Experimentelle Vererbungsstudien an Infusorien.

Von Victor Jollos.

(Eingegangen 28. Mai 1919.)

Vor einer Reihe von Jahren habe ich Untersuchungen über Variabilität und Vererbungserscheinungen bei Infusorien veröffentlicht, die unter anderem dazu führten, neben den Kategorien der Modifikationen und Mutationen noch Erscheinungen besonderer Art zu unterscheiden, die ich als „Dauermodifikationen“ bezeichnete. Wie schon der Name ausdrückt, handelt es sich dabei prinzipiell um Modifikationen, d. h. im Gegensatz zu den Mutationen um keine, im Sinne unserer heutigen Anschauungen die Gene berührende, also streng erbliche Veränderungen. Dies war daran zu erkennen, daß bei Ausschaltung der die Veränderung künstlich hervorrufenden Faktoren allmählich auch die erzielte Umbildung wieder zurück ging, sowie vor allem daran, daß diese, durch häufigen schroffen Wechsel der Außenbedingungen zu beschleunigende Rückbildung durch eine Konjugation mit einem Schlage herbeigeführt wird. Einige meinen alten Untersuchungen entnommene Beispiele werden diese Verhältnisse am besten klarlegen.

Es handelt sich dabei um Versuche über die Einwirkung verschiedener Temperaturen, sowie über Giftgewöhnung bei *Paramaecium caudatum*. Sämtliche Versuche (und ebenso auch die neuen, über die ich weiter berichten werde) wurden mit Stämmen angestellt, die jeweils von einem einzigen Individuum aus durch fortgesetzte, gewöhnliche Zweiteilung gezogen waren, also mit Individuallinien, wie ich es damals nannte, oder Klonen, nach der jetzt üblich gewordenen Bezeichnung.

Ein solcher Stamm B wurde normalerweise stets durch eine Lösung von 1,1 zu 100 einer $\frac{1}{10}$ n Lösung von arseniger Säure abgetötet. Durch langsame Steigerung einer noch unschädlichen Konzentration

konnte er schließlich bis an 1,9 zu 100 gewöhnt und in dieser Lösung dauernd weiter geführt werden. Wurden aber Infusorien aus dieser Lösung in die normalen Kulturbedingungen (Liebig's Fleischextrakt 0,025 : 100 oder Salatwasser) zurückgebracht und nach einigen Tagen wieder der Wirkung von arseniger Säure ausgesetzt, so erwies sich wiederum schon eine 1,1%ige Konzentration als tödlich. In diesem Falle lag also keinerlei erbliche Umänderung der Infusorien vor, es handelt sich um eine gewöhnliche Modifikation.

Bei anderen Versuchen ließ sich aus demselben Stamm B eine Abzweigung erzielen, die noch bei einer Konzentration von 5 : 100 dauernd weiter züchtbar war, ohne erkennbar geschädigt zu werden. Diese Giftfestigkeit blieb auch erhalten, wenn die Paramaecien in arsenfreiem Medium weitergeführt wurden. Erst nach über sieben Monaten arsenfreier Kultur war der Beginn, nach über zehn Monaten der Abschluß einer Rückbildung zum ursprünglichen Verhalten des Stammes B festzustellen. Bei einem anderen Paramaecienstamm, der noch gegen eine Konzentration von 3 : 100 gefestigt worden war, während er ursprünglich stets durch 1 : 100 abgetötet wurde, ging die Widerstandsfähigkeit nach vier Monaten arsenfreier Kultur bei vegetativer Vermehrung allmählich zurück, dagegen war sie bei einem Seitenzweige, in dem es schon nach einem Monat arsenfreier Weiterzucht zur Konjugation kam, bei den aus den Exkonjuganten hervorgegangenen Kulturen mit einem Schlage verschwunden. In diesen Fällen, bei denen also eine langdauernde, sich unter Umständen durch hunderte von Teilungsschritten erhaltende, experimentell erzeugte Veränderung erzielt war, können gleichfalls die Gene nicht beeinflußt worden sein, da eben die Veränderung, langsam bei vegetativer Vermehrung, mit einem Schlag durch Konjugation zum Schwinden gebracht wurde. Es handelt sich also um Dauermodifikationen.

Bei Temperaturversuchen traten innerhalb eines Stammes (α) Individuen auf, die sich durch ihre erheblich geringere Größe und durch ihre Anpassungsfähigkeit an höhere Temperatur vom Ausgangsstamm unterschieden. Diese abweichenden Eigenschaften behielten aus derartigen isolierten Paramaecien gezogene Linien (α_1) auch nach über einem Jahre normaler Kultur unverändert bei, und sie behielten sie auch nach einer Konjugation (ja sogar nach mehreren Konjugationen). Im Gegensatz zu den zuvor erwähnten langdauernden Beeinflussungen durch arsenige Säure, handelt es sich also hier um Veränderungen, die weder im vegetativen Leben, noch im Anschluß an Befruchtungsvorgänge

zurückgebildet werden. In diesem Falle sind wir daher berechtigt, von einer Veränderung der erblichen Anlage, der Gene zu sprechen. Hier handelt es sich somit um eine Mutation.

Von den drei genannten verschiedenen Veränderungsformen bedürfen die Modifikationen keiner besonderen Erklärung, und auch die Mutationen, so ungeklärt die Bedingungen ihrer Entstehung vorläufig auch sind, scheinen sich prinzipiell nicht von den bei vielzelligen Lebewesen beobachteten Mutationserscheinungen zu unterscheiden. Destomehr bedürfen aber die Dauermodifikationen einer eingehenderen Analyse, zumal da es sich ja hierbei offenbar um bei den Protisten (Protozoen, sowohl wie Bakterien, Algen und Pilzen) recht weit verbreitete und häufig irrig gedeutete Veränderungen handelt (vergl. Jollos 1914). Leider konnte diese genauere Prüfung nicht an den oben erwähnten durch arsenige Säure hervorgerufenen Dauermodifikationen ganz durchgeführt werden, da meine jahrelang geführten hierzu besonders geeigneten Münchener *Paramaecium*-Stämme während einer längeren unfreiwilligen Unterbrechung meiner Arbeit bei Kriegsbeginn eingingen und ich späterhin keine für Arsenversuche derart günstigen Linien finden konnte. Dagegen traten im Verlaufe von Versuchen über die Beeinflussung von Wachstum und Teilung durch verschiedene chemische Verbindungen Veränderungen ähnlicher Art auf, die sich eingehender analysieren ließen.

