

Taf. X. *Pelargonium zonale* resp. *inquinans*.

Fig. 5. Spontane blumenkohlartige Geschwulst am Wurzelhals einer weißrandigen Varietät, aus der Bakterienstamm „Pelargonium“ isoliert wurde.

Fig. 6. Knospendeformation, vier Wochen alt. Tierpathogener Stamm „Fichte“.

Fig. 7. Spontan monströs verdicktes Blatt einer grünen Varietät.

Fig. 8. Gehäufte Adventivwurzelbildung, drei Wochen alt. Pflanzenpathogener Stamm „Kral“.

Taf. XI. Englisch *Pelargonium*, spontane Geschwülste.

Fig. 9. Igelartiges Knospenkonglomerat.

Fig. 10. Morgensternartiges Gebilde mit Doppelblättern.

Fig. 11. Wurzelhalsgalle mit Schlauchblättern (Aszidien).

Fig. 12. Wurzelhalsgalle mit vielfach zusammengesetztem Blatte.

Taf. XII.

Fig. 13. Tabakstengeltumore und Bildung von dicht gedrängten Adventivwurzeln, vier Wochen alt. Pflanzenpathogener Stamm „Charitee“.

Fig. 14. *Petunia*. Tumoren zum Teil mit Adventivsprossen. Stamm „Pelargonium“, drei Wochen alt.

Fig. 15. *Petunia*. Spontane blumenkohlartige Wurzelhalsgalle.

Fig. 16. *Sparmannia africana*. Blumenkohlartige Knospenhäufungen und monströse Blätter.

Taf. XIII.

Fig. 17. *Begonia*. Hexenbesenbildung, sechs Monate alt. Pflanzenpathogener Stamm „Jensen“.

Fig. 18. Desgleichen. Detail.

Fig. 19. *Fuchsia*. Stengeltumor mit beginnender Adventivsproßbildung, vier Wochen alt. Pflanzenpathogener Stamm „Jensen“.

Fig. 20. Der gleiche Sproß hat sich zu einer hexenbesenartigen Bildung weiter entwickelt. Drei Monate alt.

Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle.

VON RH. ERDMANN.

Mit dem von WOODRUFF und ERDMANN 1914 neugebildeten Wort „Endomixis“ ist folgender biologischer Vorgang bezeichnet. In einem *Paramaecium* findet eine Umordnung des Chromatinmaterials statt, auf die die Neubildung des gesamten Kernapparates folgt. Diese Neubildung des Kernapparates, die nach einer bestimmten Anzahl agamer, also vegetativer, asexueller Teilungen eintritt, steht in keinem äußeren Zusammenhange mit dem Sexualvorgang bei Infusorien, der Konjugation, auf die stets eine Erneuerung des Kernapparates folgt. Endomixis ist bis jetzt nur allein beschrieben für die Infusorienzelle, und zwar haben WOODRUFF und ERDMANN dies für *Paramaecium*

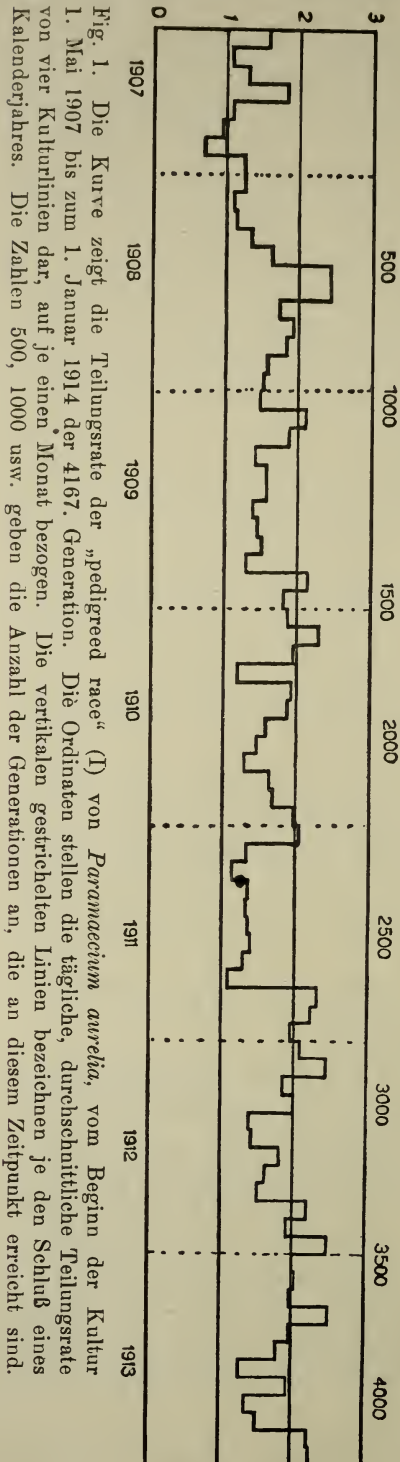


Fig. 1. Die Kurve zeigt die Teilungsrate der „pedigreed race“ (I) von *Paramaecium aurelia*, vom Beginn der Kultur 1. Mai 1907 bis zum 1. Januar 1914 der 4167. Generation. Die Ordinaten stellen die tägliche, durchschnittliche Teilungsrate von vier Kulturlinien dar, auf je einen Monat bezogen. Die vertikalen gestrichelten Linien bezeichnen je den Schluß eines Kalenderjahres. Die Zahlen 500, 1000 usw. geben die Anzahl der Generationen an, die an diesem Zeitpunkt erreicht sind.

aurelia 1914*) getan. 1915**) haben dieselben Autoren den gleichen Vorgang für *Paramaecium caudatum* aufgedeckt, und ich gehe wohl nicht zu weit, wenn ich Ihnen mitteile, daß dieselbe Erscheinung kürzlich für *Didinium nasutum* von CALKINS gefunden worden ist und wahrscheinlich jetzt schon veröffentlicht sein wird.

Zieht man *Paramaecium aurelia* in der von CALKINS, WOODRUFF und anderen Forschern benutzten Bouillonlösung auf einem einzigen Objektträger in sog. Einzellkulturen, so teilt sich das Tier zweimal in 24 Stunden. Es entstehen also vier Teilprodukte. Nur in besonders ausgezeichneten Zeiten entstehen zwei Tiere oder die Teilung setzt ganz aus. Nimmt man — nach zwei Teilungen in 24 Stunden — drei Tiere hinweg und setzt das eine Tier wieder auf einen sterilen Objektträger, so wiederholt sich dasselbe Spiel. Dies geht so weiter bis eine bestimmte, für jede Spezies verschiedene Anzahl von Generationen erreicht. Dann folgt gewöhnlich nur eine oder keine Teilung in 24 Stunden. Hierauf hebt sich die Teilungsrate wieder; das Tier teilt sich zuerst etwas häufiger

*) WOODRUFF, L. L. and ERDMANN, RH., A normal periodic reorganization process without cell fusion in *Paramaecium aurelia*. 1914, Journ. of exp. Zool., vol. 17.

**) ERDMANN, RH. and WOODRUFF, L. L., Endomixis in *Paramaecium caudatum*. 1915, Journ. of exp. Zool., vol. 19.

als zweimal, dann wieder zweimal in 24 Stunden (Fig. 1). Dieses Auf- und Absteigen der Teilungsraten nennt WOODRUFF Rhythmen. Er konnte seine *Paramaecium*-Kultur jahrelang ziehen und zeigen, daß der von CALKINS postulierte Lebenszyklus nicht existiert, der nur eine bestimmte Anzahl von Generationenfolgen haben sollte. Es erschien, als ob das *Paramaecium* eine unbegrenzte Teilfähigkeit hätte und daß eine so geführte *Paramaecium*-Kultur „unsterblich“ sei. Diese höchst auffallende und theoretisch unverständliche Tatsache führte mich schon 1913 zu dem Entschluß, diese *Paramaecium*-Rasse zytologisch zu studieren. Wie ich in meiner Veröffentlichung 1913, die sich mit den Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei *Protozoen*, besonders bei *Amoeba diploidea* befaßte, geschrieben habe, glaubte ich, daß in den Zeiten des Teilungsstillstandes sich vielleicht irgendwelche im weitesten Sinne sexuelle Erscheinungen zeigen würden. Diese Überzeugung hatte ich durch das Studium einer Einzellkultur von *Paramaecium aurelia* 1912/13 gewonnen. Durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Yale-University war es mir im Jahre 1913/14 ermöglicht, WOODRUFF's Rasse zytologisch zu untersuchen. WOODRUFF und ich teilten uns unsere Arbeit so, daß WOODRUFF die Züchtung, die tägliche Isolierung und Fütterung der Tiere übernahm, ich dagegen die zytologische Untersuchung jeder Generation in Zweigkulturen. Vom 27. Oktober 1913 von der 4020. Generation bis zum 14. Juni 1914 bis zur 4439. Generation wurden jeden Tag von 6 Linien und 15 Zweiglinien die Einzeltiere zytologisch studiert, und es zeigte sich sehr bald, daß in der einen Zelle ein Vorgang sich abspielte, der mit der gleichen Erneuerung des Kernapparates endete, wie er sich nach erfolgter Konjugation der Infusorien zeigt. Bei dieser teilen sich die beiden Micronuclei in den **beiden** Konjuganten zweimal. Es entstehen in jedem Tier je acht Kerne. Von diesen degenerieren sieben; der letzte übriggebliebene teilt sich noch einmal und bildet in jedem Konjuganten den sog. Wanderkern und Stationärkern. Die beiden Individuen tauschen ihren Wanderkern gegenseitig aus; in jeder Zelle bildet sich ein Syncaryon, während dieses Vorganges löst der Großkern in jeder Zelle sich in wurstförmige Schlingen auf, wie sie von RICHARD HERTWIG, der die Konjugation von *Paramaecium aurelia* besonders studierte, genannt wurden. Jetzt trennen sich die Konjuganten. Das Syncaryon in jedem Exkonjuganten teilt sich hierauf. Diese beiden neu entstandenen Micronuclei bilden in der nächsten Teilung die neuen Macronucleusanlagen aus. Die nächste Zellteilung läßt dann vier Tiere aus dem Konjugationspaar entstehen, von denen

