Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über *Polyangium parasiticum* n. sp., eine submerse, parasitische Myxobacteriacee.

Von
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 10 Textfiguren.)

Allgemeiner Teil.

Die Myxobacteriaceen stellen eine morphologisch und biologisch gut abgegrenzte Gruppe niederer Organismen dar. Ihr Charakteristikum ist das Zusammentreten von geißellosen, bakterienartigen Zellen zu aktiv beweglichen Schwärmen, die eine große Ähnlichkeit mit den Plasmodien der Myxomyceten zeigen, weshalb man sie auch Pseudoplasmodien genannt hat, und das Auftreten von Cysten, die am Ende der Vegetationsperiode durch Kontraktion des Pseudoplasmodium und Ausscheidung einer Wand, die das Ganze umgibt, gebildet werden. Die höher entwickelten Formen bringen es dabei zu komplizierten, an die Sporenbehälter der Myxomyceten erinnernden Bildungen, zu sog. Cystophoren, die sich in einen Stiel und die von diesem getragenen eigentlichen Cysten gliedern. Der Stiel dient hier denselben Funktionen wie bei den Myxomyceten, nämlich der Emporhebung der Fortpflanzungsorgane über das Substrat.

Die einzelnen Myxobakterienzellen sind untereinander nur durch toten Schleim verbunden und es ist deshalb eigentümlich zu sehen, wie die gesamte Stäbchenmasse sich im Schwarm wie ein einheitlicher Organismus verhält und regelmäßige Bildungen wie etwa die Cysto-

phore von *Chondromyces* hervorbringt. Über die Reizvorgänge, die ablaufen, ist so gut wie nichts bekannt. Sicher ist nur, daß sowohl die Bewegungen im Pseudoplasmodium wie die bei der Cystenbildung durch Bewegungen der einzelnen Bakterienzellen zustande kommen. Es handelt sich dabei um ein langsames Kriechen in der Längsachse des Stäbchens; manchmal erfolgt eine Umkehrung der Bewegungsrichtung. Der Mechanismus des Vorganges ist nicht aufgeklärt; Geißeln und Pseudopodien sind sicher nicht vorhanden. Vermutlich spielt die Ausscheidung des Schleimes, der jede Zelle umgibt und der zu den zusammenhängenden Schleimmassen der Pseudoplasmodien zusammenfließt, eine Rolle. Von der Oscillatorienbewegung unterscheidet sich die Bewegung der Myxobakterienstäbchen dadurch, daß keine Rotation um die Längsachse stattfindet.

Über die Cytologie hat niemand eingehend gearbeitet. Ein Kern konnte nicht festgestellt werden, was jedoch nicht viel beweist. Ich selbst habe mich dafür nur soweit interessiert, als notwendig war, um einen Vergleich mit dem Cyanophyceen-Protoplasten durchzuführen. Das Ergebnis ist, daß keine Ähnlichkeit zwischen Myxobakterien und Blaualgen besteht und kein Grund vorliegt, die beiden Gruppen in irgendwelche Beziehungen miteinander zu bringen.

Was die systematische Stellung der Myxobakterien anlangt, so läßt sich vorläufig noch nichts Sicheres aussagen. Man stellt sie wegen der Gestalt und Größe der Zellen und der Unkenntnis ihres Inhaltes, wegen der Vermehrung durch bloße Zweiteilung und der heterotrophen Lebensweise üblicherweise zu den Bakterien.

So wenig man über diese Organismen weiß, so interessant sind sie durch eine ganze Reihe von Eigenschaften. So ist die Imitation der Myxomycetenorganisation sehr eigentümlich. Die Plasmodien und Pseudoplasmodien verhalten sich ganz ähnlich und sind ihrem Wesen nach doch ganz verschiedene Bildungen. Das Plasmodium der Myxomyceten stellt eine einheitliche Plasmamasse mit Kernen dar, das die bekannten Lebenserscheinungen wie Reizperzeption, Beweglichkeit u. dgl. zeigt. Bei den Myxobakterien wird dasselbe durch das Zusammenwirken von einzelnen, in leblosem Schleim liegenden Zellen erreicht. Die Bewegungsäußerungen, die bei dem Myxomycetenplasmodium dem Plasma zukommen, scheint bei den Pseudoplasmodien der Myxobakterien der Schleim auszuüben. In Wirklichkeit sind es die Bewegungen der einzelnen Zellen, die gesetzmäßig zusammenwirken, so daß das Pseudoplasmodium den Eindruck eines Individuums macht. Die Ähnlichkeit ist so stark, daß die Pseudoplasmodien von älteren Autoren für echte Plasmodien gehalten

wurden. Es wird hier dasselbe von zwei ganz verschiedenen Organismengruppen auf ganz verschiedenen Wegen erreicht.

Das gleiche gilt für die reproduktive Periode. Die Ähnlichkeit geht hier bis in kleine Einzelheiten. So wird bei den Myxomyceten der Stiel der Sporenbehälter in der Weise gebildet, daß das Plasma die zu seinem Aufbau nötige Substanz einseitig abscheidet und sich dadurch immer höher emporhebt; nie wird der Stiel vom Plasma durchkrochen oder entsteht einfach durch Erhärtung des Plasmas. Genau so handelt es sich bei den Stielen der Cystophoren von *Chondromyces* nicht um erstarrte Pseudoplasmodien, sondern um eine vom Pseudoplasmodium abgeschiedene Substanz, die das Pseudoplasmodium in die Höhe hebt. Man findet deshalb im Stiel auch keine Stäbchen; es ist von vornherein unorganisiert. Nähere Details sind in der angegebenen Arbeit von Quehl mitgeteilt.

Wie es bei den Myxomyceten Formen gibt, die keine gestielten und kompliziert gebauten Sporenbehälter bilden, so finden sich auch unter den Myxobakterien Gattungen, bei welchen das Pseudoplasmodium am Ende der Vegetationsperiode einfach in eine Anzahl kugeliger, dem Substrat aufliegender Cysten zerfällt. Diesem Typus gehört unter anderem die Gattung *Polyangium* an.

Von Interesse ist die folgende Tatsache. Baur ist es gelungen, Cystenbildung unter Wasser zu erzielen. Mit Ausnahme des hier zu beschreibenden *Polyangium parasiticum* leben alle Formen auf mehr weniger feuchten Substraten, wie Mist verschiedener Tiere, moderndem Holz, faulenden Flechten u. dgl., aber nie im Wasser. Die Cystophore bzw. die Cysten werden dann in der Luft gebildet und auch durch die Luft verbreitet. *Polyangium parasiticum* aber bildet seine Cysten immer unter Wasser. Es liegt hier der Fall vor, daß eine Eigentümlichkeit, die bei einer Form bloß möglich ist, bei einer anderen konstant wird. Ob bei *Polyangium parasiticum* die Cystenbildung in Luft experimentell auszulösen ist, ist mir unbekannt, sie kommt aber am natürlichen Standort jedenfalls nicht vor.

Die Cystenbildung unter Wasser verläuft genau so wie die Cystenbildung der Luftformen. Es kann keine Rede davon sein, daß es sich bei den Luftformen um eine bloße Eintrocknung handelt, wie man leicht glauben könnte. Der Vorgang ist längst nicht so einfach, wie er aussieht. Trockenheit wirkt zwar als Reiz, ist jedoch nicht der einzige Reiz, der die Cystenbildung hervorrufen kann; im Freien ist die Trockenheit sozusagen der gebräuchlichste Reiz, der den Luftformen immer zur Verfügung steht. Es bestehen aber noch

mehr Möglichkeiten für den Organismus, zu seinem Ziel zu kommen. Von diesen vielen Möglichkeiten wird dann eine bestimmte durch dauernden Gebrauch bevorzugt und es kann der Fall eintreten, daß die anderen schließlich nicht mehr benutzt werden können. Vielleicht wird man unter den Myxobakterien mehrere solche Stufen finden, wenn man sie daraufhin untersuchen wird. Ursprüngliche Formen wären solche, die wie BAUR's *Myxococcus ruber* noch auf alle möglichen Reize reagieren; extreme Formen die, die sich an einen einzigen Reiz „gewöhnt" haben, z. B. an das Austrocknen oder an den unbekannten Reiz, der die Cystenbildung unter Wasser bei *Polyangium parasiticum* bewirkt. Diese Gattungen oder Arten würden dann nur in Luft bei bestimmtem Feuchtigkeitsgrad oder nur in Wasser ihre Cysten bilden.

