haben gezeigt, daß, von dem nach der Oogonienteilung folgenden Leptotenstadium beginnend, Prozesse auftreten, welche zuerst zu einer Längsspaltung der Chromatinschleifen im Kern führen (Ende von Synapsis- und Anfang von Pachytenstadium). Diese Prozesse hören hier nicht auf, sondern spielen sich weiter ab und führen zu der Ausbildung von echten Tetradenchromosomen. Es ist anzunehmen, daß die Zelle sich durch diese Prozesse zur Teilung vorbereitete und zwar zweimal nacheinander. Das erstmal im Moment der Längsspaltung der Chromatinschleifen, welcher Vorgang ja, wie bekannt, jeder Teilung der Zelle vorausgeht, und das zweitemal mit der Tetradenausbildung. In den beiden Fällen aber findet die Teilung nicht statt. Vielmehr nach dem zweiten Anlauf zur Teilung, d. i. nach dem Stadium mit ausgebildeten Tetradenchromosomen, folgen Kernstadien (Diplotene, Dyctiene), welche zur Auflösung der Tetraden und zum Zurückkehren des Kernes in den Zustand vor dem Leptotenstadium führen. Betrachten wir die sich in diesen zwei Momenten abspielenden Prozesse

¹⁾ Diese mündliche Mitteilung verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. ELPALJEWSKY.

²⁾ Eibildung bei *Paludina vivipara*, Chromidien bei *Paludina* und *Helix* etc.

³⁾ Über organotypisches und cytotypisches Wachstum der Zelle.

näher, um zu sehen, ob sie nicht ein Verständnis dieser merkwürdigen abortiven Teilungsversuche der Zelle ermöglichen.

Die im Wachstum eingetretene Ovocyte, welche gerade von einem Depressionszustand im Ovogonienstadium ausgegangen ist (man achte auf die große Zahl der Zellen mit gelappten Kernen in diesem Stadium), zeichnet sich durch ein enormes Kernwachstum im Vergleich zum Protoplasma aus. Die erste vorbereitete Teilung kann infolge dieses übermäßigen Wachstums des Kernes nicht zustande kommen. Die Zelle gerät in Depression und es findet in diesem Moment eine rege Chromidienausstoßung statt. Die Zelle befreit sich dadurch so gut als möglich aus dem akuten abnormen Zustand und es wird eine neue Teilung vorbereitet. Da aber die Defekte der vorhergehenden Depression durch die Chromidienbildung in diesen Endstadien der germinativen Zellgenerationsfolge nur unvollkommen beseitigt worden sind, so kann diese zweite vorbereitete Teilung auch nicht zustande kommen. Die Zelle tritt in einen neuen abnormen Zustand ein und es folgt abermals eine reichliche Chromidienausbildung, welche die Verminderung der Kernmasse bezweckt. Daß die zwei hier verzeichneten Momente wirklich Vorbereitungen zur Teilung gewesen sind, zeigen die während derselben ausnahmsweise auftretenden echten Mitosen, nämlich im ersten Falle Mitosen mit längsgespaltenen Chromosomen, im zweiten Falle solche mit Tetradenchromosomen. Es ergibt sich somit, daß die ausnahmsweise auftretenden Teilungen bei dem Ovocytenwachstum nicht Erscheinungen ohne irgend eine tiefere Bedeutung sind. Sie sind im Gegenteil sozusagen Wegweiser, welche noch den ungestörten Verlauf dieser Vorgänge, wie sie sich abspielen sollten, zeigen.¹⁾

Durch diese aufeinanderfolgenden und immer rückgängig gemachten Depressionen kommt schließlich die germinative Zelle in einen Zustand mit enorm vergrößertem Kern. Das Wachstum der Zelle hört auf. Die Zelle gelangt in eine tiefe Depression. Die Zelle wird „reif“, wie man sagt, der Organismus selbst „geschlechtsreif“ und es tritt ein starker Geschlechtstrieb auf.²⁾

¹⁾ Eine nicht schablonenmäßig, sondern tiefer durchgedachte und nach ganz neuen Gesichtspunkten gemachte Ovo- und Spermio-genese wird viele wichtige Tatsachen zutage fördern, welche bis jetzt, eine Erklärung nicht zulassend, keine Beachtung gefunden haben.

