Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten.

Seite

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster in Westfalen.)

# Untersuchungen über Teilung und Conjugation bei *Paramaecium*<sup>1</sup>) *multimicronucleatum*.

 $\nabla$ on

### Willy Köster.

(Hierzu 33 Textfiguren.)

#### Inhaltsverzeichnis.

| Einleitung   |                                       |                  |            |            |              |      |     |   |      | •   | •   | •  |              |   |         |               |    |               |    |   |     |    | 410               |
|--|---------------------------------------|------------------|------------|------------|--------------|------|-----|---|------|-----|-----|----|--------------|---|---------|---------------|----|---------------|----|---|-----|----|-------------------|
| Literatur  |                                       |                  |            |            |              |      |     |   |      |     |     |    |              |   |         |               |    |               |    |   |     |    | 411               |
| Material und T   | echnik                                |                  |            |            |              |      |     |   |      |     |     |    |              |   |         |               |    |               |    |   |     |    | 416               |
| Teilung von P  | arama                                 | ecin             | ım         | m          | ulti         | mi   | crr | mu                                      | cle  | atu | m   |    |              |   |         |               |    |               |    |   |     |    | 417               |
| TOURDE FOR TO  | vi wnieu                              | 0000             |            |            |              | 1100 | 010 | ,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,, | 0000 |     |     | •  | •            | • | •       | •             | •  | •             | •  | • | •   | •  |                   |
| Conjugation un   | d Keri                                | ave              | rhä        | ltn        | iss          | e ii | ı E | Exc                                     | onj  | ug  | ant | en | •<br>vo      | n | Pa      | ·<br>rai      | ma | eci           | um | т | ult | i- |                   |
| Conjugation un<br>micronuc   | d Keri<br>eleatun                     | nve<br>ı.        | rhä        | ltn        | isse         | e in | 1 E | Exc                                     | onj  | ug: | ant | en | •<br>vo<br>• | n | Ра      | ·<br>rai<br>· | ma | ecia          | um | m | ult | i- | 422               |
| Conjugation un<br><i>micronuc</i><br>Zusammenfassu                     | d Kern<br>eleatun<br>ng den           | nve<br>1.<br>E E | rhä<br>rge | ltn<br>bni | isse<br>isse | e in | n E | Exc<br>·                                | onj  | ug: | ant | en | vo           | n | ·<br>Pa | ra:           | та | •<br>eci<br>• | um | m | ult | i- | 422<br>432        |
| Conjugation un<br><i>micronuc</i><br>Zusammenfassu<br>Literaturverzeic | d Kern<br>eleatum<br>ng den<br>ehnis. | nve<br>1.<br>E E | rhä<br>rge | ltn<br>bni | isse<br>isse | e in | n E | Exc                                     | onj  | ug: | ant | en | vo           | n | Pa      | ra:           | ma | ecii          | um | m | ult | i- | 422<br>432<br>432 |

#### Einleitung.

Vor einigen Semestern stellte sich bei der Untersuchung von Paramaecium caudatum im hiesigen Institut heraus, daß in einer Stammkultur Paramäcien enthalten waren, bei denen der für diese Art typische Kleinkern nicht entdeckt werden konnte. Eine nähere Untersuchung ergab, daß es sich bei diesen Tieren um die von MITCHELL 1909 entdeckte Art Paramaecium multimicronucleatum handelte. Die Kultur wurde mir übergeben, um eingehende Kern-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Die gebräuchliche Schreibweise *Paramaecium* wurde beibehalten, obwohl LUDWIG (1931) die Schreibart *Paramecium* etymologisch für richtig hält.

studien an diesen Paramäcien, von denen erst das Gebiet der Conjugation näher bearbeitet worden war, zu machen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. L. v. UBISCH, bin ich zu großem Dank verpflichtet für die Anregung zu dieser Arbeit, wie auch für seine mir stets bewiesene fördernde Anteilnahme. Ferner danke ich herzlich Herrn Priv.-Doz. Dr. Kosswig für seine freundlichen Ratschläge bei der Durchführung meiner Arbeit.

