Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXXIV. 20. September 1914. № 9.

Inhalt: Hertwig, Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. — Naumann, Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. — Schröder, Die rechnenden Pferde. — Lotsy, Prof. E. Lehmann über Art, reine Linie und isogene Einheit. — Chodat, Monographico d'algues en culture pure. — Mitteilung.

Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen.

Von Richard Hertwig.

1. Parthenogenesis der Infusorien.

Im Augustheft dieser Zeitschrift berichten Lorande Woodruff und Rhoda Erdmann über ausgedehnte Untersuchungen an *Paramaecium aurelia*, welche die Existenz von Parthenogenesis bei diesem Infusor nachweisen. Dabei erwähnen sie auch meine aus dem Jahre 1889 stammenden Angaben, welche sich auf die gleiche *Paramaecium*-Art beziehen und für dieselbe ebenfalls das Vorkommen von Parthenogenesis feststellen; zugleich wenden sie sich in gleicher Weise, wie ich es im Jahre 1903 (S. 98) getan habe, gegen die Art, in welcher Calkins den Ausdruck „Parthenogenesis" in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über Depressionszustände bei Protozoen verwandt hat. Calkins war zu dem Resultat gekommen, dass man die Teilungsfähigkeit von Paramaecien, welche infolge langdauernder Kultur zum Stillstand gekommen sei, wieder anfachen könne, wenn man die Tiere veränderten Existenzbedingungen aussetze, wenn man z. B. die bisher in Heu-Infusionen gezüchteten Tiere in eine Lösung von Fleischextrakt übertrage. Calkins deutete die in dieser Weise aufs neue angeregte Teilungsfähigkeit

der Paramaecien als künstliche Parthenogenesis und stellte sie hiermit in gleiche Linie mit der Teilung unbefruchteter Eier, welche durch Behandlung mit geeigneten Reagentien hervorgerufen werden kann. Ich hatte diese Bezeichnungsweise schon früher beanstandet mit der Motivierung, dass man nicht jede Anregung verloren gegangener Teilfähigkeit bei Infusorien als Parthenogenesis bezeichnen könne, dass man von Parthenogenesis nur dann reden könne, wenn Erscheinungen, wie sie im Gefolge von Konjugation auftreten: Untergang des Hauptkerns und Ersatz desselben durch Teilprodukte des Neben- oder Geschlechtskerns, ohne Konjugation eingeleitet würden. Bei den Untersuchungen Woodruff's und Erdmann's sind diese Bedingungen für die Anwendung des Begriffs Parthenogenesis in der Tat erfüllt, insofern in den von ihnen geführten Kulturen eine periodische Erneuerung des Kernapparats herbeigeführt, der alte Hauptkern zerstört und ein neuer Hauptkern vom unbefruchteten Nebenkern aus gebildet wird. Das gleiche war in meinen vor 25 Jahren geführten Kulturen der Fall.

Ich hatte damals in meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien nur ein ganz kurzes Referat über meine Beobachtungen gegeben, weil dieselben nur zufällig bei Gelegenheit von ausgedehnten Kulturen von *Paramaecium aurelia* gemacht worden waren, welche ein ganz anderes Ziel verfolgten. Es handelte sich damals um Parallelkulturen von exkonjugierten Tieren, d. h. von Tieren, welche die Konjugation in normaler Weise beendet hatten, und von Tieren, welche in Kopulation eingetreten, an der Beendigung derselben aber durch frühzeitige künstliche Trennung verhindert worden waren, Kulturen, wie sie in der Neuzeit von gleichem Gesichtspunkt aus und auch mit gleichem Erfolg von Jennings geführt worden sind. Bei den von den Zählkulturen abgezweigten Massenkulturen konnte ich die von mir als Parthenogenesis gedeuteten Erscheinungen feststellen. Ich hoffte damals, die merkwürdigen Vorgänge durch planmäßige Kultur auf's neue erzielen zu können, wurde aber in dieser Hoffnung getäuscht. Ich habe in den verflossenen 25 Jahren nie wieder Gelegenheit gehabt, *P. aurelia* zu beobachten. Ich habe jahrelang *P. caudatum* in Zählkulturen und zwar „exkonjugierte" Tiere und die Einzeltiere gesprengter Kopulae gezüchtet, aber nie wieder Ähnliches beobachtet. Mir ist infolgedessen die Idee gekommen, es möchte das verschiedene Verhalten von *P. aurelia* und *P. caudatum* darauf zurückzuführen sein, dass ersteres Infusor zwei, letzteres nur einen Nebenkern besitzt. Die Unvollständigkeit meiner Beobachtungen ließ nämlich eine zweite Deutung zu, dass eine Selbstbefruchtung, eine „Autogamie", den merkwürdigen Kernveränderungen zugrunde gelegen habe. Eine Selbstbefruchtung würde durch die Anwesenheit zweier Geschlechtskerne erleichtert werden. Bei *P. aurelia* reifen ja beide Geschlechts-

kerne unter Bildung von Richtungskörpern; es wäre denkbar gewesen, dass, während bei normalem Verlauf, d. h. bei Konjugation zweier Tiere der eine Geschlechtskern samt seinen Richtungskörpern zugrunde geht, er in den vorliegenden Fällen sich erhalten und mit dem zweiten ebenfalls gereiften Nebenkerne vereinigt habe. Seit meinen Beobachtungen über die Befruchtung von *Actinosphaerium* sind ja derartige Fälle von Autogamie wiederholt beobachtet worden.

Wenn ich nun auf meine vor 25 Jahren gemachten Beobachtungen zurückgreife, so geschieht es, weil Woodruff und Erdmann in ihrer Arbeit dieselben berücksichtigt und die Vermutung ausgesprochen haben, es möchten meine Beobachtungen auf ähnlichen Befunden basiert sein, wie ihre eigenen; sie hatten hierzu um so mehr Veranlassung, als ich meine Angaben durch keinerlei Abbildungen erläutert hatte. Ich möchte heute früher Versäumtes nachholen und einige meiner damals angefertigten Zeichnungen veröffentlichen, weil sie erkennen lassen, dass doch zwischen den beiderlei Beobachtungen nicht unerhebliche Unterschiede vorliegen. Auch möchte ich einiges über die theoretischen Auffassungen der beiden Autoren äußern, gegen die ich trotz vielerlei Übereinstimmung einige Bedenken habe.

In meiner Arbeit über die Konjugation der Infusorien habe ich bei der Besprechung der Parthenogenese zweierlei Prozesse unterschieden, die Vorgänge der Parthenogenesis selbst und die die Parthenogenesis vorbereitenden Zustände. Ich gehe zunächst auf die ersteren ein, indem ich die einschlägige Stelle meiner früheren Beschreibung noch einmal zum Abdruck bringe: „In einer Kultur, in welcher weder beim Abtöten der zur Untersuchung entnommenen Probe noch vorher noch nachher Copulae beobachtet wurden, war fast die Hälfte der Paramaecien umgewandelt: Tiere mit vergrößerten Nebenkernen, mit Sichelkernen, mit 2, 4 und 8 Spindeln, Tiere, bei denen die Teilung in die Haupt- und Nebenkernanlagen vollzogen war. Den Veränderungen der Nebenkerne waren stets die Veränderungen des Hauptkerns konform.“ Zur Erläuterung des Gesagten stelle ich in Fig. 1 einen Teil meiner vor 25 Jahren angefertigten Zeichnungen zusammen, und zwar solche, welche für die Existenz der Parthenogenesis bei *Paramaecium* nach meiner Ansicht besonders beweisend sind. Dieselben stimmen, wie jeder, der den Verlauf der Konjugation bei Infusorien kennt, sofort erkennen wird, im wesentlichen mit den Bildern überein, welche man bei normalem Verlauf der Konjugation in der Zeit erhält, in welcher die Paarlinge sich noch nicht getrennt haben. In diese Zeit fallen die Reifeteilungen der Nebenkerne. Dieselben unterscheiden sich von den gewöhnlichen Teilungen, wie sie während der Vermehrung der Infusorien beobachtet werden, durch die verwickelten Umbildungen des

Kerns, welche der Entstehung der ersten Reifespindel vorausgehen. Das charakteristischste, bisher nur während der Konjugation beobachtete Stadium aus dieser Periode ist der sichelförmige Kern: der Nebenkern ist bedeutend vergrößert, in die Länge gestreckt, wie ein Sichel gekrümmt, indem er auf einer Seite konvex, auf der anderen Seite konkav ist; er ist ferner ausgesprochen heteropol, indem an dem einen Ende das Chromatin reichlicher angehäuft ist und von hier aus sich auf dem achromatischen Reticulum verbreitet, welches anfängt, die für die Kernspindel charakteristische faserige Anordnung anzunehmen. Beide bei *P. aurelia* vorhandenen Nebenkerne erfahren die gleichen Veränderungen, erreichen dabei aber nicht die bedeutende Größe, welche dem in Einzahl vorhandenen Nebenkern von *P. caudatum* zukommt. Ich gebe ferner eine Abbildung eines *Paramaecium*, bei welchem die vergrößerten Nebenkerne sich in Spindeln umgewandelt haben. Von den Nebenkernspindeln, wie sie auch während der Zweiteilung des Infusors zur Beobachtung kommen, unterscheiden sie sich sofort durch ihre bedeutende Größe und ihre Lage abseits vom Hauptkern. Zwei weitere Abbildungen beziehen sich auf die Zeit der Reifeteilungen