jedes Tier eine der neuen Macronucleusanlagen erhält und einen Micronucleus, der sich dann noch einmal teilt und so den normalen Zustand, ein *Paramecium aurelia* mit zwei Micronuclei und einem Macronucleus, wieder herstellt. In der Zelle befinden sich aber noch Trümmer des alten Macronucleus, die dann durch weitere Zellteilungen auf die neuen Tiere verteilt und allmählich in der Zelle resorbiert werden. Diese kurze Schilderung der Konjugation

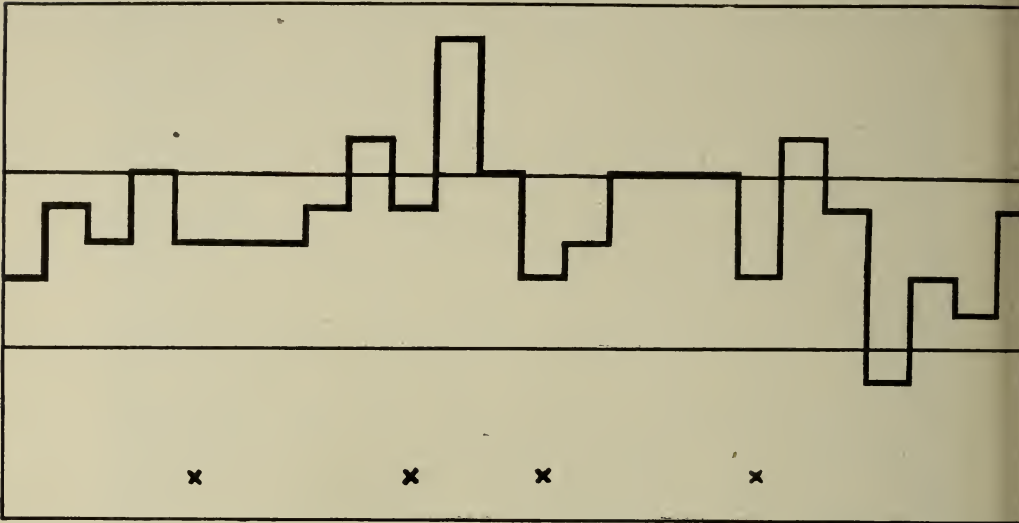


Fig. 2. Die Kurve stellt die Teilungsrate $\mathcal{A}$ VI dar. Die Ordinaten geben die Anzahl der Teilungen für je fünf Tage an, die Abszissen die Anzahl der seit dem 27. Oktober 1913 verflossenen Perioden von je 5 Tagen. Die Kurve zeigt das gleichzeitige Auftreten der Rhythmen und des Reorganisationsprozesses. Die Zeitpunkte sind auf der Figur mit einem Kreuz bezeichnet.

bei *Paramecium aurelia* zeigt deutlich, daß vor der Neubildung der Macronucleusanlagen erst die Bildung des Syncaryons stattfindet. Das Syncaryon besteht aus zwei nach der Ansicht der heutigen Forschung reduzierten Kernen. Die Ansichten sind strittig, bei welcher der vorangegangenen Teilungen des Micronucleus bei *Paramecium aurelia* die Reduktion stattfindet. Aber es genügt vorläufig hier, daran festzuhalten, daß in Analogie mit anderen Infusorien, bei denen die Chromosomen gezählt werden können, vor der Bildung des Syncaryons eine Reduktion stattgefunden hat.

Nun zurück zu der WOODRUFF'schen *Paramecium*-Kultur! Sie sehen hier (Fig. 2) eine Kurve der Teilungsrate, einer Einzelkultur $\mathcal{A}$ VI, bei der man leicht das Aufsteigen und Absteigen zu bestimmten Perioden und das zeitliche Zusammenfallen des Reorganisations-

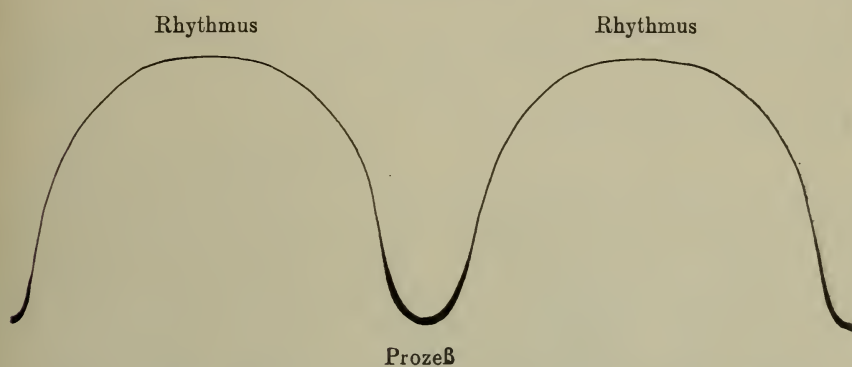


Fig. 3. Zusammenhang der Rhythmen mit dem Reorganisationsprozeß.

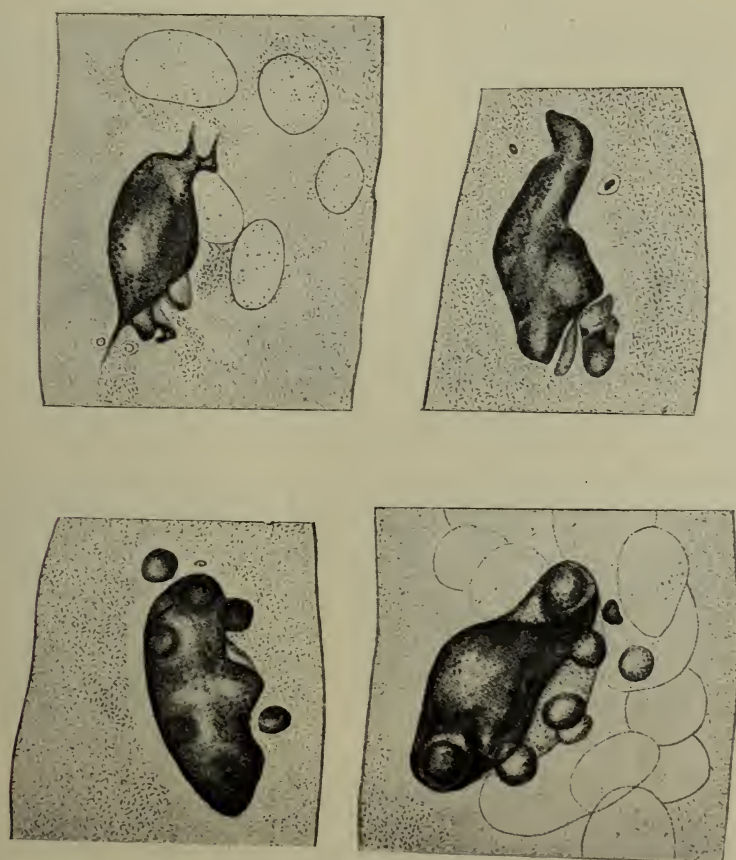


Fig. 4. Absteigende Periode.

prozesses mit den Rhythmen feststellen kann (Fig. 3). Alle Kulturen waren Zweigkulturen von WOODRUFF's seit 1909 geführten Hauptkultur, die A hieß; von ihr zweigten wir sechs Seitenkulturen ab $\mathcal{A}E$, die einzeln weiter geführt wurden.

