(Aus dem biologischen Laboratorium der Staatsuniversität in Irkutsk. Direktor: Prof. Dr. W. T. Schewiakoff.)

Existenzbedingungen und Cystenbildung bei Paramaecium caudatum Ehrbg.

Von

Dr. E. Michelson.

(Hierzu Tafel 5 u. 6.)

Die Encystierung, als Schutzvorrichtung der Protozoen, fehlt nur bei einigen Arten der Infusoria Ciliata. Bütschli (1887, p. 1645) gibt folgendes Verzeichnis der cystenlosen Infusorien:

Verschiedene Paramaecium-Arten,

Colpidium colpoda,

Glaucoma scintillans, welche nur Fortpflanzungscysten bildet,

Pleuronema die Cystenbeschreibung der zwei letzteren
Cyclidium glaucoma Formen hält der Verfasser für zweifelhaft,

Coleps hirtus,

Urceolaria,

Carchesium polypinum 1),

Zoothamnium 2),

Ophrydium.

Es ist interessant zu bemerken, daß in diesem Verzeichnis solche gemeine und weit verbreitete Formen wie *Paramaecium*, *Coleps* und *Glaucoma* figurieren. Prowazek (1899) fand Cysten bei

¹⁾ Greenwood (1896) hat aber die Carchesien cyste beschrieben.

²) Wesenberg-Lund (1925) beschrieb cystenähnliche Schutzvorrichtungen bei Zuothamnium.

168 E. Michelson

Paramaecium bursaria und Lindner (1899) bei Paramaecium putrinum, aber diese beiden Arten weichen ziemlich stark von Paramaecium caudatum und aurelia ab. Bei den letzten Arten, welche über die ganze Welt verbreitet sind und fast in jedem Tümpel und Wasserbehälter vorkommen, dabei gewöhnlich zu verschiedenen Laboratoriumzwecken dienen, scheint die Encystierung doch zu fehlen. Dogiel (1926, p. 67) schreibt, daß nach den heutigen Literaturangaben Paramäcien zur Cystenbildung nicht fähig sind. Sollte aber die Cystenbildung bei Paramaecium wirklich fehlen, so tauchen zwei wesentliche Fragen auf:

- 1. Wie widerstehen diese Infusorien verschiedenen ungünstigen Bedingungen, denen sie in der Natur begegnen (z. B. Austrocknen, Frost u. a.), und
 - 2. auf welche Weise geschieht ihre Verbreitung?

In der Literatur finden wir Versuche, diese Fragen zu beantworten. Dogiel (1926, p. 138) und Nowikoff (1922, p. 143) erwähnen häufige Funde von Paramäcien in der Erde, wohin sich diese Infusorien wahrscheinlich während des Austrocknens zurückziehen. Aber in derselben Arbeit sagt Dogiel (p. 134), daß im aktiven Zustande in der Erde nur Amöben, Schalenrhizopoden und kleine Mastigophoren vorkommen, während die Infusorien im Boden sich ausschließlich in der Cystenform befinden. Da die Paramäcien keine Cysten bilden, erscheint es unverständlich, in welchem Zustande sie in der Erde verbleiben. Diese Frage findet in der Literatur keine Antwort.

Was die Tiefe des Eindringens der Paramäcien in den Boden anbetrifft, kann man gleichfalls die Angaben Dogiel's aufführen, daß die Protisten hauptsächlich in den oberen 15 cm des Bodens sich befinden. Tiefer als 30 cm fehlen sie vollständig. Das Einkriechen von Paramaecium in die Erde schützt demnach dieselben nur auf eine kurze Zeit vor dem Austrocknen. Bei starkem Austrocknen verlieren auch diese oberen Schichten das Wasser. Andererseits können die Paramäcien im Boden Sauerstoffmangel, Konzentrationserhöhung der Salze und organischer Substanzen sowie auch anderen ungünstigen Faktoren begegnen. Ferner sind die Paramäcien im Boden von der Winterkälte nicht gesichert. Das Einfrieren des Bodens, welches vom Einfrieren des Grundwassers abhängt und im gemäßigten Klima die Tiefe von 1 m und mehr beträgt, ist in den Sumpfgegenden, wo die Standwässer sich befinden, stärker ausgeprägt.

Efimoff (1922, p. 159) vermutet auf Grund der Arbeiten Grese's und Rumjanzeff's (1910), daß die Paramäcien den Winter im Wasser unter dem Eise verbringen. Dieses ist aber nur im milden Klima und in tiefen Gewässern, welche nicht bis zum Grunde zufrieren, möglich, während die Paramäcien öfter in kleinen Teichen, Gräben und Pfützen vorkommen.

Was die Verbreitungsart der Paramäcien anbetrifft, so finden wir in der Literatur die Vermutung Schemiakoff's (1893, p. 146), daß außer den Wasserströmungen, die Paramäcien auf den Füßen der Sumpfvögel mit feuchtem Schlamm fortgebracht werden können. Das erklärt jedoch nur die Verbreitung auf kurze Strecken, da bei dauerndem Fluge der Vögel dieser Schlamm natürlich austrocknen muß. Zieht man diese verschiedenen Angaben in Betracht, so ergeben

Zieht man diese verschiedenen Angaben in Betracht, so ergeben sich folgende zwei Vermutungen:

- 1. Entweder müssen die Paramäcien eine sehr hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber ungünstigen Verhältnissen besitzen, oder
- 2. sie haben Schutzvorrichtungen, welche ihnen das Ertragen dieser Verhältnisse gestatten.

Interessant ist der Hinweis Bresslau's (1924, p. 54-65) auf verschiedene Schutzvorrichtungen der Protozoen. Er beschreibt die Hüllen des Colpidium campylum, welche diese Art unter verschiedenen äußeren Einflüssen ausscheidet und welche aus einer Proteinsubstanz, dem sog. Tektin bestehen. Diese Substanz ist nach der Meinung Bresslau's unter den Protozoen weit verbreitet. Die stärkste Ausbildung erlangt das Tektin in den Cystenhüllen, wo es eine hohe Widerstandsfähigkeit hat. Zur Gruppe der Tektinbildungen rechnet der Verfasser auch die Trichocysten der Paramäcien, nur ist das Tektin derselben primitiver und besitzt keine Verklebungsfähigkeit, die zur Bildung einer Hülle erforderlich ist. Weiter verfolgt Bresslau an einer Reihe von Protozoenarten die allmähliche Komplizierung der Tektingebilde. Diese vergleichend-anatomischen Angaben können insofern erklärt werden, daß die Paramaecium-Trichocysten ein Vorbild der Encystierung darstellen. Jedoch schließen erstens die Trichocysten anderer Infusorien (Lionotus, Nassula, Frontonia u. a.) die Cystenbildung gar nicht aus. Zweitens schützen die Trichocysten die Paramäcien nur vor Angriffen der Feinde und lösen durchaus nicht die Frage über das Verhalten der Paramäcien gegenüber verschiedenen ungünstigen Verhältnissen, welche ihr Leben bedrohen.