Ziemlich einheitlich sind die Ernährungsverhältnisse der Myxobakterien: alle sind saprophytisch. Nur *Polyangium parasiticum* ist parasitisch, und zwar — soweit ich gesehen habe — spezialisiert auf eine einzige Wirtspflanze.

Spezieller Teil.

A. Vorkommen.

Polyangium parasiticum trat in Algenmaterial, das vorwiegend *Cladophora* enthielt, auf. Der Fundort ist ein kleiner Teich, der sich in einer alten, unbenutzten Lehmgrube einer Ziegelei in Vösendorf bei Wien gebildet hatte. Das Wasser ist schwach salzhaltig, was aus dem Vorkommen halophiler Algen wie *Gloeocapsa crepidinum* zu schließen ist; in der Umgebung findet man typische Halophyten (*Aster tripolium*).

Eine Bestimmung der *Cladophora*-Art, auf der *Polyangium parasiticum* in der zweiten Periode seiner Entwicklung parasitiert, war wegen des Zustandes, in dem sich die Alge befand, nicht mit Sicherheit möglich. Das im Dezember frisch gesammelte Material bildete freischwimmende Watten; ein primäres Rhizoid war nicht zu beobachten. Im Mikroskop zeigte sich das Bild von *Cladophora fracta* im status hiemalis. Während der Kultur in BENECKE-Nährlösung entwickelte sich ein Zustand, der am meisten Ähnlichkeit mit dem

[1]) Vgl. BAUR.

status frondescens von *Cladophora fracta* besaß: aus den tonnen- oder amphoraförmigen Ruhezellen wuchsen außerordentlich lange, dünne, unverzweigte Fäden aus. In diesem Zustand verharrte die Alge bei frischem Aussehen bis April, als die Untersuchung abgebrochen wurde. Demnach handelt es sich sehr wahrscheinlich um *Cladophora fracta.*

Die Alge wurde in einem kleinen Aquarium, das mit verdünnter Benecke-Lösung gefüllt war und bei ungefähr 10° C im diffusen Tageslicht stand, kultiviert. Das Wachstum war gut. Größtenteils trieben die Ruhezellen junge Fäden; nur wenige starben ab. In den toten Zellen tummelten sich verschiedene *Chytridiales*, die den Zellinhalt zersetzten. Die Bakterienentwicklung war in der Kultur sehr gering, ebenso die Entwicklung von Protozoen.

In den abgestorbenen und in Zersetzung begriffenen Fäden traten die Pseudoplasmodien von *Polyangium parasiticum* auf, vermehrten sich stark, gingen dann auch auf die jungen in der Kultur gewachsenen Fäden über, die sie zum Absterben brachten, und bildeten schließlich Cysten. Die Ansammlungen der braunen Cysten inmitten der abgestorbenen gelben Fäden waren schon makroskopisch als kleine braune Flecken in dem grünen Gewirr der *Cladophora*-Fäden sichtbar. Später breitete sich die Myxobakterie in der Kultur weiter aus und tötete fast die ganzen *Cladophora*-Bestände; nur ein kleiner Rest blieb übrig, nachdem alle *Polyangium*-Schwärme Cysten gebildet hatten. Die ganze Entwicklung dauerte ungefähr 3 Wochen. Weshalb nicht der ganze Nährstoffvorrat verbraucht wurde, ist mir nicht verständlich.

Auf das *Polyangium* wurde meine Aufmerksamkeit erst durch das Auftreten der Pseudoplasmodien in der Rohkultur gelenkt, so daß mir der Anfang der Entwicklung, d. h. die Keimung der Cysten, aus denen die Pseudoplasmodien jedenfalls hervorgegangen waren, entging. Im frisch gesammelten Material sah ich keine Cysten; sie waren aber wohl darin enthalten und sind von mir nur übersehen worden. Ich halte es für sicher, daß das *Polyangium* mit dem Material in die Kultur eingeschleppt wurde und nicht erst eine nachträgliche Infektion stattgefunden hat. Wenn eine Infektion durch die Luft möglich wäre, so wäre nicht einzusehen, weshalb ich das *Polyangium* nicht schon öfters gefunden hätte und es nur gerade in dieser einen Kultur aufgetreten wäre. Es ist auch die Entwicklung von *Polyangium parasiticum* ganz an die *Cladophora* gebunden, so daß die naheliegendste Annahme die ist, daß es schon von vornherein mit ihr zusammen vorkam.

B. Entwicklungsgeschichte.

Da ich den Beginn der Entwicklung in der Kultur versäumte und die in der Kultur gebildeten Cysten auf keine Weise zum Keimen zu bewegen waren, wie noch berichtet werden wird, so bleibt hier eine Lücke offen.

Die Entwicklung vom Pseudoplasmodium an läßt zwei Abschnitte erkennen, einen vegetativen und einen reproduktiven. Das vegetative Stadium ist durch das bewegliche, vegetative Pseudoplasmodium charakterisiert, das reproduktive durch das reproduktive Pseudoplasmodium und durch die Cystenbildung. Morphologisch unterscheiden sich die vegetativen Schwärme von den reproduktiven dadurch, daß in den ersteren die Stäbchen meist, wenigstens auf kürzere Strecken, parallel gelagert sind, die ganze Stäbchenmasse in einzelne Stränge aufgelöst ist und relativ lebhafte Kriechbewegung vollführt (Fig. A); in den reproduktiven Plasmodien ist die Lagerung der einzelnen Bakterienzellen unregelmäßig, die Stränge sind verschwunden und das Pseudoplasmodium ist etwas kontrahiert, die Ortsveränderung ist sistiert (Fig. F a u. G a). Physiologisch sind die beiden Stadien dadurch deutlich verschieden, daß in der vegetativen Periode die Ernährung saprophytisch, in der reproduktiven dagegen parasitisch erfolgt. An der Grenze der beiden Stadien tritt eine Umstimmung in reiz- und ernährungsphysiologischer Hinsicht ein: die Pseudoplasmodien, die anfangs in toten oder später auf lebenden *Cladophora*-Fäden kriechen, ohne den Versuch zu machen, auszusaugen, beginnen zu einem bestimmten Zeitpunkt lebende *Cladophora*-Zellen anzubohren. Sie begeben sich von Stellen, an denen sich reichlich braune Ballen verschiedener in Zersetzung begriffener Objekte befinden, fort und kriechen auf frische, grüne Zweige hinauf. Dort angelangt, kommen sie zur Ruhe und greifen zunächst die Membran an, die sich unter ihrer Einwirkung aufblättert und in ihre einzelnen Schichten spaltet (Fig. C). Durch sukzessive Auflösung der Schichten wird eine schmale Öffnung geschaffen, die groß genug ist, um als Durchtrittsstelle für das Pseudoplasmodium zu dienen (Fig. G b); durch diese Öffnung wälzt sich die Bakterienmasse in die Zelle hinein. Das Protoplasma der *Cladophora*-Zelle reagiert auf die ersten Angriffe des Pseudoplasmodiums mit Plasmolyse, die immer allseitig gleich stark erfolgt. Die Kontraktion ist anfänglich schwach, wird aber deutlich, wenn das Pseudoplasmodium die inneren Membranschichten zu perforieren beginnt (Fig. C a, Zelle 4).