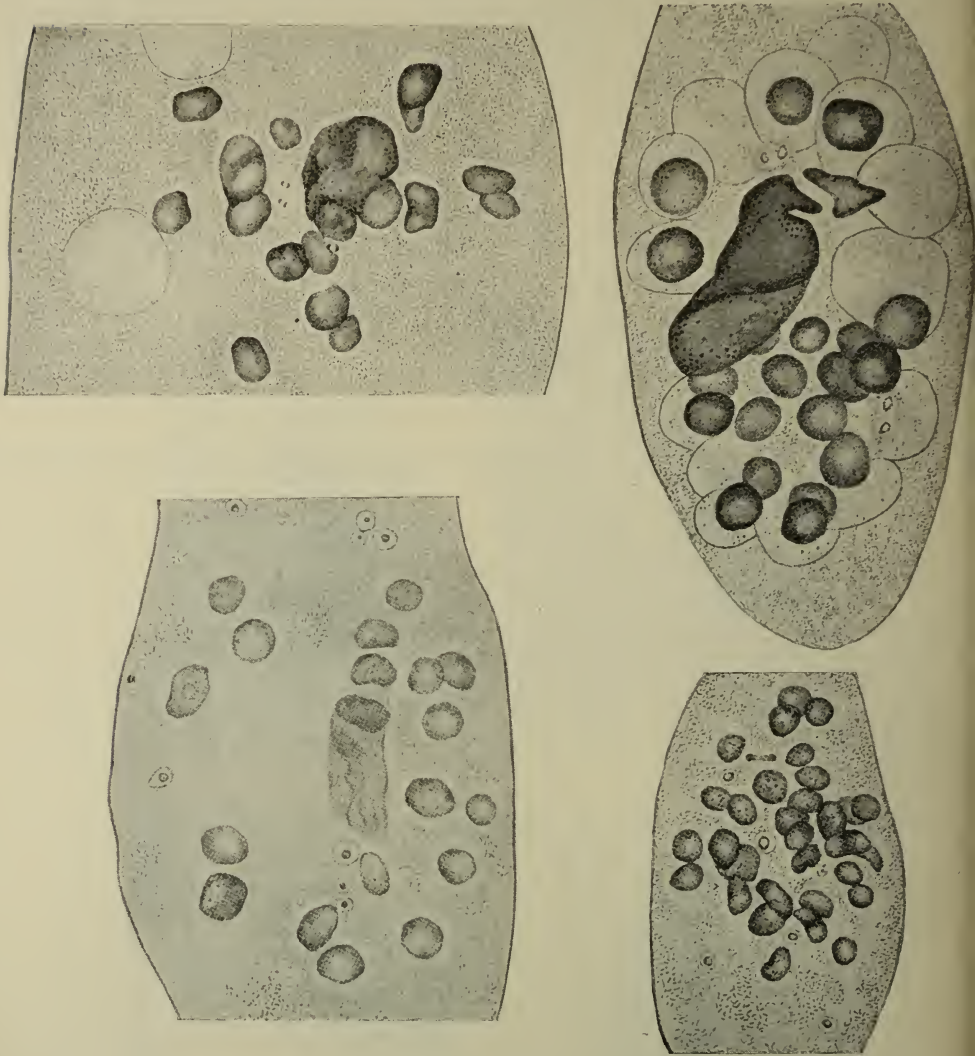


Fig. 5. Absteigende Periode.

Untersuchen wir nun die Tiere kurz vor dem Tiefstand der Teilungskurve, so finden wir, daß der Macronucleus ein grobkörniges Aussehen hat. Dies zeigt den Beginn des Reorganisationsprozesses

an, der in drei Abschnitte, die sich physiologisch und zytologisch voneinander abheben, zerfällt, die absteigende Periode, den Tiefstand, und die aufsteigende Periode.

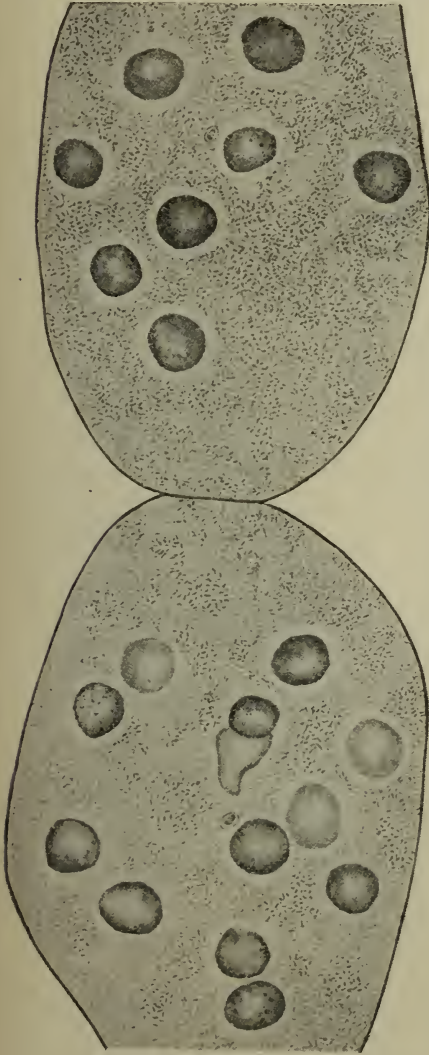


Fig. 6. Tiefstand.

Je mehr wir uns dem Zeitpunkt nähern, in dem die Teilungsrates fällt, je häufiger kommt es vor, das Chromatinbrocken aus dem Macronucleus austreten und das Plasma der Zelle füllen. Infolgedessen wird der Macronucleus selbst kleiner, wie Sie dies deutlich an folgenden Tieren (Fig. 4) sehen können. Doch auch der

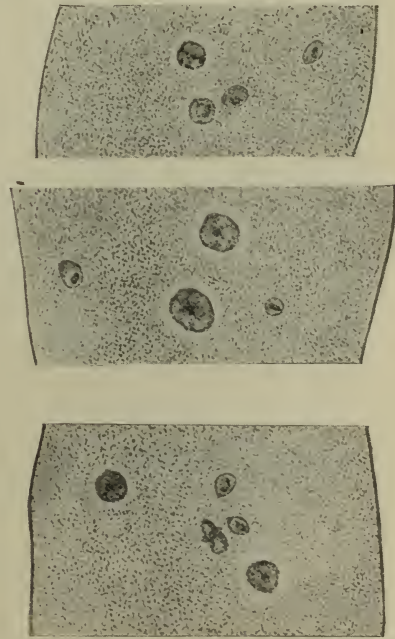


Fig. 7. Aufsteigende Periode.
Bildung der Macronucleusanlagen.

Micronucleus bleibt nicht unverändert. Er teilt sich in acht Teilprodukte; hierbei kommt es zur Bildung von kleinen, kurzen Spindeln. In dem nächsten Tier (Fig. 5) sehen Sie 8 Micronuclei, zahlreiche in die Zelle verstreute Chromatinbrocken und die fast von Chro-

matin entleerte Membran des Macronucleus. Ist das Infusor in diesem Zustand, so verliert es für einige Zeit seine Teilfähigkeit. Nach 36 Stunden für gewöhnlich beginnt es sich zu teilen, nachdem von den acht Micronuclei sechs oder sieben verschwunden sind. Die jetzt durch eine Teilung entstehenden zwei Zellen haben keinen Macronucleus, nur je einen Micronucleus und zahlreiche Chromatinbrocken (Fig. 6). Ob diese zwei Micronuclei dieselben Kleinkerne sind, welche bei der Degeneration aus den je vier entstehenden Micronuclei übriggeblieben sind, oder ob ein Micronucleus von den acht allein das Chromatinmaterial der Zelle fortpflanzt und sich noch einmal geteilt hat, war nicht exakt festzustellen. Für

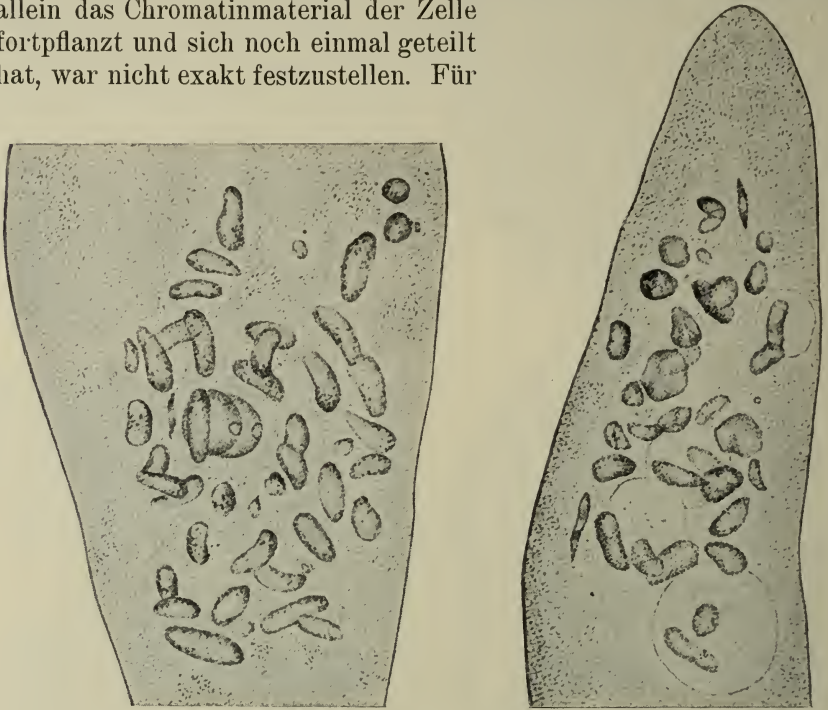


Fig. 8. Aufsteigende Periode.