Infolge der Unklarheit, welche auf diesem Gebiet herrscht, machte mir mein hochverehrter Lehrer, Prof. Dr. W. T. Schewiakoff,

den Vorschlag, eine Untersuchung verschiedener Faktoren zu unternehmen, denen die Paramäcien in der Natur begegnen, um den Einfluß derselben auf das Leben dieser Infusorien zu prüfen.

Nach Bütschli sollen folgende ungünstige Bedingungen die Encystierung der Protozoen hervorrufen (1887, p. 1641): a) Austrocknen, b) Hunger, c) Ansammlung schädlicher Stoffe, d) Sauerstoffmangel und e) plötzliche Veränderung der Lebensbedingungen. Brandt (1923, p. 73), welcher die Encystierung von Vorticella microstoma untersuchte, fügt noch die Veränderung der aktiven Reaktion des Mediums hinzu. Ein weiterer ungünstiger Faktor sind die Temperaturschwankungen über die Grenze des Maximums und Minimums für iede einzelne Art.

Meine Versuche über das Verhalten der Paramäcien gegenüber diesen äußeren Einflüssen wurden in folgender Reihe vorgenommen:

- 1. Austrocknen, als stets in der Literatur erwähnter Hauptfaktor (vgl. Brandt 1923, p. 73).
 - 2. Salzkonzentrationssteigerung und
- 3. Anhäufung schädlicher Substanzen (Stoffwechselprodukte) die zwei letzten Faktoren stellen sich meistens gleichzeitig mit dem Austrocknen ein
- 4. Temperatureinflüsse gleichfalls einer der wesentlichen Momente im Leben der Infusorien.
- 5. Sauerstoffmangel, welchem die Paramäcien beim Verkriechen in den Boden begegnen können.

 6. Hunger, welcher im Leben der Paramäcien als ausge-
- sprochene Bakterienfresser kaum eine wesentliche Rolle spielt.

Die Encystierung infolge der Veränderung von Lebensbedingungen findet sich nach Bütschli (1887, p. 1641) nur bei einigen Parasitenarten (Opalina, Nyctotherus) und wird beim Übertragen dieser Infusorien ins Wasser beobachtet.

Da ich meine Arbeit im Winter ausführte, entnahm ich die Paramäcien den Aquarien, welche sich in unserem Laboratorium befanden. Isolierte Kulturen von *Paramaecium* bekam ich in Heuaufguß oder in 0,05 proz. Knop'scher Lösung (M. Hartmann 1921, p. 3). Bei den Versuchen wurden Schalen aus Jenenser Glas verwendet, welche mit der entsprechenden Flüssigkeit gefüllt wurden. Als Nahrung der Paramäcien diente Bac. subtilis in Reinkulturen. Die Untersuchung des Materials geschah in situ bei schwacher Vergrößerung (Leitz Oc. 4, Ob. 3). Besonders interessante Formen wurden herausgefischt und bei stärkeren Vergrößerungen betrachtet

(Leitz Ob. 7 und Hom. Immers. $^1\!/_{12}$). Bei jedem Versuche wurde die plötzliche sowie die langsame Einwirkung der Faktoren geprüft.

1. Austrocknen. Bei diesen Versuchen wurden Proben in folgenden Medien hergestellt: a) Heuaufguß, b) 0,05 proz. Knop'sche Lösung — diese Flüssigkeiten waren gewählt, um die Paramäcien in annähernd normalen Bedingungen zu erhalten (wie oben erwähnt wurde, dienten diese Medien zur Kultivierung der Paramäcien). Außerdem wurden angewendet: c) Leitungswasser und d) Knop'sche Lösung 0,01 proz. Es wurden in jede Schale nicht mehr als 50 Paramäcien gesetzt (bei 5 ccm Flüssigkeit), um auch bei langsamer Wasserverdunstung eine allzu große Ansammlung von Stoffwechselprodukten zu vermeiden. Nach der Schnelligkeit der Verdunstung waren drei Arten von Kulturen zu unterscheiden: 1. offene Schalen — die Verdunstung geschah im Laufe von 20—30 Stunden. 2. Mit Trichter verdeckte Schalen (Lumen offen) — Verdunstung 5—7 Tage. 3. Mit Glas bedeckte Schalen — Verdunstung 18—21 Tage.

Die Ergebnisse bei schneller und langsamer Verdunstung waren ganz analog. Die Paramäcien lebten und vermehrten sich bis auf den Augenblick, wo sie von der Wasserschicht nicht mehr bedeckt wurden. Dann platteten sie sich auf dem Glase ab und gingen zugrunde, indem sie daselbst eintrockneten (Taf. 5 Fig. 2). Beim Übergießen mit Wasser kehrten diese Formen nicht mehr zum Leben zurück.

Zwecks Verlangsamung des Austrocknens wurde in den Schalen ein feuchter Grund aus Knop-Agar (M. Hartmann 1921, p. 90), Watte, Filtrierpapier oder Erde geschaffen. Auf dem Agar zeigten sich nach Austrocknen des Wassers dieselben platten Formen. Jedoch, da der Agar selbst auch Flüssigkeit besitzt, blieben diese Formen längere Zeit am Leben. Beim Übergießen mit Wasser bekamen sie ihre gewöhnliche Gestalt wieder. Später trocknete die Agarfläche gleichfalls aus und die Paramäcien gingen schließlich ebenso wie auf reinem Glase zugrunde. Bei den Versuchen mit Watte drangen die Paramäcien beim Austrocknen in die Dichte derselben ein. Wenn aber das Wasser vollkommen verdunstet war, starben sie unter Zerfall des Körpers ab. Dasselbe geschah auch in den Proben mit Filtrierpapier. Die Paramäcien lebten unterhalb des Papiers bis zum Austrocknen desselben und gingen darauf zugrunde, indem sie vollständig zerfielen. Es ist möglich, daß der Druck der erwähnten Substrate auf den Paramäcienkörper diesen Zerfall beschleunigte. In den Proben mit feiner Gartenerde krochen die Paramäcien bei Verdunstung der Flüssigkeit in den Boden (in

172 E. MICHELSON

groben Sand drangen sie sehr ungern ein), wo sie aber auch nur bis zum Austrocknen lebten. Später ließ sich selbst bei sorgfältigster Durchmusterung der Proben keine Spur ihrer Reste feststellen.

