

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

Anzeigen-Annahme: Hans Pusch, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 28

42. Band.

Februar 1922.

Nr. 2

ausgegeben am 1. Februar 1922

Der jährl. Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt innerhalb Deutschlands 50 Mk.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Den Herren Mitarbeitern stehen von ihren Beiträgen 30 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung; weitere Abzüge werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

- Inhalt: Rh. Erdmann, Art und Artbildung bei Protisten. Mit 8 Abbildungen u. 4 Tabellen. S. 49.
G. Just, Wahrscheinlichkeit und Empirie in der Erblichkeitsstatistik. Mit 2 Abbildungen. S. 65.
A. Pütter, Die Frage der parenteralen Ernährung der Wassertiere. S. 72.
H. Böker, Die Bedeutung der Überkreuzung der Schnabelspitzen bei der Gattung *Loxia*. Mit 2 Abbildungen. S. 87.
Referate: P. Buchner, Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. S. 93.
P. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. S. 95.
E. Küster, Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. S. 96.
H. Molisch, Mikrochemie der Pflanze. S. 96.

Art und Artbildung bei Protisten.

Von Rhoda Erdmann, Berlin.

Mit 8 Textabbildungen und 4 Tabellen.

Die Mannigfaltigkeit der Lebenskreise bei nichtzelligen Organismen — bei den Protisten — erschwert das Studium der Erblichkeitsverhältnisse. Die im allgemeinen strenge Geschlossenheit der Lebenskreise der Metazoen und Metaphyten, bei denen Fortpflanzungs- und Sexualakt eng verknüpft sind, erlaubt einheitlichere Untersuchungen. Da, wo bei Metazoen diese Geschlossenheit fehlt, wie bei den Cladoceren und Rotatorien, hat auch die Klärung der Erblichkeitsverhältnisse jahrzehntelang gedauert und ist wohl auch heute nicht beendet.

Bei den Protozoen kommen Lebenskreise mit rein vegetativer Vermehrung vor. Zweiteilung folgt auf Zweiteilung, ein Geschlechtsakt ist nicht bekannt. Weiter folgt nach einer Reihe von vegetativen Teilungen ein amphimiktischer Prozeß, sei es Kopulation, Konjugation oder Autokaryomixis, oder vegetative Teilungen wechseln mit einem endomiktischen Vorgang, sei es Parthenogenese im engeren oder weiteren

Sinne, ab. Aber auch vegetative Teilung, Amphimixis, vegetative Teilung, Endomixis wechseln miteinander ab. Daher erfordert das Problem der Artbildung eine Reihe getrennter Untersuchungen. Folgt die Aufspaltung der reinen Linie den Mendelschen Gesetzen bei amphimiktischen Vorgängen? Welche Aufspaltung findet bei den endomiktischen Vorgängen statt? Sind Aufspaltungen bei sogenannten rein vegetativen Teilungen möglich? Sind die so entstandenen Aufspaltungen erblich? Kann durch Kumulation etwaig auftretender kleiner erblicher Verschiedenheiten bei gerichteter Selektion der Durchschnittswert der in Frage kommenden Eigenschaften stark geändert werden? Welche der bei den Metazoen und Metaphyten vorkommenden Arten von Variationen, also Kombinationen, Modifikationen und Mutationen, sind bei Protozoen beobachtet?

Um diese Fragen zu beleuchten — zum Entscheiden ist noch nicht genügendes Tatsachenmaterial beigebracht — möchte ich, um allen Mißverständnissen vorzubeugen, einige richtunggebende Begriffserklärungen voranstellen. Wir besprechen hier nur die Ergebnisse, die an sogenannten reinen Linien gewonnen sind. Ob unser Material homozygot ist, können wir nicht a priori wissen. Denn wie gelangen wir in den Besitz einer solchen Linie? Wir wählen uns aus der Natur oder den in einem Laboratorium befindlichen Zuchten **einen** Organismus aus, dessen vorangegangene individuelle Geschlechts- und Fortpflanzungsgeschichte wir nicht kennen und züchten ihn dann in „reinen Linien“¹⁾. Dieser Ausdruck ist für die Protozoen daher nur rein technisch zu bewerten, er sagt also nichts darüber aus, ob nicht vor einer Reihe von Generationen eine Bastardierung des Ausgangstieres stattgefunden hat. Unter reiner Linie wollen wir eine Generationenfolge von Einzeltieren verstehen, die durch Zweiteilung aus einem Stamtier entstanden. Ausgangstier A spaltet sich in Tier A_1 , A_2 , A_1 in A_{11} und A_{12} u. s. w. Die Anzahl der Teilschritte zwischen zwei Reorganisationsvorgängen bezeichnen wir als Generationenfolge. Es wäre falsch, die Summe aller Teilschritte zwischen zwei Reorganisationsvorgängen eine Generation zu nennen, denn manche Protisten haben weder Amphimixis noch ist bei ihnen Endomixis bekannt. Es muß von vornherein darauf aufmerksam gemacht werden, daß bei der Aufzucht in Einzellinien stets nur eine zufällige Auswahl von Linien untersucht wird. Klon ist nach Johannsen 1913 die Summe aller Tiere der gezüchteten, vegetativ entstandenen Einzellinien, welche von einem Ausgangstiere stammen. Jennings sagt mitunter dafür

1) Die meisten Autoren folgen hier Jennings Namengebung 1908, indem sie Jennings Einschränkungen von 1911 als bekannt voraussetzen und die Ausführungen desselben Autors 1912 über die Homozygotie oder Heterozygotie bei reinen Linien von Protozoen billigen. Also „pure line“, besser „pure bred line“ oder „pedigreed line“ und „reine Linie“, „Einzellinie“, „Individual-Linie“ sind synonym zu brauchen. Schon Jennings setzte 1916 den Ausdruck „reine Linie“ in Anführungsstriche und ich bin ihm darin in meiner Arbeit 1919 gefolgt, um gleich darauf aufmerksam zu machen, daß bei dem Gebrauch Vorsicht notwendig ist.