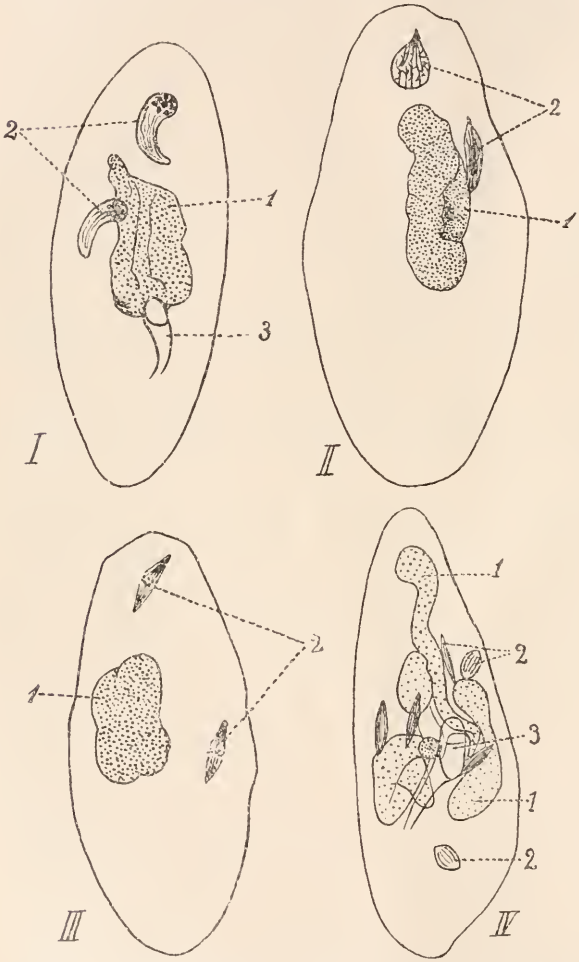

Fig. 1. Parthenogenese von *Paramaecium aurelia*. *I* u. *II* sichelförmige Kerne, *III* erste Reifeteilung, *IV* Endstadium der zweiten Reifeteilung. *1* Hauptkern, *2* Spindeln des Nebenkerns, *3* Cytostom.

selbst. Wir sehen in dem einen Fall 4 Spindeln (I. Reifeteilung), im anderen Fall 7 (II. Reifeteilung), wobei zu bemerken ist, dass die 8. offenbar vermöge ihrer versteckten Lage sich der Beobachtung entzogen hat. Die Spindeln sind etwas anders beschaffen als bei der Konjugation, kleiner, schmaler und gedrungener; nur in der Abbildung der II. Reifeteilung sind 3 Spindeln größer und sehen wie die entsprechenden Richtungsspindeln aus, wie sie bei normaler Konjugation vorkommen. Vielleicht hängt der betreffende Unterschied damit zusammen, dass die gedrungenen Spindeln der II. Reifeteilung sämtlich zu Richtungskörpern werden, während der Nebenkern, welcher bei der Parthenogenesis die größeren Spindeln liefert, erhalten bleibt und die Anlagen für den zukünftigen Haupt- und Nebenkern liefert.

Die Deutung, dass die vier beschriebenen Paramaecien in der Tat verschiedenen Stadien der Reifeteilung entsprechen und somit der Entwickelungsperiode entsprechen, welche dem eigentlichen Akt der Befruchtung bei normaler Konjugation vorausgeht, wird durch die Beschaffenheit des Hauptkerns weiterhin sichergestellt. Im Gegensatz zu *P. caudatum* beginnen die Veränderungen des Hauptkerns bei *P. aurelia* sehr frühzeitig; schon auf dem Stadium der sichelförmigen Nebenkerne nimmt der Hauptkern die Gestalt einer ovalen, über die eine Seite eingekrümmten Platte an, wie es die Fig. 1 *C* und *D* zeigen. Während der Reifeteilungen beginnt das Auswachsen in kolbig angeschwollene Fortsätze. Während der die Konjugationsperiode abschließenden Befruchtungsvorgänge ist der Hauptkern schon in Stücke zerfallen. Die Teilungen des befruchteten Nebenkerns, welche nach Lösung der Konjugation eintreten und schließlich zur Bildung von 4 kleineren und 4 größeren Stücken (4 Nebenkernen und 4 „Placenten“, Anlagen des neuen Hauptkerns) führen, finden einen Hauptkern vor, welcher in zahlreiche kleine Stücke zerfallen ist. Eine Verwechslung der von mir abgebildeten Stadien mit Stadien, welche auf den Befruchtungsvorgang folgen, auf denen die Paramaecien unter allen Umständen getrennt ist, ist somit vollkommen ausgeschlossen.

Aber auch ein weiterer Einwand, welcher gegen meine Deutung erhoben werden könnte, ist nicht stichhaltig. Bei der außerordentlichen Übereinstimmung, welche dem Gesagten zufolge zwischen den von mir auf Parthenogenesis bezogenen Bildern und den im Lauf der normalen Konjugation auftretenden Bildern besteht, könnte man daran denken, dass ich es bei meinen Beobachtungen mit zufällig gesprengten Copulae zu tun gehabt hätte. Ich habe schon früher diese Deutung mit aller Bestimmtheit abgelehnt und zwar aus zwei Gründen. Erstens hatte ich die zur Beobachtung verwandten Kulturen täglich zweimal auf Konjugationserscheinungen geprüft und mit Ausnahme einer Kultur, in welcher 4 Copulae auf-

traten, keine Konjugationen in ihnen beobachtet. Da die Dauer der Vereinigung bei *P. aurelia* 18—20 Stunden beträgt, war ein Übersehen einer etwaigen Kopulationsperiode somit ausgeschlossen. Zweitens spricht gegen die Deutung, dass es sehr schwer fällt, in Kopula vereinigte Paarlinge voneinander zu trennen. Ich hatte schon damals reiche Erfahrungen über die künstliche Trennung kopulierter Paramaecien. Inzwischen habe ich meine Versuche über Trennung von Copulae in ausgedehntem Maßstab — beim Mangel von *P. aurelia* meistens freilich an *P. caudatum* — fortgesetzt und kann daher nur aufs neue feststellen, dass Infusorien nur auf sehr frühen Stadien der Vereinigung ohne große Mühe getrennt werden können, auf Stadien, auf denen die Nebenkerne noch keine Veränderungen erfahren haben. Derartige gesprengte Copulae erfahren dann nicht die für die Konjugation charakteristischen Kernveränderungen, sondern beginnen von neuem Nahrung aufzunehmen und sich in gewöhnlicher Weise zu vermehren, wie ich dies schon vor 25 Jahren in meiner Arbeit über Konjugation der Infusorien festgestellt habe und inzwischen Jennings vollkommen bestätigt hat. Schon auf dem Stadium der Sichelkerne und allen späteren Stadien muss man bei der Sprengung von Copulae große Gewalt anwenden. Gewöhnlich geht dabei der eine Paarling zugrunde. Aber auch die Aufzucht unverletzter Paarlinge gelingt nicht, wenn die durch die Konjugation eingeleiteten Kernveränderungen weit vorgeschritten sind. Man kann den Zeitpunkt der künstlichen Trennung bestimmen, wenn man nur den einen Paarling aufzuziehen versucht, den anderen dagegen abtötet und durch genaue Untersuchung desselben das Konjugationsstadium feststellt[1]). Aus den wenigen nach dieser Richtung hin unternommenen Untersuchungen glaube ich schließen zu müssen, dass die Paramaecien zugrunde gehen, wenn die Nebenkerne infolge der Konjugation schon erhebliche Veränderungen erfahren haben. Daraus würde weiter folgen, dass die durch Konjugation hervorgerufenen Reifevorgänge der Nebenkerne nicht geeignet sind, eine parthenogenetische Entwickelung herbeizuführen. Ist die Trennung frühzeitig erfolgt, so kehren die Infusorien zur gewöhnlichen Vermehrung durch Zweiteilung zurück; war sie zu spät, so gehen sie zugrunde. In diesem Verhalten erblicke ich einen weiteren Beweis, dass die von mir beobachteten und als

1) Ich benutzte stets dasselbe Verfahren, über welches ich schon 1889 berichtete und dessen sich auch spätere Autoren bedient haben. Ich verwandte kleine, in eine Spitze ausgezogene Glasröhren, in die ich wenig Kulturwasser mit einer isolierten Kopula rasch einsaugte, aus denen ich sie mit großer Heftigkeit in ein Uhrgläschen oder auf einen Objektträger hinausspritzte. Dass es nicht so leicht gelingt, Copulae zu trennen, geht daraus hervor, dass ich wiederholt Schüler veranlassen wollte, meine Untersuchungen über gesprengte Copulae fortzusetzen, dass die meisten aber die Arbeit aufgaben, weil sie mit der Methode nicht zurecht kamen.

Parthenogenese gedeuteten Kernveränderungen in der Tat nur diese Deutung zulassen und nicht durch Konjugation bedingt sein können.

Die Beobachtungen, welche mich zur Annahme des Vorkommens von Parthenogenesis bei *Paramaecium aurelia* veranlasst haben, weichen ganz erheblich von den Befunden ab, zu welchen Woodruff und Erdmann gelangt sind. Zunächst sind die Veränderungen des Hauptkerns ganz anderer Art. Bei dem von den beiden Autoren untersuchten Material fehlte das charakteristische Auswachsen desselben in verästelte Ausläufer, wie es auch bei normaler Konjugation der Kernzerstückelung vorausgeht. Vielmehr schwand bei demselben der zuvor hyperchromatisch gewordene Kern, indem er sukzessive kleine Chromatinteilchen ausstieß, welche den von mir bei *Actinosphaerium* beschriebenen Chromidien gleichen und wie diese allmählich im Protoplasma zugrunde gehen. Eine Zeitlang erhielt sich noch die entleerte Kernhülle, bis auch sie zugrunde ging. Auch die Veränderungen des Nebenkerns hatten wenig gemeinsam mit den Veränderungen, welche der Nebenkern sowohl bei der normalen Konjugation als auch bei der von mir beobachteten Parthenogenesis erfährt. Vor allem fehlte das so charakteristische Sichelstadium.