2. Die Salzkonzentrationssteigerung (resp. Steigerung des osmotischen Drucke). Bei diesen Versuchen diente als Medium dieselbe Knop'sche Mineralsalzlösung, in welche die Paramäcien in Konzentration von 0,1 Proz. bis 1 Proz. gebracht wurden. Bei einem Teile der Versuchsschalen wurde der Deckel mit Vaseline angeklebt, um die Verdunstung der Flüssigkeit möglichst zu vermeiden. Die anderen Schalen wurden den Bedingungen einer langsamen Verdunstung ausgesetzt, um eine allmähliche Konzentrationssteigerung zu erzielen. Da die Ausgangsquantität der Lösung in allen Fällen gleich war (5 ccm), konnte man mittels Bestimmung der Menge der Flüssigkeit den Konzentrationsgrad annähernd ausrechnen. Die Versuche ergaben folgende Resultate. In 0,1-0,2 proz. Lösungen bemerkte man während der ersten zwei Tage eine Beschleunigung der Teilung $(1^{1}/_{2}-2 \text{ mal täglich})$; darauf kehrte dieselbe zur Norm zurück (s. unten) und die Individuen sahen vollkommen ähnlich denjenigen, welche in schwächeren Konzentrationen sich befanden. 0,3-0,4 proz. Lösung lebten die Paramäcien 10-14 Tage. In den ersten Tagen beobachtete man eine gleiche Beschleunigung der Teilung, die aber nach 2-3 Tagen verschwand. In diesen Lösungen konnte ich mehrere Male interessante degenerative Teilungsformen beobachten (Taf. 5 Fig. 3). Dabei erschien die vordere Teilhälfte dunkel, schrumpfte zusammen und erweckte den Anschein einer runden Knospe, die auf dem hinteren Teilsproßlinge saß. Diese Formen gingen unter Zerfall ihres Körpers zugrunde, sowie später die ganze Kultur überhaupt. Solche degenerative Teilung bei ganz normalem Anschein der anderen Individuen spricht für eine größere Empfindlichkeit des in Teilung begriffenen Organismus gegenüber ungünstigen Verhältnissen. In 0,5 proz. Lösung lebten die Paramäcien bis zu 8 Tagen. In 0,6—0,9 proz. bis zu 3 Tagen. In 1 proz. starben sie nach 10—12 Stunden ab. In Ermangelung eines Hydrionometers in unserem Laboratorium konnte ich keine Bestimmungen des Dissoziationsgrades erhalten.

Eine langsame Konzentrationssteigerung vertrugen die Paramäcien viel besser. So gewöhnten sie sich vollkommen ans Leben in 0,5—0,6 proz. Lösungen 1). Bei allmählicher Wasserverdunstung

 $^{^{1}}$) Wie oben erwähnt, haben die Werte bei langsamer Konzentrationssteigerung nur einen annähernden Charakter.

konnte ich eine Konzentration bis zu 1,5 Proz. erreichen — in solcher Lösung lebten die Paramäcien bis zu 5 Tagen. Die einzige morphologische Veränderung, welche man bei dauerndem Verbleiben der Paramäcien in konzentrierten Lösungen beobachten konnte, bestand in einer Schrumpfung des Körpers und Bildung von absonderlichen Furchen (Taf. 5 Fig. 4). Diese Veränderung bot aber keine wesentliche Gefahr für das Leben der Paramäcien.

- 3. Ansammlung von Stoffwechselprodukten. Zur Erhaltung eines Mediums mit großer Anzahl von Stoffwechselprodukten bediente ich mich des Aquariumwassers, welches vor dem Versuche durch Verdunstung konzentriert wurde. In diese Flüssigkeit wurden die Paramäcien in großer Menge hineingesetzt (ihre Anzahl wurde mittels Zentrifugieren vermehrt). Es erwies sich dabei, daß die untersuchten Infusorien eine sehr schwache Empfindlichkeit gegenüber solchem schmutzigen Wasser bezeugten. Ich beobachtete diese Proben während ca. eines Monats — die Paramäcien entwickelten sich sehr gut und nur in seltenen Fällen konnte man einzelne abgestorbene Formen wahrnehmen. Ich bediente mich später öfters dieser Unempfindlichkeit der Paramäcien gegenüber schmutzigem Wasser, als einer Isolierungsmethode, da viele andere Protozoen bei diesem Verfahren zugrunde gingen. Den Ansammlungsgrad dieser Stoffe muß man in allen Fällen empirisch feststellen. Auf dieser Eigenschaft der Paramäcien beruht eine interessante Methode der Trennung der Paramäcien von Bakterien, die von Methode der Trennung der Paramacien von Bakterien, die von Ogata (1893) vorgeschlagen wurde. Ogata füllt den oberen Teil eines Kapillarrohrs mit sterilem Sumpfwasser, in dem 2,5 Proz. Traubenzucker gelöst wird. Der untere Teil dieses Rohres wird mit der Paramäcien-Flüssigkeit gefüllt. Die Bakterien bleiben im unteren Teile des Rohres, während die Paramäcien ins Sumpfwasser wandern. Mittels vorsichtigen Durchbruches des Rohres an der Schichtengrenze trennt man die beiden Teile.
- 4. Temperatureinflüsse. Um das Verhalten der Paramäcien zu hohen Temperaturen zu ermitteln, wurden die Probeschalen in einen elektrischen Thermostaten mit exakter Regulierung gestellt, aus welchem sie nur zur erforderlichen schnellen Durchsicht herausgenommen wurden. Als Medium bediente ich mich eines Heuaufgusses und einer 0,05 proz. Knop'schen Lösung. Was die Einwirkung hoher Temperatur auf die Paramäcien anbetrifft, so haben wir folgende Literaturangaben. Nach Dogiel (1926, p. 36 und 43) beträgt das Temperaturoptimum für die Paramäcien 26°C, während sie bei 40°C zugrunde gehen. Woodbuff und