Familie“ 1916, früher mitunter auch „Strain“ und „Race“. Diese drei letzten Ausdrücke sind besser zu vermeiden. Alle Nachkommen eines einzelnen Ausgangstieres sind noch niemals aufgezogen worden, hierzu würde man einen Stab von Experimentatoren brauchen. In jeder Linie sterben nun Einzeltiere. Entweder hat nun diese Linie für das Experiment auszufallen oder man interpoliert von andern nachbarten, nahe verwandten Linien. Ich mache besonders darauf aufmerksam, daß bei strengster Versuchsanordnung kein Interpolieren auffinden soll, denn hierdurch wird das Resultat einer etwaigen Aufspaltung verschleiert. Bei Beginn der Versuche mit Protisten hat man sehr häufig Massenkulturen benutzt und einfach diese Massenkultur in einem Einzeltier angesetzt. Dadurch glaubte man alle Nachkommen dieses betreffenden Tieres zu erhalten, bedachte aber nicht, daß der unbeobachtete amphimiktische und endomiktische Vorgang neue Aufspaltungen schaffen kann, die dann wieder die auftretenden Charaktere dieser von einer Stammform ausgehenden Massenkultur verflechten können. Man vergaß auch auf das Sterben der Individualtiere einer solchen Kultur zu achten. Man muß also Massenkulturen wählen, bei denen man die Intervalle zwischen zwei Reorganisationsprozessen, ein solcher ist auch die Amphimixis, studiert. Oder man muß von einem Reorganisationsprozeß bis zum andern genau das Schickel der reinen Linien in Einzell- und Massenkulturen **zugleich** verfolgen und es wieder nach dem nächsten Reorganisationsprozeß studieren und es vergleichen, wie es z. B. von Jennings für die Konjugation getan worden ist.

Also einwandfreie Aufzucht und die genaueste Kenntnis der Sexual- und Fortpflanzungserscheinungen der zu studierenden Formen und Vorbedingungen einer erfolgreichen Lösung der Probleme. Aber gerade liegt die Schwierigkeit. Ich scheidete alle Bastardierungsversuche mit sogen. reinen Linien (Pascher [1] und Burgeff [2]), in denen eine Mendelspaltung berichtet worden ist, als nicht zum Thema gehörig aus. Ich greife nur die Arbeiten für diese Besprechung herbei, die wenigstens dem Stande der heutigen Anforderungen an Technik einigermaßen entsprechen. Merkwürdigerweise sind die Rhizopoden und die holotrichen und hypotrichen Infusorien weitaus am meisten zu experimenten benutzt. Leider ist von den studierten Formen unter den Rhizopoden der Sexualakt bei manchen von ihnen unbekannt, bei andern ungeläufig untersucht, jedenfalls aber nicht willkürlich experimentell auslösbar. Dagegen ist der amphimiktische Vorgang bei den Infusorien, die Konjugation, genau bekannt und oft experimentell auslösbar (Jennings [3], Enriques [4], Zweibaum [5]). Die Enzystierung ist bei manchen Formen zytologisch ausreichend studiert und unter Umständen sogar experimentell (Menghini [6]) zu erzwingen. Aus dem Flagellatenkreise ist nur eine ältere Arbeit Dallingers [7] 1887 einschlägig, der in Massenzuchten, von einem Individuum ausgehend, bei Monadinen, durch jahrelange Aufzucht in immer höheren,

graduell gesteigerten Temperaturen die Entstehung einer neuen Rasse bei rein vegetativer Vermehrung zu beobachten glaubte. Nach dem Analogon bei Metazoen würden wir nur dann von einer Neuerwerbung vererbbarer Eigenschaften reden dürfen, wenn nach einem Geschlechtsakt unter Tieren der gleichen reinen Linie oder seinem physiologischen Ersatz sich die neu erworbenen Eigenschaften in den neuen Generationsfolgen wieder zeigen. Das ist nicht von Dallinger getan. Ich untersuche vorläufig nicht, ob dieses Kriterium **ohne weiteres** auf die Erscheinungen bei Protozoen anwendbar ist, da bei vielen kein Reorganisationsvorgang bekannt ist, sondern berichte erst Ergebnisse, die aus neuen, technisch in vielen, aber nicht allen Punkten einwandfreien Arbeiten zusammengestellt sind.

Die Abbildungen geben in rascher Übersicht die Tatsachen; die Ansicht des Forschers über seine Resultate und meine Kritik folgt nach jeder Arbeit. Hier sind zuerst die Versuche Jennings [8] an *Difflugia corona* 1916 zu erwähnen. Nicht interpolierte Einzellkulturen sind von einem Tier angelegt. Vier Linien 198, 197, 324, 323 sind in Abb. 1 gezeigt. Die *Difflugia* eignet sich durch ihre meßbaren variablen Charaktere vortrefflich zu Aufspaltungsexperimenten. Man kann die Zahl der Schalenzacken, die Länge der Schalenzacken, den Durchmesser der Schale und der Mundöffnung bequem messen. Es spaltet sich das Stammtier in Generationenfolgen, die sich durch die Anzahl der Schalenzacken unterscheiden (Abb. 1, Familie 198) und auch mit gewissen Einschränkungen dauernd erhalten bleiben. Unter diesen während des Experiments auftretenden Verschiedenheiten sind aber die einen vererbbar, die andern nicht. Es ist nicht ohne weiteres erkenntlich, welche der kleinen oder größeren meßbaren Verschiedenheiten vererblich oder nicht vererblich sind.

Getadelt wird an der Jenningschen Arbeit die nicht gleichmäßig dosierte Nahrung (Detritus, dessen chemische Zusammensetzung wechseln kann, wenn er auch stets aus denselben Teichen stammt), und daß Schalenmerkmale, nicht Körpermerkmale als Selektionsmerkmale gewählt wurden. Ein vorläufig im Objekt liegender Fehler ist der nicht auftretende Geschlechtsakt, wenn man den Tieren dazu Gelegenheit geben würde. Das Auftreten von Linien mit vererbbaaren Merkmalen, die durch vegetative Teilung entstanden sind, erklärt Jennings durch die eigenartige Struktur der chromatischen Bestandteile dieses Tieres. *Difflugia* hat kein geschlossenes Kernsystem, sondern ein Chromidialnetz, das sich bei jeder Teilung, vielleicht nicht ganz identisch gleich, auf die beiden Schwestertiere verteilt und so nach unseren heutigen theoretischen Begriffen eine Aufspaltung des genotypischen Materials erlaubt. Mir selbst erscheint nur das eine bedeutsam, daß Jennings gerade ein solches Tier gewählt, bei dem man nicht einen amphimiktischen oder endomiktischen Vorgang zum Beginn des Experiments setzen konnte.