²⁾ Daß in der Tat die Geschlechtszellen am Ende der Vermehrungsperiode wie auch in den zwei erwähnten Vorbereitungsstadien zur Teilung und vor der Richtungskörperbildung sich in einem Depressionszustande befinden, zeigen auch die vielen degenerierenden Zellen, welche sich in allen diesen Stadien beobachten lassen. Diese periodisch auftretenden Degenerationswellen konnte ich an den

Der Parallelismus mit der Infusorienzucht ist augenspringend. Wie dort die Conjugationsepidemien immer in tiefen Depressionszuständen eintraten, desgleichen tritt bei den Metazoen der Geschlechtstrieb nur dann ein, wenn die Geschlechtsprodukte in tiefem Depressionszustand gekommen sind. Dort wie hier gibt es einen sicheren Ausweg von diesem Zustande, das ist die Conjugation. Auf sich selbst überlassen, stirbt die Geschlechtszelle an „dégénérescence sénile“ ab, sie erliegt dem physiologischen Tode.

Die Parallele geht noch weiter. Ebenso wie bei den Protozoen die Conjugationen zwischen Zellen ein und derselben Zucht wegen der einseitigen Differenzierung vermieden werden, und wenn zustande gekommen, von nicht länger andauerndem verbessernden Einfluß auf die Zellen sind, genau so ist es bei den Metazoen, wo auch die Conjugation zwischen Zellen ein und derselben Zellgenerationsfolge, d. h. der Hermaphroditismus, vermieden wird.

Alle diese Anseinandersetzungen führen zu dem Schluß, daß die Geschlechtszellen im Moment der Geschlechtsreife nicht die lebensfähigsten und normalsten Zellen eines Organismus sind, sondern daß sie Zellen sind, welche sich in tiefer Depression befinden. Bei den Metazoen auch, wie das bei der Infusoriengenerationsfolge der Fall ist, hat die Conjugation, als ein Verbesserungsprozeß aufgefaßt, einen Sinn nur bei in abnormen Zustand geratenen Zellen, nicht bei normalen Zellen.

Trotzdem die These WEISMANN'S für die Unsterblichkeit der Protozoen- und der Geschlechtszellen nach den Untersuchungen

Ovarien von *Paludina* beobachten. Diese Degenerationserscheinungen, welche gegen Ende der Zellgenerationsfolge (bei *Paludina* nach dem zweiten Anlauf zur Teilung und vor der Richtungskörperbildung) ihren Höhepunkt erreichen, sind wohl auf die Weise zu erklären, daß nicht alle Zellen, wie das auch bei den Protozoen der Fall ist, sich von einer Depression erholen können, vielmehr viele an derselben zugrunde gehen. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt in den individuellen Verschiedenheiten der Zellen, welche durch Ungleichmäßigkeiten bei der Teilung, der Ernährung u. dergl. bedingt werden. Nicht alle Zellen werden infolgedessen in genau der gleichen Lage sein, um den Regulationsprozeß durchzumachen: in diesen kritischen Momenten treten die vielen degenerierenden Zellen auf. Diese Betrachtungsweise läßt erstens tiefer in die Ursachen der Degenerationserscheinungen blicken; sie zeigt zweitens, warum diese Degenerationen immer periodisch und nur in bestimmten Phasen der Zellgenerationen einzutreten pflegen; drittens erklärt diese Betrachtungsweise, warum diese Degenerationswellen mit den oben verzeichneten Depressionsperioden zusammenfallen. — Dieselben Erwägungen, d. i. daß die Degenerationsperioden mit den Depressionsperioden zusammenfallen, behalten auch für die somatischen Zellen ihre Gültigkeit.

MAUPAS', HERTWIG'S u. a. der Boden entzogen wurde, so ist man von diesen Anschauungen noch nicht ganz losgekommen. Ist das letztere bei den Protozoen schon längst der Fall, nicht so steht es bei der Betrachtung der Geschlechtszellen der Metazoen. Man hat sich die selbstverständlich erscheinende Auffassung, daß diejenigen Zellen eines Organismus, welche Generationen durch für sein weiteres Erhalten anersehen sind, auch die lebensfähigsten Zellen dieses Organismus sein müssen, so angewöhnt, daß sehr wenige Forscher sich mit diesen Fragen eingehender befaßt haben. Präzis und mit schwerwiegenden Beweisen wurde der Depressionszustand der Geschlechtszellen zum erstenmal von RICHARD HERTWIG am 7. Dezember 1906 in einem öffentlichen Vortrag „Über die Ursache des Todes“ hervorgehoben.