174 E. MICHELSON

Baitsell (1911) schätzen dieses Optimum auf 24—28 °C, während nach Rautmann (1909) dasselbe gleich 20 °C sein soll. Nach meinen Versuchen steigt bei Temperatur über 20 °C die Bewegungs- und Teilungsintensität der Paramäcien. Dieses stimmt vollkommen mit den Angaben Dogiel's überein (1922, p. 55—56), welcher erwähnt, daß bei 15—16 °C die Paramäcien sich nur einmal täglich teilen, während bei 25 °C in demselben Zeitraume drei Teilungen, sich vollziehen. Solche Erhöhung der Prozesse kann jedoch nicht als normal betrachtet werden, da in der Folge die Formen sich stark verkleinern. So erwies sich die Größe der Paramäcien nach längerem Verbleiben bei 26 °C statt der üblichen 176—192 μ nur 158—163 μ . Andererseits wirken verschiedene ungünstige Bedingungen (Konzentrationssteigerung, Anhäufung verschiedener schädlicher Stoffe u. a.), welche keine merkliche Veränderungen bei Zimmertemperatur (16—20 °C) hervorrufen, viel stärker beim Stehen der Schalen im Thermostaten. Bei 33 °C gingen die Paramäcien in 1—2 Tagen zugrunde. Höhere Temperaturen (34—37°C) verkürzten diesen Zeitraum bis auf einige Stunden. Dabei werden die abgestorbenen Individuen gedrungener, ihre Umrisse glatter und sie erinnern an fixierte Exemplare (Taf. 5 Fig. 5).

Bei allmählicher Temperatursteigerung gelang es, die Paramäcien zum Leben bei 33—34°C zu gewöhnen. Jollos (1921, p. 34—35) gelang es, Klone von Paramäcien zum Leben an 35—36°C zu gewöhnen, während andere Klone schon bei 29—32°C abstarben. Durch diese individuellen Unterschiede verschiedener Klone kann auch die wesentliche Differenz meiner Zahlen mit den Angaben Dogiel's erklärt werden.

Was die Versuche mit niedrigen Temperaturen anbetrifft, so war ich genötigt, in Ermangelung eines regulierbaren Eisschrankes kalte Räume zu benutzen, die in unserem Laboratorinm mir zu Gebote standen. Die Temperaturschwankungen betrugen 2—3 Grad täglich.

Die Ergebnisse meiner Versuche waren folgende. Bei Temperaturen unter + 5°-0° lebten die Paramäcien 10-12 Tage. Bereits in den ersten Tagen traten Degenerationsexemplare auf, wobei manche eine grobe Vakuolisierung und Zusammenballen des Körpers zeigten (Taf. 5 Fig. 6). Im weiteren zerfielen diese Exemplare in Körner. Bei Temperaturen unter 0° (-1°, -2° C) lebten die Paramäcien nicht mehr als 3 Tage. Dabei erschienen anfangs Individuen mit stark vakuolisiertem Plasma, ferner traten eigentümliche, runde abgestorbene Exemplare auf mit abgehobener

Pellicula infolge der abgetrennten Alveolarschicht. Efimoff (1922, p. 166) welcher die Wirkung niedriger Temperatur auf die Paramäcien untersuchte, erhielt Kulturen, die bei — 1° bis zu 90 Tage lebten. Der oben erwähnte Mangel eines regulierbaren Eisschrankes gestattete mir nicht genaue Versuche über die allmähliche Einwirkung niedriger Temperaturen anzustellen.

5. Sauerstoffmangel. Hier wurde ebenso wie bei anderen Versuchen langsame und plötzliche Einwirkung dieses Faktors erprobt. Im ersten Falle nahm ich abgekochtes Aquariumwasser, in welches eine große Menge zentrifugierter Paramäcien gesetzt wurde. Als Versuchsgefäß diente ein Glasklötzchen mit Hohlschliff (sog. Salznäpfchen), welches bis oben mit Wasser gefüllt und fest mit einem von der Seite geschobenen Glasdeckel zugedeckt wurde. Der letzte wurde mit Wachs umrändert. So bekamen die Paramäcien nur das Luftminimum, mit welchem sie aus der Kultur ins abgekochte Wasser gebracht wurden. Bei solchen Verhältnissen lebten die Paramäcien 4-5 Tage, worauf sie unter Zerfall des Körpers zugrunde gingen.

Eine langsame Entwicklung des Sauerstoffhungers wurde auf die Weise erlangt, daß mehrere Hunderte Paramäcien in filtriertes, aber nicht gekochtes Aquariumwasser in ein Salznäpfchen gebracht wurden. Das Salznäpfchen war ebenso bis oben mit Flüssigkeit gefüllt, fest mit einem Glasdeckel zugedeckt und mit Wachs umrändert. Zum Atmen diente ihnen demnach die Quantität von Sauerstoff, welche im Wasser gelöst war - eine neue Luftzufuhr war ausgeschlossen. In diesen Proben lebten die Paramäcien 10-12 Tage, worauf eine große Zahl derselben zerfiel. Einzelne Exemplare lebten manchmal länger. In einer dieser Proben blieben nach dem Tode der ganzen Kultur 5 Paramäcien am Leben, welche nur nach 2 Wochen zugrunde gingen.

Nach den Literaturangaben (NIRENSTEIN 1905) wurde solche Widerstandsfähigkeit gegenüber Sauerstoffmangel auch bei Colpidium, Opalina, Balantidium und Nycthoterus beobachtet.

Die Höhe des Salznäpfchens, in welchem der Versuch vorgenommen wurde, erlaubte eine Durchsicht nur bei schwachen Vergrößerungen (Zeiss Ob. A $_2$ und A $_3$), was die Möglichkeit einer Registrierung verschiedener Veränderungen der Paramäcien ausschloß. Die Form ihres Körpers blieb bis zum Tode unverändert. Funktionell bemerkte man nur eine Verlangsamung der Bewegung der Paramäcien (die 2-3 Tage nach Beginn des Versuches eintrat), wobei die Infusorien meistenteils auf dem Grunde sich ansammelten. Vielleicht spielten hier die Kohlensäureblasen unter dem Deckel eine Rolle, da die Paramäcien, welche in den oberen Schichten auftraten und dabei eine solche Blase berührten, sofort abprallten.