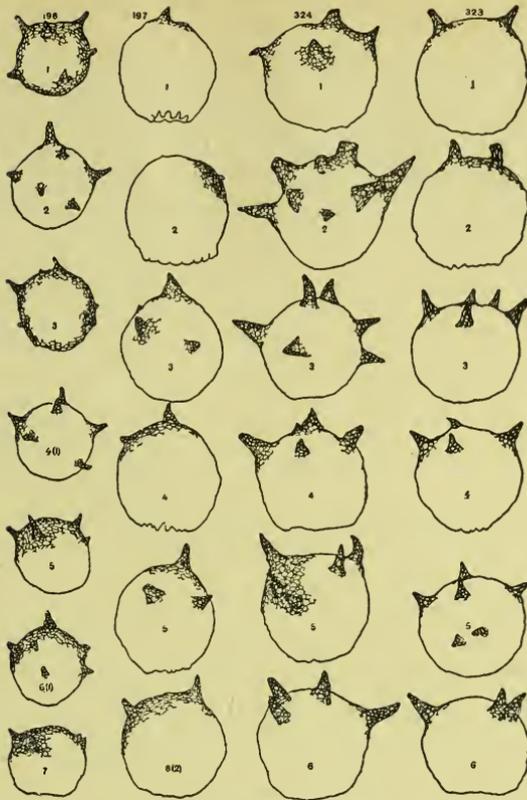


Abb. 1. *Diffugia corona*. Glieder 4 verschiedener „Familien“ aus einem Ausgangstier entstanden. Familien 198 und 197, 324 und 323 entsprechen also „reinen Linien“, von denen viele Einzeltiere länger am Leben erhalten und untersucht wurden. Linie 324 hat dauernd große Tiere mit großen Fortsätzen, Linie 323 große Tiere mit kleinen Fortsätzen, Familie 198 besteht aus Tieren mit kleinen Durchmessern und vielen Fortsätzen, Familie 197 zeichnet sich durch größeren Durchmesser und Fortsatzarmut aus. Jennings, Life and Death, Heredity and Evolution in unicellular Organisms. Boston 1920 Abb. 21 (vergl. Jennings 1916 ausführliche Arbeit).

Ähnlich geht Root [9] 1918 bei der Aufzucht von *Centropyxis culeata* vor (Abb. 2) und hat gleiche Resultate wie Jennings. Er kann aus einem Ausgangstier Linien mit wenigen und Linien mit vielen Chalazackeln aufziehen. Im Gegensatz zu Jennings kann er in den Monaten Februar—März ein Abflauen der Teilungsgeschwindigkeit dieser Tiere beobachten; es folgt dann die Umwandlung des Gesamtplasmas des Tieres in kleine Flagellaten, die vielleicht kopulieren. Eine Aufzucht dieser Flagellaten und eine Prüfung, ob die Charaktere der Ausgangslinie nach diesem amphimiktischen Akt erhalten bleiben, konnte er aus technischen Gründen nicht ausführen. Aber hier scheint doch die Möglichkeit vorhanden, bei diesem Tier den ganzen Lebenskreis einer reinen Linie vererbungstheoretisch zu untersuchen. Auch hier ist die

Nahrung nicht dosiert und exoplasmatische Merkmale sind Selektionsmerkmale.

Einen Schritt weiter kommt Hegner 1919 [10, 11]. Er studiert zuerst alle jene Einflüsse, die die Schalengröße und die Zahl der Schalenzacken bei der Aufzucht verändern können. Sein Objekt ist *Arcella* in vier verschiedenen Spezies. Die meisten seiner Studien sind an *Arcella dentata* ausgeführt, die sich sogar durch einen im Lebensichtbaren Kern — es gibt einkernige und zweikernige Tiere —

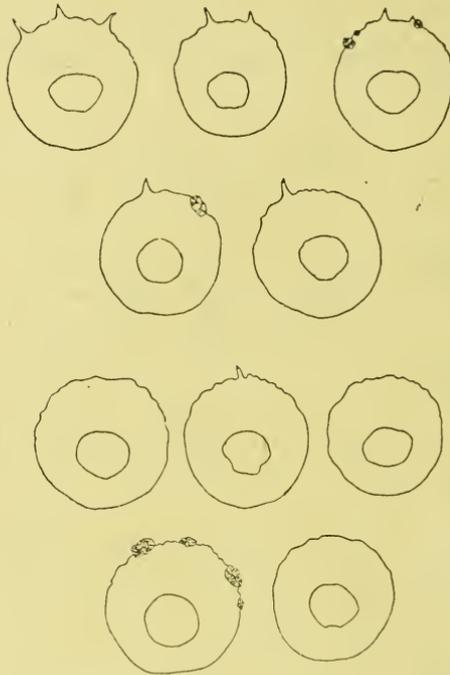


Abb. 2. Zwei durch Selektion aus einem Ausgangstier von *Centropyxis aculeata* entstandene „reine Linien“, die obere mit zahlreichen Fortsätzen, die untere mit einer geringeren Anzahl von Fortsätzen. Am Schlusse der gerichteten Selektion betrug der Durchschnittsunterschied zwischen der + und der — selezierten Linie in der Zackenzahl eins, ein hoher Wert, da die Anzahl der Zacken überhaupt gering ist (6—7 als Höchstzahl) nach Root 1918 Abb. 6.

vorteilhaft von den anderen Formen auszeichnet. Abbildung 3 zeigt nun ein Aufspalten der Ausgangslinie von *Arcella dentata*, die Selektion ist hier auf die Anzahl der Schalenzacken gerichtet worden, da diese sich proportional der Kerngröße verhalten und nicht durch Aufzuchtbedingungen verändert werden wie die Zackenlänge. Diese Selektion ist für 64 Tage 22 Generationen lang, nach entgegengerichteten Zielen ausgeführt worden, während der Unterschied in der Durchschnittszackenzahl am Anfang des Versuches minus 0,07 betrug, ist er nach 64 Tagen auf 1,16 gewachsen. Nun wird mit der Selektion aufgehört, während 35 Tagen sind die Linien sich selbst überlassen, der Unterschied fällt ein wenig,

bleibt aber doch im Vergleich zum Ausgang erhalten. Er beträgt jetzt 0,43. Jetzt fängt Hegner wieder an zu selezieren, die Minus-Linie spaltet sich nun wieder auf in eine Linie mit fast ebenso hoher Zackenzahl, wie die plus selezierte Linie und eine Linie, die ziemlich geringe