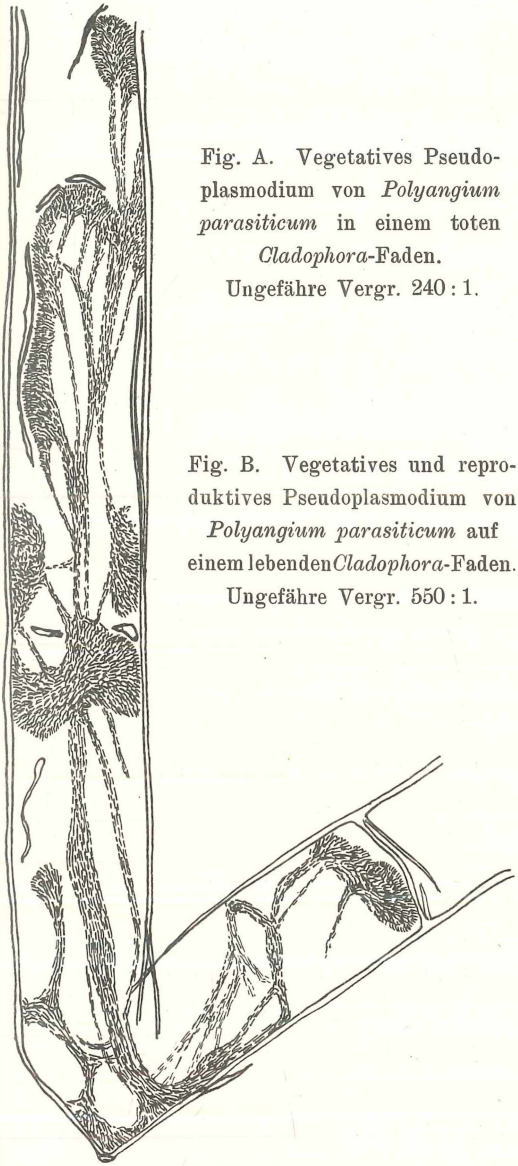

Fig. A. Vegetatives Pseudoplasmodium von *Polyangium parasiticum* in einem toten *Cladophora*-Faden. Ungefähre Vergr. 240 : 1.

Fig. B. Vegetatives und reproduktives Pseudoplasmodium von *Polyangium parasiticum* auf einem lebenden *Cladophora*-Faden. Ungefähre Vergr. 550 : 1.

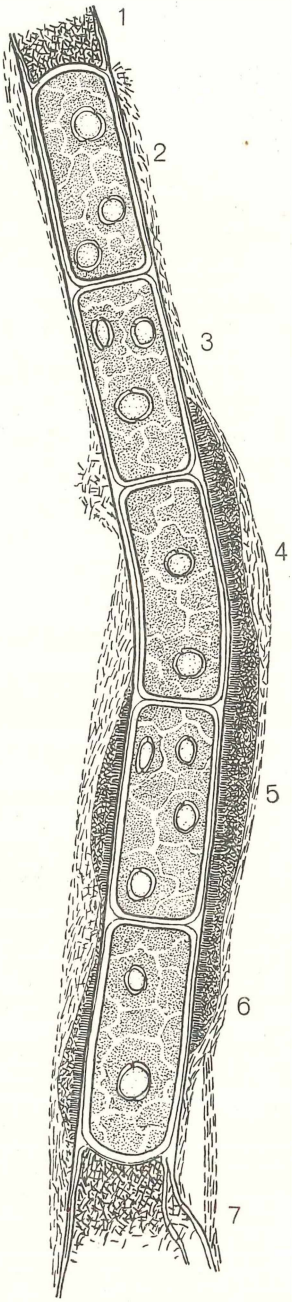

Fig. A. Fig. B.

Ist das Pseudoplasmodium klein (Fig. G), so zwängt es sich in seiner Gänze in die Zelle hinein, umfließt den Protoplasten, der sich gelb gefärbt hat, und beginnt nun mit der Nahrungsaufnahme. Anfangs bildet der Protoplast noch einen einheitlichen, zusammengepreßten Ballen, in dem sich noch die Stärkeschalen der Pyrenoide unterscheiden lassen (Fig. G b); später wird er in einzelne Stücke zerlegt, die immer kleiner werden (Fig. G c u. d). Das Pseudoplasmodium kontrahiert sich inzwischen, rundet sich, soweit es die Raumverhältnisse in der Zelle zulassen, ab und bildet schließlich unter Abscheidung einer Wand eine Cyste. Die Nahrungsteilchen, die ursprünglich im Zentrum der Bakterienmasse lagen, kommen nach und nach unter steter Zerkleinerung an die Peripherie. In unreifen Cysten (Fig. G d) sind sie als mehr weniger zusammenhängender, grünbrauner Saum noch deutlich sichtbar, in älteren sind sie verschwunden. Die reife Cyste ist an der Hand in Hand mit den letzten Verdauungsstadien gehenden Braunfärbung der Wand leicht kenntlich. Ein Teil der Nahrungsteilchen wird von dem sich bei der Cystenbildung kontrahierenden Pseudoplasmodium in der Regel zurückgelassen (Fig. G d, oben).

Ist das Pseudoplasmodium größer, so bildet es nicht eine einzige Cyste, sondern zerfällt in mehrere. Sonst spielt sich im wesentlichen alles genau so wie bei den kleinen Schwärmen ab. Ein Unterschied besteht darin, daß das Pseudoplasmodium wegen seiner Größe nicht ganz in die Zelle eindringen kann und daher teilweise außen bleibt. Ist der nicht eindringende Teil größer als der eindringende, so wird der Zellinhalt regelrecht ausgesogen. Es geschieht dies durch zentrifugales Verteiltwerden der Nahrungsteilchen, ganz so, wie dies bei den kleineren Pseudoplasmodien geschildert wurde.

Ist das Pseudoplasmodium schließlich so groß, daß es sich über mehrere Zellen des befallenen Fadens erstreckt, so dringt es in mehrere, meist in alle Zellen, die es bedeckt, ein. Das Eindringen erfolgt nicht immer gleichzeitig, in extremen Fällen kommen Intervalle von 24 Stunden vor. Das Öffnen der Membranen, das Eindringen und die Nahrungsaufnahme erfolgt in der geschilderten Weise. Die Bakterienmassen sind hier so mächtig, daß sie schließlich das ganze befallene Fadenstück durchsetzen, dabei auch die Querwände der Zellen angreifen, wodurch ursprünglich voneinander entfernte Teile des Pseudoplasmodiums im Innern des Fadens miteinander in Berührung kommen. Eine weitgehendere Ortsveränderung tritt jedoch nicht ein, nachdem sich die Bakterien einmal in

den Zellen ausgebreitet haben; jeder Teil bleibt in der Zelle liegen, in die er eingedrungen ist.

Obwohl die verschiedenen Teile eines Schwarmes zu verschiedenen Zeiten in die Zellen eindringen und daher in der Verdauung verschieden weit vorgeschritten sind, erfolgt die Cystenbildung in einem Pseudoplasmodium immer gleichzeitig. Es warten die älteren Teile pünktlich auf die jüngeren. Das ganze Pseudoplasmodium verhält sich wie ein Organismus, bei dem alle Vorgänge in gesetzmäßiger Weise miteinander koordiniert sind.

Je größer das Pseudoplasmodium, desto größer ist die Zahl der gebildeten Cysten; die Größe der Cysten scheint das Gegebene zu sein; je nach der Menge des zur Verfügung stehenden Stäbchenmaterials wechselt die Anzahl. Fig. H stellt einige Cystenhäufchen von größeren Pseudoplasmodien dar; Fig. J zeigt einen extremen Fall. Kriecht das ganze Pseudoplasmodium in den *Cladophora*-Faden hinein, und bleiben die Längswände erhalten, so liegen die Cysten hintereinander (Fig. H a). In anderen Fällen ergeben sich unregelmäßige Anordnungen (Fig. H d—f). Manchmal werden die Cysten außerhalb der *Cladophora*-Faden gebildet (Fig. H b); in diesen Fällen dringt das Pseudoplasmodium nur zu einem kleinen Teil in die Zellen hinein und saugt den Inhalt aus, ähnlich wie dies in Fig. F dargestellt ist, wo aber die Cysten teilweise in den Zellen gebildet wurden. Selten sieht man Ansätze zur Bildung von sekundären Cysten: es zerfällt dann der Inhalt, nachdem er bereits eine feste Wand abgeschieden hat, nachträglich in kleine Cysten, wie dies bei einigen anderen *Polyangium*-Arten konstant vorzukommen pflegt. Die Zahl der sekundären Cysten ist immer gering, entweder zwei (Fig. H f, Zelle rechts oben), drei oder vier.