Soweit sich aus den bisher vorliegenden kurzen, nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung tragenden Angaben und den begleitenden Abbildungen ersehen lässt, verlaufen die Teilungen der Nebenkerne, abgesehen davon, dass sie sich nicht mit Teilung des Tieres kombinieren, genau in derselben Weise, wie bei den Vermehrungsteilungen der Paramaecien. Dadurch, dass diese Nebenkernteilungen sich ohne Teilung des Tieres zweimal wiederholen, kommt es immerhin zu ähnlichen Zuständen wie bei den normalen Reifeteilungen von *Paramaecium aurelia*, zur Bildung von 8 Nebenkernen, die in zwei Gruppen gesondert sind. Der Umstand, dass in jeder Gruppe 1 Nebenkern größer ist wie die anderen, kann so gedeutet werden, dass die kleineren als Richtungskörper zugrunde gehen. Damit würde auch übereinstimmen, dass später Tiere mit nur 2 oder sogar nur einem Nebenkern auftreten[2]). Im weiteren Verlauf teilt sich der in Einzahl vorhandene Kern zweimal und liefert vier Teilprodukte, von denen zwei die Beschaffenheit von Nebenkernen beibehalten, die zwei anderen dagegen heranwachsen und das charakteristische Aussehen der Anlagen von Hauptkernen

2) Da das Verhältnis, in welchem diese ein- und zweikernigen Zustände zueinander stehen, nicht vollkommen aufgeklärt ist, ist die Möglichkeit gegeben, dass der einfache Kern durch Verschmelzung von zwei Kernen sich bildet. Dann würde nicht Parthenogenese, sondern Autogamie vorliegen. Diese auch bei meinen Beobachtungen nicht auszuschließende Möglichkeit hat auch Woodruff in Erwägung gezogen.

annehmen, welche die früheren Infusorienforscher Placenten genannt haben.

Ich hebe zum Schluss noch einen sehr wichtigen Unterschied hervor, welcher zwischen den von Woodruff und Erdmann beschriebenen Vorgängen einerseits und den Vorgängen bei Konjugation und Parthenogenese, wie ich sie geschildert habe, andererseits besteht und sich auf die zeitliche Aufeinanderfolge bezieht, welche zwischen den Veränderungen des Haupt- und Nebenkerns besteht. Bei Konjugation und Parthenogenese beginnen die Veränderungen der Infusorien mit dem Nebenkern; der Hauptkern folgt allmählich nach; nach Woodruff und Erdmann ist die Aufeinanderfolge der Stadien genau die umgekehrte; erst geht der Hauptkern zugrunde und dann erst beginnen die Teilungen des Nebenkerns. Es macht fast den Eindruck, als wären die Teilungen der Nebenkerne durch die Rückbildung des Hauptkerns hervorgerufen.

Beim Vergleich ihrer Beobachtungen mit den meinigen legen Woodruff und Erdmann weniger Wert auf die von mir hier genauer besprochenen und durch Abbildungen erläuterten Vorgänge, gegen deren parthenogenetische Natur nur der Einwand erhoben werden kann, dass Autogamie nicht ausgeschlossen ist, als auf die Vorgänge, von denen ich seinerzeit angenommen hatte, dass sie nicht selbst die parthenogenetische Entwickelung ausmachen, sondern dieselbe nur vorbereiten, weil sie den parthenogenetischen Veränderungen vorausgehen. Ich zitiere die für uns in Betracht kommende Stelle etwas ausführlicher, als es von Woodruff und Erdmann geschehen ist. „Die zuerst eintretenden Veränderungen besitzen kein Analogon in der normalen Entwickelung. Wahrscheinlich zerfällt der Hauptkern erst in größere, dann in kleinere Stücke ohne das regelmäßige Auswachsen in Fortsätze, welches im Lauf der geschlechtlichen Entwickelung der Paramaecien eintritt. Ich fand bald 2, bald 4 Nebenkerne entweder in Form der ruhenden Kerne oder häufiger in Form von Spindeln, wie ich sie ebenfalls sonst nicht beobachtet habe. Gleichzeitig stieß ich auf Tiere in unvollkommener Teilung. Eines derselben war schon tief eingeschnürt, hatte aber noch 2 zusammenhängende Cytostome; die eine Hälfte des Teilstadiums enthielt allein den unveränderten Hauptkern und 4 Nebenkernspindeln, die andere Hälfte war rein protoplasmatisch. Ich vermute daher, dass Störungen im Teilungsmechanismus nicht nur derartige monströse Formen, sondern auch jene Tiere mit eigentümlich abgeändertem Kernapparat erzeugen.“

Ich gebe zur Erläuterung des Gesagten ebenfalls einige Kopien meiner unveröffentlicht gebliebenen Zeichnungen (Fig. 2), welche namentlich den merkwürdigen Charakter der Nebenkernspindeln veranschaulichen sollen. In der ersten der drei Figuren erinnern die

4 Nebenkerne durch ihren heteropolen Charakter einigermaßen an die bei der Konjugation auftretenden Sichelkerne. Immerhin sind sie nicht unerheblich verschieden; sie sind nicht gebogen, nach dem einen Ende zugespitzt, nach dem anderen etwas verbreitert. Am spitzen Ende ist das Chromatin verdichtet und strahlt von hier aus gegen das abgerundete Ende aus. Bei der Betrachtung von einem Polende macht die Chromatinanhäufung den Eindruck eines chromatischen Nukleolus (Karyosoms) inmitten eines Kernbläschens. Die 4 Spindeln der zweiten Figur machen denselben kompakten Eindruck, den ich von den Reifeteilungen bei Parthenogenesis schon besprochen habe. Eine meiner Abbildungen zeigt sie eingeschlossen in ein Bläschen, welches die axiale Spindel so gleich-

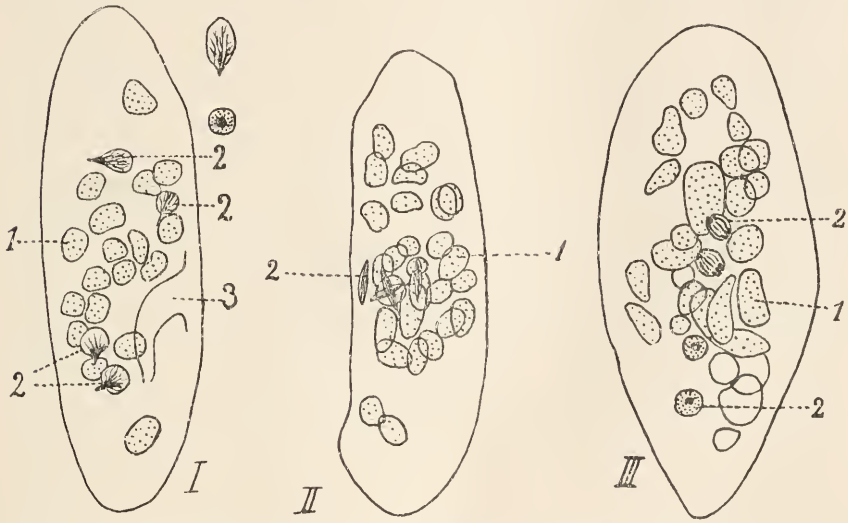

Fig. 2. Depressionserscheinungen von *Paramaecium aurelia*. Zerfall des Hauptkerns *(1)*, Teilungen des Nebenkerns *(2)*, *3* Cytostom.

mäßig umgibt, dass bei der Ansicht von einem Spindelpol aus abermals das Bild eines Kernbläschens mit zentralem Karyosom entsteht. Vorgerücktere Teilungsstadien derartiger in ein Bläschen eingeschlossener Nebenkernspindel sind in der dritten Figur abgebildet. Auch hier ergibt die Polansicht der Spindel das für die beiden vorangegangenen Stadien beschriebene Bild. Bei seitlicher Ansicht dagegen sieht man das Chromatin auf zwei bis zu den Spindelpolen vorgerückte Seitenplatten verteilt. Der Spindelkörper ist tonnenförmig, auffallend kurz und gedrungen, wie ich ihn weder bei Konjugation noch bei der gewöhnlichen Teilung der Paramaecien beobachtet habe. Wie wir sehen, handelt es sich hier um Figuren ganz eigener Art, die auf andere aus dem Infusorienleben uns bekannte Erscheinungen nicht bezogen werden können.

Erdmann und Woodruff nehmen an, dass die von mir früher beschriebenen und jetzt an einer Anzahl Bilder erläuterten Entwickelungsstadien sich auf die gleichen Zustände beziehen, welche sie selbst als Parthenogenese beschrieben haben. Die Möglichkeit, dass sie mit ihrer Deutung recht haben, ist gegeben. Man müsste freilich dann annehmen, dass die parthenogenetischen Vorgänge unter sehr verschiedenartigen Bildern auftreten können. Die Form der Parthenogenese, wie sie in den zuletzt von mir besprochenen Bildern zum Ausdruck käme, würde dann die Mitte halten zwischen der typischen Parthenogenese, wie ich sie in dieser Arbeit an erster Stelle geschildert habe, und der hochgradig modifizierten, wie sie von Woodruff und Erdmann entdeckt wurde. Wir wollen die drei Fälle von Parthenogenese, zu deren Unterscheidung wir gelangen würden, im folgenden als Parthenogenese a, b und c bezeichnen; sie würden sich voneinander vor allem im Verhalten des Hauptkerns unterscheiden. Im Fall a würden die Veränderungen am Hauptkern genau so verlaufen wie bei der gewöhnlichen Konjugation und erst in vorgerückter Stunde anfangen, nachdem der Nebenkern mit den Reifeteilungen begonnen hat. Im Fall c dagegen würde die Rückbildung des Hauptkerns einen ganz anderen Charakter tragen, den Charakter eines degenerativen Vorgangs, welcher von den Zuständen des Nebenkerns unabhängig ist und aus eigenen inneren Ursachen sich entwickelt. Hiermit würde auch übereinstimmen, dass der Prozess mit intensiven Strukturveränderungen des Hauptkerns beginnt. Dieselben gehen den Veränderungen an den Nebenkernen so weit voraus, dass die Deutung naheliegt, es möchte die Rückbildung des funktionsuntüchtig gewordenen Hauptkerns die Veränderungen der Nebenkerne ausgelöst haben. Diese letzteren besitzen gar nichts mehr von den charakteristischen Vorgängen, welche bei der Konjugation der Reifeteilung vorausgehen und von mir im Fall a ebenfalls nachgewiesen werden konnten. Ich hebe besonders hervor, dass von dem für die Reifung so sehr charakteristischen Sichelstadium des Nebenkerns auch keine Andeutung erhalten ist. In letzterer Hinsicht würde die Mittelstellung des Falles b ganz besonders in die Augen fallen. Denn die heteropolen Kerne der Fig. 2 a erinnern wenigstens etwas an die Sichelkerne; nur besitzen sie das Auffallende, dass die Kernvergrößerung keine so bedeutende ist, dass ferner die merkwürdige Struktur an Kernen nachgewiesen wurde, bei welchen eine Vermehrung auf die Zahl 4 schon eingetreten war, bei welchen daher an eine Vorbereitung der Reifeteilung nicht gedacht werden kann.