Kurz vor der ersten Zellteilung nach erfolgreicher Endomixis.

die theoretische Frage ist dies an sich bedeutungslos; ich mache hier besonders auf unsere Besprechung dieser Frage, 1914, WOODRUFF und ERDMANN, p. 443—450, aufmerksam. Nachdem so die macronucleuslose Zelle sich geteilt hat, schreiten die Micronuclei zu erneuter Teilung und bilden erst zwei, dann vier Micronuclei (siehe Fig. 7), von denen sich zwei in die Macronucleusanlagen umwandeln. Diese sind frühzeitig kenntlich. Fig. 7 zeigt deutlich die ungleichartigen Teilprodukte des Micronucleus, die eine Macro-

nucleusanlage und einen Micronucleus darstellen. Die Macronucleusanlagen wachsen heran (Fig. 8), der Micronucleus teilt sich noch einmal und bei der nächsten Teilung der Micronuclei erfolgt auch die erste somatische Zellteilung. Der Ausgangszustand, ein Individuum mit einem Macronucleus und zwei Micronuclei ist erreicht. Sie sehen hier zahlreiche Bilder, welche die Reorganisation des Kernapparates darstellen; hier eine Figur (Fig. 8) vor der somatischen Teilung, hier eine Figur (Fig. 9) nach der ersten somatischen Teilung. Der junge Macronucleus erscheint sehr zartwandig und feinkörnig, und man sieht ihm deutlich seine „Verjüngung“ an. Noch immer sind in der Zelle Reste von Chromatinkörnern, die teils im ganzen resorbiert werden können, teils sich aber diffus in die Zelle verteilen (Fig. 9). Nach drei bis vier Zellteilungen sind diese Reste fast ganz verschwunden und die normale *Paramecium*-Zelle beginnt sich wieder bis zur 50. bis 60. Generation zu teilen, bis die Teilungsrate sinkt und von neuem die Reorganisation des Kernapparates erfolgt. Wir haben in unseren sechs Kulturen $\mathcal{A}$ mit ihren 14 Abzweigungen 50mal Endomixis gefunden. Unsere Methode arbeitet so genau, daß wir folgende Stadien aus einer und derselben Zweiglinie von der 4180. bis 4192. Generation ziehen konnten (Fig. 11), an der die Hauptprozesse genau zu verfolgen sind. Daß alle Teilprodukte einer Zelle fast gleichzeitig dieselben Stadien der Endomixis durchlaufen, sehen Sie hier. In der 4193. Generation waren je zwei Macronucleusanlagen gebildet, die dann in der 4194. Generation auf jedes Teilprodukt verteilt wurden; der Umriß deutet an, daß das vierte Tier zur Weiterführung der Kultur benutzt wurde (Fig. 12).

Es ist im Auge zu behalten, daß bei der Reorganisation des Kernapparates in der einzigen Zelle die Bildung eines Syn-

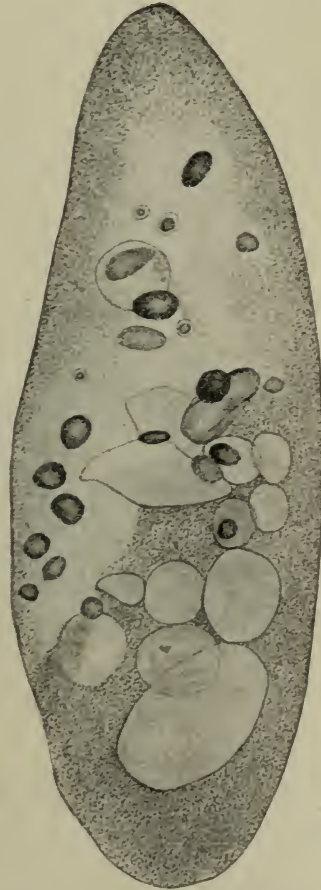


Fig. 9. Aufsteigende Periode.
Nach der ersten Zellteilung.

caryons unterbleibt. Der Vorgang ist also nicht als Autogamie aufzufassen. Weiter unterscheidet er sich von dem bei der Konjugation dadurch, daß im allgemeinen die Aufteilung des Macronucleus nicht durch die Bildung von wurstförmigen Schlingen geschieht, sondern der Macronucleus stößt Chromatinkörper aus. Doch ist dieser Unterschied nicht von prinzipieller Bedeutung. Die alleinigen Kriterien, ob ein Vorgang als Endomixis aufzufassen ist, sind folgende:

1. Endomixis findet in einer einzigen Zelle statt, während für die Konjugation zwei Infusorienzellen zusammentreten. Daher kann bei der Endomixis die Einführung artfremden Chromatinmaterials in die Zelle **nicht** stattfinden.

2. Da die Bildung des Syncaryons unterbleibt, so liegt die Notwendigkeit einer Reduktion vor oder nach der Endomixis



Fig. 10. Aufsteigende Periode.
Fast fertige Reorganisation des *Paramaecium aurelia*.

nicht vor. Diese muß — es würde zu weit führen, dies hier zu zeigen — bei den Infusorien in die sog. nur ihnen eigene dritte Teilung verlegt werden, wie es ja auch von Mulsow für Stentor aufgedeckt worden ist. Also keine reduzierten Gameten — in dem Falle bei *Paramaecium* wären es Gametenkerne — gehen Endomixis ein.

3. Das Individuum, das Endomixis eingeht, hat weder reduzierte Kerne, noch besitzt die Zelle sonst physiologische oder morphologische Charaktere, die sie als unreduzierten Gameten — als Ei — anzusprechen erlauben.

4. Kein antithetischer Generationswechsel, also Wechsel von haploiden und diploiden Generationen findet statt. Die Periode der agamen Teilungen und die Periode der Endomixis wechseln

rhythmisch zwar miteinander ab, aber kein Wechsel des Chromosomenbestandes ist bis jetzt aufgedeckt.

Nach reichlicher Überlegung haben wir uns entschlossen, da die Reorganisation des Kernapparates nicht in einem Gameten statt-

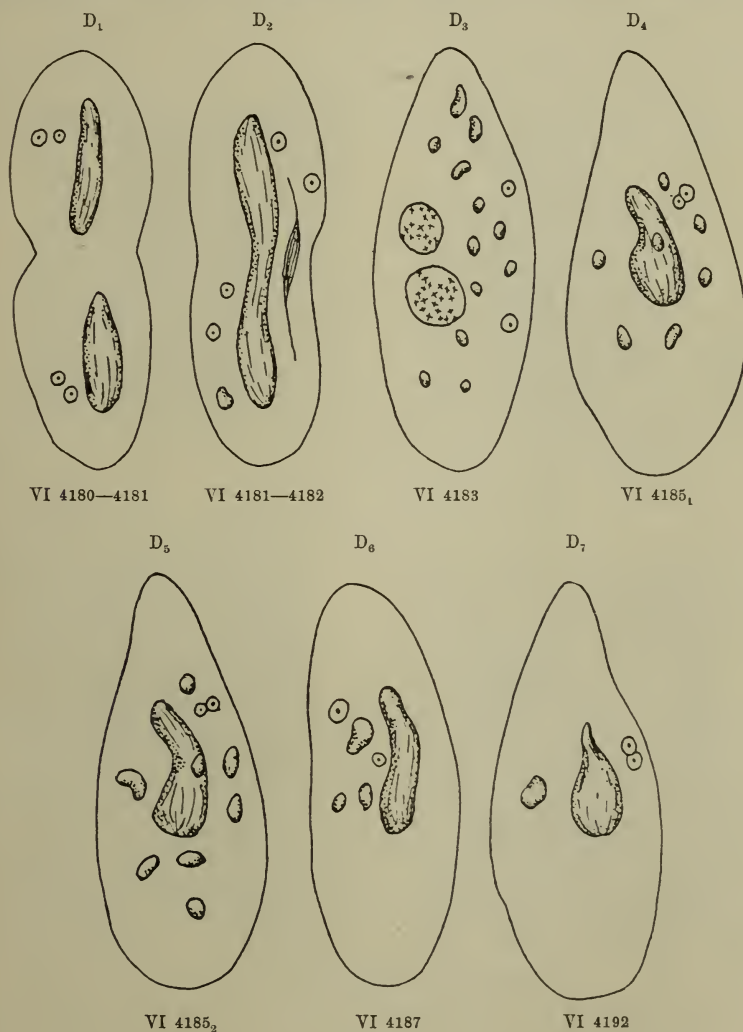


Fig. 11.

findet, diesen Vorgang nicht Parthenogenese zu nennen. Unter Parthenogenese wollen wir nur folgenden Vorgang verstanden wissen. Parthenogenese ist eine einsetzende Entwicklungserregung, welche zur Bildung eines neuen Organismus führen kann, und zwar geht

die Bildung dieses neuen Organismus von einer reduzierten oder von einer nicht reduzierten Zelle aus. Ist die Zelle nicht reduziert, so entscheidet ihre morphologische Struktur und ihre physiologische Wertigkeit, d. h. die Ausbildung eines typischen Eies, ob der Fall als Parthenogenese aufzufassen ist. Bei allen Fällen findet aber im Laufe des Lebenszyklus des betreffenden Individuums und seiner Abkömmlinge eine Herstellung des normalen Chromosomenbestandes statt, sei es, daß bei der nächstfolgenden Generation die Reduktion unterbleibt (DROHNE), sei es, daß parthenogenetische Generationen mit