Mit der Bildung der Cysten ist der Entwicklungscyklus abgeschlossen. Wieweit die Cysten ungünstige Bedingungen zu überdauern vermögen, kann ich nicht sagen, da es mir nicht gelang, eine Keimung zu erzielen. Durch diesen Umstand und durch die Unmöglichkeit, die Schwärme zu kultivieren, war ich darauf angewiesen, die von selbst ablaufende Entwicklung zu beobachten. Der Nachteil hiervon ist, daß nur eine relativ geringe Zahl von Fällen in Hängetropfenkulturen studiert werden konnte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Erscheinungen, die ich im vorigen geschildert habe und gleich genauer besprechen werde, nicht die allgemeine Gültigkeit haben, wie es nach meinen Beobachtungen der Fall zu sein scheint. So ist es nicht unmöglich, daß vegetative Schwärme ausnahmsweise parasitisch werden oder anders aus-

gedrückt, daß nach der Ausbeutung der *Cladophora*-Zellen nicht sofort zur Cystenbildung geschritten wird, sondern sich noch ein bewegliches Stadium einschaltet. Damit will ich die bisherige Schilderung der Verhältnisse nicht aufheben, sondern nur andeuten, daß die hier gegebene Fassung des vegetativen und reproduktiven Stadiums vielleicht zu eng ist. Alle Fälle, die ich in feuchten Kammern auf Deckgläsern verfolgen konnte, liefen genau nach dem Schema, wie ich es für die Entwicklung gegeben habe, ab. Es ist

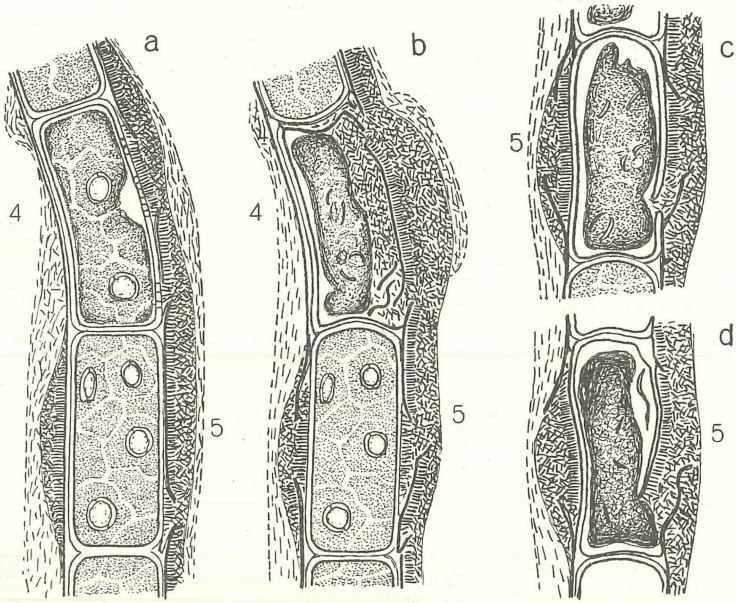

Fig. C. Verschiedene Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungefähre Vergr. 550 : 1. (Fortsetzung von Fig. B.)

aber möglich, daß sich die Schwärme unter diesen Bedingungen nicht ganz normal verhielten, da am dritten Tage immer Stillstand der ganzen Entwicklung eintrat. Auf die Cystenbildung wirkt die Deckglaskultur jedenfalls nicht fördernd, wie daraus hervorgeht, daß am dritten Tag noch viele vegetative Pseudoplasmodien vorhanden waren, die keine Neigung zur Cystenbildung zeigten, sondern in dem Zustand, in dem sie sich befanden, Bewegung und Wachstum einstellten. Der Grund meiner Meinung, daß die Entwicklung von der dargestellten Weise vielleicht manchmal abweicht, ist der, daß ich hin und wieder Cysten in ziemlicher Entfernung von abgetöteten Fäden fand: in diesen Fällen besteht entweder die Mög-

lichkeit, daß ein vegetatives Pseudoplasmodium zur Cystenbildung geschritten ist oder daß ein reproduktives sich nach der Ausbeutung der Wirtszellen noch fortbewegt hat.

C. Besprechung einiger Einzelprobleme.

Sehr eigentümlich ist die Umstimmung, die aus der vegetativen Phase in die reproduktive führt. Mit der Größe der Pseudoplasmodien hat ihr Eintritt nichts zu tun, denn es treten ganz kleine Plasmodien, die nur eine Cyste bilden, in das reproduktive Stadium, während viel größere, die 20 und mehr Cysten hervorbringen, unbekümmert herumkriechen, obwohl sie sich auf den einladendsten *Cladophora*-Fäden befinden. Daß der *Cladophora*-Faden nicht die Ursache der Umstimmung sein kann, zeigt der krasse Fall, der in den Fig. B—E dargestellt ist. Hier kriecht ein vegetatives Pseudoplasmodium über ein reproduktives, das in die Zellen eines *Cladophora*-Fadens eindringt, hinweg, ohne den Faden irgendwie zu beachten, obwohl es an mehreren Stellen (Zelle 2, Zelle 3 u. 4 links) unmittelbar mit dem Faden in Berührung ist. Während der ganzen Beobachtungsdauer wurden nur die Zellen angegriffen, an die das reproduktive Pseudoplasmodium angrenzte (Zelle 4 u. 5); die Zelle 3, an der rechts das reproduktive, links das vegetative Pseudoplasmodium lag, wurde nur von rechts her angegriffen (Fig. D b, E).

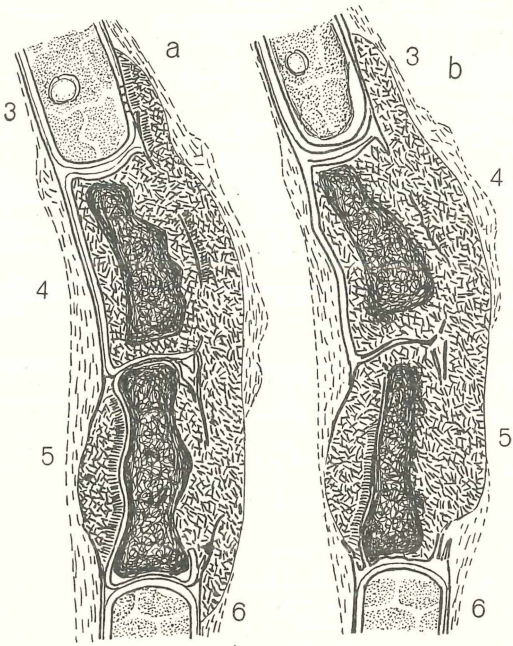

Fig. D Verschiedene Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungef. Vergr. 550 : 1. (Fortsetzung von Fig. C.)