Man könnte den ganzen Tatsachenkomplex, über den ich berichtet habe, in folgender Weise deuten, indem man zugleich die Erscheinungen der Konjugation mit in den Kreis der Erwägungen einbezieht. Es gibt Zustände im Entwickelungsleben der Para-

maecien, deren Eintritt von mehr oder minder intensiven, durch vorausgegangene lebhafte Teilungen verursachten funktionellen Veränderungen der Organisation bedingt wird, in denen die Tendenz besteht, den Kernapparat des Infusors zu reorganisieren. Sind die Veränderungen relativ geringfügig, so bedarf es der Konjugation, damit durch dieselbe die Reifung der Nebenkerne und im weiteren Verlauf die Rückbildung der Hauptkerne herbeigeführt wird. Dass auf diesem Stadium die Veränderungen nicht sehr tiefgreifende sind, lässt sich daraus entnehmen, dass die Tiere die Fähigkeit besitzen, wenn sie an der Konjugation verhindert und mit genügendem Futter versehen werden, sich lange Zeit über durch Teilung weiter zu vermehren. Daher besitzen die äußeren Bewirkungen (Hunger, Wechsel der Temperatur, chemische Einflüsse) auf den Eintritt der Konjugation einen bedeutenden Einfluss, indem sie eine Tendenz zur Kernreorganisation, welche durch günstige Lebensbedingungen zum Verschwinden gebracht werden kann, aktivieren. Sind die funktionellen Veränderungen der Paramaecien weiter gediehen, so tritt die von mir beobachtete normale Parthenogenesis ein, bei welcher die auf Reorganisation hinzielenden Veränderungen wie bei der Konjugation mit den Nebenkernen beginnen und sekundär den Hauptkern in Mitleidenschaft ziehen, aber völlig spontan auftreten ohne den durch die Konjugation ausgeübten, für den Eintritt der Erscheinungen unerlässlichen Reiz. Eine weitere Steigerung führt dahin, dass die Desorganisation des Hauptkerns immer mehr in den Vordergrund tritt, die Veränderungen der Nebenkerne dagegen den Charakter von Folgeerscheinungen annehmen. Zugleich verwischen sich die Besonderheiten, durch welche die Reifeteilungen der Nebenkerne bei der Konjugation ausgezeichnet sind. Letzteres gilt besonders von dem Material, welches den Untersuchungen von Woodruff und Erdmann gedient hat. Man würde gar kein Recht haben, hier von Parthenogenese zu sprechen, wenn nicht durch ausgedehnte Untersuchungen der beiden Autoren der Beweis erbracht wäre, dass wie bei der Konjugation der Infusorien ein Teil der durch Teilung entstandenen Nebenkernspindeln vergleichbar den Richtungskörpern zugrunde geht und eine Spindel übrig bleibt, welche durch fortgesetzte Teilung Anlagen zu neuen Haupt- und Nebenkernen liefert. Bei meinem Material ist dieser für die Deutung der Vorgänge so wichtige Nachweis nicht erbracht worden. Wir müssen daher hier mit der Möglichkeit rechnen, dass die Entwickelungsvorgänge, von denen ich einige Stadien habe beobachten können, zu einem anderen Resultat führen. Damit komme ich auf die Deutung zu sprechen, welche ich vor 25 Jahren unter dem frischen Eindruck meiner Beobachtungen für wahrscheinlich erklärt habe.

Zugunsten meiner ursprünglichen Deutung, dass die Teilungen der Nebenkerne und die Zerstückelungen des Hauptkerns nicht auf

eine parthenogenetische Erneuerung des gesamten Kernapparats von einem gereiften Nebenkern aus hinauslaufen, sondern durch funktionelle Störungen im Teilungskern bedingt sind, kann ich die Ergebnisse von Untersuchungen anführen, welche Dr. Kasanzeff auf meine Veranlassung hin im Münchener zoologischen Institut angestellt hat. Dieselben sind leider wenig bekannt geworden, weil der Verfasser sie nur als Doktordissertation, nicht in einer Zeitschrift veröffentlicht hat. Ich gebe daher hier außer einer kurzen Darstellung der gewonnenen Resultate noch die Kopien einiger Zeichnungen, welche die große Ähnlichkeit der von Kasanzeff und mir beobachteten Kernveränderungen erläutern sollen (Fig. 3). Freilich beziehen sich dieselben nicht auf *P. aurelia*, sondern auf das nur mit einem Nebenkern ausgestattete *P. caudatum*. Der Zweck der Kasan-

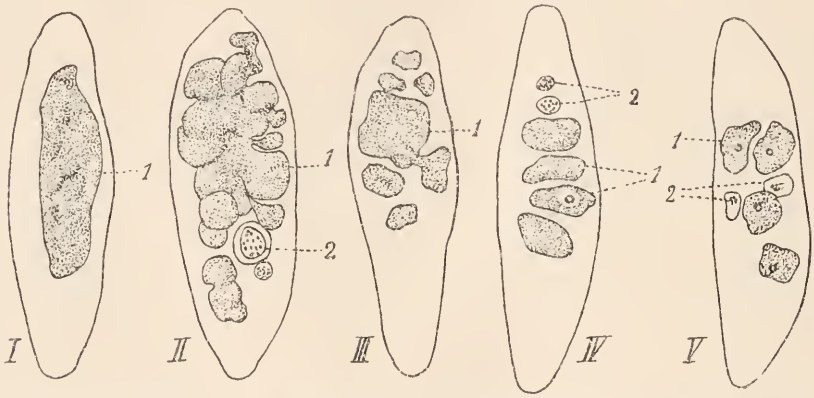

Fig. 3. Hypertrophie und Zerstückelung des Hauptkerns von *Paramaecium caudatum* nach Kasanzeff.

zeff'schen Untersuchung war, die Veränderungen zu erforschen, welche der Kernapparat erfährt, wenn Paramaecien, welche lange Zeit reichlich gefüttert worden waren, plötzlich intensiver Hungerwirkung ausgesetzt wurden. Das Resultat war in mehreren Untersuchungsreihen das gleiche und wurde dadurch festgestellt, dass von einer in Futter gehaltenen Stammkultur Hungerkulturen abgezweigt und die Veränderungen durch zeitweilige Abtötungen aus Hunger- und Stammkultur festgestellt wurden. Folge des Hungerns war ein enormes Anwachsen des Hauptkerns unter Abnahme des Protoplasmakörpers. In einer Kultur waren noch Teilungen möglich. Diese Hungerteilungen unterschieden sich von den „Futterteilungen" durch geringere Größe des gesamten Tieres, vor allem aber durch nicht nur relativ, sondern sogar absolut bedeutendere Größe des Hauptkerns. In den meisten Fällen wurde jedoch das Kernwachstum von keinen Teilungen begleitet. Nur die Nebenkerne rückten vom Hauptkern ab und erlitten Veränderungen, welche ähnlich den

von mir beschriebenen und in Fig. 1 abgebildeten zu Teilungen führten. Es bildeten sich heteropole Kerne, Spindeln, welche schlank und zugespitzt waren und die Kernmembran nicht ausfüllten, so dass sie von einem Pol aus betrachtet wie Kernbläschen mit einem zentralen Nukleolus aussahen. Auch Teilungsstadien der Nebenkernspindeln und Tiere mit zwei ruhenden Nebenkernen fanden sich in dem von Kasanzeff untersuchten Material. Was nun den Hauptkern anlangt, so war derselbe auf frühen Stadien der Hungerwirkung so enorm herangewachsen, dass er den größten Teil des Tieres ausfüllte; später erfuhr er eine Verkleinerung, indem er in Stücke zerfiel, welche zum Teil resorbiert wurden. Auf vorgerückten Stadien der Hungerwirkung fanden sich Tiere mit doppeltem Nebenkern und in 4 Stücke zerfallene Hauptkern; sie erinnern in ihrem Aussehen an Paramaecien, welche aus der Konjugation hervorgegangen sind und nunmehr beginnen, ihren Kernapparat zu erneuern, namentlich an die Bilder, welche Maupas in seinem grundlegenden Werk von exkonjugierten Tieren gegeben hat, welche genötigt sind, bei Ausschluss von Nahrung ihre Kern zu rekonstruieren. Die vier Kernstücke wären den vier „Placenten" oder Hauptkernanlagen zu vergleichen, welche sich durch Teilung aus dem befruchteten Nebenkern entwickelt haben. Woodruff und Erdmann könnten somit die Stadien als Beweise für eine vorausgegangene Parthenogenese in Anspruch nehmen; sie könnten zur Stütze ihrer Auffassung noch weiter anführen, dass Kasanzeff gelegentlich Individuen gefunden hat, welche keine Spur von Hauptkern, wohl aber einen Nebenkern besaßen, eine Beobachtung, die ich ebenfalls gelegentlich in Hungerkulturen gemacht habe. Einkernige Paramaecien bilden aber in der Entwickelungsreihe parthenogenetischer Formen nach Woodruff und Erdmann, wie ich oben auseinandergesetzt habe, eine wichtige Etappe. Indessen, der hier gemachte Versuch, die Resultate der Kasanzeff'schen Untersuchungen im Sinne einer stattgehabten Parthenogenesis zu deuten, stößt auf mancherlei Schwierigkeiten. Bei der Genauigkeit, mit welcher, wie ich weiß, Kasanzeff seine Serien von Hungerkulturen untersucht hat, wäre es unverständlich, dass er die vielen Zwischenformen übersehen hätte, welche unter Voraussetzung einer parthenogenetischen Entwickelung hätten vorhanden sein müssen. Ich nenne nur die wichtigsten: Rückbildung der Reifespindeln zu Richtungskörpern, Vermehrung des nach der Reife zurückgebliebenen Neben-