Auf die Einwirkung der verschiedenen Ionen auf Wachstum und Teilung der *Paramaecien* soll hier nicht näher eingegangen werden, zumal da es sich um ein recht schwankendes, von verschiedenen noch unbekannten Faktoren abhängiges Verhalten handelt. Erwähnt sei nur, daß Lithium- und vor allem K-Ionen in der Regel (aber durchaus nicht immer) eine Steigerung, Ca-Verbindungen dagegen eine Herabsetzung der Teilungsfrequenz bedingen¹⁾. Als Beispiel sei Tabelle 1 (s. S. 80) angeführt, die nebeneinander die Teilungsrate des gleichen Stammes *H* von *Paramaecium aurelia* in Bouillon, in Kalziumnitrat- und Kaliumchloridlösung wiedergibt.

Versetzt man die *Paramaecien* aus der Ca-Lösung wieder in die „normale“ Bouillon, so finden wir meist gleich oder doch nach wenigen Tagen wieder die für den betreffenden Stamm unter diesen Bedingungen

¹⁾ Wegen dieser schwankenden Resultate habe ich meine schon seit mehreren Jahren erhaltenen Ergebnisse bisher nicht veröffentlicht. In jüngster Zeit hat J. Speck (Biol. Centralblatt 1919) Versuche über Erhöhung der Teilungsfrequenz von *Paramaecium* durch Lithiumchlorid mitgeteilt, dabei aber gleichfalls ein noch unaufgeklärtes inkonstantes Verhalten der *Paramaecien* gefunden.

normale Teilungsfrequenz. Anders kann dies aber werden, wenn man die *Paramaecien* sehr lange in der Ca-Lösung beläßt. Allerdings sind die Ergebnisse hierbei noch inkonstanter als bei der primären Einwirkung der Ca-Ionen überhaupt. So kann es vorkommen, daß nach Zurückversetzung in die gewöhnliche Nährlösung zunächst eine Steigerung der Teilungsrate über die Norm erfolgt (ein Verhalten, das eine Analogie

Zahl der aus einem isolierten <i>Paramaecium</i> hervorgegangenen Individuen in		März 1916															
Liebig's Fleischextrakt 0,025:100		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16			
Calciumnitrat $\frac{1}{200} n$		4	4	4	2	4	4	2	2	4	2	4	4	2			
Kaliumchlorid $\frac{1}{200} n$		8	4	4	2	4	8	8	4	4	4	4	4	8			

Tabelle 1.

in Veränderungen der Teilungsrate bei Temperaturwechsel findet). In einer Reihe von Versuchen zeigte es sich aber, daß die Teilungsrate auch nach Zurückversetzung in die gewöhnliche Kulturlösung verlangsamt blieb. So besaß die Linie H von *Paramaecium aurelia*, die vom 4. Januar bis zum 6. April 1917 in einer Ca-Lösung gehalten worden war, und die wir von da an als HCa bezeichnen, nach Zurückversetzung in Bouillon folgende Teilungsrate (Tab. 2):

		April 1917															
Datum		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Vermehrungsziffer von Stamm H (ca) (nach 3 Mon. Ca-Einwirkg.)		2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	
Von Stamm H (unbeeinfl.)		4	4	2	4	2	4	2	4	4	2	4	2	4	4	2	

Tabelle 2.

während ein parallel geführter Zweig desselben Stammes, der der Ca-Wirkung nicht ausgesetzt gewesen war, unter den gleichen Bedingungen fast die doppelte Vermehrungsziffer aufwies, wie ein Blick auf Figur 2 lehrt.

Dieser Unterschied blieb bei rein vegetativer Vermehrung auch nach einem, ja selbst nach zwei Monaten bestehen, wie die weitere Tabelle (3) sofort zeigt.

Wir haben also auch hier eine bei Zurückversetzung in die normalen Bedingungen durch viele Teilungen hindurch erhaltende, künstlich erzeugte Veränderung des *Paramaecium*stammes H vor uns, und es fragt sich nun, handelt es sich hierbei um eine Dauermodifikation

oder um eine Mutation? Die Entscheidung mußte auch hier wieder die weitere Beobachtung und vor allem das Verhalten nach einer Konjugation bringen.

Bei diesen Versuchen bestand aber noch eine weitere Prüfungsmöglichkeit, die mir bei meinen alten Arsenversuchen noch nicht zur Verfügung gestanden hatte: das Verhalten nach Parthenogenese. Hatten doch inzwischen die schönen Arbeiten von Woodruff und Erdmann gezeigt, daß es sich bei der Parthenogenese um ein typisches, im Lebenslauf der Paramaecien relativ häufig feststellbares Geschehen handelt, während ich selbst den Nachweis der leichten

Figur 3.

experimentellen Auslösbarkeit der Parthenogenese führen konnte (Jollos 1916).

Die weitere Beobachtung des abgeänderten Stammes (H Ca) bei vegetativer Vermehrung ergab, daß die Verlangsamung der Teilungsrates, wie im April und Mai auch noch im Juni 1917 ziemlich unverändert erhalten blieb. Erst Ende Juni zeigt sich eine Annäherung an das normale Verhalten, das Anfang Juli fast und Mitte September (in der Zwischenzeit wurden keine genauen Prüfungen vorgenommen) völlig wieder erreicht war (vergl. Fig. 3).

In einer Abzweigung dieser Zählkulturen gelang es Ende Mai Konjugation zu erzielen. Zehn Tage darnach¹⁾ wurden von den Nach-

¹⁾ Während der ersten zehn Tage belasse ich die Exkonjuganten in der größeren Flüssigkeitsmenge, in der die Konjugation stattfand, da erfahrungsgemäß während der ersten Tage nach der Konjugation ein ganz variables Verhalten besteht und durch die Versetzung in die Objektträgerkulturen die ohnehin bekanntlich sehr große Mortalität der Konjuganten nur zwecklos stark erhöht wird.

kommen der Exkonjuganten die üblichen Zählkulturen angelegt. Es fand sich nunmehr folgende Teilungsrate (Tab. 4), also wie der Vergleich zeigt, die Norm für unsere Linie.

Zur Prüfung des Einflusses der Parthenogenese endlich wurden von dem veränderten Hauptstamm Kulturen abgezweigt und in ihnen wiederholt Parthenogenese ausgelöst (wie ich es 1916 eingehender beschrieben habe).

Auf Tabelle 5 sind die Zeiten der Parthenogenese durch ein + angezeigt, ebenso auf den vorangegangenen und folgenden Tabellen. (Bei der langen Dauer der Versuchsreihen sind ja naturgemäß auch unter den gewöhnlichen Bedingungen der Zählkulturen wiederholt Parthenogenesen zu beobachten.)