Dieselben Figuren können gleichzeitig zur Illustrierung einer weiteren Tatsache, die die Verschiedenheit der beiden Schwärme

zeigt, dienen. Während sonst Pseudoplasmodien derselben Art, wenn sie miteinander in Berührung kommen, sich ohne weiteres vermischen, wie QUEHL feststellen konnte (siehe seine fig. 2), vereinigen sich vegetative und reproduktive Schwärme nicht miteinander, verhalten sich also wie verschiedene Arten (siehe QUEHL's fig. 1). Das vegetative Pseudoplasmodium kriecht auf dem reproduktiven wie auf irgendeinem beliebigen Substrat. Die beiden Schwärme müssen sich also physikalisch in ganz verschiedenen Zuständen befinden. Dabei ist aber eine festere Außenschicht des reproduktiven Pseudoplasmodiums während der in Fig. B bis E dargestellten Stadien weder durch direkte Beobachtung noch mittels Farbstoffen nachzuweisen. Der Deutlichkeit halber wurde in den Zeichnungen die Grenze zwischen den beiden Schwärmen durch eine dünne Linie markiert, an den Objekten selbst ist aber nichts derartiges zu sehen. Die Pseudoplasmodien sind nur nach der lockeren und parallelen Lagerung der Stäbchen des vegetativen und der dichten, unregelmäßigen des reproduktiven auseinanderzuhalten.

Rätselhaft wie die Ursache der Umstimmung ist die Ursache der Cystenbildung. Im Grund genommen handelt es sich dabei um ein und dasselbe Problem, denn die Umstimmung, die zum Parasitismus des Schwarmes führt, ist immer (wenigstens in allen von mir genau beobachteten Fällen) die Einleitung der Cystenbildung; ohne Umstimmung kein Eindringen in lebende Zellen und ohne dieses keine Cystenbildung. Der Austrocknungsfaktor, der bei den Luftformen die Cystenbildung auslöst, fällt bei *Polyangium parasiticum* von vornherein weg. Daß die Austrocknung auch bei anderen Formen nicht unbedingt nötig ist, wurde oben erwähnt. BAUR stellte bei *Myxococcus ruber* als einen die Sporulation auslösenden Reiz die Berührung der vegetativen Schwärme mit anderen Bakterienkolonien fest; bei manchen Myxokokken, wie *Myxococcus coralloides*, hat dieser Reiz nach BAUR sogar viel größere Bedeutung als die Austrocknung. Ich habe deshalb besonders darauf geachtet, ob bei *Polyangium parasiticum* solche Beziehungen bestehen; es ist aber ganz sicher, daß sie nicht vorhanden sind.

Interessant ist die Tatsache, daß *Polyangium parasiticum* nur auf einer *Cladophora*-Art vorkommt. In der Rohkultur war eine große Zahl verschiedener Algen vorhanden, die aber alle verschmäht wurden. Auffällig ist, daß auch die vegetativen Schwärme ausschließlich auf *Cladophora*-Fäden kriechen.

Was die Aufnahme der festen Nahrung aus den getöteten Zellen anlangt, so stellt sie sich sehr einfach dar. Es findet eine Auf-

lösung aller Zellbestandteile statt: Plasma, Kerne, Chromatophoren, Pyrenoide und Stärke werden in gleicher Weise angegriffen. Nur gegenüber den Membranen verhalten sich die Pseudoplasmodien etwas zurückhaltender: oft werden sie nur soweit aufgelöst, als zur Schaffung einer Eintrittsstelle notwendig ist; bei größeren Schwärmen werden aber auch sie manchmal vollständig aufgelöst. Irgendein Rückstand nach der Verdauung ist nicht zu beobachten; es wird nur meistens nicht der ganze Inhalt einer Zelle aufgenommen, was schon erwähnt wurde. Bei diesen Überbleibseln handelt es sich aber zweifellos nicht um Exkremente. Die Verarbeitung der Nahrungsballen scheinen alle Stäbchen gleichmäßig zu besorgen, was aus der Verteilung der Nahrung im Pseudoplasmodium hervorgeht. Eine Vermehrung der Stäbchen erfolgt während und nach der Nahrungsaufnahme nicht; die Nahrung wird vielmehr zur Wandbildung und zur Erzeugung von Reservestoffen verwendet. Solche Reservestoffe findet man in den reifen Cysten in Gestalt großer, öliger Tropfen.

D. Morphologie.

Morphologisch stimmt *Polyangium parasiticum* ziemlich gut mit anderen *Polyangium*-Arten überein. Die vegetativen Pseudoplasmodien sind fast immer in Stränge aufgelöst, wie das aus Fig. A zu ersehen ist. In den Strängen liegen die Stäbchen parallel. An Hindernissen erfolgt ein Anstauen der Bakterienmasse. Die Stränge liegen, wenn der Schwarm in einem leeren Faden kriecht, nie in einer Ebene, sondern sind im Zelllumen unregelmäßig nach allen Richtungen ausgespannt, was sich zeichnerisch schwer darstellen läßt. Kriechen die vegetativen Schwärme auf der Oberfläche von Fäden, so winden sich die Stränge häufig um den Faden herum, anastomosieren vielfach, bilden stellenweise auch zusammenhängendere Massen. Ein vegetatives Pseudoplasmodium im optischen Durchschnitt zeigt Fig. B. An einer Stelle (zwischen Zelle 3 u. 4 links) sieht man den von parallel liegenden Stäbchen gebildeten Strang plötzlich durch eine unregelmäßige Gruppe von Stäbchen unterbrochen. An der Peripherie stehen die Stäbchen aus dem gemeinsamen Schleim heraus. Solche strahlige, lockere Gruppen, die besonders dadurch charakteristisch sind, daß sie durch die peripheren wegstehenden Stäbchen ein stacheliges Aussehen bekommen, findet man häufig, auch noch am Anfang des reproduktiven Stadiums (Fig. F a). Nach einiger Zeit glättet sich die Stelle wieder (Fig. C a u. b).

Womit diese Eigentümlichkeit in Zusammenhang steht, ist mir unbekannt.

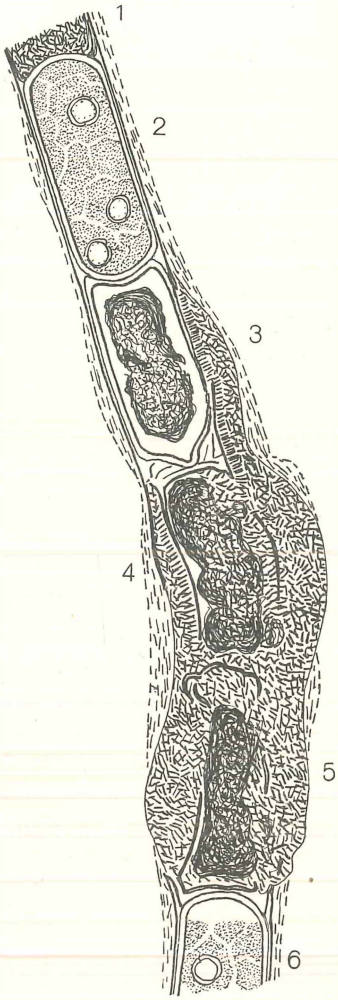

Fig. E. Späte Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungefähre Vergr. 550 : 1. (Fortsetzung von Fig. D.)

Im reproduktiven Stadium geht die Gliederung des Pseudoplasmodiums in Stränge verloren und es entsteht eine ziemlich einheitliche Schleimmasse mit unregelmäßigen, dichtliegenden Stäbchen. Eigentümlich ist das Verhalten der Stäbchen beim Eindringen in die Zellen von *Cladophora*. Im beweglichen vegetativen Schwarm sind sie zunächst parallel der Oberfläche des Fadens gelagert. Mit dem Stillstand der Bewegung ist eine Drehung um 90° der dem Faden zunächst liegenden Stäbchen verbunden, so daß diese senkrecht auf die Zellwand und untereinander parallel zu stehen kommen; die weiter abliegenden Stäbchen nehmen an dieser Orientierung jedoch nicht teil (Fig. B u. C). Die parallele Anordnung ist sehr regelmäßig, weit regelmäßiger als es in den Figuren dargestellt ist. Beim Eindringen in die Zelle werden die äußeren Schichten der *Cladophora*-Membran aufgeblättert, die innersten aber werden häufig perforiert und siebartig durchlöchert (Fig. C a, Zelle 4; Fig. D, Zelle 3). Ob die feinen Querstreifen, die dabei in der Membran sichtbar werden, feine Kanäle sind, die durch Auflösung durch einzelne Stäbchen gebildet werden, oder ob die Stäbchen sich durch die Membran durchbohren, konnte ich nicht entscheiden. Die Membran wird dann immer dünner, während die Löcher immer größer werden, und zerfällt schließlich in einzelne Stücke. Die senkrechte Orientierung der Stäbchen ist zweifellos die Bedingung für das Angreifen der Membran, das Angreifen ist aber

nicht die notwendige Folge der Orientierung. Nicht selten kann man beobachten, daß die Stäbchen ihre Orientierung wieder verlieren, ohne daß die betreffende Zelle irgendeinen Schaden erlitten hätte; dies war z. B. der Fall bei Zelle 6 in Fig. B bis E. Es tritt dies meist dann ein, wenn ein Teil eines Pseudoplasmodiums nur eine kleine Stelle einer Zelle bedeckt, während ein größerer Teil in eine Nachbarzelle hineinkriecht. Die Stäbchen in der kleineren Partie geben dann ihre Lagerung auf und entschließen