Aus seinen Protozoenstudien über die physiologische Degeneration, über die Kernplasmarelation usw. ausgehend, erweitert er seine Betrachtungen auch auf die Metazoen und kommt zu dem Schluß, daß die Geschlechtszellen Depressionszellen sind, und beleuchtet diese wichtige Frage von anderen Gesichtspunkten aus, als dies hier geschehen ist. „Wie steht es mit der Unsterblichkeit der Geschlechtszellen vielzelliger Tiere? — WEISMANN hatte angegeben und ich hatte mich zunächst seiner Darstellung angeschlossen, daß die Fortpflanzungszellen der lebenden Tiere und die Fortpflanzungszellen der Tiere früherer Jahrhunderte sich zu einer fortlaufenden Reihe anordnen lassen, in welcher jedes Glied aus einem vorangegangenen Glied durch Teilung entstanden sei, so daß wir uns die Genese der Geschlechtszellen als eine seit undenklichen Zeiten fortlaufende Reihe von Zellteilungen vorstellen können. Wir müssen nun aber die Verhältnisse etwas genauer darstellen. Wir beginnen mit dem Moment, wo in einem Embryo die Anlage der Geschlechtsorgane sichtbar geworden ist, als eine Zelle oder als ein Haufen von Zellen. Wir nennen sie Ureier. Sie vermehren sich durch fortgesetzte Teilung um so lebhafter, je größer die Fruchtbarkeit der Art ist. Auf diese Vermehrungsperiode der Ureier folgt stets die Wachstumsperiode. Die Teilungsfähigkeit der Ureier hört auf; aber nicht die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme, was zur Folge hat, daß nun das Ei anfängt enorm zu wachsen, sowohl der Körper des Eies als auch der Kern. Beide gewinnen für eine Zelle ganz riesige Dimensionen. Schließlich kommt auch das Wachstum zum Stillstand.

Dieser ganze Vorgang hat eine große Ähnlichkeit mit den Depressionszuständen der Protozoen, und ähnlich ist auch der weitere Verlauf. Er führt entweder zum Untergang oder zur Reorganisation

der Zelle. Bei letzterer geht der Riesenkern zugrunde bis auf kleine Reste, die einen neuen Kern bilden. Wie gewaltig der Unterschied beider Kerne ist, wieviel Kerne dem partiellen Tod verfallen sind, zeigt eine Nebeneinanderstellung eines unreifen und eines reifen Eies. Nur das Reifei vermag sich weiter zu entwickeln, sei es nach vorausgegangener Befruchtung, sei es aus eigenem Antrieb parthenogenetisch. Für das Ei, welches Material für einen Organismus liefern soll und daher groß sein muß, wäre die Wachstumsperiode als eine zweckmäßige Einrichtung leicht verständlich; aber sie tritt auch in prinzipiell gleicher Weise, nur mit dem Unterschied, daß das Wachstum gering ausfällt, während der Entwicklung der Samen-fäden auf, dieser kleinsten Elemente des tierischen Körpers; sie muß also eine in den Wachstumsgesetzen der Zelle tiefer begründete Ursache haben, und diese Ursache erblicke ich in der Notwendigkeit, nach langlaufenden Teilungen durch den partiellen Tod die Zelle zu reorganisieren.“

In diesen knapp und klar gehaltenen Sätzen sind die Gedanken R. HERTWIG's über die Depression der Geschlechtsprodukte enthalten. Ausführungen fast in demselben Sinne sind auch in seiner Arbeit „Über cytotypisches und organotypisches Wachstum“ zu finden, über deren Grundgedanken ich an einer anderen Stelle näher eingegangen bin.

Die Untersuchungen SIEBOLD's, LEUCKART's u. a. in den 50er Jahren des vorigen Jahrhunderts haben gezeigt, daß es Tiere gibt, deren Eier ohne vorausgegangene Befruchtung zur weiteren Entwicklung befähigt sind. Man nannte diese Art von Fortpflanzung Jungfernzeugung oder Parthenogenese. Die weiteren Untersuchungen haben ferner gezeigt, daß in den meisten Fällen, heute können wir schon sagen fast in allen Fällen, die parthenogenetische Fortpflanzung nach einer verschieden großen Zahl von Generationen durch geschlechtliche Fortpflanzung abgelöst wird. Diese Verhältnisse, welche besonders klar bei den Daphnoiden, Aphiden, Rotatorien usw. vertreten sind, benutzte WEISMANN, um seine Lehre von der cyklischen Fortpflanzung aufzustellen. Unter cyklischer Fortpflanzung verstand er das regelmäßige Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung nach einer gewissen Zahl parthenogenetischer Generationen durch die geschlechtliche Fortpflanzung. Die cyklische Fortpflanzungsart stellt somit eine Art Heterogenie dar. Von der Beobachtung ausgehend, daß das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung (mit Dauereier)