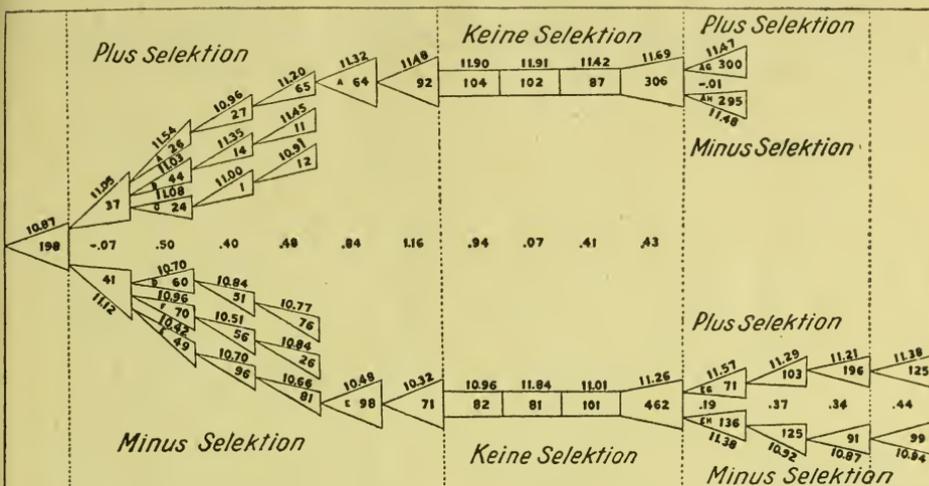


Abb. 3. Zeigt das Ergebnis der auf \pm gerichteten Selektion der Schalenzackenzahl bei *Arcella dentata* der Familie 58. Jedes abgebildete Dreieck oder Viereck stellt eine bestimmte Periode des Experiments dar. Die Zahl in den Dreiecken stellt die Anzahl der Tiere dar, die aus einem Tier entstanden war, aus denen dann wieder seleziert wird. Die Zahl in den Rechtecken deutet den Bestand an Tieren an, auf welchen während der Perioden, in welchen nicht seleziert wurde, die betreffende Familie gehalten wurde. Die Zahlen über den Drei- und Vierecken ist die Durchschnittszackenzahl dieser betreffenden Periode notiert. Die in der Mitte für jede Periode errechneten Zahlen zeigen die Differenz der Schalenzackenzahl der Plus und Minus selezierten Linie im Durchschnitt an. (Siehe auch Text.) Nach Hegner 1919 Abb. 11.

Durchschnittszackenzahl hat. Dies zeigt Abb. 3, doch muß gesagt werden, daß die Verhältnisse noch nicht geklärt sind. Das Wiederanstiegen der Durchschnittszackenzahl während der nicht unter Selektion stehenden Periode kann nicht ohne weiteres hingenommen werden. Aber das geht klar aus diesen Versuchen hervor, daß eine Aufspaltung der Generationenfolgen, die aus einem Ausgangstier entstehen, sichtbar ist. Da auch hier die geschlechtliche Individualgeschichte des Ausgangstiers nicht bekannt ist und auch bei Hegner Perioden vorkommen, bei denen keine rasche Vermehrung der Einzeltiere stattfindet, so muß zugleich mit der nichtdosierten Nahrung das Urteil dahin lauten, daß eine Nachuntersuchung dringend nötig ist, um die bei vegetativer Teilung experimentell entstandene Kumulation der gewählten plus selezierten Eigenschaft sicher zu stellen.

Das wiederholte Sichaufspalten derselben Linie während der langen Periode der vegetativen Vermehrung kann vielleicht durch die jetzt zu schildernden Verhältnisse bei *Paramecium* erklärt werden, die

schon seit dem Jahre 1908 studiert worden sind. Schon im Jahre 1908 untersuchte Jennings [12] die Erbliehkeitsverhältnisse von *Paramecium caudatum* und *Paramecium aurelia*, er fand, daß die Durchschnittslängen, nachdem einmal „reine“ Linien aus einer Population gefunden waren, konstant bleiben. Jennings stützte also damals Johannsens Anschauung über die Konstanz der reinen Linie. Er selbst konnte aber nichts über die Entstehung dieser Linie aussagen. Aber wie ich schon im Anfang erklärt habe, sind die Massenkulturen

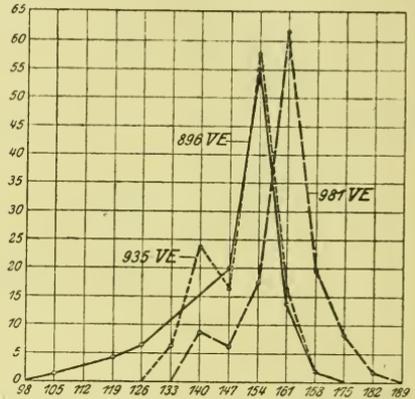
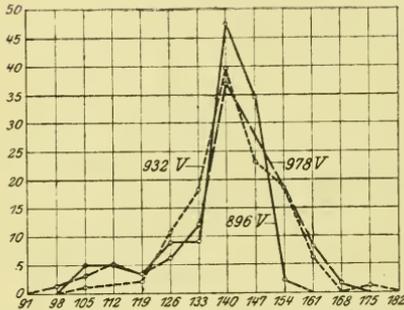


Abb. 4 u. 5. Wirkung der Endomixis bei *Paramecium aurelia*. Aufspaltung der Linie O bei der 896. Generation in zwei Linien mit verschiedenen Durchschnittslängen, die sich bei der kleineren Durchschnittslänge 140μ 2 weitere Reorganisationsprozesse konstant bei gerichteter Selektion hielt. Die Linie mit der größeren Durchschnittszahl 154μ spaltet sich nach der 981. Generation noch einmal auf. (Erdmann 1920)

nach unseren heutigen Kenntnissen nicht einwandfrei angelegt. Die Reorganisationsprozesse sind nicht beachtet und so ist das Auftreten von vererbaren Verschiedenheiten verschleiert. Ich selbst konnte schon im Jahre 1919 — die ausführliche Arbeit ist erst 1920 im Archiv für Entwicklungsmechanik erschienen — nachweisen, daß bei vegetativer Vermehrung, nach dem von Woodruff und mir 1914 gefundenen endomiktischen Reorganisationsprozeß, einer diploiden Parthenogenese eine Aufspaltung in verschiedene Linien stattfindet, die durch gerichtete Selektion erhalten bleiben (Abb. 4, 5). Das Richten kann entweder der Experimentator oder die Natur besorgen (Abb. 6), oft sind die auftretenden Kombinationen nicht lebensfähig. Da die Temperatur und Nahrung gleich (gleiche Art von Bakterien und sterile Nahrung der Bakterien dosiert) sind, so kann hier nur eine innere Verschiedenheit das Absterben der Einzeltiere verursachen. Dieses kann entweder sofort nach dem Umordnungsprozeß vorkommen oder aber kurz vor dem nächsten Umordnungsprozeß. Während also nach dem endomiktischen Prozeß fast mit Sicherheit das Aufspalten der Ausgangslinien beobachtet worden ist, das sich alle 60 Generationen bei *Paramecium aurelia* und 120 Generationen bei *Paramecium caudatum* wiederholt und immer wieder neue