- 6. Hunger. Für Paramäcien als Bakterienfresser fällt es ziemlich schwer, absolutes Hungern herzustellen. Mit dieser Absicht wurden die Infusorien durch eine Reihe steriler Knop'scher Lösungen von 0,05 Proz. durchgeführt¹), wobei sie vollständig von Bakterien befreit wurden. Der Versuch wurde in sterilem, mit Glas bedecktem Salznäpfchen durchgeführt, welches mit Wachs umrändert war. Um das Eindringen neuer Bakterien zu vermeiden, wurde das Salznäpfchen während des Versuches nicht geöffnet. Dieses gestattete aber das Material nur bei schwachen Vergrößerungen zu beobachten und schloß die Möglichkeit eingehender Untersuchungen aus. Andererseits wurden die Inanitionserscheinungen der Paramäcien mehrfach beschrieben [Kasanzeff (1901), Wallengreen (1902), Mitrofanoff (1903), Dogiel (1926, p. 77)] und wären kurz in folgenden Punkten zusammenzufassen:
 - 1. Plasmavakuolisation.
 - 2. Trennung des Micronucleus vom Großkern.
 - 3. Hypertrophische Veränderungen des letzteren.
 - 4. Zerfall des Macronucleus.
 - 5. Degeneration des ganzen Organismus.

Jedoch gibt keiner der erwähnten Autoren genaue Angaben über Hungerdauer. Mitrofanoff teilt die Kernveränderungen bei hungernden Paramäcien in zwei Perioden:

- 1. Innere Veränderungen von 9-10 Tagen.
- 2. Äußere Veränderungen 5-6 Tage. Da aber die Kernveränderungen natürlich nicht vom 1. Tage des Hungerns eintraten, so wäre diese Dauer (14-16 Tage) noch um einiges zu verlängern.

Daniel (1908) gewöhnte die Paramäcien zum Leben im destillierten Wasser; die Infusorien lebten dabei bis zu 13 Tagen, worauf sie vor Hunger starben. Ich unternahm meine Versuche in Salzlösungen, wobei eine längere Existenzdauer der Kultur zu erwarten war. In der Tat lebten meine Paramäcien 20—22 Tage, obgleich einzelne tote und zerfallende Exemplare seit dem 14. bis 15. Tage zu beobachten waren. Sosnowsky (1899, S. 31), welcher die Inanitionsveränderungen des Stentor coeruleus verfolgte, erwähnt eine erhöhte Empfindlichkeit der hungernden Infusorien gegenüber

¹⁾ Knop'sche Lösung, welche eine saure Reaktion besitzt, ist für die Bakterienentwicklung ungünstig.

verschiedenen äußeren Einflüssen. Vielleicht standen diese frühzeitig zerfallenen Exemplare mit der Erschütterung der Schale in Zusammenhang, welche bei der Durchsicht unvermeidlich ist. Die übrigen Exemplare gingen gleichfalls unter Zerfall ihres Körpers zugrunde. Da die Paramäcien futterreichen Kulturen entnommen wurden, erhielten sich ihre Nahrungsvakuolen 1-2 Tage. diesem Grunde muß daher die volle Inanitionsdauer ungefähr 20 Tage betragen.

Eine langsame Hungereinwirkung habe ich nicht geprüft, da es bei andauerndem Verbleiben der Paramäcien in einer Schale schwer fällt, den Einfluß anderer Faktoren auszuschließen (Steigerung der Konzentration, Anhäufung von Stoffwechselprodukten).

Zugleich mit den erwähnten Versuchen über Einwirkung verschiedener Faktoren auf Paramaecium wurden parallele Proben mit anderen Infusorien (Stylonychia pustulata und Vorticella campanula) gemacht. Im nachstehenden gebe ich eine kurze Zusammenfassung der Resultate, die sich bei diesen Versuchen ergeben haben.

- 1. Beim schnellen Austrocknen starben diese Infusorien unter Ankleben ans Glas, gleich den Paramäcien, ab. Allmähliche Eintrocknung führte immer zur Cystenbildung.
- 2. Steigerung der Salzkonzentration vertrugen Stylonychia und Vorticella besser als Paramaecium. Allmähliche Steigerung rief eine Encystierung hervor.
- 3. Gegenüber Anhäufung der Stoffwechselprodukte, wie oben erwähnt wurde, leisteten die Paramäcien den größten Widerstand, indem sie das Absterben oder die Encystierung von Stylonychia und Vorticella überlebten.
- 4. Auf die Einwirkung niedriger und hoher Temperatur reagierten diese Infusorien schwächer als die Paramäcien. Absterben der letzteren konnte man aber gleichfalls immer Degenerationsformen der zwei erwähnten Infusorien beobachten, was für die Nähe ihres Temperaturmaximums und -minimums zu demjenigen der Paramäcien spricht. Cystenbildung fand nur selten statt.

 5. Absoluter Sauerstoffmangel rief den Tod der Stylonychia und
- Vorticella schon am 1. Tage hervor. Beim allmählichen Einwirken dieses Faktors wurde gewöhnlich Encystierung beobachtet.

 6. Hunger war immer eine Veranlassung zur Cystenbildung.

Die Ergebnisse des 1., 3., 5. und 6. Punktes stimmen vollständig mit den Angaben Brandt's überein (1923, S. 73-82), welcher ähnliche Versuche mit Vorticella microstoma unternahm.

178 E. Michelson

Demnach erwiesen die Paramäcien eine relativ größere Widerstandsfähigkeit bei Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte. Es entsteht die Frage, auf welche Weise die Paramäcien diesen ungünstigen Existenzbedingungen in der Natur widerstehen? Oben wurde bereits die Fähigkeit dieser Infusorien zum Eindringen in den Boden erwähnt, was beim Austrocknen stattfindet. Moore (1903) erwähnt, daß der positive Geotropismus bei Schüttelung, Kälte, Steigerung der Konzentration und Hunger auftritt, dagegen die Überfütterung und das Erwärmen negativen Geotropismus hervorrufen. Also können wahrscheinlich außer dem Austrocknen auch andere Faktoren das Eindringen der Paramäcien in die Erde stimulieren.

In meinen Versuchen habe ich nicht selten ein Niedersetzen der Paramäcien auf den Grund der Schale beobachtet, aber dieser Vorgang zeigte keine ausgesprochene Beständigkeit. Wenn auf dem Schalengrunde Schlamm oder Bakterienablagerung sich befand, so verkrochen sich die Infusorien sehr gern in demselben. Taf. 5 Fig. 8 zeigt eine kleine Erhebung aus in 0,05 proz. Knop'scher Lösung abgestorbenen Bakterien, in welcher die Paramäcien ein ganzes System von Gängen gebahnt haben. Im Anschluß an diese Erscheinung war es wichtig festzustellen, wie tief die Paramäcien in die Erde einzudringen vermögen.