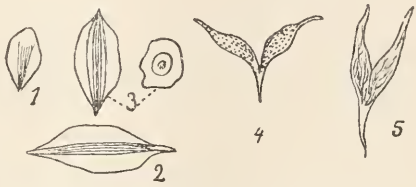

Fig. 4. Nebenkerne hungernder Paramaecien nach Kasanzeff. *1* heteropoler Kern, *2* Spindel, *3* Spindel in seitlicher Ansicht und auf dem optischen Querschnitt, *4* und *5* konjugierende Spindeln.

kerns, allmähliches Wachstum der Teilprodukte dieses Nebenkerns zu den Hauptkernanlagen. Letzteres ist aber ein langdauernder und daher sehr in die Augen fallender Vorgang, bei welchem eine Menge sehr charakteristischer und gar nicht zu übersehender Bilder entstehen. Da ferner in den Kasanzeff'schen Kulturen die Masse des hypertrophischen Hauptkerns durch Zerstückelung und nicht durch Abgabe kleiner Granula reduziert wird, wie bei der Parthenogenese von *Paramaecium aurelia* nach Woodruff und Erdmann, müssten neben etwaigen vom Nebenkern aus gebildeten Hauptkernanlagen die Reste des zugrunde gehenden Hauptkerns nachweisbar gewesen sein, was trotz genauer methodischer Untersuchung von Kasanzeff nicht beobachtet wurde. Das Vorkommen von Paramaecien mit Nebenkern ohne Hauptkern führt Kasanzeff auf eine abnorme Teilung zurück, bei welcher zwar der Nebenkern geteilt wurde, der Hauptkern dagegen ungeteilt dem einen Teilprodukt zufiel.

Viele der Entwickelungsstadien, welche Kasanzeff aus methodisch geführten Hungerkulturen beschrieben hat, kann man übrigens ohne große Mühe in jeder schlecht gefütterten Paramaecien-Kultur auffinden. Ich habe öfters Gelegenheit gehabt, sie selbst zu beobachten, namentlich Tiere mit einem in 2 oder 4 Stücke zerfallenen Hauptkern, einige Male auch Tiere, welche wohl einen Nebenkern, aber keinen Hauptkern besaßen, von denen es mir gleichfalls sehr wahrscheinlich ist, dass sie durch abnorme Teilung entstehen, bei der das eine Teilprodukt den ganzen Hauptkern enthält, das andere dagegen leer ausgeht. Der Mangel der für Konjugation und Parthenogenese charakteristischen, wegen ihrer langen Dauer leicht nachweisbaren Zwischenstadien hatte mich immer bestimmt, die Beobachtungen durch Annahme trophischer Störungen der Infusorien zu erklären. Auf Grund dieser Erfahrungen hatte ich Herrn Kasanzeff veranlasst, die merkwürdigen Kernveränderungen genauer zu untersuchen. Nach den Resultaten der Kasanzeff'schen Untersuchungen habe ich keine Veranlassung, meine ursprüngliche Deutung der Befunde aufzugeben. Und so komme ich, wenn ich das Für und Wider der beiden Auffassungen abwäge, zu dem Resultat, dass es außer der völligen Erneuerung des Kernapparats, wie sie durch Konjugation und Parthenogenese herbeigeführt wird, noch Reorganisationen der Infusorien gibt, bei welchen die alten Nebenkerne und Hauptkerne erhalten bleiben und letztere nur eine Reduktion ihrer Maße erfahren. Ich will sie im Gegensatz zu den durch geschlechtliche Vorgänge bedingten Veränderungen im folgenden als trophische oder vegetative Veränderungen der Kerne bezeichnen, weil sie durch die Ernährung und das Wachstum der Zelle bedingt werden. Sie finden sich auch bei anderen Protozoen, und zwar in einem Zusammenhang, bei welchem Befruchtungsvorgänge völlig ausgeschlossen

sind und nur die Annahme funktioneller Veränderungen zulässig ist. Wahrscheinlich handelt es sich um fundamentale Erscheinungen des Zellenlebens, welche auch bei vielzelligen Tieren, sofern die Vorbedingungen dazu gegeben sind, nicht fehlen.

2. Die Depressionszustände der Protozoen und die Weismann'sche Lehre vom Ursprung des Todes.

Die Zellveränderungen, von denen im vorausgehenden Abschnitt die Rede war, sind für mich Veranlassung gewesen, mich in einer Reihe von Arbeiten mit der so viel erörterten Lehre Weismann's zu beschäftigen, dass die Protozoen dem physiologischen Tod nicht unterworfen und in diesem Sinne unsterblich seien, dass der Tod sich erst bei den vielzelligen Tieren entwickelt habe als eine durch den Kampf ums Dasein gezüchtete, für die Existenz der Art zweckmäßige Einrichtung. Im Anschluss an die oben gegebenen Auseinandersetzungen komme ich im folgenden noch einmal auf das interessante Problem zurück.

Als ich, veranlasst durch meine Untersuchungen über die Konjugation der Infusorien, ausgedehnte Beobachtungen über die Vermehrungsfähigkeit exkonjugierter, d. h. aus normal verlaufener Konjugation hervorgegangener Infusorien und künstlich getrennter und daher an der Neugestaltung ihres Kernapparats verhinderter Copulae unternahm und demgemäß für beiderlei Zustände genaue Zählkulturen durchführte, wurde ich aufmerksam, dass die Intensität der Vermehrung und Ernährung der zur Zucht benutzten Paramaecien auch bei einem Hunger ausschließenden Überschuss von Nahrung keine konstante ist, sondern dass Zeiten gesteigerter Nahrungsaufnahme und Vermehrung mit Zeiten wechseln, in denen beide Prozesse vollständig unterbrochen sind. Für die Zeiten, in denen die Infusorien weder Nahrung aufnehmen noch sich teilen, haben wir oben schon den von Calkins stammenden Ausdruck „Depression“ eingeführt. Die gleichen Erscheinungen konnte ich ferner bei methodischen Kulturen von *Actinosphaerium Eichhorni* und später auch von *Dileptus gigas* feststellen. Beide Formen bieten den Vorteil, dass sich namentlich das Aufhören der Nahrungsaufnahme viel schöner erkennen lässt als bei den von Bakterien lebenden Paramaecien, weil sie mit den intensiv blaugefärbten und daher als Nahrungsballen leicht nachweisbaren Stentoren gefüttert werden können. Mit der Kultur von Actinosphaerien war freilich der Übelstand verbunden, dass bei der so außerordentlich variierenden Körpergröße und der Tendenz, zeitweilig in größerer Zahl zu riesigen Individuen zu verschmelzen und nach einiger Zeit wieder in kleinere Stücke sich aufzuteilen, ein zahlenmäßiger Ausdruck für die Zunahme lebender Substanz nicht gefunden werden konnte. — Es stellte sich ferner heraus, dass durch die Einführung günstiger Existenzbedin-

gungen der Eintritt von Befruchtungsvorgängen und Cystenbildung ausgeschlossen werden konnte, dass aber alle, auch die sorgfältigst geführten Kulturen nach einigen Monaten schließlich in einer Zeit besonders hochgradiger Ernährungs- und Teilungsunfähigkeit zugrunde gingen.

Schon frühzeitig wurde ich auf die der wechselnden Vermehrungsintensität entsprechende verschiedene Beschaffenheit der Kerne aufmerksam, dass ein Anwachsen der Masse von Kernsubstanz der Zeit der Teilungs- und Ernährungsunfähigkeit der Protozoen vorangeht und offenbar Ursache derselben ist. Dieselbe äußert sich in einer Vergrößerung des Hauptkerns bei Paramaecien, in einer Vermehrung der Einzelkerne oder Kernstücke bei *Actinosphaerium* und *Dileptus*. Reduktion der Kernmasse, welche in die Zeit der Teilungsunfähigkeit fällt, führt zu einem Wiedererwachen gesteigerter Lebenstätigkeit; sie wird bei Paramaecien durch die oben besprochene Zerstückelung des Hauptkerns, bei *Actinosphaerium* durch Umwandlung eines Teils der Kernbläschen in Chromidien eingeleitet. Welche Grade die Kernvergrößerung erreichen kann, möge die Fig. 5 lehren.

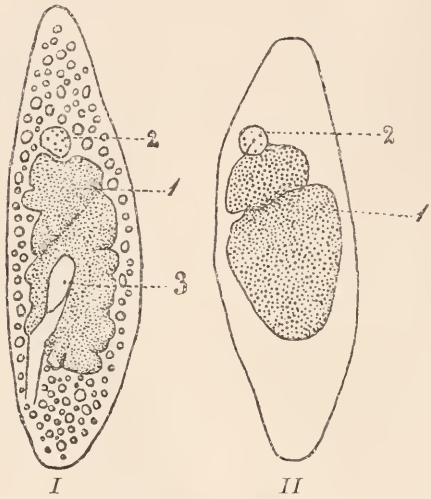

Fig. 5. *Paramaecium caudatum* in tiefer Depression. *I* Hypertrophischer Kern, *II* beginnende Zerstückelung. *1* Hauptkern, *2* Nebenkern, *3* Cytostom.