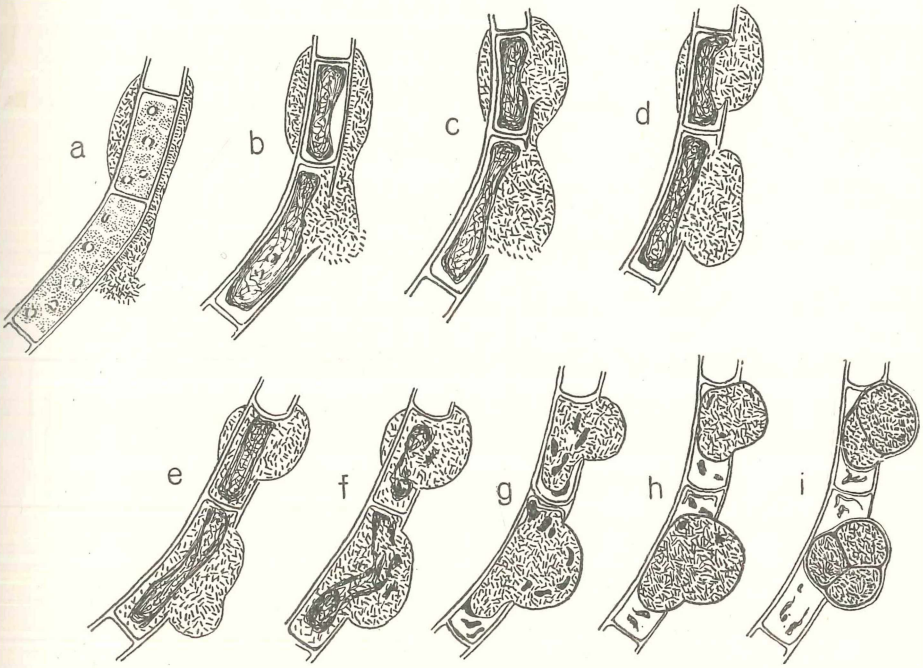

Fig. F. Cystenbildung von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*. Ungefähre Vergr. 270 : 1.

sich nebenan mitzukriechen, so als ob es ihnen nicht dafür stehen würde, auf eigene Faust einen Versuch zu machen, da sie nebenan ohnehin mitkommen können. Dieses Verhalten zeigt wieder besonders gut, wie sich das ganze Pseudoplasmodium als Gesamtorganismus benimmt.

Über die Cysten wurde das wichtigste bereits mitgeteilt. Hier sei noch erwähnt, daß oft unvollkommene Durchschnürungen vorkommen (Fig. H f unten links; Fig. J unten). Eingebettet sind die Cysten in farblosen, festen Schleim (Fig. H b bis d, der Schleim fein punktiert gezeichnet), der keine Bakterien enthält, ganz so, wie

dies von anderen *Polyangiun*-Arten bekannt ist. Die Wand der reifen Cyste erscheint doppelt konturiert und ist rotbraun gefärbt. Im Innern findet man die schon erwähnten öligen Tropfen und die Stäbchen; ihre Lagerung ist in der reifen Cyste unregelmäßig; in unreifen Cysten findet man häufig eine periphere Schicht von senkrecht auf der Innenseite der Wand stehenden Stäbchen; das Bild ist genau das gleiche wie bei den Angriffen der reproduktiven Schwärme auf die *Cladophora*-Membran. Daß es sich dabei um keinen Angriff auf die eigene Wand handeln kann, ist klar. Es scheint diese Orientierung eine ganz allgemeine Reaktion auf Berührungen der Stäbchen darzustellen, die, wenn sie mit keiner Ausscheidung von membranlösenden Stoffen in Verbindung steht, keine besondere

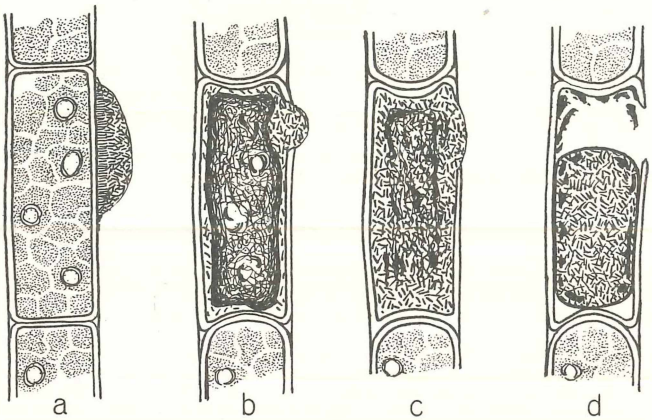

Fig. G.
Cystenbildung eines kleinen Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in einer *Cladophora*-Zelle. Ungefähre Vergr. 550 : 1.

Bedeutung hat. Die Größe der Stäbchen in der Cyste ist von der der vegetativen Stäbchen nur sehr wenig verschieden: es erfolgt nur eine sehr kleine Verkürzung, die $^1/_4$ der Zellänge nicht übersteigt. Die Dickenzunahme, die wohl vorhanden ist, ist so gering, daß sie sich der Beobachtung entzieht.

Die Stäbchen zeigen während des ganzen Lebens die bei den Myxobacteriaceen übliche Form und Größe. Sie sind lang cylindrisch, gerade, an den Enden abgerundet, 0,5—0,7 μ breit und 4—7 μ lang; selten sind sie kürzer (3 μ). Sie vermehren sich ausschließlich durch Teilung senkrecht zur Längsachse. Im Innern sieht man schon im Leben an den Polen je einen runden, stark lichtbrechenden Tropfen (Fig. K g). Diese polaren Tropfen bleiben während des ganzen

Lebens erhalten. Bei Lebendfärbung mit Methylenblau färben sie sich dunkelblau, gleichzeitig treten in der Mitte der Zelle unregelmäßig gestaltete Körnchen in verschiedener Zahl (meist 3—4) hervor (Fig. K f unten). Differenziert man mit verdünnter KOH, so entfärben sich die polaren Körperchen, während die zentralen Körnchen gefärbt bleiben (Fig. K f oben). Mittels der beiden Methylenblaufärbungen läßt sich der Protoplast der Cyanophyceen immer leicht erkennen. Daß *Polyangium parasiticum* von diesen cytologisch ganz verschieden ist, läßt sich mit Sicherheit sagen.