Wir ersehen aus der Tabelle, daß die Parthenogenese wider Erwarten zunächst so gut wie gar keinen Einfluß ausübt: die Teilungs-

		Mai 1917																Juni 1917						
		74	75	76	77	78	79	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
<i>H(a)</i> nach																								
Conjugation		4	4	2	4	4	2	4	2	4	4	4	2	2	4	4	2	4	4	2	4	4	4	2
Controllen <i>H</i>		4	4	2	4	4	4	4	2	4	4	2	2	7	7	4	4	4	2	4	4	2	4	4

Tabelle 4.

rate bleibt nach der ersten und auch nach der zweiten Parthenogenese unverändert herabgesetzt. Auch nach der dritten bleibt sie noch etwas unter der Norm, um erst nach der vierten wieder das für den unbeeinflussten Stamm normale Verhalten aufzuweisen, das, wie wir sahen, schon durch eine einzige Konjugation erzielt wurde. In einem andern Falle bedurfte es dreier Parthenogenesen, in einem dritten (aus dem Jahre 1916) sogar fünf, bis der gleiche Effekt erzielt war wie durch eine einzige Konjugation, nämlich die Rückkehr zur normalen Teilungsfrequenz. Immerhin bringt aber auch die Parthenogenese gegenüber der einfachen vegetativen Vermehrung eine erhebliche Beschleunigung der Rückbildungsvorgänge mit sich¹⁾ (vergl. Tab. 5 und 3, sowie 8).

¹⁾ Da ja bei langer Versuchsdauer, vor allem unter den Bedingungen der Zählkulturen, das Auftreten von Parthenogenese kaum vermeidbar ist (vergl. Jollos 1916), so könnte man den Einwand machen, daß die Rückbildungsvorgänge allein durch die Parthenogenese bedingt wären. Dagegen spricht aber die nicht selten festzustellende Rückbildung weniger tief wurzelnder Veränderungen schon während der einfachen vegetativen Vermehrung, vor Eintritt der ersten Parthenogenese, ferner auch das aus unseren Tabellen (vergl. Tab. 8a) zu ersiehende Verhalten der Zählkulturen veränderter Stämme, bei denen häufig die Rückkehr zur Norm gerade während der einfachen vegetativen Vermehrungsperiode erfolgt, und nicht im Anschluß an eine Parthenogenese.

Wenn wir also von dem nicht erwarteten quantitativen Unterschiede in der Einwirkung von Konjugation und Parthenogenese absehen, so ist festzustellen, daß die geschilderten durch Kalziumlösungen hervorgerufenen Veränderungen bei *Paramaecium aurelia* im Prinzip durchaus den von mir beschriebenen Dauermodifikationen unter Arseneinwirkung entsprechen: hier wie dort haben wir Veränderungen, die auch nach Beseitigung der auslösenden Faktoren lange Zeit, durch dutzende, unter Umständen sogar durch hunderte von Generationen, oder sagen wir besser Teilungsschritten, erhalten bleiben, aber dann bei rein vegetativer Vermehrung schließlich doch schwinden. Hier wie dort läßt sich der Prozeß durch häufigen Wechsel der Außenbedingungen beschleunigen, und endlich: hier wie dort wird die Veränderung durch die Konjugation sofort beseitigt.

		April 1917																		Mai 1917																	
		75	76	77	78	79	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
Controlle H		4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	1	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4		
H (ca)		2	+	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	+	1	4	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1		
Abzweigung von H (ca)			1	2			⊕		2	2	1	2					⊕		2	2	2			⊕		4	+	2	2	2	2	4	2	2	2	4	2

⊕ = künstlich erzielte Parthenogenese

+ = „spontane“ Parthenogenese

Tabelle 5.

Soweit fügen sich also auch die durch Kalziumnitratlösungen bedingten Veränderungen ganz in den alten Rahmen der Dauermodifikation. Ein neues Moment ergab sich aber bei Weiterführung der Versuche: Ein Teil der am 4. Januar 1917 in Kalziumnitrat gebrachten *Paramaecien* — wir bezeichnen ihn als H_{Ca} — wurde in dieser Lösung bis zum 25. November 1917 gelassen. Nach der Zurückversetzung in normale Kulturbedingungen zeigte sich, wie in den früher geschilderten Fällen, eine starke Herabsetzung der Teilungsfrequenz (vergl. Tab. 8, 8a).

Diese Herabsetzung blieb, wie wir sehen, zunächst während des Dezember 1917, Januar und Februar 1918 bei vegetativer Vermehrung unverändert bestehen. Sie erhielt sich auch nach der ersten, zweiten und dritten Parthenogenese — und endlich: sie wurde auch durch eine Konjugation nicht beseitigt. Konjugation wurde im Januar 1918 in einer Abzweigung erzielt. Wir finden danach folgende Vermehrungsziffer (Tab. 6), somit keinerlei Rückbildung zum normalen Verhalten des Stammes H!

Was sagt uns dies Ergebnis? Haben wir es bei diesen fast ein Jahr der Kalziumwirkung ausgesetzt gewesenen Paramaecien nicht mehr mit Dauermodifikationen, sondern mit Mutationen zu tun? Ist ein Übergang von Dauermodifikation zu Mutation erfolgt? Nur die weitere Beobachtung konnte darüber Aufklärung bringen.

Zunächst ist festzustellen, daß dieses Erhaltenbleiben der veränderten Teilungsrate auch nach Konjugation nicht auf den eben be-

	Jan.									Februar 1918																
Controlle H	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21				
	4	2	2	4	4	2	4	4	4	4	2	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2				
H (Ca ₁)	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2				
H (Ca ₁) nach Konjugation am 20.1	2	2	2	1	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2				

Tabelle 6.

schriebenen Fall beschränkt war. Andere Abzweigungen der von uns beschriebenen abgeänderten Linie HCa₁, bei denen Mitte Februar bzw. Anfang März Konjugationen auftraten, verhielten sich ebenso (vergl. Tab. 8a) und eine entsprechende Beobachtung konnte ich bei einer anderen Versuchsserie schon 1916 machen (vergl. Tab. 7).

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß in all diesen Fällen die künstlich erzeugten Veränderungen der Paramaecien auch durch eine Konjugation nicht zum Schwinden

	Mai 1916																															Juni 1916					
Controlle H	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6			
Hx (von 4. I. 15 bis 10. II. 16 in CaCl ₂)	4	2	4	2	4	2	4	2	4	2	4	4	2	4	4	2	4	2	4	2	4	4	2	4	2	2	1*	2	4	4	4	2	4				
Abzweigung von Hx mit Coni.	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1*	2	2	2	2	2	2	1	2	2			
							1																														

Tabelle 7.

gebracht wurden — und dennoch handelt es sich auch hier um keine Veränderung der genotypen Grundlage, um keine Mutation. Die weitere Beobachtung der genannten Stämme ergab nämlich, daß auch hier im Laufe der vegetativen Vermehrung die Rückkehr zur Norm erfolgte, allerdings erst nach langer Zeit: So bei der von Januar bis November 1917 in der Kalziumnitratlösung belassenen als HCa₁ bezeichneten Kultur des Stammes H erst Anfang Juli 1918, bei einer von Oktober 1915 bis 10. April 1916 im Kalziumchlorid gehaltenen Linie erst im Oktober 1916, endlich bei einem von Januar 1917

bis Juni 1918 in Kalziumnitrat gehaltenen Teil (H_3) des Stammes H erst im Dezember 1918!