Kombinationen schafft, sind auch nach der Konjugation, also dem amphimiktischen Vorgang, Aufspaltungen (Jennings 1913 [19]) beschrieben; auch hier sterben viele Kombinationen, aber doch dient die Konjugation, wie die Parthenogenese dazu, die Zahl der Variationen zu vermehren und trägt so indirekt zur Erhaltung der Spezies bei. Ich habe hier mit Absicht bei *Paramecium* den nach der Konjugation und der Endomixis auftretenden Aufspaltungen den Namen **Kombinationen** gegeben. Daß sie es nach der Konjugation sind, ist wohl sicher, da die

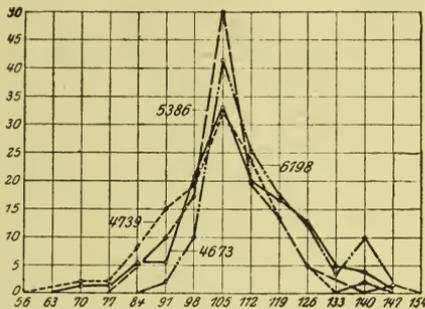


Abb. 6. Anscheinende Konstanz der Durchschnittslängen während 1525 Generationen der vegetativen Aufzucht einer Einzell-Linie von *Paramecium aurelia* (AE). (Siehe Text.) (Erdmann 1920).

Erbmassen zweier Individuen der Ausgangslinie umgruppiert werden; doch nach der Endomixis wird auch die Erbmasse in dem Einzeltier umgeordnet. Diese Kombinationen bleiben aber nur in der Periode zwischen zwei Konjugationsvorgängen — also bei manchen Rassen sogar nur 1—2 Monate, Jennings 1911 — oder zwischen zwei Endomixisvorgängen erhalten. Jeder Reorganisationsvorgang läßt wieder neue Kombinationen entstehen.

Die Verhältnisse bei *Paramecium* werden von Jollos [20] (1913, 1914, 1916 und 1920) anders gedeutet. Jollos unterscheidet das Auftreten von Modifikationen, Dauer-Modifikationen und Mutationen in Einzell-Linien bei vegetativer Vermehrung bei *Paramecium*. Er hat aber in seinen Massenkulturen in der ersten Arbeit nicht beachtet, daß in genau festgesetzten Perioden die Linie sich aufspaltet und daß man also von einer Dauermodifikation nicht sprechen kann, wenn sich die entstandene Modifikation alle 60 Generationen verändern kann. Das scheinbare Konstantbleiben seiner an Arsen gewöhnten Linien verdankt er eben dem Reorganisationsprozeß selbst. Als die Tiere an das Gift gewöhnt wurden, starben nach seinen eigenen Worten viele, also die Tiere machten sofort, wie sie es bei jeder **starken** Veränderung des Milieus tun (Woodruff und Erdmann 1914, p. 482; Woodruff 1917), den Reorganisationsprozeß durch und es blieben sofort die sogen. arsenfesten bestehen. Da das Medium zuerst dasselbe blieb, so erhielten bei den nächsten Reorganisationsprozessen die für dieses Milieu am geeignetsten angepaßten Linien. Hörte die Giftwirkung auf, so

klang das erworbene Vermögen der Giftbeständigkeit nach Jollos langsam ab. Nach meiner Auffassung (vgl. Erdmann 1920) heißt es, daß nach jedem neuen Reorganisationsprozeß, den Jollos damals nicht gefunden hatte, auch Linien erhalten bleiben konnten, die nicht an das Gift gewöhnt wurden, zugleich mit solchen, die an das Gift gewöhnt waren. Ich würde also nicht hier von Dauermodifikationen nach meiner Auffassung sprechen können, da die Giftgewöhnung nicht in der neuen Umgebung hinderlich war. Daß eine Mutation in einer Massenkultur, wie Jollos auch weiter behauptet, vorkommen könnte, wage ich nicht in Abrede zu stellen, aber das, was in Jollos Massenkultur als Mutation angesehen ist, ist nur eine Kombination, die unbeobachtet endomiktisch entstanden und bei der als Kriterium dienenden folgenden Konjugation von Tieren der gleichen Linie, sich wieder zeigte. Jennings vererbbare Verschiedenheiten, die größer oder kleiner, auffallend oder weniger auffallend, sein können und von kleinen Sprüngen bis zu einem ganz großen Sprung gehen können, sind, wenn sie erblich sind, dasselbe wie Jollossche Mutationen, also Kombinationen. Aber das muß ich wieder betonen, alle diese Sprünge bleiben, soweit unsere Erfahrungen reichen, innerhalb der Variationsbreite dieser Spezies. Es kann sich nur um ein Verschieben des genotypischen Moduls nach der einen oder anderen Richtung handeln, wenn wir nur die sogenannte reine Linie studieren. Über bastardierte „reine Linien“ mit genau bekannten analysierten Eigenschaften fehlt uns ja fast jede Erfahrung.

Aufspaltung in Einzell-Linien — also ohne Hinzutreten von Individuum fremdem Chromatin — ist von vielen Autoren sowohl für *Paramecium* als auch für andere Infusorien [21—25] berichtet; aber nicht immer für unsere Zwecke ausreichend studiert worden. *Paramecium*-linien mit überzähligen Vakuolen (Hance 1917), mit überzähligen Mikronuclei (Powers und Mitchell), mit fehlendem Mikronucleus (Landis 1920, Woodruff 1921) sind beobachtet worden. Diese Tiere können in Einzell-Linien aufgezogen werden. Auch bei *Didinium* fanden sich Linien ohne Mikronucleus (Patten 1921 [25]), die aber bis jetzt nur 600 Generationen lebensfähig sind.