#### Literatur.

MITCHELL fand 1909 bei der Züchtung einer Reinkultur von Paramäcien, daß seine Tiere statt des einen Micronucleus wie Paramaecium caudatum oder statt der beiden Kleinkerne wie Paramaecium aurelia eine ganze Anzahl von kleinen Kernen besaßen. Nach Powers und MITCHELL (1910) schwankt ihre Größe zwischen 0,7  $\mu$  und 1,5  $\mu$ . Sie liegen in kleinen Buchten des Großkernes und sind wie die Micronuclei der anderen Arten von einer Kernmembran umgeben Von den 1000 untersuchten Tieren fand Powers 875, die deutlich 2-7 dieser kleinen Kerne aufwiesen. Bei den übrigen fand er keine Kleinkerne. 1910 gelang es ihm, einmal nach längeren vergeblichen Versuchen Conjugation herbeizuführen. Doch erhielt er nur sechs Conjugationspaare. Genaue Kernstudien konnten deshalb an den wenigen Tieren nicht gemacht werden.

Eingehender hat LANDIS 1925 Paramaecium multimicronucleatum untersucht. Nach seinen Beschreibungen hat Paramaecium multimicronucleatum pantoffelartige Form. Die Größe der Tiere schwankt zwischen 167  $\mu$  und 307  $\mu$ . Die vegetative Form hat vier Kleinkerne, die nur bei genauester Untersuchung und günstiger Beleuchtung sichtbar sind. Daß Powers und MITCHELL bis zu sieben Micronuclei gefunden haben, erklärt Landis durch verfrühte Kleinkernteilung eines oder mehrerer Kleinkerne in Tieren, die sich bald teilen wollen. Wurden weniger als vier Kleinkerne gefunden, so nimmt er an, daß die scheinbar fehlenden durch den Großkern verdeckt seien. Der Micronucleus ist von bläschenartigem Typ. Er sieht denen von Paramaecium aurelia sehr ähnlich. Er besteht aus einem fein granulierten Caryosom und ist von einem Bläschen umgeben, welches kein färbbares Material enthält. Eine dünne Kernmembran umgibt Bläschen und Caryosom. In der vegetativen Form kann kaum eine Struktur unterschieden werden. Einzelheiten über die vegetative Teilung des Kleinkernes sind nicht angegeben. Überhaupt haben die Untersuchungen über Micronucleusteilung von Paramaecium zu keinen sehr befriedigenden Ergebnissen geführt, so daß Bělak (1926)

Paramaecium als eine "Form, deren Chromosomenverhältnisse noch völlig ungeklärt sind" bezeichnet. Die vier Micronuclei von Paramaecium multimicronucleatum liegen in der Regel in gerader Linie angeordnet in 3–10  $\mu$  Abstand von einer Seite des Macronucleus. Der Macronucleus ist unvergleichlich größer als bei Paramaecium caudatum oder aurelia und sehr unregelmäßig geformt. Unter be-



Fig. 1. Schema über den Verlauf der Conjugation. Reproduktion nach LANDIS.

lockert sich auf. Die Kleinkerne sind jetzt deutlicher sichtbar als im vegetativen Zustand. Fig. 1 gibt Aufschluß über den Verlauf der Conjugation nach LANDIS. Durch zweimalige Teilung der Micronuclei entstehen in jedem Conjuganten 16 Kerne, von denen gleich wieder zwölf zugrunde gehen. Auch von den restlichen degenerieren kurz darauf drei. Der Kern, welcher der Verschmelzungsstelle der beiden Conjuganten am nächsten liegt, teilt sich. So entstehen in jedem Individuum zwei Vorkerne, die Stationär- und Wanderkern darstellen. Der Großkern hat inzwischen die Form von wurstähnlichen Schlingen angenommen. Jetzt erfolgt Kernaustausch.

sonderen Bedingungen werden 2-7 kontraktile Vakuolen gebildet. Aus diesem Grunde ist LANDIS auch der Ansicht, daß es sich bei "*Paramaecium* with extra contractile vacuoles" von HANCE (1917, 1918) und bei