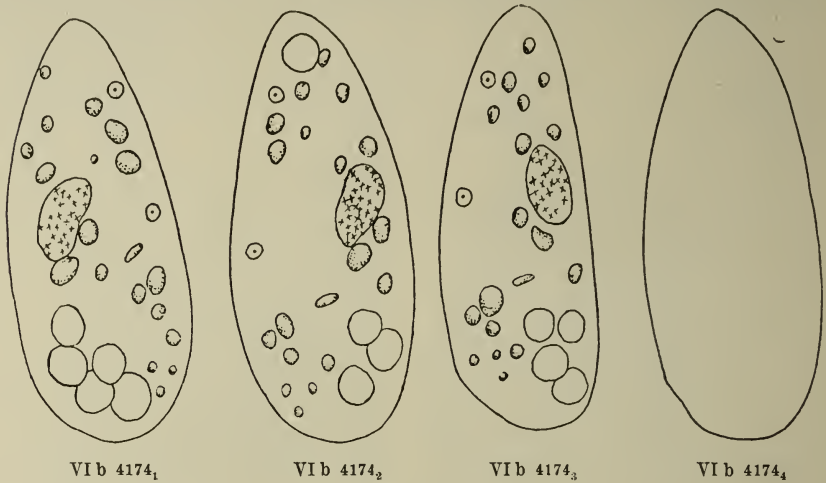


Fig. 12.

unreduzierter Chromosomenzahl aufeinander folgen, bis schließlich dort, wo wieder Befruchtung in den Generationsfolgen (*Daphnia*) eintritt, die Reduktion vor oder nach der Bildung des Syncaryons erfolgt.

Ein weiterer Grund zwang uns, den Namen Endomixis zu wählen: Es ist in den letzten Jahrzehnten üblich gewesen, stets die Vorgänge in der Metazoenzelle und Protozooenzelle zu vergleichen und aufeinander zu beziehen. Infolgedessen ist die Literatur von falschen Analogien erfüllt. Es ist oft außer acht gelassen, daß die Protozooenzelle ein ebenso komplizierter Organismus ist wie ein Metazoon, und daß die scheinbare Einfachheit nur der Begrenztheit unserer Hilfsmittel zuzuschreiben ist; ganz besonders trifft dies für die Infusorienzelle, die mit ihrer eigenartigen Abwandlung der Befruchtung schon so wie so eine abseitsliegende Stellung in dem System der Protozoen einnimmt.

Daher trennen wir diesen Vorgang scharf von der Parthenogenese und verlangen erst den Nachweis der dritten Teilung des Micronucleus,

ehe wir den Namen Endomixis zurückziehen. Bestärkt wurden wir darin, diesen eigenartigen Organisationsvorgang Endomixis zu nennen, nachdem wir dieselben Vorgänge für *Paramecium caudatum* gefunden. Das, was ich Ihnen hier mitteile, ist das Ergebnis meiner gemeinsamen Arbeit mit WOODRUFF im letzten Jahre. Fig. 13 zeigt das *Paramecium caudatum* kurz vor Tiefstand der Teilungskurve.

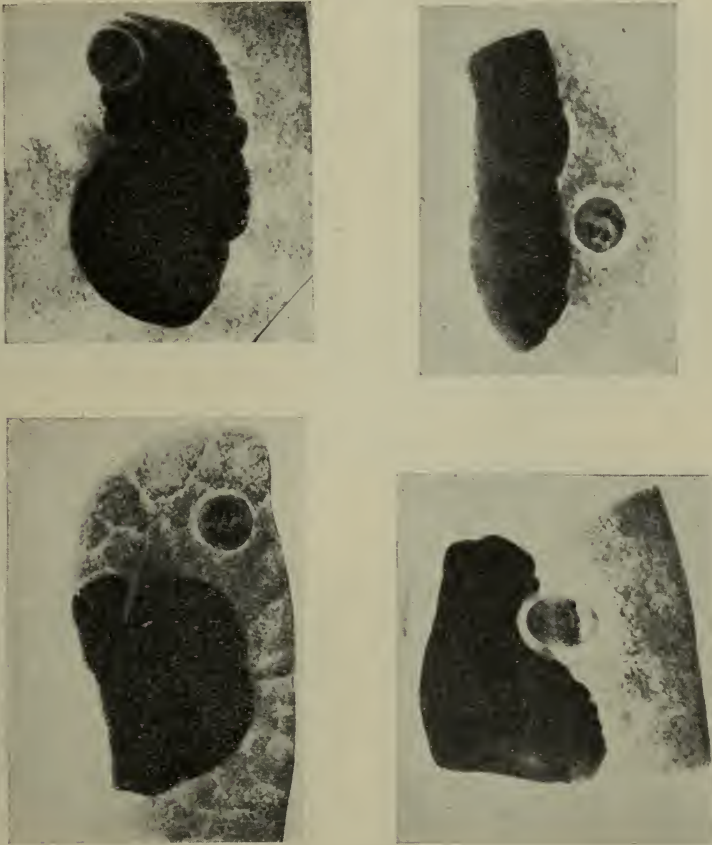


Fig. 13. Absteigende Periode.

Wir sehen hier den Macronucleus mit dem einen, für *Paramecium caudatum* charakteristischen Micronucleus. Er beginnt, alle jene Anordnungen des Chromatins zu zeigen, wie sie CALKINS 1904 bei der Konjugation beschrieb. Schließlich noch, ehe der Macronucleus zerstört ist, findet die Ausbildung (Fig. 14) der ersten sog. Reduktionsteilung statt, die bekannte Hantelfigur ist hier deutlich zu

sehen. Auf die erste sog. Reduktionsteilung folgt die zweite. Wir sehen auf der nächsten Figur (Fig. 15) zwei Micronuclei, die sich zu teilen beginnen. Doch hat jetzt schon die Aufteilung (Fig. 16) des Macronucleus begonnen, die in verschiedener Weise stattfinden kann. Entweder werden auch hier wie bei *Paramecium aurelia* Chromatinbrocken aus dem Macronucleus ausgestoßen oder es findet

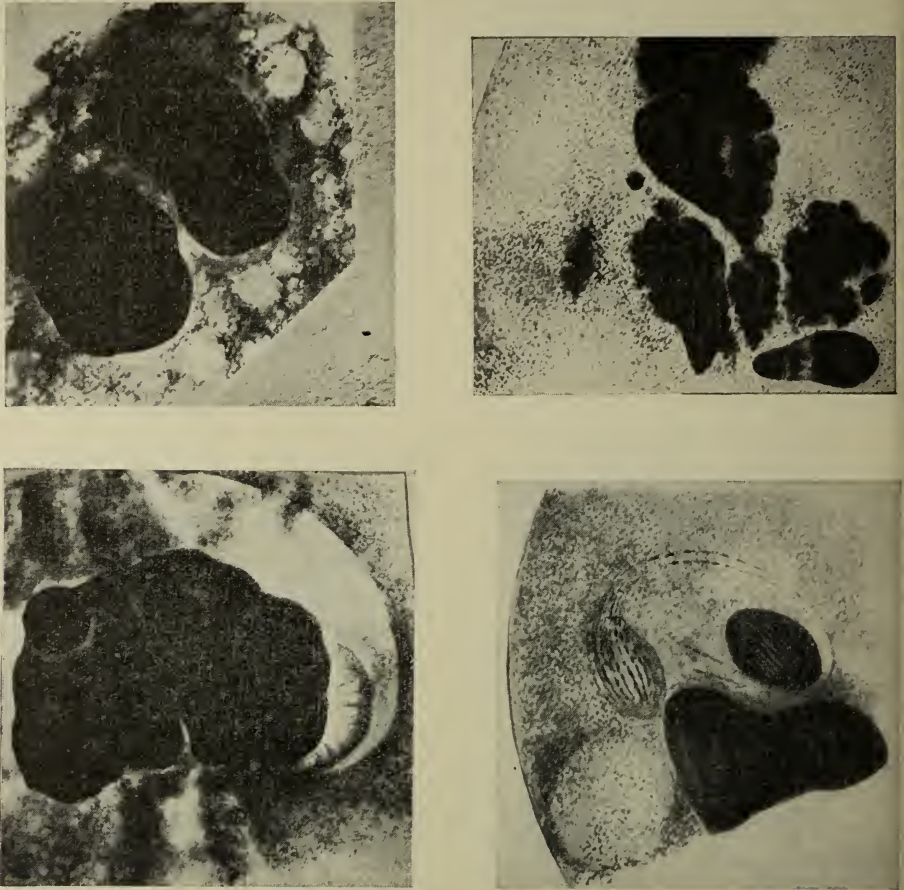


Fig. 14. Absteigende Periode.