Bei *Oxytricha hymenostoma* treten plötzlich Doppeltiere auf, die auch in Einzell-Linien gezüchtet werden können (Dawson [26] 1917). Wann diese abweichenden Individualtiere, die den Ausgangspunkt wieder zu neuen Linien bilden, erscheinen, ist nicht geklärt.

Und doch schien eine Aufdeckung dieser wichtigen Vorgänge nach der aufsehenerregenden Arbeit von Middleton [27] 1915 leicht, wenn hier wirklich durch das Experiment die Zerlegung der Ausgangslinie von *Stylonychia pustulata* in eine sich schnell teilende und sich langsam teilende gelungen wäre. Mast [28] 1917 berichtet das Auftreten einer sich schneller als die Ausgangslinie sich teilende Linie bei *Didinium nasutum*. Sie entstand 721 Generationen nach der Konjugation und 197 nach der Enzystierung. Mast faßt dies als Mutation auf. Middle-

ton aber spricht von erfolgreicher Selektion. Middleton ging so vor (Abb. 7): stets wurde das langsamer sich teilende Tier oder das schneller sich teilende Tier (Minus- oder Plusselektion) zum Fortsetzen der betreffenden Linie gewählt.

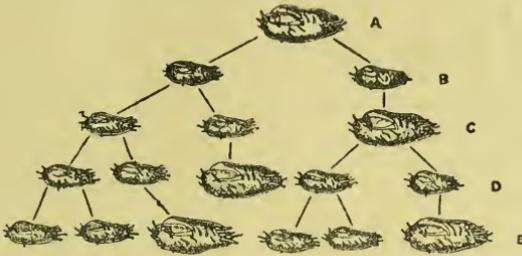


Abb. 7. Zeigt die Methode der Selektion Middletons. Linke Seite Tiere, die im gleichen Zeitraum 4 Teilungsschnitte durchgemacht, rechte Seite Tiere mit nur 2 im gleichen Zeitraum. (Aus Jennings 1920 nach Middleton.)

Abb. 8 zeigt den Erfolg und selbst das strenge Kriterium der Vererbungstheoretiker ist bei einem anderen Experiment erfüllt. Middleton konnte das Erhaltenbleiben der Charaktere auch nach der Konjugation beobachten. Und doch befriedigt die Arbeit nicht ganz. *Sty-*

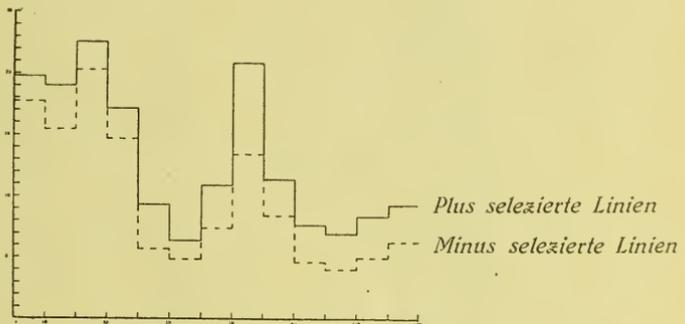


Abb. 8. Teilungsrate der schnellen und der langsamen Linien Middletons in einem Zeitraum von 130 Tagen. Ordinate, Generationenzahl, Abszisse, 10 tägige Periodenzahl. Die Tiefstände der Teilungszahl bei 50 und 110 sind zu beachten. Nach Middleton 1915 Abb. 3.

lonychia kann sich einzystieren und weiter ist auf die Schwankungen der Teilungsrate der einzelnen Linien (Middleton S. 478) nicht überall genügend geachtet worden. Es ist sicher, trotz der gegenteiligen Behauptung, daß er die Enzystierung übersehen hat oder daß langsamer sich teilende Linien mit geringer Ausgangsvitalität gewählt wurden. Weiter verhalten sich die langsamen Linien nach der Konjugation so, als ob sie schnelle wären und erst nach 5 Tagen zeigt die schnelle Linie ihren Charakter und produziert mehr Generationen als die langsame. Auch steht die Zahl der Selektionsschnitte in keinem Verhältnis zu den Resultaten, wie ich schon 1920 S. 142/143 ausgeführt habe. Ich habe

Tabelle. 1.

Versuch I vom 28. Oktober 1920 Ausgang (Middleton) „Wildes Tier“.
Zeigt das Ansteigen der Pluswerte in der ersten 30-Tage-Periode.

| Linie: | Summe: | Durchschnitt pro Linie: |
|---------------------|-----------|----------------------------|
| Tag 1—10 | | |
| + Selektionen | 24 | 3 |
| Generationen | 152 | 19 |
| — Selektionen | 28 | 3,5 |
| Generationen | 140 | 17,5 |
| Überschuß | <u>12</u> | 1,5 × |
| Kontrolle | 145 | 18,125 |
| Tag 11—20 | | |
| + Selektionen | 34 | 4,25 |
| Generationen | 211 | 26,375 |
| — Selektionen | 35 | 4,375 |
| Generationen | 186 | 23,75 |
| Überschuß | <u>25</u> | 13,125 × |
| Kontrolle | 229 | 28,625 |
| Tag 21—30 | | |
| + Selektionen | 31 | 3,875 |
| Generationen | 207 | 25,875 |
| — Selektionen | 34 | 4,25 |
| Generationen | 147 | 18,375 |
| Überschuß | <u>60</u> | 7,5 × |
| Kontrolle | 210 | 26,25 |
| Summe aller 30 Tage | | |
| + Selektionen | 89 | 11,125 |
| Generationen | 570 | 71,25 |
| — Selektionen | 97 | 12,125 |
| Generationen | 473 | 59,25 |
| Überschuß | <u>97</u> | 12,125 × |
| Kontrolle | 584 | 73 |

nun meinem Schüler Stolp eine Nachuntersuchung genau nach Middletons Vorschrift an einem hypotrichen Infusor *Euplotes longipennis* ausführen lassen. Dieses Tier zeigt genau, wie *Uroleptus mobilis* (Calkins [29, 30] 1918, 1919), daß, um die Linien dauernd zu erhalten, unbedingt Enzystierung oder Konjugation eintreten muß, und daß sich, je näher die Zeit kommt, in der sich eigentlich die Konjugation abspielen müßte, die Teilungsgeschwindigkeit bei allen Linien, sowohl langsamen und schnellen Linien als auch Kontrolllinien, senkt. Tabelle 1 zeigt einen solchen Versuch, genau wie Middleton ihn anstellte, aber an *Euplotes*. Sein Ausgangstier war ein sogenanntes „wild animal“, während Stolp sowohl von einem Exkonjuganten als auch von einem „wild animal“ ausging (Tabelle 1 und 2). Man sieht, wie der Überschuß an

Tabelle 2.