Bei einer Abzweigung von unserer Kultur $H\text{Ca}_1$, d. h. des vom Januar bis November 1917 der Kalziumwirkung ausgesetzt gewesenen Stammes H,

Nov. 1917

Dezember 1917

	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Controlle H	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	
H (Ca ₁)	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	

Januar 1918

Febr.

Fortsetzung	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3
H	4	2	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	
H (Ca ₁)	2	2	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	
H (Ca ₁) mit Parth.																																		
" mit Conj.																																		

Februar 1918

März 1918

Fortsetzung	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	1	2	3	4	5	6	7	8	9
H	4	2	4	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	
H (Ca ₁)	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	
H (Ca ₁) mit Parth.																																		
" mit Conj.																																		

März 1918

April 1918

Fortsetzung	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
H	1	2	2	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	
H (Ca ₁)	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	
H (Ca ₁) mit Parth.																																		
" mit Conj.																																		

Vom 13. April bis 20. Mai werden die Stämme als Massenkulturen weitergeführt, am 20. Mai nach Auslösung von Parthenogenese in H wie H Ca₁ wieder Objektträger-Zählkulturen.

Mai 1918

Juni 1918

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
H	4	4	4	2	4	4	4	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	
H (Ca ₁)	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	4	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
H (Ca ₁) mit Parth.																																		
" mit Conj.																																		

Juni 1918

Juli 1918

Fortsetzung	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
H	2	4	4	2	4	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2	4	4	2
H (Ca ₁)	2	2	4	2	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2	2	4	2

+ = experimentell ausgelöste Parthenogenese

Tabelle 8.

gelaug es ferner Anfang und Mitte März, also rasch hintereinander, zwei Konjugationen auszulösen, mit dem Erfolge, daß alsdann unmittelbar nach der zweiten Konjugation, also im März, die Rückkehr zur Norm eingetreten war, während bei vegetativer Vermehrung erst Anfang Juli das gleiche Ergebnis zustande kam. Und ebenso konnte in einer

anderen Abzweigung durch Häufung von sieben Parthenogenesen die Rückbildung gleichfalls schon im März erzwungen werden. Ganz wie bei den arsenfesten Dauermodifikationen wurde endlich auch durch wiederholten Wechsel der Kulturbedingungen — zeitweise Kultur in KCl sowie Ringerscher Lösung (in Verdünnung 1:20), Kultur bei 30° — eine erhebliche Beschleunigung der Rückbildung bewirkt. Auf Tabelle 8 ist dies verschiedene Verhalten bei vegetativer Vermehrung, abgeänderten

Teilungsrate innerhalb 24 Stunden.

Vom 13. April bis 20. Mai werden die Stämme als Massenkulturen weitergeführt, dann (nach Auslösung von Parthenogenese in H wie H Ca₁), wieder Objektträger-Zählkulturen.

— H Ca₁.
 - - - H.
 ○○○○○○ H Ca₁ mit Parthenogenese.
 H Ca₁ mit Konjugation.
 ×××××× H Ca mit Konjugation.
 ▲—▲— H Ca₁ mit Milieuwechsel.

+ } = Parthenogenese.
 ++ = Konjugation.

Tabelle 8a.

Kulturbedingungen, Parthenogenese und Konjugation für einen der Hauptversuche vollständig zusammengestellt, auf Fig. 8a eine zusammenfassende graphische Darstellung der wesentlichsten Daten dieser Serie gegeben.

All diese Beobachtungen zeigen uns zur Genüge, daß es auch bei den der ersten Konjugation trotztenden Veränderungen sich nicht um eine Beeinflussung der Gene, nicht um eine Mutation, sondern ebenso wie bei den von uns zuvor geschilderten Umbildungen nur um Dauermodifikationen handeln kann.

Nach den Versuchen mit den arsenfesten Paramaecien und ebenso nach unseren ersten Beobachtungen an den durch Kalziumwirkung erzielten Umstimmungen konnte es so erscheinen, als wenn alle derartigen Veränderungen, alle Dauermodifikationen, eine feste Schranke an der Konjugation fänden, die als ein Jungbrunnen alles dem Körper der Protisten Aufgezwungene mit einem Schlage beseitigte. Die nunmehr vorliegenden Erfahrungen lehren, daß dem nicht so zu sein braucht, Wohl zeigen auch sie, daß im Zusammenhange mit der Befruchtung tiefgreifende Umwandlungen im Stoffwechsel und inneren Bau der Infusorien stattfinden müssen, Umwandlungen, von denen uns unsere allein mit morphologischen Methoden arbeitenden Forschungen kaum eine schwache Vorstellung geben können — aber bei alledem handelt es sich zwar um die offenbar tiefgreifendsten Prozesse im Leben der Infusorien, aber im Hinblick auf die Dauermodifikationen doch nur um quantitative Unterschiede gegenüber den Vorgängen auch des vegetativen Lebens. Denn fassen wir alle unsere bisherigen Erfahrungen über die Rückbildung aufgezwungener Veränderungen zusammen, so finden wir:

Die meisten scheinbaren Umwandlungen der Reaktionsnorm der Protisten sind durch keinerlei tiefergehende Veränderungen der lebenden Substanz bedingt — sie schwinden daher sogleich oder doch sehr bald nach Fortfall der einwirkenden äußeren Faktoren.

Haben die modifizierenden äußeren Bedingungen intensiver einwirken können, so finden wir auch nach ihrer Beseitigung eine längere Nachwirkung. Zur Wiederherstellung der Reaktionsnorm genügen nicht mehr die während weniger Teilungen ablaufenden Umsätze, sondern es bedarf dazu entweder längerer Zeit (und damit also auch zahlreicher Teilungsschritte), oder aber, es müssen in kürzerer Zeit die Reaktionsvorgänge innerhalb des Infusors auf irgend eine Weise gesteigert werden. Dazu standen uns als Mittel zur Verfügung: 1. häufiger schroffer Wechsel der Temperatur und sonstigen Außenbedingungen, ein Verfahren, das sowohl für sich allein unmittelbar wirksam ist, weiterhin aber auch mittelbar, durch die damit häufig bewirkte Auslösung unseres zweiten, stärkeren Hilfsmittels. Dieses zweite Mittel ist die Parthenogenesis, das dritte, stärkste, die Konjugation.