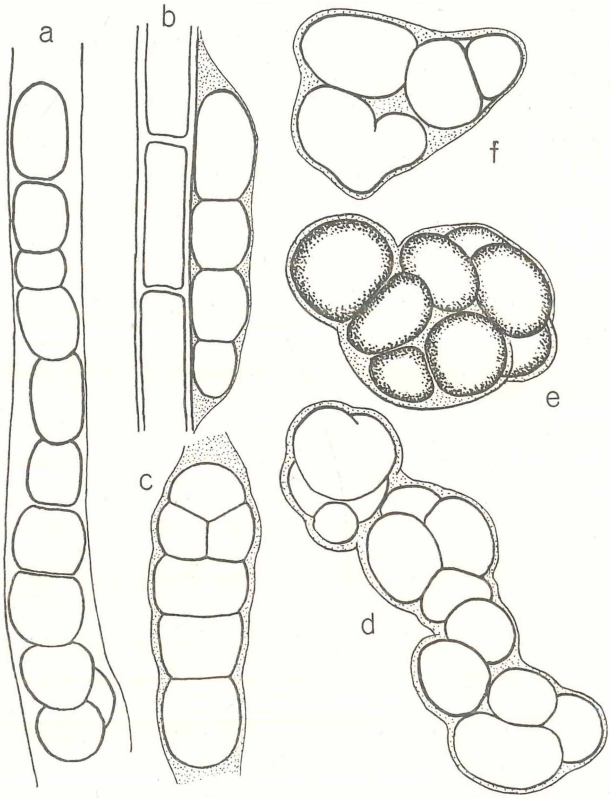

Fig. H. Cysten von *Polyangium parasiticum*. Ungefähre Vergr. 420 : 1.

Jedes einzelne Stäbchen ist von einer dünnen Schleimhülle umgeben, die man bei Zusatz von Tusche leicht sehen kann (Fig. K g). Im Schwarm sind die Grenzen der einzelnen Schleimhöfe optisch nicht zu unterscheiden (Fig. K h).

Die Stäbchen zeigen die den Myxobakterien eigentümlichen Kriechbewegungen, doch ist die Bewegung außerordentlich langsam.

Fig. K a_1—e_1 und a_2—e_2 zeigen zwei Beobachtungen von Stäbchen aus vegetativen Pseudoplasmodien. In Fig. a_1 sieht man ein ruhendes (das untere) Stäbchen, an dem ein zweites vorbeikriecht. Zur Durchmessung der Körperlänge (= 5 μ) waren mehr als 20 Min. nötig; für 1 μ brauchte das Stäbchen demnach mehr als 4 Min. Die Stäbchen bewegen sich durchaus nicht ununterbrochen: sie liegen eine Zeitlang ruhig, kriechen dann eine Strecke weit und kommen wieder zur Ruhe. Ruhe und Bewegung fallen bei benachbarten Stäbchen nicht zusammen, sondern wechseln in scheinbar regelloser Weise miteinander ab. In Fig. K a_2 sieht man 6 Stäbchen nebeneinander liegen. Als erstes begann das Stäbchen 5 zu kriechen (Fig. b_2); in Fig. c_2 bewegt sich Stäbchen 3, in Fig. d_2 hat Stäbchen 3 Stäbchen 5 überholt, in Fig. e_2 sind beide gleichschnell gekrochen. Von a_2—e_2 verstrichen 70 Min. Die schnellste Bewegung, die ich beobachten konnte, betrug 1 μ in 2 Min.

E. Kulturversuche.

Um nicht allein auf die Beobachtung der Entwicklung in der Rohkultur und in den aus ihr beschickten Hängetropfenkulturen angewiesen zu sein, versuchte ich, die Pseudoplasmodien auf Agar zu ziehen. Als Nährstoffe dienten Pferdemistwasser, Bouillon, gewöhnliche BENECKE-Lösung und ein Dekokt von *Cladophora*-Fäden. Der Agar wurde mit der *Cladophora* samt den auf ihr befindlichen Pseudoplasmodien geimpft, ein Teil wurde im Thermostaten bei 34° C, der andere bei Zimmertemperatur im diffusen Tageslicht aufgestellt. In allen diesen Fällen erfolgte nach kurzer Zeit eine so starke Entwicklung fremder Bakterien, daß das *Polyangium* abstarb. Da eine Isolierung der Schwärme wegen ihrer geringen Größe nicht möglich war, versuchte ich, durch Aussaat der Cysten junge Pseudoplasmodien zu erhalten. Dabei stellte es sich heraus, daß die Cysten überhaupt nicht keimten. Da möglicherweise das Alter der Cysten eine Rolle für die Keimungsfähigkeit spielte, verwendete ich ganz junge bis 2 Monate alte Cysten. Die alten Cysten waren teils in der Rohkultur liegen gelassen worden, teils waren sie in einer feuchten Kammer, teils lufttrocken aufbewahrt worden. Die ältesten Cysten aus der Rohkultur zeigten nach 2 Monaten teilweise Schädigungen wie Kontraktion des Inhaltes und Faltung der Membran; die anderen schon viel früher. Es ist daher nicht anzunehmen, daß die Cysten eine besonders lange Ruhezeit für die Keimung nötig haben.

Mit diesen drei Gruppen der auf verschiedene Weise aufbe-

wahrten und ungleich alten Cysten wurden folgende Versuche angestellt.

Ein Teil kam in Mistwasser-, ein zweiter in BENECKE-Nährlösung, ein dritter in Bouillon, ein vierter in *Cladophora*-Dekokt; jede Kultur wurde mehrfach angelegt und verschieden aufgestellt; eine Reihe wurde im Dunkeln aufbewahrt, eine andere im Licht, die dritte im Thermostaten. Außerdem wurden noch Parallelversuche mit Beigabe von frischen *Cladophora*-Fäden angestellt und auch alle Versuche auf Agarplatten wiederholt. In allen Fällen war das Ergebnis negativ: es konnte keine einzige Keimung beobachtet werden.

F. Schilderung einiger in Hängetropfenkulturen beobachteten Einzelfälle.

Fig. B (3^{30h} p. m.) zeigt ein Stück eines *Cladophora*-Fadens mit mehreren Pseudoplasmodien. Zelle 1 und 7 sind abgestorben und mit Stäbchen ganz erfüllt. Die Zellen 2—6 sind lebend; im Innern sieht man mehrere scheibenförmige Chromatophoren,[1]) die zum Teil Pyrenoide mit einer zweiteiligen Stärkehülle führen. Auf der Oberfläche des Fadens kriechen zwei Schwärme: ein reproduktiver, an der dichten Lagerung der Stäbchen und der auf die *Cladophora* senkrecht stehenden Bakterienzellen kenntlich, und ein vegetativer, dessen Stäbchen lockerer liegen.[2]) Der reproduktive Schwarm liegt rechts an den Zellen 4 und 5 und bedeckt die Zellen 3 und 6 nur mit einem kleinen Stück; links grenzt er an die Zelle 5 und 6. Der vegetative Schwarm kriecht über den reproduktiven Weg und berührt nur an den von diesem freigelassenen Stellen den Faden; bei Zelle 6 und 7 ist ein einzelner Strang sichtbar.

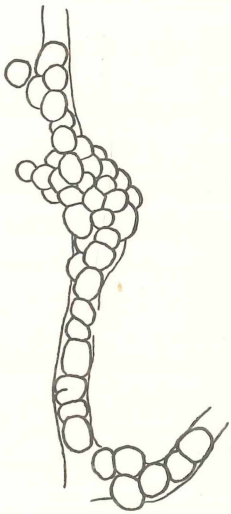

Fig. J.
Cysten eines großen Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum*. Ungefähre Vergr. 160 : 1.

Fig. Ca zeigt die Zellen 4 und 5 desselben Fadens um 4^{30h} p. m. An der Zelle 5 werden rechts eben die äußeren Membranschichten

[1]) Die Darstellnng der Chromatophoren ist etwas schematisch.

[2]) Die beiden Schwärme sind im optischen Durchschnitt gezeichnet; in Wirklichkeit hängen die rechts und links vom Faden gezeichneten Teile miteinander zusammen.

angegriffen; der Protoplast ist noch intakt. Bei Zelle 4 beginnt die Perforation der inneren Membranschichten; der Protoplast hat mit einer Kontraktion reagiert; an der am stärksten angegriffenen Stelle ist der Protoplast eingedrückt.