Dieselbe stellt zwei Paramaecien aus einer zu Ende gehenden, mehrere Monate fortgeführten Futterkultur dar. Abgesehen von der Kernvergrößerung zeichneten sich die Tiere durch schwärzliche Färbung aus, wie sie auch bei Konjugation beobachtet wird und mit der Bildung von „Exkretkörnern“ zusammenhängt. Eines der beiden abgebildeten Exemplare zeigt die beginnende Kernzerstückelung. Ein ähnliches Missverhältnis zwischen Kernmasse und Masse des Protoplasma, wie es in Futterkulturen durch „funktionelles Wachsen“ des Kerns herbeigeführt wird, kann auch durch Hungerkulturen erzielt werden und zwar durch Abnahme des Protoplasma. Letztere Erfahrung war ein weiterer Grund, dass ich Herrn Dr. Kasanzeff, veranlasste die Untersuchungen über den Einfluss des Hungers bei *Paramaecium* anzustellen, von denen oben schon die Rede war[3]).

3) Die Auffassung, welche ich hier kurz rekapituliert habe, habe ich schon 1899 in gleicher Weise vorgetragen. Ich erlaube mir, aus meiner damaligen Arbeit,

Die Ähnlichkeit der funktionellen und der durch Hunger bedingten Kernhypertrophie ist klar ersichtlich, wenn man meine Abbildungen mit den von Kasanzeff gegebenen Zeichnungen vergleicht. Auch die Reorganisation des Kernapparats durch Zerstückelung des Hauptkerns ist die gleiche.

Würde die Reduktion der Kernmasse während jeder Depressionsperiode das funktionelle Wachstum des Kerns vollkommen rückgängig machen, so würde schließlich eine völlige Restitutio in integrum eintreten und keine dauernde Schädigung herbeigeführt werden. Würde dagegen ein wenn auch noch so geringer Überschuß an Kernmaterial zurückbleiben, so müsste sich im Lauf zahlreicher Depressionen durch kumulierende Wirkung derselben eine dauernde schließlich zum Tod führende Schädigung entwickeln. Dies war auch in den von mir geführten Kulturen der Fall. Die enorme Kernvergrößerung, wie ich sie in Fig. 5 abgebildet habe, fand ich während einer zum Untergang der Kultur führenden Depression von *Paramaecium caudatum*.

Da nun bei der zwischen Kern- und Zellgröße bestehenden Korrelation jede Vergrößerung des Kerns zu einer Vergrößerung des gesamten Infusors führen muss, so muss — die Richtigkeit der oben dargestellten Beobachtungen vorausgesetzt — das Herannahen einer Depression sich nicht nur in einer Verlangsamung der Teilung sondern auch in einer Vergrößerung des Infusorienkörpers ausdrücken. Ich habe diese Erwartung bestätigt gefunden und durch zahlreiche Messungen eine erhebliche Vergrößerung der Individuen im Lauf einer Kultur für *Dileptus gigas* nachgewiesen. Zu gleichen Resultaten ist in der Neuzeit Lorande Woodruff rücksichtlich des Infusors *Oxytricha*

---

welche in einer wenig verbreiteten Zeitschrift erschienen ist und daher kaum Berücksichtigung gefunden hat, die einschlägigen Stellen zu zitieren.

„Ich habe Paramaecien monatelang bei reicher Fütterung kultiviert und indem ich Sorge trug, dass die Masse der Individuen nicht zu groß wurde, um ein genaues Zählen unmöglich zu machen, habe ich die Fortpflanzungsrate für jeden Tag in dieser Zeit festgestellt. Dabei kam es zu Perioden, in denen tagelang jede Vermehrung unterblieb. Untersuchte ich Paramaecien in dieser Zeit, so ergab sich eine enorme Vergrößerung ihres Hauptkerns, die sich allmählich wieder ausglich. Dabei zerfiel der Hauptkern in zwei und mehr Stücke. Nach geschehener Kernrekonstruktion begann die Vermehrung von neuem. Ebenso ergibt die Untersuchung hungernder Tiere auffallend große Kerne inmitten eines dünnen Überzugs von Protoplasma.“

„Auf Grund meiner Untersuchungen an Protozoen habe ich mir folgende Vorstellungen von den Bedingungen, welche die geschlechtliche Fortpflanzung hervorrufen, gebildet Im Verlauf der funktionellen Tätigkeit des Organismus tritt ein Anwachsen der Kernbestandteile auf Kosten des Protoplasma ein und ein immer mehr zunehmendes Missverhältnis in der relativen Masse beider. Dieses Verhältnis kann durch die chromatische Kernreduktion ausgeglichen werden oder durch den Beginn der Geschlechtstätigkeit, wobei ich nicht einmal Vermutungen äußern kann, welche Verhältnisse es entscheiden, ob der eine oder der andere Vorgang eintritt.“

fallax gekommen, während von anderen Protozoenforschern die Berechtigung meiner Ansicht in Zweifel gezogen wurde. Exakte Resultate kann man beim Bestimmen der Größe eines Infusors nur dann erhalten, wenn man seine Teilungsgröße bestimmt, d. h. die Maße, welche ein kurz vor der Teilung stehendes Infusor liefert, zum Vergleich benutzt. Ich habe daher bei meinen Angaben nur die Teilungsgrößen von *Dileptus* benutzt und glaube, dass die abweichenden Resultate anderer Forscher darauf zurückzuführen sind, dass sie nicht in gleicher Weise verfahren sind wie ich.

Von den Erscheinungen der funktionellen Kernhypertrophie und ihrer Beseitigung durch Kernzerstückelung ausgehend habe ich weiter versucht, für die Rolle, welche die Befruchtung im Lebenszyklus der Protozoen spielt, ein Verständnis zu gewinnen. Denn in allen Fällen, in denen wir über genauere Untersuchungen verfügen, hat sich herausgestellt, dass in die Zeit der Konjugation und Kopulation der Protozoen ebenfalls eine enorme Reduktion der Kernmasse fällt. Bei *Actinosphaerium* gehen in den die Geschlechtstätigkeit vorbereitenden Stadien 95 % aller Kerne zugrunde; die 5 % übrig bleibenden Kerne büßen bei der Reifeteilung noch weitere $^3/_4$ ihres Chromatins ein. Bei Infusorien wird, von wenigen Ausnahmen abgesehen, der gesamte funktionierende Kern, der Hauptkern aufgelöst und durch den sehr viel kleineren Nebenkern ersetzt. Es sind das übrigens die gleichen Erscheinungen, welche auch bei den vielzelligen Tieren beobachtet werden. Denn auch bei den Metazoen gibt es im Entwickelungsleben keinen Zeitpunkt, auf welchem die Kernmasse der Zelle so hochgradig reduziert wäre, wie zur Zeit der Eireife und Befruchtung.

Die zweite und wichtigere Erscheinung der Befruchtung, die Vermischung von zweierlei Idioplasmen, die Amphimixis, lasse ich bei meinen heutigen Betrachtungen außer acht. Ich habe zwar früher auch für sie eine Erklärung zu geben versucht, indem ich davon ausging, dass die Einführung einer fremden Kernsubstanz in den Zellkörper ein den Stoffaustausch mit dem Protoplasma hemmendes und somit ihn regulierendes Moment abgeben müsse. Die hierin enthaltene Hypothese kann sich aber zunächst noch auf keine Beobachtungen stützen. Wenn wir somit die Bedeutung der Amphimixis von der Erörterung ausschalten, so gilt alles über Konjugation Gesagte auch für die Erscheinungen der Parthenogenese, bei welcher die Rückbildung der funktionierenden Kerne und die Reifung der zur weiteren Entwickelung dienenden Geschlechtskerne in gleicher Weise abläuft, wie bei der Befruchtung.

Fassen wir, ehe wir nun weiter auf die Beurteilung der Weismann'schen Lehre vom Ursprung des Todes eingehen, das über Depression, Konjugation und Parthenogenese Gesagte zusammen, so haben die verschiedenen Prozesse das Gemeinsame, dass sie das

durch funktionelle Veränderungen gestörte Gleichgewicht des Organismus wieder herstellen, indem Bestandteile, welche die Funktion behindern, entfernt werden. Ich sprach daher in einer früheren Veröffentlichung (1906) von einem „Partialtod der Protozoenzelle". Derselbe ist wenig sinnfällig bei den im Anschluss an die Depressionen vor sich gehenden Reorganisationen, dagegen sehr ausgesprochen bei Konjugation und Parthenogenese, bei denen ansehnliche Teile des Körpers zugrunde gehen. Dabei zeigt die Konjugation das Besondere, dass sie schon zu einer Zeit auftritt, in welcher die Notwendigkeit einer so tiefgreifenden Umgestaltung der Organisation noch nicht vorhanden ist, zu einer Zeit, in welcher der Organismus noch so lebensfähig ist, dass er sich noch monatelang weiter vermehren kann, wenn man ihn an der Konjugation verhindert und ihm günstige Existenzbedingungen bietet. Die Konjugation ist somit eine prophylaktische Einrichtung, was man ja vom Standpunkt der Arterhaltung aus auch von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen sagen kann; sie tritt ein, ehe die Gefahr vorhanden ist, welche vermieden werden soll.