eine Zerstückelung des Macronucleus zuerst in größeren Teilen statt (Fig. 16); aber das Endprodukt (Fig. 17) ist dasselbe; auf der Figur sehen wir einen einzigen reduzierten Micronucleus, der durch seine helle Farbe kenntlich ist. Er liegt noch umgeben von einem größeren Brocken des Macronucleus, mit unzähligen kleinen Chro-

matinbrocken zusammen, welche die Zelle füllen. Von diesem einen Micronucleus geht, wie wir auf der nächsten Figur sehen, die Reorganisation der Zelle aus. Es entstehen acht neue Micronuclei,

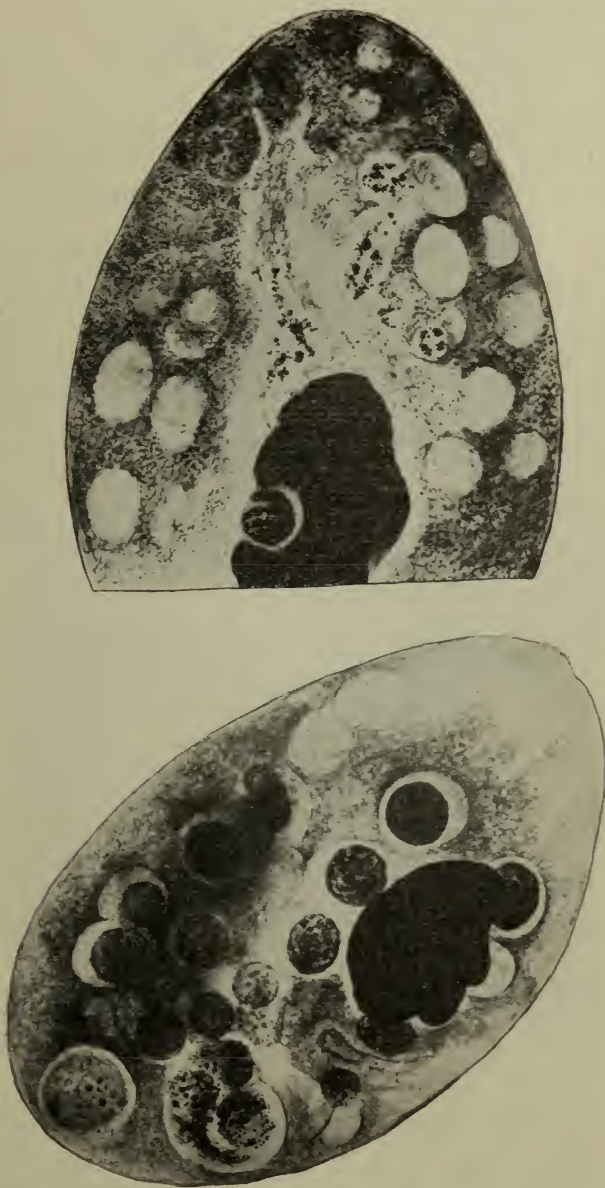


Fig. 15. Absteigende Periode.

von denen sich vier zu Macronucleusanlagen umwandeln. Die nächstfolgenden Teilungen (Fig. 18) stellen schließlich die normale *Paramecium*-Zelle wieder her. Hier haben wir eine Macronucleus-

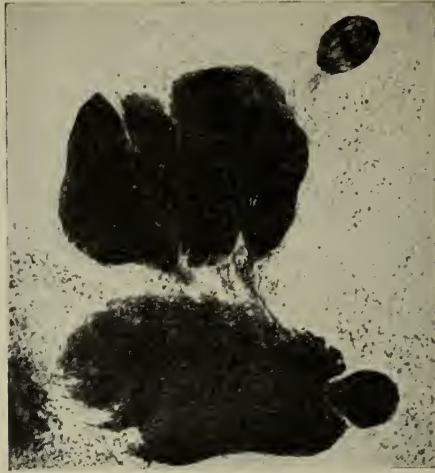


Fig. 16. Absteigende Periode.

anlage und einen der Micronuclei, der durch die alten Macronucleustrümmer verdeckt; nach einigen weiteren Teilungen (Fig. 19) ist der neue Macronucleus wohl ausgebildet; hier liegt unter ihm noch gerade sichtbar der Micronucleus.

Prinzipiell sind hier dieselben Erscheinungen deutlich geworden wie bei *Paramaecium caudatum*. Die Zahl der Generationen, nach der die Reorganisation bei *Paramaecium caudatum* stattfindet, schwankt zwischen 90 und 100. Infolgedessen ist dieser Vorgang seltener zu beobachten, und die Herbeischaffung des nötigen Materials erfordert größere Geduld und macht noch größere Schwierigkeiten als bei *Paramaecium aurelia*. Die Sterblichkeit ist bei dem Tiefstand der Teilungsrate groß, größer als bei *P. aurelia*, so daß die Untersuchung des aufsteigenden Astes besonders mühsam war. Infolgedessen sind manche Lücken noch auszufüllen.

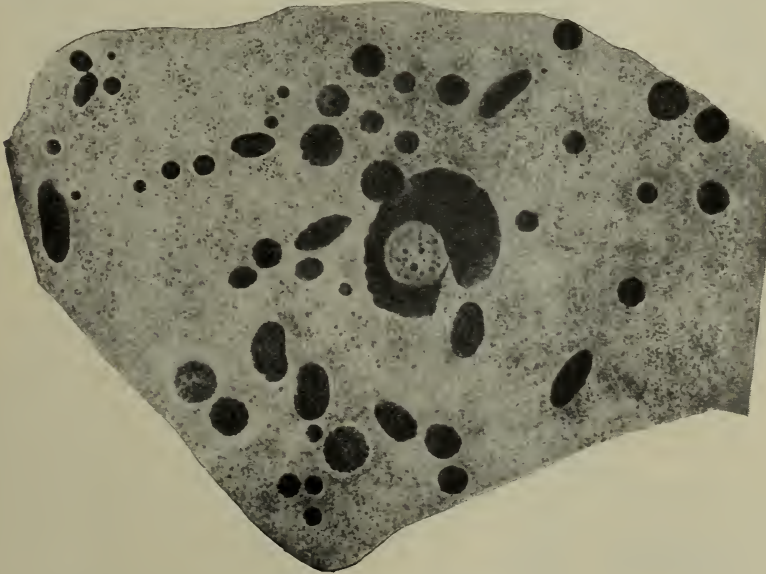


Fig. 17. Tiefstand.

Ganz klar ist aber geworden, daß ein einziger Micronucleus der Träger der Neuentwicklung des Kernapparates ist. Auch er kann nicht reduziert sein, da auch hier die sog. dritte Teilung unterblieben ist. Die Bildung des Syncaryons hat auch hier nicht stattgefunden. Bei der Größe des Micronucleus wäre dieser Vorgang ja leichter zu entdecken gewesen als bei *aurelia*. Wir können unseren bei *Paramaecium aurelia* 1914 gemachten Bemerkungen nichts hinzufügen und halten sie trotz der Bemerkungen von RICHARD HERTWIG*) 1914 und CALKINS 1915 aufrecht; der erstere

*) HERTWIG, B., Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. 1914, Biol. Centralbl. Bd. 34.

CALKINS, G. N., Cycles and rhythms and the problem of „Immortality“ in *Paramaecium*. 1915, Amer. Naturalist.

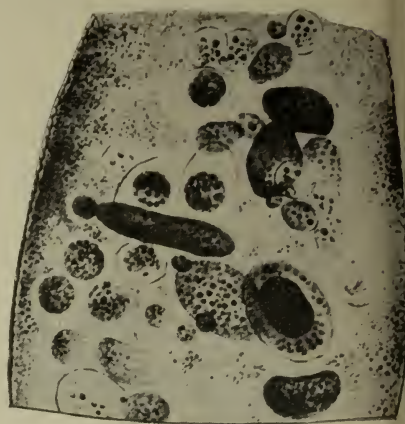


Fig. 18. Aufsteigende Periode.