Die Beobachtungen lehrten uns ferner, daß eine gewisse, wenn auch nicht mathematisch streng festzulegende Relation zwischen den Wirkungen der genannten Faktoren im Hinblick auf die geprüften Dauermodifikationen besteht. So erwies sich beispielsweise für die Rückbildung der durch Kalziumeinwirkung entstandenen Dauermodifikationen

eine Parthenogenese im allgemeinen etwa ebenso wirksam wie 30—40 Teilungen (resp. wie die im vegetativen Leben während eines von 30—40 Teilungen beanspruchten Zeitraums erfolgenden Umsätze); eine Konjugation wiederum übte dieselbe Wirkung aus wie 3—6 Parthenogenesen (ein, wie wir erwähnten, nicht erwartetes und physiologisch an sich hochinteressantes Ergebnis, das uns wichtige, noch nicht bekannte, im Zusammenhange mit der Befruchtung stehende Zellvorgänge ahnen läßt). Aus der Aufstellung einer derartigen Relation zwischen den genannten Faktoren folgt auch ohne weiteres, daß Fälle tiefgreifender Umstimmungen der Infusorien möglich sind, denen gegenüber zwar unser stärkstes Rückbildungsmittel, die Konjugation, versagt, nicht aber eine Häufung der anderen Faktoren. Denn wenn, wie in unserm oben gewählten Beispiele, die Wirkung einer Konjugation auf eine Dauermodifikation gleichzusetzen ist der Wirkung von drei Parthenogenesen oder von etwa 100 Teilungen, so ist es begreiflich, wenn eine der Konjugation trotzende Umwandlung etwa nach 6 Parthenogenesen oder 200 Teilungen schwindet. „Stets kommt es eben“, wie wir schon 1913 formulierten, „nur darauf an, die dem Körper nur äußerlich ohne Beeinflussung seiner erblichen Anlagen aufgezwungene Veränderung durch Auslösung tiefgreifender Allgemeinreaktionen der Organismen wieder abzuschütteln“.

Nun könnte man aber die Frage aufwerfen: Sind wir überhaupt noch berechtigt in diesen Fällen von Dauermodifikationen, von einer „Nichtbeeinflussung der erblichen Anlagen“ zu sprechen? Sind wir noch berechtigt, den scharfen prinzipiellen Unterschied zwischen Dauermodifikation und Mutation zu machen, nachdem auch der Befruchtungsvorgang seinen Charakter als absolutes Kriterium bei unserer Beurteilung verloren hat? Ist diese Unterscheidung nicht nur eine Folge theoretischer Voreingenommenheit, während in Wirklichkeit ebenso wie zwischen den einfachsten Nachwirkungen und den extremsten Dauermodifikationen unserer Versuche, so auch zwischen den Dauermodifikationen und echten Mutationen nur quantitative und keinerlei prinzipielle Unterschiede bestehen? So verführerisch eine solche Anschauung manchem auch klingen mag, wir halten sie dennoch für irrig: Einmal zeigten uns die Erfahrungen mit unserer eingangs erwähnten bei Temperaturversuchen aufgetretenen Mutante, daß deren Veränderungen während über 14 Monaten d. h. ihrer ganzen Lebensdauer, und bei einem Teil der Prüfungen, der Wärmeresistenz, durch drei Konjugationen hindurch absolut unverändert erhalten blieben. Sodann aber lehrt uns doch wohl gerade das Verhalten der Dauermodifikationen, ihre Rückkehr

zur Reaktionsnorm schon bei vegetativer Vermehrung und noch schneller bei Parthenogenese und Konjugation, daß es auch bei den Protisten etwas geben muß, das „dem Getriebe der vegetativen Lebensprozesse bis zu einem gewissen Grade entzogen ist“. Es kann sich also bei den Dauermodifikationen nur um „den Protisten nur äußerlich aufgezwungene Veränderungen handeln, die ihre potentiellen Fähigkeiten überhaupt nicht veränderten, sie zwar einige Zeit nicht zur Geltung kommen ließen, aber schließlich doch von ihnen überwunden wurden“ (Jollos 1914) — mögen wir darin nun die Wirkung gesonderter, spezieller Erbanlagen oder den Einfluß des unveränderten Ganzen auf eine abgeänderte Komponente erblicken.

Für den, der auch unserer *Paramecium* mutante skeptisch gegenübersteht und in ihr — so unwahrscheinlich es uns nach ihrem erwähnten Verhalten auch erscheint — nur einen quantitativen Unterschied gegenüber den Arsen- und Kalziumdauermodifikationen erblicken will, dürfte es also vorerst überhaupt keine Mutationen bei Protisten geben, und damit auch keine Analogie mit dem Verhalten der vielzelligen Organismen, deren „echte“ Mutationen eben nicht zurückgehen, eben auf einer Änderung der Erbanlage beruhen.

Und gerade die Schlüsse, die sich weiterhin aus den in dieser Abhandlung mitgeteilten Experimenten ziehen lassen, zwingen noch unter ganz anderen Gesichtspunkten zu einer strengen Scheidung unserer Dauermodifikationen von den Mutationen der Metazoen und Pflanzen.

Denn noch in anderer Hinsicht erscheinen die mitgeteilten Beobachtungen über das Verhalten der experimentellen Veränderung der Teilungsrate bei *Paramecium aurelia* von Interesse: die besonderen bei den Infusorien vorliegenden Strukturverhältnisse und die Möglichkeit nebeneinander an Individuen der gleichen genotypen Beschaffenheit die Wirkung von vegetativer Vermehrung, Parthenogenese und Konjugation zu prüfen, erlauben uns auch der Frage näher zu treten, auf welcher Art Veränderungen die erzielte Umstimmung zurückzuführen ist, wo wir die primären Bedingungen der veränderten Reaktionsnorm zu suchen haben.

Wir unterscheiden bei einem *Paramecium* summarisch drei Bestandteile: 1. den Plasmaleib mit all seinen äußeren und inneren Differenzierungen, 2. den Makronucleus, 3. den Mikronucleus (resp. die Mikronuclei).

Bei der vegetativen Vermehrung erfolgt eine einfache, nach unseren Kenntnissen äquale Teilung, sowohl von Makro- wie Mikronucleus, wie

auch des Plasmakörpers. Bei der Parthenogenese wird der alte Macronucleus beseitigt und dann ein neuer Makronucleus vom Mikronucleus aus gebildet. Der Mikronucleus teilt sich dabei wiederholt mitotisch, macht aber offenbar keine Reduktionsteilung durch. Wir haben hierbei also keinen Anlaß, seine weitergehende Veränderung anzunehmen. Bei der Konjugation endlich wird einmal, wie bei der Parthenogenese, der alte Makronucleus ausgeschaltet und ein neuer gebildet, darüber hinaus aber kommt es auch zur Reduktion des Mikronucleus und seiner Neuentstehung aus verschmelzenden Mikronucleushälften der beiden Konjuganten.

Fragen wir uns nun, ob die durch Kalziumeinwirkung entstandenen Dauermodifikationen durch Veränderung von Protoplasma, Makronucleus oder Mikronucleus primär bedingt sind, so ist festzustellen:

Am Makronucleus kann es nicht liegen, denn sowohl bei Parthenogenese wie bei Konjugation wird er gänzlich ausgeschaltet und durch einen neuen ersetzt, ohne daß die Dauermodifikation, wie wir gesehen haben, geschwunden wäre.