Versuch I vom 22. November 1920 Ausgang von einem Exkonjuganten.

Zeigt das Ansteigen der Pluswerte in der ersten 30-Tage-Periode. Zur besseren Übersicht ist auch die Anzahl der Generationen in beiden Tabellen den Kontrollen beigegefügt.

| Linie: | Summe: | Durchschnitt pro Linie: |
|-------------------------|-----------|-------------------------|
| Tag 1—10 | | |
| + Selektionen | 34 | 4.25 |
| Generationen | 200 | 25 |
| — Selektionen | 31 | 3.875 |
| Generationen | 179 | 22.375 |
| Überschuß | <u>21</u> | 2.625 × |
| Kontrolle | 187 | 23.375 |
| Tag 11—20 | | |
| + Selektionen | 31 | 3.875 |
| Generationen | 121 | 15.125 |
| — Selektionen | 29 | 3.625 |
| Generationen | 93 | 11.625 |
| Überschuß | <u>28</u> | 3.5 × |
| Kontrolle | 72 | 9 |
| Tag 21—30 | | |
| + Selektionen | 36 | 4.5 |
| Generationen | 98 | 12.25 |
| — Selektionen | 25 | 3.125 |
| Generationen | 55 | 6.875 |
| Überschuß | <u>43</u> | 5.375 × |
| Kontrolle | 51 | 6.375 |
| Summe in allen 30 Tagen | | |
| + Selektionen | 101 | 12.625 |
| Generationen | 419 | 52.375 |
| — Selektionen | 82 | 10.25 |
| Generationen | 327 | 40.875 |
| Überschuß | <u>92</u> | 11.50 × |
| Kontrolle | 310 | 38.75 |

Generationen bei beiden Versuchsreihen in der ersten 30-Tage-Periode wächst, sowohl für das „wild animal“, wie auch den Exkonjuganten. Man sieht aber auch weiter, daß die sogenannten Langsamlinien solche Linien sind, die keine Lebensfähigkeit haben und daß, wenn eine langsame Linie sich erholt, sie sich enzystiert oder zur Konjugation zugelassen wurde. Ich selbst habe im Juli 1921 die Cystenbildung eines Einzeltieres in Einzell-Linien von *Euplotes* beobachten können, das vier kleine Ciliaten aus sich entstehen ließ. Da Stolp schon im März 8 Cysten gefunden, die aber nicht ausschlüpfen, so wird ja auch wohl bei *Stylonychia* die Enzystierung nachweisbar sein. Hat doch auch

Tabelle 3.

Durchschnittswerte der Generationenzahlen von den sogen. schnellen, langsamen und Kontrolllinien von *Euplotes* für je 8 nicht interpolierten Linien nach 10tägigen Perioden getrennt berechnet.

Ausgang von einem wilden Tier nach Middletons Versuchsordnung.
(Versuch vom 28. Oktober 1920.)

| Periode | Pluslinie | Minuslinie | Kontrolle | Bemerkungen |
|-----------|-----------|------------|-----------|--------------------------|
| 1—10 Tage | 19 | 17.5 | 18.125 | |
| 11—20 „ | 26.375 | 23.75 | 28.625 | |
| 21—30 „ | 25.875 | 18.375 | 26.25 | |
| 31—40 „ | 30.75 | 0 | 27 | Minuslinien sterben |
| 41—50 „ | 22 | † | 21 | schon vor Tiefstand aus. |
| 51—60 „ | 15 | | 19 | |
| 61—70 „ | 22 | | 16 | |
| 71—80 „ | 30 | | 25 | |
| 81—90 „ | 30 | | 29 | |
| 91—100 „ | 27 | | 21 | |
| 101—110 „ | 8 | | 8 | |
| 111—120 „ | 5 | | 5 | Erster Tiefstand des |
| 121—130 „ | 3 | | 3 | Lebenskreises zwischen |
| 131—140 „ | 1 | | 0 | dem 100. und 120. Be- |
| 141—150 „ | 2 | | 0 | obachtungstage. |
| 151—160 „ | 1 | | 0 | |
| | † | | † | |

Calkins bei seiner Form im Laufe von drei Jahren zweimal Enzystierung gefunden in Einzell-Linien. Hätte Middleton die Schicksale jeder Einzell-Linie länger beobachtet (seine Versuche mit demselben Ausgangstier erstrecken sich über vier Monate) und nicht das Schicksal seiner Kultur im ganzen studiert, die ja auch nicht über Jahre hinaus ohne Reorganisationsprozeß hätte leben können, da er ja selbst eine Veränderung der Vitalität der Abkömmlinge seines ersten „wild animals“ konstatiert und zu seinen letzten Versuchen wieder ein Tier von außerhalb, aus der freien Natur nimmt, dann hätte er geschlossen, daß er nicht Tiere, die sich langsamer teilen, ausgewählt hätte, sondern Tiere mit herabgesetzter Vitalität (vergl. Stolps Tabellen 3 und 4), wie sie ohne Selektion in jedem Experiment erscheinen (vergl. auf Tabelle 1 die Gesamtanzahl der †-selezierten Tiere mit der der Kontrollen, die bei Middleton fehlen). Diese Verschiedenheiten sind aber sicher durch die dem Experimentator unbekannt, vorangegangenen Reorganisationsvorgänge — sei es Konjugation oder Enzystierung — bedingt und werden durch die durchlaufenen vegetativen Teilungen manifest und durch gerichtete Selektion nur akzentuiert.

Um also die im Eingang aufgestellten Fragen lösen zu können, müssen wir Formen wählen, bei denen wir die ganzen Lebenskreise kennen und beherrschen. Nur dann werden sich gesicherte Resultate ergeben, nur dann werden wir sehen, ob die während des vegetativen

Tabelle 4.

Durchschnittswerte der Generationenzahlen von den sogen. schnellen, langsamen und Kontrolllinien von *Euplotes* für je 8 nicht interpolierten Linien nach 10tägigen Perioden getrennt berechnet.

Ausgang von einem Exkonjuganten.