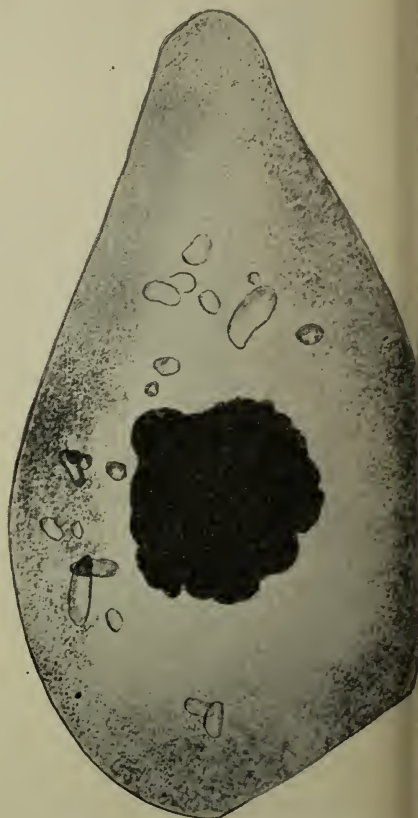
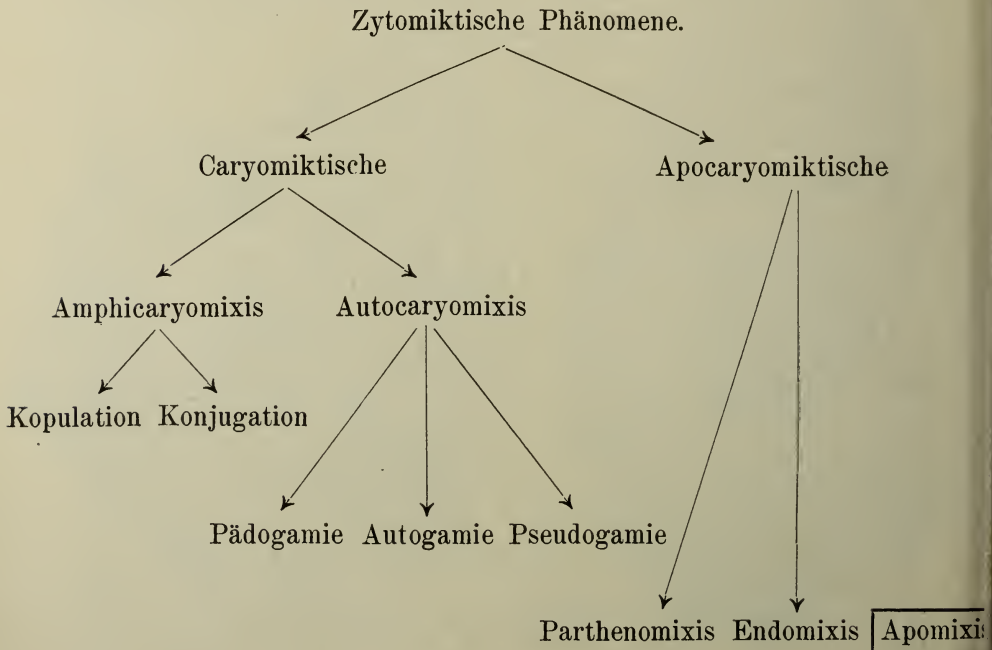


Fig. 19. Aufsteigende Periode.

unterzog, als unsere vorläufigen Mitteilungen im August vorigen Jahres im Biologischen Zentralblatt erschienen, diese vorläufigen Ausführungen im September einer umfassenden Besprechung, obgleich wir das Erscheinen unserer größeren mit Tafeln versehenen Arbeit schon damals für einen baldigen Zeitpunkt — Oktober — in Aussicht stellten. Während CALKINS die Richtigkeit unserer Untersuchungen voll anerkennt und nur unsere Schlußfolgerungen einer Kritik unterzieht — er wünscht den Reorganisationsvorgang nicht Endomixis, sondern Arthenogenese zu nennen —, hat HERTWIG sachliche Bedenken.

Dieser Forscher hatte vor 25 Jahren einige wenige Stadien des von uns mit den Rhythmen in Verbindung gebrachten Vorganges in einer Massenkultur gesehen, und da er keine Spuren von Konjugationspaaren fand, diesen Vorgang als Parthenogenese gedeutet. Wir haben in unseren beiden Mitteilungen über *Paramaecium aurelia* darauf hingewiesen, daß HERTWIG, POPPOFF und manche andere diese Stadien zusammenhanglos in Massenkulturen oder in kleineren Uhrschälchenkulturen, bei denen natürlich der Verdacht der Konjugation nie ausgeschlossen ist, gesehen haben. POPPOFF hat z. B. bei *Paramaecium caudatum* die Aufteilung des Macronucleus und die Bildung von zwei Micronuclci gesehen, als er eine *Paramaecium caudatum*-Zelle mit ammoniakhaltigem Wasser behandelte. Auch er faßte diesen Vorgang als Parthenogenese, die in Depressionsstadien sich zeige, auf, obgleich er niemals die Reorganisation des Kernapparates beobachten konnte, die auch von HERTWIG nur bei *Paramaecium aurelia* anhangsweise beschrieben worden ist. Hätten HERTWIG und POPPOFF, CALKINS und andere, denn auch dieser hat Stadien von *Paramaecium caudatum* in Endomixis gesehen und sogar auch abgebildet, den ganzen Vorgang gefunden, die Bedeutung dieses Vorganges richtig erkannt und sie in Zusammenhang mit den Rhythmen WOODRUFF's gebracht, die er schon vor Jahren entdeckt hatte, so hätte WOODRUFF schon 1909 seine Kulturen eingehen lassen können, denn sie beweisen wohl kaum etwas für die Unsterblichkeit der Protozoenzelle, weil nach 50—90 Generationen bei *P. aurelia*, nach 80—100 bei *Paramaecium caudatum* eine Reorganisation stattfindet. In seinen früheren Veröffentlichungen bis zum Jahre 1914 hatte WOODRUFF ausgesprochen, daß eine *Paramaecium*-Zelle sich bis ins unbegrenzte teilen könne, daß eine rein vegetative Vermehrung stattfinde, bei der jede Konjugation ausgeschlossen sei. Er selbst hatte bis zum Jahre 1914 nur die Zerstückelung des Macronucleus gesehen und auch sie nicht in Zusammenhang mit den Rhythmen gebracht. Da

niemand von dem Vorhandensein von Reorganisationsvorgängen in Einzellkulturen etwas wußte, war WOODRUFF's Schluß, daß **Konjugation**, und nur von dieser hatte er gesprochen, nicht notwendig für das Fortbestehen einer Kultur sei, berechtigt. Wenn HERTWIG 1914 einen Widerspruch in unseren jetzigen und WOODRUFF's früheren Schlüssen findet, so ist dem entgegenzuhalten, daß mit neuen Tatsachen, die unsere Kenntnis erweitern, neue Fragestellungen sich ergeben. Die nach unserer heutigen Kenntnis zu stellende Frage lautet: Ist Endomixis für das Fortbestehen lang geführter Einzellkulturen notwendig? Sie ist noch zu beantworten, dagegen ist die Frage, ob Konjugation eine notwendige Erscheinung sei, ein für allemal schon 1909 durch WOODRUFF's Versuche verneint. In meiner Amöbenarbeit 1913, über die ich an gleicher Stelle berichtete, ehe ich WOODRUFF's Rasse untersuchte, hatte ich gesagt, daß eine vegetative Vermehrung ohne Einschaltung von irgendwelchen Reorganisationsperioden ein logisches Unding sein müßte. Ich hatte damals meine Ansicht so formuliert, daß auf periodenlange vegetative Vermehrung, bei der aequisexuelle Teilungen vorkommen, schließlich eine Zeit kommen müsse, in der die Zelle einem Plus oder Minus — also im weitesten Sinne einem geschlechtlichen — Vorgang unterliegen müsse. Nun ist natürlich von Wichtig-



keit, ob die Endomixis, als im weitesten Sinne als geschlechtlich, als ein Plus- oder Minus-Vorgang aufzufassen ist.

Nach einem rein physiologischen Einteilungsgrund könnte man die bekannten „sexuellen“ Phänomene zusammen mit der Endomixis so einteilen, indem man für die Apomixis annimmt, daß die Umordnung der Moleküle nicht morphologisch sichtbar ist. Die richtige Einordnung der Endomixis kann erst stattfinden, wenn sie bei anderen Infusorien genauer studiert ist. Bis dahin ist auch die Frage nach ihrer sexuellen „Wertigkeit“ nicht zu lösen. Vor-

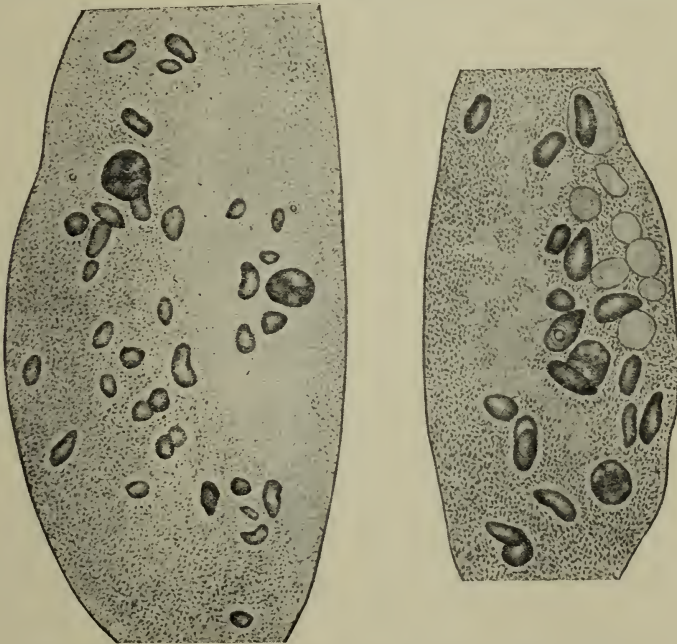


Fig. 20. Beweise für das Vorkommen der Endomixis bei anderen Kulturen und zu sehr früher Zeit in der WOODRUFF'schen Kultur.

läufig muß sie jedenfalls als ein besonderer Vorgang der Parthenogenese gegenübergestellt werden.