mit den zur Erhaltung der Art in ungünstigem Sinne eintretenden Veränderungen der äußeren Bedingungen (Temperaturerniedrigung, Nahrungsmangel nsw.) zusammenfällt, betrachtet WEISMANN die zyklische Fortpflanzung als Anpassungserscheinung an die wechselnden äußeren Bedingungen. Die bei günstigen Nahrungs- und Temperaturverhältnissen rasch aneinanderfolgenden parthenogenetischen Generationen sollen eine zweckmäßige Einrichtung für die schnelle Verbreitung der Art darstellen. Mit Eintritt der Kälte und des Nahrungsmangels hört diese Vermehrungsart auf; sie wird durch die langsam verlaufende geschlechtliche Fortpflanzung ersetzt. Anfangs mit dem Wechsel der äußeren Existenzbedingungen in kausalem Zusammenhang stehend, soll sich diese Fortpflanzungsart durch die natürliche Zuchtwahl allmählich unabhängig von denselben gemacht haben und zur festen Einrichtung geworden sein.

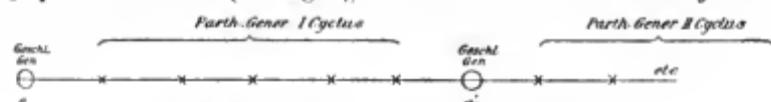
Gegen diese Erklärung WEISMANN'S sind wichtige Einwände gemacht worden, welche derselben den Boden unhaltbar machen. Ich werde sie in Kürze erwähnen, da sie für unsere weiteren Auseinandersetzungen von Wichtigkeit sind. -- Die Untersuchungen MAUPAS' und NUSSBAUM'S zeigten unzweideutig, daß die Temperatur und die Ernährung Faktoren sind, unter deren Wirkung die parthenogenetische Fortpflanzung bei den Rotatorien durch die geschlechtliche abgelöst wird. Maßgebend für das Auftreten der letzteren ist die niedrige Temperatur (MAUPAS) und der Hunger (NUSSBAUM).

Ferner fand DE KERHÉRVÉ bei den Daphnoiden, daß die mangelhafte Ernährung als Reiz wirkt, welcher das Ablösen der parthenogenetischen Fortpflanzung durch das geschlechtliche herbeiführt. Besonders unzweideutige und einheitliche Resultate über die Rolle, welche die Temperatur und die Ernährung für das Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Daphnoiden spielen, haben die Experimente AL. ISSAKOWITSCH'S ergeben. An Kulturen von der Daphnoide *Simmocephalus retulus* hat er gefunden, daß bei günstigen Existenzbedingungen (Temperatur 25° und reichliche Ernährung) fort-dauernd parthenogenetische Generationen entstehen. Im Lauf der Kultur ist zu beobachten „daß je länger die Tiere sich parthenogenetisch fortpflanzen, desto größer wird in ihnen die Tendenz zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen, desto leichter kann man sie durch eine geeignete Maßregel dazu veranlassen“. Die parthenogenetische Entwicklung wird durch die geschlechtliche abgelöst, wenn man Tiere von der oben erwähnten Kultur (25° C) in Kälte (8° C) bringt, oder sie hungern läßt. Ferner haben die Experimente gezeigt, daß nach 4 Monaten lang geführter, immer parthenogenetisch

sich fortpflanzender Kultur schließlich Tiere erzeugt werden, deren Eier nicht mehr imstande sind parthenogenetisch sich weiter fortpflanzen, „Die Eier wurden ja gegen Ende der Kulturen entwicklungsunfähig, zerfielen im Brutraum“. Der Verfasser schließt daraus „im Eierstock waren also durch die zu stark ausgezogene Parthenogenesis Mißstände eingetreten“.

Sehen wir wie diese auffallenden Erscheinungen von dem hier vertretenen Standpunkte über die Natur der Geschlechtsprodukte aufzufassen sind, und ob dadurch die cykliche Fortpflanzungsart dem Verständnis näher gerückt werden kann.