Um 5^{30h} p. m. (Fig. C b) ist die Zerstörung der Zelle 4 schon weit vorgeschritten: die rechte Hälfte der Membran ist in einzelne Teile zerfallen, die Bakterienmasse ist eingedrungen, die Pyrenoide sind schwer sichtbar geworden, die Stärkeschalen kleiner und verschoben; die Chromatophoren sind unkenntlich geworden und der Protoplast ist gelb gefärbt. Es ist deutlich erkennbar, daß die Zelle nur von rechts her durch das reproduktive Plasmodium angegriffen wird, während das auf der linken Seite befindliche vegetative

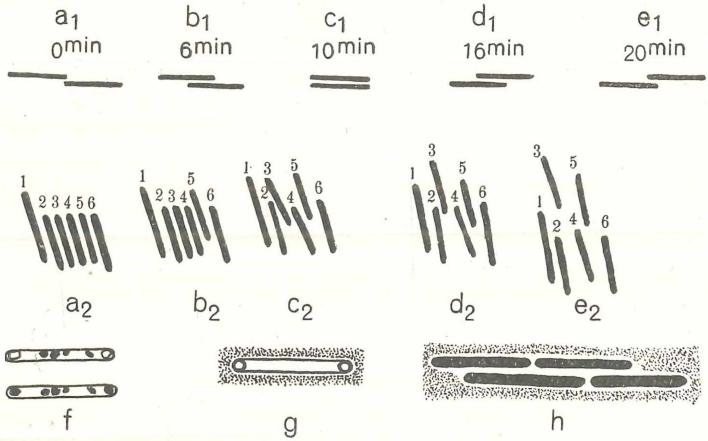

Fig. K.
Einzelne Bakterienzellen aus Pseudoplasmodien von *Polyangium parasiticum*.
Fig. a—e 1100:1, Fig. f—h 2100:1.

Plasmodium dabei ganz unbeteiligt ist. An der Zerstörung der Zelle 5 nimmt nun der im Bilde links sichtbare Teil des Pseudoplasmodiums teil. Die inneren Membranschichten sind an der rechten Seite bereits sehr dünn geworden; der Protoplast ist noch vollkommen lebendig. Das vegetative Pseudoplasmodium hat einige Gestaltveränderungen erlitten.

Um 6^{00h} p. m. (Fig. C c) ist auch der Protoplast der Zelle 5 abgestorben. Die Membran klafft an einer Stelle (rechts). — 10 Min. später (Fig. C d) ist die Öffnung bereits bedeutend größer, die Membran rechts dünner; links drückt das Pseudoplasmodium die Innenschichten der Wand nach innen; die äußeren Schichten bleiben zurückgeschlagen und sind teilweise noch erhalten.

Fig. Da (6^{30h} p. m.) zeigt das weitere Vordringen der Stäbchen in das Innere der Zelle 5; die Membranteile der rechten Seite sind fast vollständig zersetzt, an der linken Seite sind die inneren Schichten noch gut erhalten, aber dünner geworden. In Zelle 4 ist inzwischen der Schwarm ganz in die Zelle eingedrungen und umgibt den Protoplasten von allen Seiten. Nun wird auch Zelle 3 von rechts her angegriffen: die äußeren Membranschichten sind abgehoben, die inneren perforiert. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen hat sich das reproduktive Pseudoplasmodium, das in Fig. B die Zelle 6 teilweise bedeckt hat, gegen die Zelle 5 zurückgezogen; in Fig. Da ist nur noch rechts unten ein ganz kleiner Teil, der auf der Zelle 6 liegt, zu sehen.

Um 7^{30h} p. m. (Fig. Db) hat sich der Protoplast der Zelle 3 kontrahiert. Die Protoplasten der Zellen 4 und 5 sind kleiner geworden, die Membranen fast ganz verschwunden; nur die linke Wand der Zelle 4, an die außen das vegetative Pseudoplasmodium angrenzte, ist erhalten geblieben, wird aber im folgenden von innen her durch das reproduktive Pseudoplasmodium zerstört (Fig. E).

Fig. E (nächster Tag, 8^h a. m.) zeigt den Protoplasten der Zelle 4 fast ganz von Bakterien durchsetzt, die Querwand zwischen Zelle 4 und 5 ist teilweise aufgelöst worden, die Zersetzung von Zelle 3 ist weiter vorgeschritten. Zelle 2 und 6, die nur vom vegetativen Pseudoplasmodium überzogen sind, sind gänzlich intakt geblieben.

Fig. F veranschaulicht die Entwicklung vom Pseudoplasmodium bis zur Cystenbildung an einem anderen Objekt. In Fig. a (3^{00h} p. m.) sind die zwei Zellen des abgebildeten Fadens noch lebend. Um 4^{20h} p. m. (Fig. b) dringen die Bakterien bereits in die untere Zelle ein, während die obere erst plasmolysiert ist; um 6^h p. m. (Fig. c) ist auch sie geöffnet; um 7^h p. m. (Fig. d) sind die Bakterien weiter vorgedrungen. Um 8^{00h} p. m. (Fig. e) sind die Protoplasten beider Zellen umflossen und um 9^h p. m. (Fig. f) beginnt die Zersetzung der Protoplasten; die Bakterien haben die ganze Zelle erfüllt und zerkleinern die Nahrung. Am nächsten Tag um 12^{30h} a. m. (Fig. g) hat bereits eine Kontraktion stattgefunden, die Nahrungsteilchen sind in der unteren Zelle an die Peripherie gewandert; ein paar Ballen sind in der Zelle zurückgelassen worden. Die Querwand ist gespalten. Um 2^h p. m. (Fig. h) ist die Kontraktion weiter vorgeschritten, die Nahrungsteilchen sind fast vollständig verdaut. Am nächsten Tag um 9^h a. m. (Fig. i) war die Cystenbildung beendet.

Fig. G zeigt die Cystenbildung eines ganz kleinen Plasmodiums: in Fig. a die gesunde Zelle, das Plasmodium mit der typischen Orientierung der Stäbchen; Fig. b (3 Stunden später) das eindringende Pseudoplasmodium; in Fig. c (2 Stunden später) die Durchsetzung des Protoplasten; Fig. d (12 Stunden später) die junge Cyste, in deren Innern noch die peripheren Nahrungsballen sichtbar sind. Im oberen Teil der Zelle liegen nicht aufgenommene Teile des Protoplasten. Die Membran wurde in diesem Fall mit Ausnahme der Eintrittsstelle fast gar nicht angegriffen. Die angrenzenden lebenden Zellen wölben sich durch ihren Turgordruck gegen die getötete Zelle vor.

Diagnose.

Cysten selten einzeln, meist zu 2—8 zu mikroskopisch kleinen, unregelmäßigen Häufchen vereinigt, rundlich oder länglich, gegeneinander abgeplattet, 15—50, meist 25—40 μ groß, mittels hyalinem Schleim dem Substrat angeheftet, in reifem Zustand rotbraun, mit derber Wand. Sekundärcystenbildung selten. Pseudoplasmodien klein; Stäbchen länglich cylindrisch, an den Enden abgerundet, 0,5 bis 0,7 μ breit, (3—)4—7 μ lang. — Anfangs saprophytisch, später parasitisch auf *Cladophora* (*fracta?*) in einem Tümpel bei Wien.

Botanisches Institut der Universität Wien,
im April 1924.

Wichtigste Literatur.

Baur, E.: Myxobakterienstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 5, 1904.

Kofler, L.: Die Myxobakterien der Umgebung von Wien. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 122, 1913.

Quehl, A.: Untersuchungen über die Myxobakterien. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 16, 1906.

Thaxter, R.: On the Myxobacteriaceae, a new order of Schizomycetes. Bot. Gaz. 1892.

—: Further Observations on the Myxobacteriaceae. Bot. Gaz. 1897.

—: Notes on the Myxobacteriaceae. Bot. Gaz. 1904.

Vahle, C.: Vergleichende Untersuchungen über die Myxobacteriaceen und Bacteriaceen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1910.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: 50_1925

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: Über Polyangiumn parasiticum n. sp., eine submerse, parasitische Myxobacteriacee. 67-88