Und ebenso kann unsere Dauermodifikation nicht auf einer Veränderung des Mikronucleus beruhen. Mit einer solchen wäre zwar ihr Bestehenbleiben nach Parthenogenese ohne weiteres vereinbar, dagegen müßten wir erwarten, daß sie bei der Konjugation schwinden kann und andererseits bei vegetativer Vermehrung bestehen bleibt — also gerade das Gegenteil von dem tatsächlich beobachteten Verhalten.

Somit bleibt als einzig möglicher primärer Sitz der beobachteten Veränderungen das Protoplasma. Damit stimmt es durchaus überein, daß die Umwandlungen im Laufe rein vegetativer Vermehrung allmählich wieder abklingen, daß sie, sowohl nach Parthenogenese, wie nach Konjugation bestehen bleiben können, aber durch beide genannten Prozesse beschleunigt werden, — wirken diese Vorgänge auf das Plasma doch eben nur indirekt, wenn auch höchst intensiv ein.

In unserem Falle scheint es mir somit bewiesen, daß Umwandlungen, die sich viele Monate, durch dutzende oder hunderte von Teilungsschritten, durch mehrere Parthenogenesen, ja selbst durch eine Konjugation hindurch erhalten können (also auch im strengsten vererbungswissenschaftlichen Sinne von einer Generation auf die andere übergehen) auf Veränderungen des Protoplasmas beruhen. Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß nicht auch Makronucleus und Mikronucleus mit be-

einflußt werden, halten wir doch eine derartig schroffe Lokalisationsanschauung bei den intimen wechselseitigen Beeinflussungen der einzelnen Bestandteile der Zelle nicht für gerechtfertigt. Aber worauf es uns ankommt, und was durch die mitgeteilten Befunde bewiesen wird, ist: das unveränderte Erhaltenbleiben einer künstlich erzeugten Umstimmung unserer *Paramaecien* nach Ausschaltung der umstimmenden Faktoren, nach Neubildung von Makronucleus wie Mikronucleus, also unter Bedingungen, bei denen ausschließlich Veränderungen des Protoplasmas wirksam sein können.

Diese Befunde erhalten eine willkommene Ergänzung durch Versuche anderer Art, die Prowazek in einer nachgelassenen kleinen Abhandlung mitteilt, ohne daß damals die theoretische Tragweite der Befunde erkannt war. Prowazek berichtet über die Festigung von *Colpidium*stämmen gegenüber Saponin. Er fand dabei, daß in manchen Fällen eine Festigung zu erzielen war, die lange Zeit auch bei Weiterführung unter normalen Bedingungen erhalten bleiben konnte, dann aber meist allmählich wieder abklang. Er erwähnt ferner, daß die Saponinfestigkeit eines seiner abgeänderten Stämme auch nach einer Konjugation erhalten blieb. Ich selbst habe entsprechende Versuche bei *Paramaecium* sowie bei *Colpidium* im Jahre 1917 durchgeführt und bin bei *Colpidium* zu dem gleichen Resultat gekommen (die *Paramaecien* konnte ich nicht zu einer erheblichen Saponinfestigkeit bringen), doch ist auch bei meinen *Colpidien*kulturen die Saponinfestigkeit stets nach längerer oder kürzerer Zeit völlig geschwunden. Das Saponin wird nun aber als spezifisches Protoplasmagift betrachtet. Wir haben also hier eine von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehende, auf pharmakologisch-physiologischen Erfahrungen beruhende Übereinstimmung mit dem auf Grund unserer Kalziumversuche zuvor gezogenen Schluß, daß die dort beobachteten Dauermodifikationen ausschließlich oder doch in erster Linie durch Veränderungen des Protoplasmas bedingt sind.

Unsere Feststellungen besagen aber nun nicht etwa, daß jetzt alle Dauermodifikationen auf plasmatische Veränderungen zurückgeführt werden müssen. Schon für unsere arsenfesten *Paramaecien*stämmen (und ebenso z. B. für die entsprechenden arznei- oder serumfesten *Trypanosomen*) ist dies noch keineswegs entschieden, wenn auch manches dafür spricht. Und weiterhin gibt es sicherlich Fälle — auf die ich auch schon in meiner 1914 in dieser Zeitschrift gegebenen Übersicht hingewiesen habe — bei denen die Dauermodifikationen gerade auf Ver-

änderungen von Bestandteilen des Kernes oder vom Kern aus gebildeter Strukturen beruht. In derartigen Fällen muß natürlich die Umstimmung nach einem Befruchtungsvorgang mit einem Schlage beseitigt werden, so daß damit hier ohne weiteres ein prinzipieller Unterschied gegenüber den Mutationen gegeben ist.

Dauermodifikationen wie die durch Kalziumlösungen erzeugten aber — und damit kommen wir noch einmal auf unsere früheren Ausführungen zurück — sind eben auch durch ihre protoplasmatische Bedingtheit von den nach allen unseren bisherigen Kenntnissen im wesentlichen auf Kernveränderungen beruhenden echten Mutationen der Metazoen, Pflanzen und, wie wir glauben, auch der Protisten im Prinzip geschieden. Denn nach wie vor sind wir auf Grund der vorliegenden Befunde der Ansicht, daß die Vererbungsvorgänge bei Protisten und „höheren“ Lebewesen bei richtigem Vergleich prinzipiell vollständig übereinstimmen. „Hier wie dort sind — wenn wir von den Kombinationen absehen — Modifikationen und Mutationen zu unterscheiden, Veränderungen, die sich bei den beiden Organismengruppen völlig übereinstimmend verhalten. Was die Mikroorganismen aber daneben auszeichnet, sind die Dauermodifikationen, Modifikationen besonderer Art, deren weite Verbreitung aus den Besonderheiten der Vermehrung der niederen Lebewesen unschwer zu verstehen ist.“ Wie die hier mitgeteilten Beobachtungen lehren, können eben vor allem auch Umstimmungen des Protoplasmas sich lange Zeit, durch eine große Zahl von Teilungen und auch über die generativen Vorgänge hinweg wirksam erhalten, also in diesem Sinne „erbliche“ Veränderungen bedingen.