Der Begriff einer cyklichen Fortpflanzung verlangt es, daß nach einer, je nach den Arten, wechselnden Zahl parthenogenetischer Generationen, Geschlechtsprodukte entstehen, welche für ihre weitere Entwicklung der Befruchtung unbedingt bedürfen. Tritt dieser letzte Vorgang nicht ein, so zerfallen die Eier. Das Bild einer cyklichen Fortpflanzung läßt sich dem Gesagten zufolge in folgender Weise graphisch darstellen (Textfig. 4), in welchem Schema zwischen je zwei



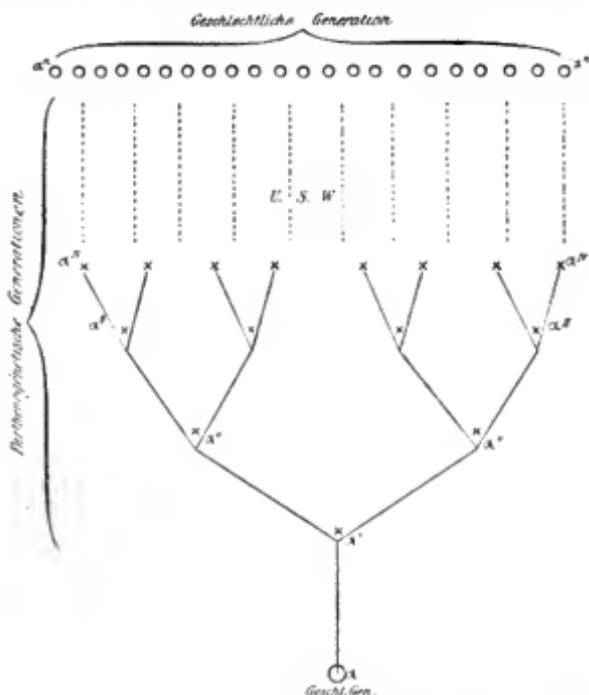
Textfig. 4. Schema III. Cykliche Fortpflanzung.

aufeinanderfolgenden Geschlechtsperioden a — a' mehrere parthenogenetische Generationen eingeschaltet sind.

Exakter läßt sich der Lauf einer cyklichen Fortpflanzung nach dem folgenden Schema darstellen, in welchem die einzelnen Punkte (x) ganze Tiere bezeichnen (Textfig. 5).

Was lehrt uns dieses Schema und wie sind die ihr zugrunde liegenden Tatsachen aufzufassen? Das von einem befruchteten Ei a entstandene parthenogenetische Weibchen a' besteht wie jedes Metazoon aus vielen durch Teilung des Eies entstandenen Zellengenerationen, welche sich nach den schon früher besprochenen Prinzipien der Gewebedifferenzierung in somatische und germinative Zellen sondern. Lenken wir unsere Aufmerksamkeit auf die germinativen Zellen. Nach einer gewissen Zahl fortlaufender Teilungen entstehen hier Zellen, welche sich durch einen enorm großen Kern auszeichnen: die Teilung kommt zum Stillstand, d. h. die Zellen sind in Depression geraten. Diese Zellen sind die parthenogenetischen Eier. Sie werden frei. Durch eine Umwälzung in dem Kernapparat, vermöge starker Chromidienbildung und Abschnürung von Richtungskörpern, wird der Kern vermindert, die Zelle kehrt in den normalen Zustand zurück

und die Teilung beginnt von neuem. Es wird eine neue Reihe von Zellgenerationen gebildet, welche nach den früher erwähnten Prinzipien wieder eine Einteilung in somatische und germinative Zellen eingehen werden. Diese rege Zellvermehrung mit reichlicher Nahrungszufuhr führt schließlich wieder zu einer Depression der germinativen Zellen. Es entstehen parthenogenetische Eier, welche durch Umwälzung in dem Kernapparat wieder in normalen Zustand zurückkehren und zum Ausgangspunkt für neue parthenogenetische



Textfig. 5. Schema IV. Cyclische Fortpflanzung.

a und $a^I - a^{16}$ geschl. Generationen. — a^{II} , a^{III} , a^{IV} etc. parth. Generationen.

Generationen werden usw., der Prozeß wiederholt sich mehrmals. Diese fortdauernden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation kennzeichnen, führen schließlich gegen das Ende der Kultur zu Zuständen, welche die weitere parthenogenetische Fortpflanzung unmöglich machen. Die Selbstregulation des Eies durch Chromidienausstoßung und Richtungkörperbildung ist nicht mehr genügend, um es aus dem tiefen Depressionszustande von neuem zu

beleben. Sich selbst überlassen stirbt das Ei unter Zerfallerscheinungen des Kernes. Ein Ausweg bleibt der germinativen Zelle, d. i. die geschlechtliche Fortpflanzung.

Die Parallele, welche sich durch die Aufeinanderfolge der Erscheinungen bei der zyklischen Fortpflanzung mit dem Verlauf einer Protozoonkultur ergibt, ist auffallend. In beiden Fällen treten, nach einer gewissen Zahl durch Selbstregulation der Zelle rückgängig gemachter Depressionen, schließlich Zustände ein, die zu so tiefen Depressionen führen, daß deren Defekte durch Selbstregulation nicht mehr überwunden werden können. In dieser Periode tritt der Conjugationstrieb ein.