(Versuch A vom 22. November 1920.)

| Periode | Pluslinie | Minuslinie | Kontrolle | Bemerkungen |
|-----------|-----------|------------|-----------|---------------------------|
| 1—10 Tage | 25 | 22.375 | 23.375 | Die anscheinende |
| 11—20 „ | 15.125 | 11.625 | 9 | Gleichheit der Teilungs- |
| 21—30 „ | 12.25 | 6.875 | 6.375 | rate kurz nach der Kon- |
| 31—40 „ | 30.375 | 17.125 | 31.25 | jugation ist auffallend. |
| 41—50 „ | 21 | 11.25 | 20.75 | |
| 51—60 „ | 24.25 | 14.75 | 23.75 | |
| 61—70 „ | 29 | 24 | 28.25 | |
| 71—80 „ | 11.5 | 9.25 | 12.50 | |
| 81—90 „ | 1.75 | 1.75 | 5.25 | |
| 91—100 „ | 1.75 | 0 | 2 | |
| 101—110 „ | 1.5 | 0 | 3 | Aussterben der Minus- |
| 111—120 „ | 2.75 | | 0.75 | tiere in dem ersten Tief- |
| 121—130 „ | 16.50 | | 1.5 | stand zwischen 100. und |
| 131—140 „ | 21.50 | | 22.25 | 120. Tag. |
| 141—150 „ | 15.75 | | 15 | |
| 151—160 „ | 18 | | 8 | |
| 161—170 „ | 20 | | 10 | Zwischen dem 220. |
| 171—180 „ | 27 | | 7 | und 240. Beobach- |
| 181—190 „ | 32 | | 30.5 | tungstage erneutes Aus- |
| 191—200 „ | 21 | | 22.75 | sterben der Einzeltiere |
| | ↓ | | ↓ | und Enzystierung. |

Lebens auftretenden Verschiedenheiten nach der Amphimixis oder ihrer Ersatzerscheinung, wenn diese Phänomene vorkommen, erhalten bleiben. Ich glaube, daß Jennings und ich recht haben, daß ein Aufspalten von „reinen“ Linien nach jeder Amphimixis oder ihrem Ersatz stattfindet und daß diese Vorgänge der Reorganisation die in der vegetativen Periode auftretenden Verschiedenheiten ausgleicht und viele neue Linien schafft, die dann der natürlichen oder gerichteten Selektion in der neuen Periode unterliegen. Gleich nach der Konjugation sind, wie Jennings schon 1911 und 1913 für *Paramecium* gezeigt, auch diese Verschiedenheiten nicht sichtbar, sie werden erst im Laufe der intermiktischen Periode erkenntlich.

Literatur.

1. Pascher, A., 1916. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 34.
2. Burgeff, H., 1915. Flora, Bd. 107 u. 108.
3. Jennings, H., 1910, 1911 u. 1912. Journ. of exp. Zool. Vol. 9 u. Vol. 11. Am. Nat. Vol. 45.
4. Enriques, P., 1916. Mem. R. Accad. Bologna S. VII, T. III.
5. Zweibaum, J., 1912. Archiv f. Protistenkunde. Vol. 26.

6. Menghini, 1913. An. Bios. Vol. II.
7. Dallinger, W. H., 1887. The Presidents address. Journ. Roy. Soc. London. Vol. I.
8. Jennings, H., 1916. Genetics. Vol. 1.
9. Root, F. M., 1918. Genetics. Vol. 3.
10. Hegner, W., 1919. Genetics. Vol. 4.
11. Hegner, W., 1919. Proc. of National Academy of Science. Vol. 5.
12. Jennings, H., 1908. Proc. Am. Phil. Soc. Vol. 47.
13. Erdmann, Rh., 1919. Proc. Soc. Exp. Med. and Biol. Vol. 16.
14. Erdmann, Rh., 1920. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. Bd. 46.
15. Erdmann, Rh. u. Woodruff, L. L., 1914. Biol. Zentralblatt, Bd. 34.
16. Woodruff, L. L. u. Erdmann, Rh., 1914. Journ. exp. Zool. Vol. 17.
17. Erdmann, Rh. u. Woodruff, L. L., 1916. ibidem. Vol. 20.
18. Erdmann, Rh., 1915. Sitzungsber. Nat. Freunde, Berlin. Nr. 7.
19. Jennings, H., 1913. Journ. of exp. Zool. Vol. 14.
20. Jollos, V., 1913 u. 1916. Biol. Zentralbl. Bd. 33 u. 36. 1914 u. 1920 Z. f. ind. Vererbungs- u. Abstammungslehre. Bd. 12 u. 24³).
21. Powers, J. H. and Mitchell, C. W., 1910. Biol. Bull. Vol. 19.
22. Hance, R. T. 1917. Journ. exp. Zool. Bd. 23.
23. Landis, E. M., 1920. American Naturalist. Bd. 54.
24. Woodruff, L. L., 1917. Biol. Bull. Vol. 33 und 1921, Proc. Soc. exp. Med. and Biol. Vol. 18.
25. Patten, E., 1921. ibidem. Vol. 18.
26. Dawson, A., 1919. Journ. exp. Zool. Vol. 29.
27. Middleton, A. R., 1915. ibidem. Vol. 19.
28. Mast, S. O., 1917. Journ. exp. Zool. Vol. 23.
29. Calkins, G. N., 1919. Journ. exp. Zool. Vol. 29.
30. Calkins, G. N., 1920. Journ. exp. Zool. Vol. 31.

2) Dieser am 3. August 1921 in der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft gehaltene Vortrag wurde von mir Mitte August zum Druck gegeben, ehe mir die große, seine eigenen Resultate aus den Jahren 1913—1920 zusammenfassende, wiederholende und erweiternde Arbeit von Jollos zugänglich war. Ein Eingehen auf sie während der Korrektur hätte die Einheitlichkeit meiner Darbietungen gestört. Ich werde an anderer Stelle auf diese Arbeit ausführlich zurückkommen, insoweit die Ergebnisse und Auffassungen des Autors nicht schon in meiner großen Arbeit 1920 „Endomixis and size variations in pure bred lines of *Paramecium*“ Archiv für Entwicklungsmechanik 1920, Bd. 46, d. h. also, Parthenogenese im weiteren Sinne oder Endomixis in Beziehung zu Größenveränderungen bei Einzell-Linien von *Paramecium* gebilligt oder zurückgewiesen worden sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Erdmann Rhoda

Artikel/Article: [Art und Artbildung bei Protisten. 49-64](#)