Zur Lösung dieser Frage wnrden folgende Versuche vorgenommen. Glasröhren, die an einem Ende in Kapillarröhrchen ausgezogen waren, wurden vom breiten Oberende auf verschiedene Höhe (1-3 cm) mit feiner Gartenerde oder abgekochtem Bakterienschlamm gefüllt. Das kapillare Ende, wohin die Erde nicht hineinkam, wurde in eine Schale mit Heuaufguß eingetaucht, wobei zwischen der Erde und der Flüssigkeit kein Luftraum blieb. Über der Erde wurde ins Glasrohr eine Wasserschicht mit Paramäcien eingeführt. Beim Austrocknen der Flüssigkeit mußten die Paramäcien sich in der Erde verkriechen und darauf in die Schale gelangen. Entsprechend dem Festigkeitsgrade der Erde ließen sich drei Versuchsarten unterscheiden: 1. mit fest gepreßter Erde; 2. mit lockerer Erdschicht; 3. mit Schlamm, welcher die größte Porenkonsistenz besaß. Diese Versuche ergaben folgende Resultate. Bei kompakter Erde konnten die Paramäcien selbst nicht eine Schicht von 1 cm Dicke durchdringen. Bei lockerer Erde krochen sie nur in die Tiefe von 1 cm hinein. In den Proben mit Schlamm konnten die Paramäcien eine Schicht von 2 cm und einzelne Exemplare sogar bis zu 3 cm Dicke durchdringen. Es ist möglich, daß in der Natur,

wo beim Austrocknen der Wasserbehälter der Grund sehr locker ist, das Eindringen der Paramäcien auf größere Tiefen statt-findet, jedoch wird es sich kaum mehr als um einige Zentimeter handeln. Demnach erscheint dieser Schutz für die Paramäcien nicht absolut zu sein, was auf das Vorhandensein einer besseren Schutzvorrichtung bei denselben zu vermuten Veranlassung gibt. Eine solche Schutzvorrichtung könnten zweifellos die Cysten darhieten.

Jedoch riefen die oben beschriebenen Verhältnisse keine Cystenbildung der Paramäcien hervor — in allen Proben gingen die Paramäcien früher oder später zugrunde. Nur die Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte erwies keinen sichtbaren Einfluß auf das Leben der Infusorien. Da aber auch dieser Faktor unbedingt sein Minimum haben muß, erschien es interessant zu prüfen,

wie dabei die Paramäcien reagieren würden.

Zur Aufklärung dieser Frage wurden die Paramäcien wie im oben beschriebenen Versuche (S. 173) in stark konzentriertes Aquariumwasser gesetzt, mit dem Unterschiede, daß es einer langsamen Verdunstung ausgesetzt wurde. Außerdem wurde dieses Wasser reichlich mit Bakterien gesättigt und zu ihrer intensiven Wasser reichlich mit Bakterien gesättigt und zu ihrer intensiven Entwicklung in dasselbe noch abgekochter Aquariumschlamm mit großem Inhalt organischer Stoffe zugesetzt. In einigen Proben wurden zwecks stärkerer Anhäufung der Stoffwechselprodukte verschiedene kleine *Protozoa* (Amöben, *Chilomonas, Cyclidium, Urotricha* u. a.) gezüchtet, welche bei ihrer geringen Größe das Bild der Veränderungen von *Paramaecium* nicht beeinträchtigen konnten. In solchen Schalen lebten die Paramäcien bei langsamer Verdüngtung 14, 18 Tagen gewond sie im Verland von 1, 2 Tagen ehrer dünstung 14—18 Tage, worauf sie im Verlauf von 1—2 Tagen ohne Degenerationsbildungen verschwanden. Bei Durchsicht der Proben konnte ich mitten unter einer Anzahl kleiner Sandpartikel einzelne ovale oder rundliche stark lichtbrechende Körper finden. Die relative Regelmäßigkeit ihrer Umrisse, ansehnliche Größe $(75-82 \mu)$, sowie ihr Auftreten nach dem Verschwinden der Paramäcien legten die Vermutung nahe, daß diese ovalen Körper ein Umwandlungsstadium dieser Infusorien darbieten, vielleicht selbst ihre Cysten. Jedoch bedurften diese Vermutungen einer Bestätigung.

Als Anstoß zur Entstehung dieser Gebilde erschien wahrschein-

lich: 1. eine beträchtliche Anhäufung der Stoffwechselprodukte; 2. ein günstiges Substrat in Gestalt des feuchten Schlammes, ohne welchen man diese Gebilde nicht bekommen konnte. Auf welche Weise aber diese Veränderungen vonstatten gehen, konnte man in 180 E. MICHELSON

der dichten Schlammschicht feststellen. Es erschien erforderlich, analoge Bedingungen in einem durchsichtigen Medium zu schaffen. Als solches wählte ich einen mit Bakterien beimpften Knop-Agar (M. Hartmann 1921, S. 90), auf welchem eine Paramäcienkultur angelegt wurde. Die letzteren gehören infolge ihrer beträchtlichen Größe zu denjenigen Formen, welche nicht besonders leicht auf dem Agar sich kultivieren lassen. Jedoch vertragen sie bei Anlegung tiefer Furchen auf der Agarfläche und Anwesenheit einer hohen Bakterienschicht das Leben in diesem Medium während 3 bis 4 Wochen. Eine bemerkenswerte morphologische Veränderung, die die Paramäcien auf dem Agar erdulden, ist eine Ausgleichung der charakteristischen Torsion ihres Vorderendes und eine Abflachung des Peristoms, so daß die Individuen die Gestalt eines gestreckten Ovals erlangen (Taf. 6 Fig. 1). Die Dorsal- und Ventralseite des Körpers unterscheiden sich voneinander nur durch die Anwesenheit zweier kontraktiler Vakuolen auf der ersten, während die zweite eine Mundöffnung trägt. Diese Körperform wird durch den Aufenthalt des Infusors im schlammigen Medium bedingt — man kann sie auch künstlich hervorrufen, indem man die Paramäcien auf einige Tage in dünn abgekochte Stärke bringt. Desgleichen findet man sie auch im Schlamme, wenn die ihn bedeckende Wasserschicht unbedeutend ist. In ein flüssiges Medium gesetzt, bekommen die Paramäcien bald wieder ihre normale Gestalt.