Diese Parallele geht aber noch weiter. Wie bei einer Infusorienkultur durch energisches Eingreifen (Kältewirkung, Hunger usw.) das enorme Wachstum des Kernes sehr rasch herbeigeführt wird und dadurch die lange Reihe von Zellgenerationen, welche bei normalen Existenzbedingungen (gleichhochbleibende Temperatur und reichliche Nahrung) durchlaufen werden muß, auf ein Minimum verkürzt werden kann, so ist es auch mit der zyklischen Fortpflanzung. Hier kann auch durch Einwirkung von Kälte, Hunger usw. die parthenogenetische Fortpflanzungsweise gleich durch die geschlechtliche abgelöst werden. Es kann somit auch hier ein Sprung in der Entwicklung erzielt werden, durch welchen die Generation α' z. B. sich auf einmal in dem Zustand der Zelle der Generation α versetzt findet (Textfig. 5). Nachdem wir nunmehr die Wirkung der Temperatur, des Hungers usw. auf das Kernwachstum kennen, sind uns diese Prozesse leichter verständlich.

Die Schlüsse, welche sich von diesen Betrachtungen über die zyklische parthenogenetische Fortpflanzung ziehen lassen, sind folgende:

1. Die parthenogenetischen Eier sind germinative Zellen, welche sich im Depressionszustand befinden. Dieser Zustand ist aber noch solcher Natur, daß er durch die Selbstregulation der Zelle rückgängig gemacht werden kann.

2. Durch die sich wiederholenden Depressionen, welche je eine parthenogenetische Generation bezeichnen,¹⁾ werden schließlich die Defekte der Zelle so tief, daß diese sich durch Selbstregulation nicht mehr erholen kann: sie stirbt ab oder conjugiert.

¹⁾ Es ist sehr wahrscheinlich, daß die germinativen Zellen in den engen Rahmen einer parthenogenetischen Generation andere leichtere Depressionen durchmachen. Beobachtungen in dieser Richtung fehlen vor der Hand gänzlich.

3. Es besteht ein großer Parallelismus zwischen dem Verlauf eines Fortpflanzungszyklus (parthenogenetische Fortpflanzung mit darauffolgender geschlechtlicher Fortpflanzung) und einer Protozoengenerationsfolge.

4. Eine cyklische Fortpflanzung, wenn auch nicht ganz im Sinne WEISMANN'S, existiert. Die Ursachen dieser Fortpflanzungsart sind diejenigen, welche jede lebende Zelle beherrschen, mit der andauernden Funktion derselben eng verknüpft sind und zu dem wellenförmigen Verlauf der Lebensvorgänge führen. Die Idee von der cyklischen Fortpflanzung ist daher nicht zurückzuweisen, wie dies manche Forscher versucht haben.

5. Über die Bedingungen, welche mitgewirkt und dazu beigetragen haben, daß die depressionierten germinativen Zellen bei den Tieren mit cyklischer Fortpflanzung sich immer von dem Verband der anderen germinativen Zellen loslösen, nach außen vom Organismus befördert werden und dadurch nach den Prinzipien der histologischen Differenzierung notwendigerweise jedesmal neue Organismen liefern, muß man sich zur Zeit mit vagen Vermutungen begnügen. Ausführungen hierüber sind vor der Hand wertlos.

Am Ende angelangt, will ich noch die gewonnenen Resultate über die künstliche Parthenogenese kurz besprechen.

Die Untersuchungen von TICHOMIROW, von R. HERTWIG, LOEB, DELAGE usw. haben gezeigt, daß es möglich ist, gereifte und befruchtungsbedürftige Eier ohne vorausgegangene Befruchtung, bloß durch Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizen zur weiteren Entwicklung anzuregen. Bestimmtes über die Art und Weise der Wirkung dieser Reize wissen wir bis jetzt noch nicht.