Dieser Reorganisationsvorgang, den WOODRUFF und ich nun nicht allein für seine Kultur fanden, fand sich in einer Berliner Kultur, die ich vor meiner Abreise nach Amerika hier untersuchte, und die aus dem Spreekanal in der Nähe des Instituts für Infektionskrankheiten „ROBERT KOCH“ stammt (Fig. 20). Weiter zeigen verschiedene Kulturen, die aus den verschiedensten Teilen von den Vereinigten Staaten, aus Baltimore, aus Bryn Mawr uns zugeschickt worden sind, dieselben Erscheinungen, oft schon in der 30. Generation nach

Beginn der Zucht. Drei verschiedene Rassen von *Paramaecium caudatum*, die WOODRUFF und ich in dem letzten Jahre in Untersuchung gehabt haben, zeigen Endomixis auch; die frühere HERTWIG'sche *Aurelia*-Rasse muß sie gezeigt haben, die Rassen, mit denen POPPOFF und CALKINS arbeiten, haben sie gezeigt. Auch ungefähr 100 Generationen nach der **experimentell erzeugten Konjugation** erfolgt Endomixis. Wir sind wohl berechtigt, zu sagen, *Paramaecium caudatum* und *Paramaecium aurelia* haben die Fähigkeit, zur Reorganisation des Kernapparates zu schreiten, wenn die Experimentanordnung Konjugation verhindert. HERTWIG's Meinung, daß nur die WOODRUFF'sche Rasse, die nur nach langer Aufzucht diesen Vorgang zeigt, ist falsch (s. auch ERDMANN und WOODRUFF 1914).

Es ist also für die Infusorienzelle unmöglich, längere Zeit sich vegetativ zu vermehren, ohne daß eine Reorganisation des Kernapparates stattfindet. Mag dieselbe vielleicht bei anderen Formen für unser Auge nicht so morphologisch sichtbar gemacht werden wie bei Paramaecien, jedenfalls wird im Innern der Zelle eine Umordnung des Chromatin- und Plasmamaterials stattfinden, die einen Antrieb zu neuen Zellteilungen gibt, nachdem vorher der Kernapparat erneuert ist. Ob man dies als „Verjüngung“ bezeichnet, ist nur ein Wortspiel, Tatsache ist, daß nach erfolgter Endomixis stets einmal drei oder vier Teilungen bei *P. aurelia* an einem Tage stattfinden. Die Teilungsrate fängt also an zu steigen.

In dem Chromatinbestand können soweit Veränderungen vorgegangen sein, die durch die Umgruppierung der Moleküle der Einzelzelle bedingt stattfinden. So ist es sehr wohl möglich, daß JENNINGS in einer seiner Kulturen ein Schwanken um das Mittel bei rein vegetativer Vermehrung feststellt. Diese Rasse konjugierte selten oder nie, wenn sie vollständig sich selbst überlassen wurde. Hier muß natürlich auch der Reorganisationsprozeß stattgefunden haben, und die Abweichung um das Mittel, die JENNINGS allein bei der vegetativen Vermehrung von Zellen fand, mag dadurch bedingt gewesen sein, daß bei der Reorganisation des Kernapparates das Chromatinmaterial der einen Zelle umgeordnet war. Als JENNINGS von WOODRUFF und mir im Dezember 1914 hörte, daß wir Endomixis gefunden, unterbrach er seine Arbeiten an *Paramaecium aurelia* und *caudatum* und gab zu, daß seine Vererbungsstudien daraufhin nachgeprüft werden müssen, inwieweit Endomixis mutations- und modifikationsbildend in Einzellkulturen wirkt. Alle jene Forscher und Nachprüfer der JENNINGS'schen Experimente, die Endomixis nicht in den Bereich ihrer Betrachtung bei der Auf-

stellung von Ideen über Variation und Mutation ziehen, haben ihre Experimente unter dem Gesichtspunkte zu wiederholen, inwieweit Endomixis in die Erscheinung von echten Mutationen und Modifikationen eingreift.

Die Fragen der Möglichkeit von Mutation und Modifikation, die in Protisten gefunden und behauptet worden sind, bedürfen also dringender Nachprüfung. Nur an der Hand von **Einzellkulturen**, unter steter Beobachtung von Generation zu Generation, wie wir es zum ersten Male für *Paramecium aurelia* und *caudatum* ausgeführt haben, läßt es sich feststellen, inwieweit asexuelle Vermehrung artbildend wirken kann. Weiter lassen sich leicht Rückschlüsse auf die Wirkung der Konjugation nach den Wirkungen der Endomixis ziehen — physiologisch ist ihre Wirkung wohl der der Endomixis gleich. Da bei der Konjugation erst fremdes Chromatinmaterial in die Zelle eingeführt und umkombiniert ist, so liegt hier bei ihr die Möglichkeit nahe, leichter alle Arten von Variationen zu erzeugen als bei der Endomixis, falls natürlich das Auftreten dieser Erscheinungen an die Umordnung und die Veränderung des Chromatinbestandes geknüpft ist, eine theoretische Ansicht, die heute gang und gäbe ist.

Weiter gibt es gewiß eine Sterblichkeit bei Protozoen. Sterblich ist der alte oder die alten Micronoclei, der alte Maronucleus und der Zellinhalt selbst. Aus der allgemeinen Zellerstörung bleibt nur ein Teilprodukt des alten Micronucleus übrig, der aber sicher kein altes, sondern ungeordnetes neues Chromatinmaterial besitzt. Die Unsterblichkeit der Protozoenrasse wird vorgetäuscht, weil für unser Auge eine Unsterblichkeit der Form vorhanden ist; wir können den Molekültod ja nicht bewachen, nur den Individualtod und den Rassentod. Da die Unsterblichkeit der Form sich nicht experimentell fassen läßt, so gehören Untersuchungen über sie nicht in das Bereich der exakten Naturwissenschaft; mit dieser Frage, der Unsterblichkeit der Form bei nichtzelligen Lebewesen, hat sich die Philosophie zu befassen.

Literaturverzeichnis.

- CALKINS, G. N. 1902. The life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 15.
 1902. The six hundred and twentieth generation of *Paramecium caudatum*. Biol. Bull., vol. 3.
 1904. Death of the A-Series of *Paramecium caudatum*. Conclusions. Jour. Exp. Zool., vol. 1.
 1913. Further light on the conjugation of *Paramecium*. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., vol. 10.

- CALKINS, G. N., and CULL, S. W. 1908. The conjugation of *Paramecium aurelia* (caudatum). Arch. f. Protistenk., Bd. 10.
- CALKINS, G. N., and GREGORY, L. H. 1913. Variations in the progeny of a single ex-conjugant of *Paramecium caudatum*. Jour. Exp. Zool., vol. 15.
- ERDMANN, RH. 1908. Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zu einander. Bd. 18. Ergeb. d. Anat. u. Ent.
1910. Depression und fakultative Apogamie bei *Amoeba diploidea*. Festschrift zum 60. Geburtstag Richard Hertwigs, Bd. 1.
1912. Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell veränderten und pathologischen Wachstum. Ergeb. d. Anat. u. Ent., Bd. 20.
1913. Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei *Amoeba diploidea*. Arch. f. Protistenk., Bd. 29.
- ERDMANN, RH., and WOODRUFF, L. L. 1914. Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen *Paramecien*. Biol. Cent., Bd. 34.
- HERTWIG, R. 1889. Über die Konjugation der Infusorien. Abh. der kgl. bayer. Akad. d. Wiss. Kl. II, Bd. 17.
- WOODRUFF, L. L. 1905. An experimental study on the life-history of hypotrichous Infusoria. Jour. Exp. Zool., vol. 2.
1908. The life cycle of *Paramecium* when subjected to a varied environment. Amer. Naturalist, vol. 42.
1909. Further studies on the life cycle of *Paramecium*. Biol. Bull., vol. 17.
1911. Two thousand generations of *Paramecium*. Arch. f. Protistenk., Bd. 21.
1912 a. A five-year pedigreed race of *Paramecium* without conjugation. Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., vol. 9.
1912 b. A summary of the results of certain physiological studies on a pedigreed race of *Paramecium*. Biochem. Bull., vol. 1.
1913. The effect of excretion products of Infusoria on the same and on different species, with special reference to the protozoan sequence in infusions. Jour. Exp. Zool., vol. 14.
1914. So-called conjugating and non-conjugating races of *Paramecium*. Jour. Exp. Zool., vol. 16.
- WOODRUFF, L. L., and BAITSELL, G. A. 1911 a. The reproduction of *Paramecium aurelia* in a constant culture medium of beef extract. Jour. Exp. Zool., vol. 11.
1911 b. Rhythms in the reproductive activity of Infusoria. Jour. Exp. Zool., vol. 11.
1911 c. The temperature coefficient of the rate of reproduction of *Paramecium aurelia*. Am. Jour. Physiol., vol. 29.
- WOODRUFF, L. L., and ERDMANN, RH. 1914. Complete periodic nuclear reorganization without cell fusion in a pedigreed race of *Paramecium*. Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., vol. 11, Feb. 18.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [1915](#)

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

Artikel/Article: [Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle. 277-300](#)