Wir sehen somit, auch den Protozoen ist der Tod nicht in dem Sinne fremd, wie es Weismann angenommen hat; auch die Protozoen verhalten sich wie Maschinen, welche bei ihrer Tätigkeit nicht nur das ihnen zugeführte Material zu Arbeitsleistung verbrauchen, sondern zugleich auch eine ihren Fortbestand gefährdende Abnutzung erfahren. Wenn die Abnutzung bei Protozoen nicht zum Untergang führt, so hängt es damit zusammen, dass die Tiere die Fähigkeit haben, die durch Abnutzung entstandenen Schäden selbsttätig auszubessern. Ihnen stehen hierfür die verschiedensten Möglichkeiten zu Gebote, die Reorganisationen während der Depressionszustände, Konjugation, in manchen Fällen auch Parthenogenese. Wahrscheinlich reiht sich hier auch die Cystenruhe an[3]). Die Protozoen können diese Möglichkeiten ausnutzen, weil sie die Fähigkeit haben, je nachdem es nötig ist, den Ablauf der Lebensvorgänge einzuschränken. Letzteres ist eine Konsequenz ihrer Einzelligkeit, weil die Bedürfnisse des Zellenlebens und des Lebens des Gesamtorganismus die gleichen sind. Ich sprach daher von einem „cytotypischen" Leben der Protozoen.

Es kann nach meiner Ansicht keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben Gesetzmäßigkeiten des Zellenlebens, welche wir von Protozoen kennen, auch für die einzelnen Zellen der Metazoen gelten.

3) Meine schon früher ausgesprochene Vermutung, es möchte während der Cystenruhe eine Reorganisation des Kernapparats der Protozoen herbeigeführt werden, hat in der Neuzeit durch Untersuchungen über *Stylonychia pustulata* eine weitere Bestätigung erfahren. Wie Fermor gezeigt hat, wird bei der Enzystierung dieses Infusors der alte Hauptkern zerstört und von den Nebenkernen aus der Kernapparat neu hergestellt.

Auch die Metazoenzelle wird um so kräftiger für den Lebensprozess sein, je weniger Zeit seit ihrer Entstehung aus einem befruchteten oder parthenogenetischen Ei verflossen ist. Auch die Metazoenzelle wird nicht ins unbegrenzte funktionieren können, sondern, um funktionsfähig zu bleiben, Ruhepausen benötigen, ähnlich den Depressionen der Protozoen. Das Neue, was in der Vielzelligkeit gegeben ist, besteht darin, dass für den Ablauf des Lebensprozesses der einzelnen Zellen nicht mehr deren eigene Bedürfnisse allein maßgebend sind, sondern die Bedürfnisse des Gesamtorganismus von mehr oder minder ausschlaggebender Bedeutung werden. In diesem Sinne habe ich von einem „organotypischen" Leben der Metazoenzelle gesprochen, weil sie Teil eines Organs ist, dessen Lebenstätigkeit vom Bedürfnis des Gesamtorganismus bestimmt wird. Je höher organisiert ein Lebewesen ist, um so mehr werden seine Teile vom Ganzen abhängig, um so mehr wird das gesamte Leben der Zelle, ihre Teilungsfähigkeit, die Art und die Intensität ihrer Funktion „organotypisch". Damit schwindet für die einzelne Zelle die Möglichkeit, nach eigenem Bedürfnis die zu ihrer Reorganisation nötigen Zeiten der Ruhe einzurichten und die schädigenden Folgen der Funktion zu vermeiden, wie es für die Protozoen erwiesen ist. So werden Erscheinungen des Zellenlebens, deren Gefahren bei einzelligen Organismen vermieden werden können, bei vielzelligen Organismen zu einer Quelle des Todes. Der Tod ist dieser Auffassung zufolge eine aus dem Lebensprozess sich ergebende Notwendigkeit, nicht wie Weismann annimmt eine Einrichtung, welche sich zufällig entwickelt hat und zu einer ständigen geworden ist, weil sie sich als zweckmäßig bewährt hat. Mit dieser Auffassung steht in vollster Erfahrung, dass bei Schwämmen und Coelenteraten, bei denen im allgemeinen die Abhängigkeit der einzelnen Teile vom Ganzen eine geringe ist, bei denen ein hohes Maß von Regenerationsfähigkeit und die Tendenz zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung an das zytotypische Wachstum der Protozoen erinnern, der physiologische Tod lange nicht die Rolle spielt wie bei Wirbeltieren und Arthropoden. Es wäre denkbar, dass man z. B. *Hydra* unter günstigen Existenzbedingungen ähnlich den Protozoen jahrelang auf dem Weg ungeschlechtlicher Fortpflanzung erhalten könnte.

Zu denselben Resultaten, zu denen ich bei der Züchtung von Paramaecien, Dilepten und Actinosphaerien gelangt bin, wurde völlig unabhängig von mir auch Calkins geführt, als er in Hinblick auf die Weismann'sche Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen in exakter Weise Paramaecien züchtete. Während ich aber nur kurze Mitteilungen über die Endresultate meiner Kulturen veröffentlicht habe, hat Calkins genaue Angaben über den Verlauf seiner Protozoenkulturen gemacht und in mustergültiger Weise

Kurven konstruiert, welche die periodische Ab- und Zunahme der Teilungsenergie der Paramaecien veranschaulichen und daher von allen späteren Forschern, welche sich mit dem Gegenstand beschäftigt haben, nachgeahmt worden sind. In Übereinstimmung mit mir hält er an der Auffassung fest, dass wenn man Protozoen auch noch so sorgfältig kultiviere, bei Ausschaltung von Konjugation und Encystierung es nicht möglich sei, sie unbegrenzt zu züchten, wie es Weismann beim Vertreten seiner Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen vorausgesetzt hatte. Bei allen seinen Kulturen traten schließlich so tiefe Depressionen ein, dass in ihnen die letzten Individuen zugrunde gingen. Was meine Angaben über die den Depressionen zugrunde liegenden Kernveränderungen anlangt, so konnte Calkins dieselben nicht bestätigen.

In den letzten 10 Jahren hat endlich Lorande Woodruff mit einer bewundernswerten Energie die Frage nach dem Verlauf von Protozoenkulturen aufs neue aufgenommen. Seiner ausgezeichneten Methodik des Züchtens ist es geglückt, einen Stamm von *Paramaecium aurelia* seit dem Jahr 1907 in ununterbrochener Zählkultur ohne eingeschaltete Konjugationsepidemien zu züchten und den Beweis zu führen, dass die Lebensfähigkeit desselben bis heute noch keine Abschwächung erfahren hat. Eine gleichmäßige Vermehrung der Tiere hat aber auch er trotz aller Bemühungen nicht zu erzielen vermocht; die periodischen Depressionen, das An- und Abschwellen der Vermehrungsintensität sind auch für die von ihm nach Calkins Vorgang konstruierten Kurven charakteristisch. Woodruff ist zu den Weismann'schen Anschauungen zurückgekehrt, er schließt einen vor Jahresfrist erschienenen Aufsatz mit den Worten: „Diese Untersuchung hat uns gezeigt, dass unter günstigen äußeren Umständen das Protoplasma der zuerst isolierten Zelle die Potenz hatte, ähnliche Zellen bis zu einer Zahl 2^{3340} und eine Masse Protoplasma von mehr als 10^{1000}mal der Masse des Erdballs zu erzeugen. Dieses Resultat, glaube ich, bestätigt unzweifelhaft die Annahme, dass das Protoplasma einer Zelle unter günstigen äußeren Umständen ohne Hilfe von Konjugation oder einer künstlichen Reizung imstande ist, sich unbegrenzt fortzupflanzen und zeigt ferner in klarer Weise, dass das Altern und das Befruchtungsbedürfnis nicht Grundeigenschaften der lebenden Substanz sind."

Nach meiner Ansicht sind die Resultate, zu denen in dem unseren Auseinandersetzungen zum Ausgangspunkt dienenden Artikel Woodruff gemeinsam mit Rhoda Erdmann gelangt ist, mit den hier zitierten Sätzen unvereinbar. Woodruff nimmt nunmehr selbst an, dass jede Depressionsperiode durch eine parthenogenetische Regeneration des gesamten Kernapparats bedingt werde. Das wäre in dem Sinn, wie ich es oben definiert habe, ein partieller Zellentod, eine Umwandlung der Zelle in viel energischerer Weise,

als ich es in meinem Vortrag über die Ursache des Todes vorausgesetzt hatte. Denn die Idee, dass in der Entwickelung eines Protozoon Zustände eingeschaltet wären, auf denen die gesamte Zelle zugrunde ginge, ist ja selbstverständlich auch für einen Gegner Weismann's ausgeschlossen. Will man die Kluft, welche nach Weismann zwischen einzelligen und vielzelligen Tieren besteht, überbrücken, so kann das eben nur in der Weise, wie ich es versucht habe, geschehen, dass man bei den Protozoen die Anfänge von Prozessen nachweist, welche bei den Vielzelligen mit wachsender Organisationshöhe mit Notwendigkeit zum Tode führen mussten. Ich betone den Zusatz „mit wachsender Organisationshöhe". Denn wie ich schon hervorgehoben habe, ist es keineswegs ausgemacht, dass nicht bei primitiven Metazoen ähnlich wie bei Pflanzen die Generationsfolge durch ungeschlechtliche Fortpflanzung ins Unbegrenzte fortgeführt werden könnte, wenn nur den Zellen in irgendwelcher Weise Zeit zur physiologischen Ruhe und demgemäß zur Reorganisation gegeben wird.

Wir sehen, Woodruff und Erdmann gehen, indem sie jede Reorganisation der Paramaecien durch Parthenogenese bedingt sein lassen, über das hinaus, was ich zur Erklärung der Depressionszustände aufgestellt habe. Ich möchte aber die Frage hier aufwerfen, ob die Sachlage sie jetzt schon zu so weitreichenden Folgerungen berechtigt. Ich glaube, dass man diese Frage verneinen muss. Es ist keineswegs erwiesen, dass die Depressionszustände der Protozoen überall durch die gleichen morphologischen Veränderungen bedingt sein müssen.