Ähliches wurde auch von CALKINS und WOODRUFF an den Protozoen erzielt. In Momenten starker Depression konnte CALKINS den Conjugationstrieb der Infusorien — in vorliegendem Falle *Paramecium* — durch chemische Einwirkungen rückgängig machen. WOODRUFF gelang es, eine zum physiologischen Tode neigende Kultur von neuem zu beleben, indem er die Nahrung wechselte oder durch Chemikalien auf die Kultur einwirkte. Ziehen wir das früher über die parthenogenetische Entwicklung bei der cyklischen Fortpflanzung Gesagte in Betracht und vergleichen wir die dort gewonnenen Anhaltspunkte mit den Verhältnissen bei der künstlichen Parthenogenese, so ergibt sich, daß in den beiden Fällen verschieden alte germinative Zellen sind, welche die Fortpflanzung weiter besorgen. Im ersten Fall, d. i. bei der parthenogenetischen cyklischen Fort-

pflanzung, sind es Depressionszellen, welche noch selbst regulationsfähig sind, im zweiten Fall, d. b. bei der künstlichen Parthenogenese, sind es Zellen, welche am Ende einer Zellgenerationsfolge stehen und ohne das Herantreten der Befruchtung oder der Einwirkung äußerer Agentien unfehlbar zugrunde geben werden. In beiden Fällen haben wir also Vorgänge, welche, wenn auch prinzipiell nicht verschieden sind, doch graduell auseinander zu halten sind.

Im Anschluß an diese Ausführungen möchte ich die Parthenogenese der Bieneneier anführen. Wie bekannt, werden ein und dieselben Bieneneier, je nach den Umständen befruchtet (Arbeiterinnen-eier), oder sie werden beim Ausbleiben dieses letzten Vorganges zur weiteren parthenogenetischen Entwicklung (Drohneneier) befähigt. Die eigenartigen Fortpflanzungserscheinungen, welche sich in dieser Hymenopteren-Familie abspielen, stehen von den Vorgängen bei der cyklischen Fortpflanzung ganz abseits. Denn bei den Bienen sind es befruchtungsbedürftige, also tief depressionierte und folglich nicht mehr selbstregulationsfähige Eier, welche trotzdem beim Ausbleiben der Befruchtung sich weiter normal entwickeln können. Wie sind diese merkwürdigen Verhältnisse und scheinbar so schwerwiegenden Ausnahmen zu erklären? Haben wir vielleicht bei der Parthenogenese der Bienen nicht mit ganz ähnlichen Vorgängen, wie sie sich bei einer künstlichen Parthenogenese abspielen, zu tun? Diese Möglichkeit habe ich schon früher aus Anlaß von anderen theoretischen Betrachtungen in einer meiner Arbeiten¹⁾ ausgesprochen. In der Tat, wie bei der künstlichen Parthenogenese, so sind es auch bei den Bieneneiern genau vergleichbare germinative Zellen, welche in Betracht kommen. In beiden Fällen haben wir Zellen, welche an der Endreihe einer Zellegenerationsfolge stehen. Das parthenogenetische Bienenei ist somit nach dem früher bei der künstlichen Parthenogenese Gesagten nicht ohne weiteres mit denjenigen germinativen Zellen, welche die parthenogenetischen Eier der cyklisch sich fortpflanzenden Tiere darstellen, vergleichbar. Auch hier ist, wenn nicht ein prinzipieller, so doch ein wichtiger gradueller Unterschied vorhanden. Wenn auch bei den Hymenopteren sich alle Übergänge zwischen den extremen Zuständen von Parthenogenese der Bienen und der cyklischen Fortpflanzung auffinden lassen, die Ausnahmestellung der Bienenparthenogenese bleibt trotzdem bestehen. Ich möchte mich hier nur beschränken, dieselbe hervorzuheben unter Hinweisung der vorhandenen Ähnlichkeit zwischen

¹⁾ Eibildung bei *Paludina vivipara* etc.

den parthenogenetischen Geschlechtszellen der Bienen und dem Zustand der Fortpflanzungszellen bei der künstlichen Parthenogenese. Ich möchte mich hier nicht einlassen auf die Frage, ob diese Ähnlichkeit auch noch tiefergehender Natur ist, wie es mir wahrscheinlich erscheint. Anhaltspunkte darüber fehlen noch gänzlich und die diesbezüglich ausgesprochenen Vermutungen werden vor der Hand belanglos sein.

München, den 25. Januar 1907.

Literaturverzeichnis.