"Paramaecium caudatum with a third contractile vacuole" von THAPAR und CHAUDHURY (1923) um Paramaecium multimicronucleatum handelt. zumal HANCE. THAPAR und CHAUDHURY von auffallend großen Tieren berichten. LANDIS hat speziell die Conjugation von Paramaecium multimicronucleatum bearbeitet. Die Conjugation wird eingeleitet durch Abwandern der Micronuclei vom Macronucleus. Die Kleinkernmembran weitet sich und das Carvosom

Stationärkern des einen und Wanderkern des anderen Conjuganten vereinigen sich und verschmelzen. Auf diese Weise entsteht das Syncaryon, welches sich innerhalb 1-2 Stunden dreimal teilt. Zwischen der ersten und zweiten Teilung trennen sich meist die Conjuganten, die ungefähr 8-10 Stunden miteinander verbunden waren. Der alte Großkern ist inzwischen in 35-42 Brocken zerfallen. Durch Teilung des Syncaryons sind in jedem Exconjuganten acht kleine Kerne entstanden, von denen wieder sieben degenerieren. Der übrigbleibende Kern teilt sich schnell hintereinander zweimal. Von den vier entstandenen Kernen werden zwei zu Micronucleusund zwei zu Macronucleusanlagen. 6-7 Stunden nach Trennung der Conjuganten können die verschiedenen "Anlagen" identifiziert werden. Durch eine weitere Teilung der vier Anlagen entstehen vier Kleinkerne und vier Großkerne. Die Zerfallsbrocken des alten Macronucleus haben sich auf 40-45 vermehrt. Sie sind kleiner geworden und zeigen deutlich Degenerationserscheinung. Zu dieser Zeit wachsen auch die neuen Großkerne sehr schnell an. "Dies rapide Anwachsen mag durch die interessante Beziehung, die häufig zwischen den anwachsenden Anlagen und den degenerierenden Brocken des alten Macronucleus bestehen, erklärt werden." Die Kernmembran der Macronucleusanlagen hat sich in mehrere fingerähnliche Erweiterungen ausgestülpt. Diese Ausstülpungen stehen mit der Oberfläche der degenerierenden Brocken in Verbindung. Sie sind in der Lage, Auflösungsprodukte des Chromatins, "flüssige, unfärbbare Stoffe", aufzunehmen, um daraus Material für den neuen Großkern zu bilden. Ein Überwandern von festem, granuliertem Material erfolgt nicht. 34-36 Stunden nach der Trennung der Conjuganten teilt sich der Exconjugant zum erstenmal. Die vier Macronuclei und die noch kurz vor der Zellteilung durch Teilung entstandenen acht Micronuclei werden auf die beiden Tochterzellen verteilt, so daß die neuen Individuen je zwei Macronuclei und vier Micronuclei haben. Von den degenerierenden Brocken des alten Macronucleus sind noch ungefähr 24-28 in jedem Partner enthalten. 23-25 Stunden nach dieser ersten Teilung erfolgt die zweite, der wieder eine Teilung der Micronuclei vorausgeht. Die beiden Macronuclei werden verteilt. Jedes Tochtertier hat nun einen Macronucleus, vier Micronuclei und noch 8-12 degenerierende Brocken des alten Großkernes. Der neue Macronucleus hat jetzt seine endgültige Form und Größe erreicht.

Im Laufe meiner Untersuchungen konnte ich feststellen, daß der Großkern meiner Tiere nicht das von Landis beschriebene Schicksal erleidet. Ich habe mich deshalb auch eingehend mit der Frage: "Was geschieht mit dem alten Großkern nach der Conjugation?" befaßt, zumal in der neueren Literatur kaum Näheres über den Verbleib des alten Macronucleus nach der Conjugation bei *Paramaecium* überhaupt zu finden ist. In der letzten Zeit ist LANDIS der einzige, der ausführlich in seiner Arbeit über den alten Großkern berichtet hat. Die anderen umfassenden Arbeiten sind alle älteren Ursprungs.