Bau und Vermehrung der Protisten bringen es mit sich, daß bei ihnen derartige plasmatische Veränderungen häufiger und auffälliger in Erscheinung treten als bei Metazoen und Pflanzen; fehlen dürften sie aber auch bei diesen nicht. Schon besitzen wir z. B. in den Untersuchungen von Correns (1908, 1909) über die albomaculata Sippe von *Mirabilis Jalapa* ein schönes Beispiel plasmatisch bedingter erblicher Veränderung, schon sind in manchen Ergebnissen von Woltereck an Daphniden deutliche Übereinstimmungen mit den Dauermodifikationen der Protisten gegeben. Und es ist daher wohl auch die Annahme berechtigt, daß bei weiterer daraufhin gerichteter Forschung sich auch bei den für solche Feststellungen zunächst weniger günstigen „höheren“ Lebewesen noch in so manchem Fall die Bedeutung des Protoplasma für die Übertragung „erblicher“, dann aber nicht „mendelnder“ Charaktere wird nachweisen lassen. —

Durch unsere Ergebnisse bei den Dauermodifikationen von *Paramaecium* dürfte, scheint mir, auch eine Deutung für Untersuchungen von Jennings und seinen Schülern gefunden sein, die während der letzten Jahre veröffentlicht worden sind, mir aber infolge der Kriegsmaßnahmen erst unlängst, nach Abschluß meiner Arbeit, zugänglich wurden. Bekanntlich hat Jennings auf Grund seiner schönen Beobachtungen an *Paramaecium* mit als erster die Lehren Johannsens von der Ohnmacht der Selektion innerhalb von reinen Linien bestätigen können, hat als erster auf die Unveränderlichkeit reiner Linien bei asexueller Fortpflanzung hingewiesen. Um so mehr muß es daher Beachtung finden, daß gerade Jennings 1916 in einer mit allen Hilfsmitteln der exakten Erbforschung durchgeführten Untersuchung an *Diffugia corona*, einem schalenbildenden Rhizopoden, zu dem entgegengesetzten Ergebnis gekommen ist. Durch planmäßige, längere Zeit hindurch fortgeführte Selektion bestimmter Schalenmerkmale gelang es ihm, eine, wie er glaubt, erbliche Veränderung der Eigenschaften des benutzten „Klones“, eine Aufspaltung der Individuallinie in mehrere erblich verschiedene Linien bei asexueller Vermehrung zu erzielen. Zu dem gleichen Ergebnis kamen auch mehrere seiner Schüler teils ebenfalls bei schalenbildenden Rhizopoden (Root 1918), teils bei Infusorien (Stocking 1915, Middleton 1915).

Die Methode ist bei all diesen Arbeiten im Prinzip die gleiche: es wurden bei vegetativer Vermehrung auftretende geringfügige Schwankungen irgend eines als vererbbar erkannten Merkmals längere Zeit hindurch einer entgegengesetzt gerichteten Selektion unterworfen, also z. B. immer die Individuen, die sich jeweils am schnellsten und am langsamsten teilten, oder deren Schale die meisten oder die wenigsten Stacheln aufwies, zur isolierten Weiterzucht verwandt. Nach einiger Zeit wurde dann geprüft, ob auch nach Aufhören einer Selektion konstante Unterschiede zwischen den in entgegengesetzter Richtung gezüchteten Zweigen derselben Individuallinie bestehen bleiben. Wie schon gesagt, kommen dabei Jennings wie seine Schüler zu einem positiven Resultate.

Auf die Einzelheiten der variationsstatistischen Untersuchungen einzugehen erübrigt sich für uns. Daß sie bei einem Forscher wie Jennings musterhaft durchgeführt sind, versteht sich von selbst. — Und dennoch können wir uns seiner Ansicht, daß eine Aufspaltung der Individuallinie, daß streng erbliche (im Sinne der modernen Vererbungslehre) Veränderungen bei seinen Selektionsversuchen erzielt worden

wären, nicht anschließen: Wir können dabei ganz davon absehen, daß die Kulturbedingungen für *Diffugia* bei weitem nicht so konstant gestaltet werden konnten, wie es die — auch noch keineswegs idealen! — üblichen Methoden etwa für *Paramaecium* ermöglichen. Wir brauchten hier auch noch nicht darauf hinzuweisen, daß durch die besonderen Strukturverhältnisse der Thekamöben, das Vorhandensein eines meiner Ansicht nach zwar nicht mit den generativen Vorgängen, wohl aber gerade mit der Schalenbildung in engster Beziehung stehenden und bei der Vermehrung anscheinend keineswegs streng äqual verteilt werdenden „Chromidium“, ganz ungeklärte Bedingungen geboten sind: Für uns ist zunächst viel wichtiger, daß Jennings seine „Vererbungs“experimente nicht dem Kriterium der Kopulation unterwerfen konnte, und daß er auch die Prüfung des Verhaltens der Veränderungen bei einfacher vegetativer Vermehrung viel zu kurze Zeit, so weit ich sehen kann nirgends auch nur durch zwanzig Teilungsschritte nach Aufhören der Selektion verfolgt hat. Was aber will das Erhaltenbleiben von Unterschieden durch 11 Teilungen für eine erbliche Abänderung besagen, nachdem wir uns davon überzeugen konnten, daß Veränderungen durch Dutzende, ja hunderte von Teilungen bestehen können und doch „nur“ Dauermodifikationen darstellen! Und gerade für die Jennings'schen *Diffugia*-umzüchtungen erscheint uns eine entsprechende Anschauung um so mehr gerechtfertigt, wenn wir von ihm selbst hören, daß schon während dieser wenigen 11 Teilungen ohne Selektion die durch vorangegangene langdauernde, entgegengesetzt gerichtete Züchtung hervorgetretenen Unterschiede sich wieder etwas verwischen!

Ganz ähnlich dürften die Verhältnisse bei den anderen Untersuchungen der Jennings'schen Schule liegen. So weit mir die Resultate bekannt sind, hat nur Middleton ein einziges Mal das Erhaltenbleiben seiner durch selektive Züchtung innerhalb einer Individuallinie bei asexueller Vermehrung erhaltenen Unterschiede auch nach einer Konjugation wiedergefunden — aber auch in diesem Falle sind die Kulturen nur noch ganz kurze Zeit nach der Konjugation verfolgt worden, so daß auch dieses Resultat in keinerlei Widerspruch mit den von uns mitgeteilten Beobachtungen an Dauermodifikationen steht.

In den bisherigen Ergebnissen von Jennings und seinen Schülern können wir somit keine Erschütterung der alten Lehre von der Konstanz der reinen Linie, von der Ohnmacht der Selektion innerhalb reiner Linien erblicken. Wir sehen darin vielmehr nur weitere Beweise für die große Bedeutung der Dauermodifikationen im Reiche der Protisten,

weitere Belege für die von uns erwiesene wichtige Rolle plasmatischer (oder anderer, keine „Erbanlagen“ darstellender) Elemente bei der Übertragung und dem langen Erhaltenbleiben so mancher Protistenveränderung. Endlich sehen wir aber in all diesen Beobachtungen auch einen weiteren Hinweis darauf, daß wir gerade auch bei den Protisten den Begriff der Erbanlage nicht zu eng fassen dürfen: Vererbt, im strengsten Sinne unserer neueren Auffassungen, wird nicht eine bestimmte Teilungsrate, sondern eine bestimmte Reaktionsnorm der Teilungsfaktoren, nicht eine bestimmte Anzahl von Stacheln oder Zähnchen, sondern ein Plasma mit Chromidium, das innerhalb recht weiter Grenzen Stacheln oder Zähnchen bilden kann. Ob und wie sich aber diese Potenzen realisieren, hängt von vielen und bisher noch wenig analysierten Außenfaktoren ab, die nicht nur einen momentanen, sondern auch einen lange nachwirkenden Einfluß ausüben können, direkt oder manchmal indirekt, wie vielleicht bei der Schalenbildung von *Diffugia*, durch eine Veränderung der mechanischen Verteilung spezieller Strukturelemente. —