- 1882 BÜTSCHLI, O.: Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. V p. 64.
 1889 —: Protozoa. BRONN'S Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
 1902a CALKINS, GARY N.: Studies on the Life-history of Protozoa. I. The Life-Cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organ. Bd. XV.
 1902b —: Studies on the Life-history of Protozoa. II. The Effect of Stimuli on the Life-Cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. I.
 1902c —: Studies on the Life-history of Protozoa. III. The six Hundred and Twentieth Generation of *Paramecium caudatum*. Biol. Bull. Bd. V.
 1904 —: Studies on the Life-history of Protozoa. IV. Death of the A-Series of *Paramecium caudatum*. Conclusions. Journ. of Exper. Zool. Vol. I.
 1882 CHOŁODKOWSKY: Tod und Unsterblichkeit in der Tierwelt. Zool. Anz. Bd. V p. 264.
 1883 GOETTE: Über den Ursprung des Todes. Hamburg und Leipzig. 81 S.
 1904 GOLDSCHMIDT, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Bd. XXI. Anat.
 1889 HERTWIG, R.: Über die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Kl. II Bd. VII Abt. I.
 1892 —: Über Befruchtung und Konjugation. Verh. d. deutsch. Zool. Ges.
 1899 —: Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Heft I.
 1900 —: Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Heft I.
 1902a —: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz-Ber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 32 Heft I.
 1902b u. 1903 —: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitz-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.
 1903c —: Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII Nr. 2.
 1904 —: Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium eichhorni*. Festschr. f. HAECKEL. Jena (G. Fischer).
 1905 —: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. in Breslau.

- 1906 a —: Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Centralbl. Bd. XXVI.
- 1906 h —: Über die Ursache des Todes. Öffentl. Vortrag, 7. Dez. (Erschienen in Allgem. Ztg. Nr. 288—289).
- 1906 ISSAKOWITSCH, AL.: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphnoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.
- 1901 KASANZEFF, WL.: Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich.
- 1892 KERHERVE, DE: De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Zool. France. Tome V.
- 1888 МАУРАС, E.: Sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VI Ser. II.
- : Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. Bd. VII Ser. II.
- 1884 MINOT, S.: Death and Individuality. Science Vol. IV Nr. 90 p. 388—400 (New-York).
- 1884 MÜBIUS: Das Sterben der einzelligen und der vielzelligen Tiere vergleichend betrachtet. Biol. Centralbl. Bd. IV p. 389.
- 1897 NUSSEBAUM, M.: Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49.
- 1907 POPOFF, M.: Eihildung bei *Paludina vivipara*. Chromidien bei *Paludina* und *Helix* etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- 1897 VERWORN, M.: Allgemeine Physiologie.
- 1880 WEISMANN, A.: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. I. Über die Fortpflanzung der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33.
- 1882 —: Über die Dauer des Lebens. Jena. Tageblatt der 54. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte in Salzburg.
- 1884 —: Über Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung. Jena. 85 S.
- 1905 WOODRUFF, LORAND LOSS: An experimental Study on the Life-history of *Hypotrichus Infusoria*. Journ. of exper. Zool. Vol. II Nr. 4.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem ZEISS'schen Zeichenapparat, Oc. 1 Obj. 7 (nur Fig. 19 u. 20 mit Obj. 3) bei normaler Tubuslänge auf der Höhe des Mikroskopischen gezeichnet.

Färbung — Pikriessigsäure; Färbung — Boraxkarmin.

Fig. 1. Normale *Stylonychia mytilus*.

Fig. 2—10. *Stylonychien* in Depressionzustand, aus Kulturen stammend, welche sich durch Selbstregulation erholen konnten. In allen Figuren tritt die starke Vergrößerung der Macronuclei und die meist stattgefundene Vermehrung der Micronuclei sehr scharf hervor. — Fig. 8 u. 10. Zerstückelung der vergrößerten Macronuclei.

Fig. 11—13. *Stylonychien* in Depression aus einer Kultur, welche mit Conjugation endete. Die große Parallele zwischen den Kernverhältnissen dieser conjugationsreifen Tiere (Vergrößerung der Macronuclei und Teilung der Micronuclei) und den Depressionstieren in Fig. 2—10 ist augenspringend. — In Fig. 12 Zerstückelung der Macronuclei und Teilung der Micronuclei (vgl. Fig. 8 u. 10).

Fig. 14–20. *Paramecien* in Depression, aus einer Kultur, welche mit Conjugation endete.

Fig. 14. Normales *Paramecium caudatum*.

Fig. 15 u. 16. Depressionstiere mit vergrößertem Macronucleus. Austritt von Chromatin aus dem Kern. In Fig. 15 Teilung des Micronucleus.

Fig. 17 u. 18. Zerstückelung des Macronucleus (vgl. Fig. 8, 10, 12). In Fig. 17 achromatische Teile in dem Macronucleus.

Fig. 19. Ein Depressionsparamecium mit enorm vergrößertem Macronucleus.

Fig. 20. Conjugierende *Paramecien*. Die starke Vergrößerung der Macronuclei weist darauf hin, daß die Tiere sich in Depression befinden (vgl. mit den übrigen Figuren).



1904

1904

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year:

Band/Volume: [supp. 1](#)

Autor(en)/Author(s): Popoff Methodi

Artikel/Article: [Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. 43-82](#)