Die exakten Untersuchungen über die Kernveränderungen, welche Woodruff und Erdmann auf Parthenogenese beziehen, wurden in der Zeit vom Oktober 1913 bis April 1914 angestellt; die Verfasser konnten in dieser Zeit fünf Depressionsperioden genauer verfolgen. An früher konserviertem Material konnten sie ferner nachträglich noch feststellen, dass ähnliche Erscheinungen schon früher vorgekommen waren und zwar in der von Woodruff allein seit dem Jahre 1907 geführten Kultur in der Zeit der Generationen 426, 452, 866, 910, 1201, 1452, 1498, 1521, 1755, 1827, 2056, 2256. Aus der knappen Fassung der vorläufigen Mitteilung lässt sich nicht entnehmen, ob das zu nachträglichem Studium benutzte Material genügend reichlich und methodisch konserviert worden war, um die Möglichkeit anderweitiger Formen der Kernreorganisation auszuschließen oder ob die Annahme parthenogenetischer Entwickelungsvorgänge erfolgte, weil anderweitige Vorgänge nicht in Erwägung gezogen wurden. Ferner ist zu beachten, dass die Angaben Woodruff's über die Depressionen, welche der 426. Generation vorausgegangen waren, nichts aussagen. Noch weniger ist bekannt, wieviel Generationen — von einer Kopula aus gerechnet — schon

verflossen waren, als Woodruff das *Paramaecium* in Kultur nahm. Unter diesen Umständen muss es als eine offene Frage angesehen werden, ob auch die früheren gar nicht oder wenigstens nicht mit genügender Genauigkeit untersuchten Depressionen unter dem Bild einer parthenogenetischen Entwickelung, also unter völliger Auflösung des alten Hauptkerns und Bildung eines neuen Hauptkerns vom Nebenkern verlaufen sind. Ich erhebe diese Einwände, um zur Vorsicht zur mahnen beim Generalisieren von Befunden, zu denen Erdmann und Woodruff beim Studium einer viele Jahre alten Kultur gelangt sind.

Daraus, dass die Depressionen bei der 5000. Generation den Charakter von Parthenogenese besaßen, folgt noch nicht, dass das in früheren Zuchtperioden ebenso gewesen ist. Es ist möglich, dass die Erscheinungen der Kernreorganisation sich im Laufe der Kultur erst allmählich gesteigert haben. Vielleicht waren die frühesten Depressionen nur durch geringfügige Veränderungen des Hauptkerns bedingt, steigerten sich allmählich im Lauf der Kultur zu Zerstückelungen desselben ohne Erneuerung vom Nebenkern aus, nahmen dann, wie ich es oben schon auseinandergesetzt habe, den Charakter von typischer Parthenogenesis an, wie ich sie im ersten Teil dieser Arbeit geschildert habe, bei denen wie bei der Konjugation sich zunächst die Nebenkerne und dann erst die Hauptkerne verändern, bis schließlich nach langer Kultur der von Woodruff und Erdmann beschriebene Zustand erreicht wurde, bei welchem zunächst der Hauptkern zerstört wurde und dann erst die Nebenkerne heranreiften.

Wenn ich den an und für sich sehr interessanten Resultaten gegenüber bei der theoretischen Verwertung derselben einige Vorsicht für geboten halte, so sind zweierlei Erwägungen für mich maßgebend. 1. Nachdem ich zum ersten Male auf die während der Depressionszustände auftretenden Kernveränderungen hingewiesen habe, ist auf dieselben viel geachtet worden, so von Calkins, Popoff, Woodruff selbst u. a., ohne dass irgend etwas von den so auffälligen Veränderungen, wie sie das Wesen der Parthenogenese ausmachen, beobachtet worden wäre. Abgesehen von Popoff sind alle Beobachter, auch Woodruff, zu dem Resultat gekommen, dass die der Depression zugrunde liegenden Veränderungen nur physiologischer Natur seien und im Bau der Kerne nicht zum Ausdruck kämen. Dieser Tatbestand macht es wahrscheinlich, dass es Depressionen gibt, bei denen die anatomischen Veränderungen geringfügiger Natur sind.

2. Weitere Erwägungen ergeben sich aus der Berücksichtigung der übrigen Protozoen. Wie ich gezeigt habe, kommen die gleichen Depressionszustände auch bei anderen Klassen der Protozoen vor. Am besten beobachtet sind sie bei *Actinosphaerium Eichhorni.*

Bei diesem Tier halte ich es für ausgeschlossen, dass Parthenogenese die Rolle spielt, welche ihr bei *Paramaecium aurelia* zugewiesen wird. Meine eigenen Untersuchungen sind so eingehend, dass ich mit Sicherheit feststellen kann, dass die Depressionszustände hier nur durch partielle Kernzerstörung, Auflösung der Kerne zu Chromidien, beseitigt werden. Die Befruchtungserscheinungen bei *Actinosphaerium* nehmen bekanntlich einen sehr komplizierten Verlauf, indem sie sich mit Enzystierung kombinieren. Die meisten dieser Erscheinungen müssten auch beim Eintritt von Parthenogenese vorhanden sein und könnten somit nicht übersehen werden.

Bei dieser Sachlage ist es geboten, ehe wir ein definitives Urteil abgeben, die Veränderungen, welche die Kerne der Infusorien im Lauf der Kultur erfahren, in der von Woodruff und Erdmann durchgeführten exakten Weise von Anbeginn zu verfolgen, womöglich beginnend mit Infusorien, welche aus der Konjugation oder der Cystenruhe hervorgegangen sind. Erst wenn dies geschehen ist, werden wir in der Lage sein, uns ein erschöpfendes Bild von den Veränderungen zu machen, welche die tierische Organisation bei Einzelligen im Lauf fortgesetzter Lebensfunktion erfährt.

Wie nun auch diese Untersuchungen ausfallen werden, so kann man das Eine jetzt wohl sagen, dass die Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen in der Form, wie sie von Weismann aufgestellt wurde zu einer Zeit, in welcher man von den Befruchtungsvorgängen der Protozoen noch nichts wusste, sich nicht aufrecht erhalten lässt. Die schönen Untersuchungen, zu denen Erdmann und Woodruff gelangt sind, widerlegen nicht die in früheren Arbeiten von mir vertretene und in diesem Aufsatz wiederholte Auffassung, sondern liefern nur eine neue Bestätigung, dass der Tod der vielzelligen Tiere sich aus Eigentümlichkeiten, die allem Lebendigen zukommen, entwickelt hat, dass der Lebensprozess in sich den Keim des Todes enthält, dass die mit ihm verbundenen Schädlichkeiten bei Protozoen durch Reorganisationsvorgänge hintangehalten werden können, welche aber notgedrungen bei vielzelligen Organismen versagen müssen, je mehr bei wachsender Organisationshöhe das Leben der Einzelzelle in Abhängigkeit von der Gesamtheit gerät.

Zitierte Arbeiten.

Calkins, G. N. Studies on the life history of *Protozoa*. Journ. Exper. Zool., Bd. I, 1904.

Fermor, X. Die Bedeutung der Enzystierung bei *Stylonychia pustulata* Ehrbg. Zool. Anzeig. Bd. 42, S. 380, 1913.

Hertwig, Richard. Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Münch. Akademie, Bd. 17, 1889.

— Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen. Sitzb. Gesellsch. f. Morph. u. Phys., Bd. 15, 1899.

Hertwig, Richard. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ebenda Bd. 19, 1903.
— Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichhorni*. Festschr. f. Haeckel, 1904.
— Über den Ursprung des Todes. Vortrag zum Besten des Pettenkoferhauses. Beilage der Allgem. Zeit., Jahrg. 1906.
— Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.
Jennings, H. S. The effect of conjugation in *Paramaecium*. Journ. Exper. Zool., Bd. 14, 1913.
— and Lashley. Biparental inheritance and the question of sexuality in *Paramaecium*. Ebenda Bd. 14.
Kasanzeff, W. Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Inaug.-Dissert., Zürich 1901.
Popoff, M. Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszelle der Metazoen. Arch. f. Protistenk., Bd. I, 1907.
— Experimentelle zytologische Studien. Arch. f. Zellforsch., Bd. I, 1908.
Woodruff, L. L. Dreitausend und dreihundert Generationen von *Paramaecium* ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biol. Centralbl. Bd. 33, 1913.
— Cell size, nuclear size and the nucleo-cytoplasmic relation during the life of a pedigreed race of *Oxytricha fallax*. Journ. exper. Zool. Bd. 15.

Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons.

I. Vorläufige Übersicht einiger Arbeiten an der Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden in den Jahren 1911—1913.

Von Einar Naumann.

(VII. Mitteilung aus der Biologischen Station zu Aneboda)[1]).

Die Fischereiversuchsstation Aneboda in Südschweden (Provinz Småland) ist in einer dieser für große Teile Skandinaviens so charakteristischen Hochmoorgegenden gelegen. Das klargelbe bis dunkelbraune Moorwasser — sehr arm an Kalk und im allgemeinen ein ernährungsbiologisches Minimum für das Kleinplankton des Wassers darbietend — gibt der Gegend ihren hydrobiologischen Charakter. Selbstverständlich eignet sich — für unsere Verhältnisse — eine Gegend dieser Natur sehr für experimentelle Untersuchungen über die Vorbedingungen der Produktion des Wassers, denn der Boden ist überall derselbe kalkarme Torfboden[2]) und das Wasser dazu durchaus ebenso arm an den notwendigen Mineralsalzen wie an der *agilen* organischen Substanz, die eine so wichtige Bedingung für das Üppiggedeihen einer Reihe höherer sowie niederer pflanzlichen Organismen darstellt.

Als ich im Sommer 1911 an der Station mit Untersuchungen über die Nahrungsverhältnisse der Planktonentomostraceen ar-

1) Die VI. Mitteilung erschien in Botaniska Notiser, Lund 1914.

2) Über den wasserchemischen Effekt (soweit aus den Kleinplanktonformationen ersichtlich) der verschiedenen Untertypen der Moorböden hoffe ich später näher berichten zu können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Hertwig Richard

Artikel/Article: Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen, 557-581