In den Agarfurchen, wo eine beträchtliche Tiefe des Bakterienschleimes vorhanden war, konnte man öfters Paramäcien mit nach oben gekehrtem Hinterende finden. Diese Körperlage stand wahrscheinlich mit der Zähigkeit des Mediums in Zusammenhang und wurde oft in flüssigen Kulturen bei Anwesenheit des Schlammes beobachtet. Viel seltener konnte man im Schleime auf dem Agar solche Paramäcien sehen, welche in dieser Lage sich langsam um ihre Längsachse zu drehen begannen. Das vordere Ende verkürzte sich dabei allmählich und der Körper bekam eine Gestalt, die auf Taf. 6 Fig. 2 abgebildet ist. Da das Agarmedium die Durchsicht nur bei schwachen Vergrößerungen gestattete, so wurden zwecks eingehender Untersuchung die Exemplare herausgefangen und ins Wasser gebracht. Nach langem Verbleiben im Wasser bekamen sie aber wieder ihre übliche Gestalt infolge der allmählichen Streckung und Umbiegung des Vorderendes.

Streckung und Umbiegung des Vorderendes.

Während der andauernden Kreisbewegungen (bei unbedingtem Fehlen eines schnellen Austrocknens) bekommen die Paramäcien auf dem Agar schließlich eine rundliche Form, wie es auf Taf. 6

Fig. 3 dargestellt ist. Dabei werden allmählich alle Nahrungskörper aus dem Plasma ausgestoßen. Wenn die Paramäcien dann ins Wasser gebracht werden, erhalten sie ihr normales Aussehen nicht mehr wieder und gehen schnell zugrunde.

Auf dem Agar erblickt man anfangs bei ihnen alle charakteristischen Bestandteile der Paramäcien: Macro- und Micronucleus, zwei kontraktile Vakuolen, sowie einen Schlund, der in der Tiefe eines schwach ausgeprägten Peristoms entspringt. Bei weiteren Kreisbewegungen wird das Peristom vollständig abgeflacht, wobei der Schlund gleichfalls verschwindet. Die folgende Veränderung besteht in der Obliteration der vorderen kontraktilen Vakuole, während aber die hintere etwas an Größe zunimmt (Taf. 6 Fig. 4). Darauf entleert auch diese Vakuole ihren Inhalt und das ganze Individuum erscheint kleiner und von ovaler Form (Taf. 6 Fig. 5). Auf diesem Stadium verschwindet der Wimperapparat, wobei die Paramäcien ihre Kreisbewegungen einstellen. Weiterhin nehmen infolge eines starken Wasserverlustes die ovalen Gebilde an Größe ab und bekommen ein porzellanartiges Aussehen.

Der Kern, der im Laufe des ganzen Prozesses keine wesentlichen Abweichungen von der Norm aufwies, verliert allmählich seine Grenzen und erscheint unbemerkbar. Schließlich entstehen die oben erwähnten ovalen Gebilde, welche demnach Paramäciencysten darstellen (Taf. 6 Fig. 6). Dieselben werden durch ihre ovale, seltener runde Gestalt, starkes Lichtbrechungsvermögen und völligen Strukturmangel charakterisiert. Eine Färbung dieser Cysten nach den üblichen Methoden konnte nicht erzielt werden, da ihre äußeren Schichten die Fixierungs- und Färbungsflüssigkeiten nicht durchließen.

In dem Falle, wenn eine solche Cyste im Schlamme bei einer großen Wassermenge sich bildet, kann sie auf diesem Stadium sehr lange verbleiben. Auf dem Agar aber, wo eine größere Möglichkeit der Austrocknung besteht, fällt die Cyste gewöhnlich stark zusammen. Dann bekommt sie das Aussehen eines typischen Sandkornes, welches man leicht mit ähnlichen wirklichen Sandkörnern verwechseln kann (Taf. 6 Fig. 7). Aus solchen Sandkörnercysten, die ins Wasser gebracht wurden, gelang es nach einigen Tagen ein Ausschlüpfen von Paramäcien zu beobachten.

Aus den beschriebenen Versuchen ist ersichtlich, daß die Paramäcien, gleich der Mehrzahl der Infusorien, ebenfalls zur Cystenbildung befähigt sind, jedoch lassen sich ihre Cysten bei künstlichen

182 E. Michelson

Bedingungen schwer bekommen. Das Aussehen der Paramäciencysten, welche wie gesagt Sandkörnern äußerst ähnlich erscheinen, macht den Umstand begreiflich, warum dieselben von den früheren Forschern bis jetzt übersehen wurden. Sie unterscheiden sich äußerlich so wesentlich von den Cysten der übrigen Protozoen, daß es niemandem einfallen konnte, in den sandkornähnlichen Gebilden Infusoriencysten zu vermuten.

Die beschriebene Cystenbildung bei den Paramäcien macht nicht nur begreiflich ihr Vermögen ungünstige Existenzbedingungen zu überwinden, sondern erklärt auch ihre allgemeine Verbreitung über die ganze Erdoberfläche. Zugleich bietet ihre Gestalt ein neues Beispiel der Mimikry dar — eines Vorganges, welcher in der Tier- und Pflanzenwelt so verbreitet ist.

Die vorliegende Arbeit erhebt keinen Anspruch auf die Lösung aller Probleme, die mit der Encystierung von *Paramaecium* in Zusammenhang stehen, sondern weist nur den Weg, den künftige Forschungen werden folgen müssen.

Zum Schluß möchte ich meinen tiefen Dank meinem hochgeehrten Lehrer Prof. W. T. Schewiakoff entgegenbringen, sowohl für das vorgeschlagene Thema als auch für seine kostbaren Ratschläge und das lebhafte Interesse, welches er meiner Arbeit bezeugte.

Erst nach Beendigung meiner Arbeit hatte ich die Möglichkeit die Arbeit von Ivanić "Über die mit den Reorganisationsprozessen der Bewegungs- und Nahrungsaufnahmeorganellen verbundenen Ruhestadien von *Paramaecium caudatum*" (Zool. Anz. 1926 Bd. 68 S. 1—9) zu bekommen. Da aber Ivanić die encystierenden Paramäcien im Aquarium zwischen anderen Formen fand und keine Excystierung beobachtet hatte, ist es natürlich schwer zu sagen, ob bei ihm Cystenbildung oder degenerative Abrundung der Paramäcien stattfand.

Literaturverzeichnis.

Brandt, Th. (1923): Die Encystierung bei Vorticella microstoma. Arch. f. Protistenk. Bd. 47 Heft 1 p. 59—100.

Bresslau, E. (1924): Die Ausscheidung von Schutzstoffen bei einzelligen Lebewesen. 54. Bericht der Senckenb. Naturf. Ges. Heft 3 p. 54—65.

Bütschli, O. (1887): Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 1 Abt. III p. 1643-66.