Endlich finden durch die hier mitgeteilten Untersuchungen auch einige im Anschluß an die Ergebnisse von Jennings (1913) über das Verhalten der Exkonjuganten von *Paramecium* aufgeworfene Fragen (Jollos 1913a) wenigstens zum Teil eine Klärung. Jennings hatte gefunden, daß die Nachkommen der beiden Exkonjuganten eines Konjugationspaares in verschiedenster Hinsicht eine so große Übereinstimmung aufwiesen, daß sie sich nur durch die Wirkung der Konjugation erklären ließ; denn es zeigten weder zufällig herausgegriffene *Paramecien* der verwandten Kulturen, noch vor allem Nachkommen von „split-pairs“, d. h. der beiden Paarlinge bei einer Konjugation, die vor eingetretener Befruchtung gewaltsam getrennt worden waren, eine entsprechende Übereinstimmung. Dieses Ergebnis läßt sich nun ohne weiteres verstehen und mit unseren allgemeinen Vorstellungen von Vererbung und zytologischen Vorgängen vereinbaren, wenn die letzte Teilung der Mikronuclei bei der Konjugation, die in stationären und Wanderkern eine Äquationsteilung darstellt, „denn dann, aber auch nur dann wäre eine durch die Konjugation herbeigeführte Übereinstimmung der beiden Paarlinge erklärt“ — vorausgesetzt natürlich, daß die erbliche Übertragung an die Kerne geknüpft ist: „Nennen wir den stationären Kern des einen Konjuganten a, den Wanderkern aI, und entsprechend die Kerne des anderen b und bI, so wäre demgemäß $a = aI$ und $b = bI$, nach vollzogener Befruchtung daher auch immer $a + bI = b + aI$ (Jollos 1913a — auch im weiteren gebe ich die damalige Formulierung mit geringfügigen Änderungen wieder).

Soweit lägen die Verhältnisse recht einfach. Eine Schwierigkeit entsteht erst dadurch, daß nach anderweitigen Untersuchungen von Jennings sowie von mir selbst auch nach der Konjugation die Paarlinge resp. ihre Abkömmlinge zum mindesten gelegentlich verschiedene „erbliche“ Anlagen besitzen.

Um diese sich anscheinend widersprechenden Tatsachenkomplexe unter sich und mit den zytologischen Feststellungen zu vereinbaren, gibt es — abgesehen von der recht unwahrscheinlichen Annahme, daß die letzte Teilung der Mikronuclei nicht immer eine Äquationsteilung darstelle — wohl nur zwei Möglichkeiten:

1. Manche der geprüften „erblichen Anlagen“ — speziell auch die Teilungsrate — sind nicht (oder nicht nur) an die Übertragung der Kerne gebunden, sondern an das Plasma, bzw. auch an das Plasma. Es könnte also die letzte Kernteilung inäqual und die Übereinstimmung der Exkonjuganten von Jennings durch das Plasma bedingt sein (oder umgekehrt die letzte Kernteilung ist „äqual“ — eine auf Grund der bei Ziliaten vorliegenden zytologischen Erfahrungen wahrscheinlichere Annahme — und die gelegentlich beobachteten „dauernden“ Unterschiede von Exkonjuganten einer Paarung beruhen auf Verschiedenheiten des Plasma).

oder

2. Die gelegentlich beobachtete erbliche Verschiedenheit der Exkonjuganten beruht nicht auf verschiedener Verteilung der Erbanlagen, sondern auf ihrer nachträglichen Veränderung, also auf „Mutation“.

Die 1913 in Aussicht gestellte experimentelle Prüfung dieser Möglichkeiten liegt nunmehr wenigstens zum Teil vor: Durch die hier mitgeteilten Befunde ist jetzt dargetan, daß in der Tat manche anscheinend erblichen Anlagen und auch gerade die viel geprüfte Teilungsrate von plasmatischen Faktoren bedingt, bzw. mit bedingt sein kann.

Zur Erklärung der erwähnten sich widersprechenden Beobachtungen von Jennings und anderen würde also die erste Möglichkeit genügen, und unter allen Umständen muß sie bei allen derartigen Feststellungen berücksichtigt werden. Natürlich ist aber damit auch die zweite Möglichkeit, die Annahme von Mutationen im Anschluß an eine Konjugation, keineswegs ausgeschaltet. Es sei vielmehr schon jetzt darauf hingewiesen, daß manche Erfahrungen bei meinen Paramaecien gerade sehr für das Vorhandensein einer besonders „sensiblen Periode“ im unmittelbaren Anschluß an die Konjugation sprechen — Erfahrungen und Experimente, über die ich bald im einzelnen berichten zu können hoffe.

Literatur.

- Calkins, G. N., 1902, The life cycle of *Paramecium caudatum*. Arch. f. Entw.-mech. Bd. 15.
- Correns, C., 1908, Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica Pilulifera* und *Lunaria Annu*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 1.
- , 1909, Zur Kenntnis der Rolle von Kern und Plasma bei der Vererbung. Ebenda. Bd. 2.
- Jennings, H. S., 1908, Heredity, variation and evolution in Protozoa II. Heredity and variation in size and form in *Paramecium* with studies of growth, environmental action and selection. Proc. Americ. Philos. Soc. vol. 47.
- , 1913, The effect of conjugation in *Paramecium*. Journ. exper. Zoology. vol. 14.
- , 1916, Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia Corona*. Genetics. vol. 1.
- Jollos, V., 1913, Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Centralbl. Bd. 33.
- , 1913a, Über die Bedeutung der Konjugation bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 30.
- , 1914, Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. Bd. 12.
- , 1916, Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl. Bd. 36.
- Middleton, A. B., 1915, Heritable variations and the result of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata*. Journ. exper. Zoology. vol. 19.
- Prowazek, S. v., (1916), Zur Morphologie und Biologie von *Colpidium colpoda*. Arch. f. Protistenk. Bd. 36.
- Root, F. M., 1918, Inheritance in the asexual reproduction of *Centropyxis aculeata*. Genetics. vol. 3.
- Stocking, R., 1915, Variations and inheritance of abnormalities occurring after conjugation in *Paramecium caudatum*. Journ. exper. Zoology. vol. 19.
- Woltereck, R., 1908, Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. Dtsch. Zool. Ges.
- , 1909, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Ebenda.
- Woodruff, L. L. and Rh. Erdmann, 1914, A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramecium*. Journ. exper. Zoology. vol. 17.