- Daniel, F. (1908): The adjustement of Paramaecium to destilled water and its bearing to the problem of the necessary inorganic salt content. Americ. Journ. Phys. Vol. 83 p. 48-63.
- Dogiel, W. (1926): Gegenwärtiger Zustand der Frage über die Bodenprotozoen. Nachrichten d. Staatl. Inst. d. Versuchsagronomie Bd. 4 Nr. 3 p. 132-137 (russisch).
- -: Wie man biologische Beobachtungen der Protisten durchführt? p. 36, 42-44, 55-56, 67, 77 (russisch).
- Efimoff, W. (1922): Erfrieren und Unterkühlen der Protozoen. Arch. Russ. Protist. Ges. Bd. 1 p. 153—168 (russisch).
- Greenwood (1896): On structural change in the resting nuclea of Protozoa I. The macronucleus of Carchesium polypium. Journ. of phys. Vol. 20.
- Grese und Roumjanzeff (1910): Arbeiten der hydrobiologischen Station auf dem Glubokoje-See. Zit. nach Efimoff. Arch. Russ. Protist. Ges. Bd. 1 1922 (russisch).
- HARTMANN, M. (1921): Praktikum der Protozoologie. 4. Aufl.
- Jollos, V. (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch f. Protistenk. Bd. 43.
- KASANZEFF (1901): Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum.
- LINDNER, (1899): Die Protozoenkeime im Regenwasser. Biol. Zentralbl. Bd. 19 p. 423. MITROFANOFF, P. (1903): Kernapparat der Paramäcien (russisch).
- MOORE, A. (1903): Some facts concerning geotropic gatherings of Paramaecia. Americ. Journ. Phys. Vol. 9 p. 238-44.
- Nirenstein, E. (1905): Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. Allg. Phys. Jena Bd. 5 p. 435-510.
- Nowikoff, M. (1922): Zur Frage der Bodenprotisten. Arch. Russ. Protist. Ges. Bd. 1 p. 141-47 (russisch).
- OGATA, M. (1893): Über die Reinkultur gewisser Protozoen. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. Bd. 14 p. 165-69.
- PROWAZEK, S. (1899): Kleine Protozoenbeobachtungen. Zool. Anz. Bd. 22.
- RAUTMANN, H. (1909): Der Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis der Protoplasmakörper zum Kern. Arch. f. Zellforsch. Leipzig Bd. 3 p. 44-80.
- Schewiakoff, W. (1893): Über die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. p. 105 u. 128-48.
- Sosnowsky, S. (1899): Über die Verhältnisse des Kernes zum Zelleibe bei den Protozoen. Aus dem Zootomischen Laborat. der Warschauer Universität. p. 31 (russisch).
- Wallengreen, H. (1902): Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. Allg. Phys. Jena Bd. 1 T. 1-2 p. 67-128.
- Wesenberg-Lund (1925): Contributions to the biology of Zoothamnium geniculatum AYRTON.
- WOODRUFF und Baitsell (1911): Rhythmus in the reproductive activity of Infusoria. Journ. Exper. Z. Philadelphia Vol. 11 p. 135-42.

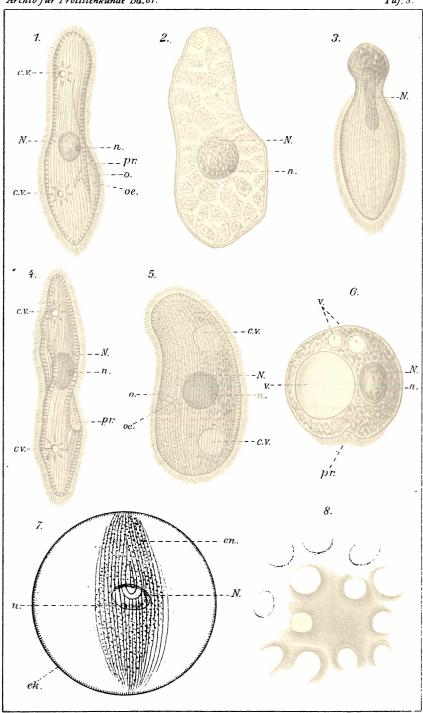
Tafelerklärung.

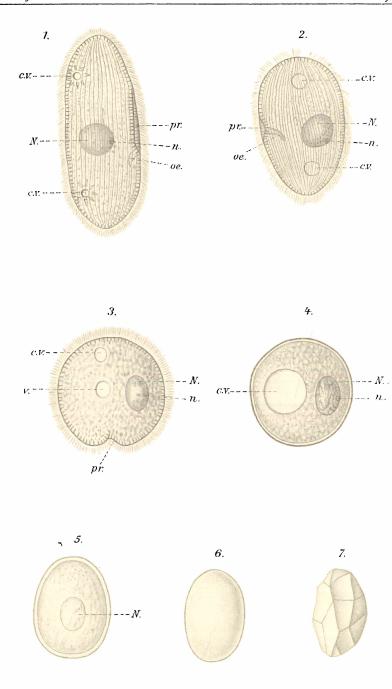
Tafel 5.

- Fig. 1. Paramaecium caudatum Ehrbg. Normales Aussehen. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 2. Abgeplattete Form infolge des Austrocknens. Vergr. ca. 380 x.
- Fig. 3. Degenerative Teilung bei erhöhter Salzkonzentration. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 4. Form mit absonderlichen Furchen bei erhöhter Salzkonzentration. Vergr. ca. $380 \times$.
 - Fig. 5. Degenerative Form, die bei hoher Temperatur abstarb. Vergr. ca. 380 X.
 - Fig. 6. Abgerundetes Individuum bei niedriger Temperatur. Vergr. ca. 380 X.
 - Fig. 7. Form mit Abtrennung der Pellicula. Vergr. ca. 380 X.
 - Fig. 8. "Häuschen" der Paramäcien. Vergr. ca. 820×.

Tafel 6.

- Fig. 1. Aussehen der Paramäcien in Agarkulturen. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 2. Form mit verkürztem Vorderende. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 3. Ausgleichen des Peristoms. Vergr. ca. 380×.
- Fig. 4. Runde Form mit einer Vakuole. Vergr. ca. 380×.
- Fig. 5. Ausgleichen der Kernumrisse. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 6. Junge Cyste. Vergr. ca. 380 X.
- Fig. 7. Alte Cyste. Vergr. ca. 380 X.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: 61 1928

Autor(en)/Author(s): Michelson E.

Artikel/Article: Existenzbedingungen und Cystenbildung bei Paramaecium

caudatum EHRBG. 167-184