Nach GRUBER (1887) ist der alte Großkern von Paramaecium caudatum während der Verschmelzung der beiden Conjuganten in ein geschlungenes Band ausgewachsen, welches bei der Trennung der Individuen in Stücke zerfällt. Diese Brocken runden sich zu Kugeln ab und zerstreuen sich durch das ganze Tier. GRUBER ist mit BALBIANI (1861) der Meinung, daß diese Brocken vom Plasma resorbiert und nicht von der Zelle ausgestoßen werden. Die aufgelösten Chromatinelemente werden wieder von den neuen jetzt schnell heranwachsenden Großkernen aufgenommen. Vor der ersten Teilung des Tieres sind die alten Großkernbrocken bereits verschwunden. Nachdem der neue Großkern normale Größe erreicht hat, erfolgt die erste Teilung der Zelle.

Entgegen GRUBER fand BÜTSCHLI (1875, 1876) Exconjuganten, die nach den ersten beiden Teilungen noch Zerfallsstücke des alten Großkernes aufwiesen. Nach seinen Untersuchungen tritt bereits Zellteilung ein, bevor die alten Großkernbrocken verschwunden sind, und der neue Großkern wieder normal ist. Er fand Exconjuganten, bei denen Zerfallsbrocken des alten Großkernes unmittelbar an den heranwachsenden Großkernen lagen und auch in sie eingedrungen erschienen; doch ist BÜTSCHLI nicht ganz sicher, ob ein Einwandern der Kerntrümmer in die neuen Großkerne erfolgt. Ähnliche Kernbilder fand zwar auch GRUBER; er glaubt aber nicht an eine "mechanische" Aufnahme der alten Großkernbrocken durch den neuen Macronucleus.

Am eingehendsten hat MAUPAS (1889) über den Verbleib des alten Großkernes in seiner grundlegenden Arbeit über Conjugation von *Paramaecium caudatum* berichtet. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind zugleich eine unabhängige Bestätigung der Richtigkeit der Angaben von GRUBER, BALBIANI und BÜTSCHLI über die Kernverhältnisse im Exconjuganten. Nach MAUPAS zerfällt der Großkern 4-5 Stunden nach Trennung der Conjuganten in 40-45 runde Brocken. Oft fand er jedoch bis zu 60. Nach seinen Untersuchungen geht das Verschwinden dieser Zerfallsbrocken auf verschiedene Art und Weise vor sich. Er unterscheidet zwei Fälle.

Bei Exconjuganten, die in einem reich an Nahrung versehenen Kulturmedium leben, werden die Kernbrocken aufgelöst oder mit den Exkreten ausgestoßen. Dies erfolgt ziemlich spät. MAUPAS fand in den Exconjuganten noch Kernbrocken nach der zweiten Teilung, die mehr als 60 Stunden nach Trennung der Conjuganten erfolgte. Daß nicht ein "Aufsaugen" der Brocken von den neuen Großkernen in Frage kommt, beweist er an Exconjuganten, die nach der ersten Teilung, 40 Stunden nach Trennung der Conjuganten, noch 30 Kernbrocken enthalten, eine Zahl, die die Hälfte der Maximalmenge, die diese Brocken erreichen können, ausmacht. Die neuen Großkerne sind bis zu diesem Zeitpunkt zur normalen Größe ohne Zuhilfenahme dieser Brocken angewachsen. Auch in Exconjuganten, die später fixiert wurden, konnte keine Aufnahme der Brocken von den neuen Großkernen festgestellt werden.

Anders verhält es sich bei Exconjuganten, die in einem an Nahrung armen Kulturmedium leben. In diesem zweiten Falle wird ein Teil der Zerfallsbrocken in einer Verdauungsvakuole aufgelöst. Die übrigen erleiden ein anderes Schicksal. Die Kernbilder zeigen, daß diese Brocken in die neuen Großkerne vollständig eindringen und "einwachsen". Mehrere der Brocken sind nach längerer Zeit noch deutlich in den neuen Großkernen sichtbar enthalten, bis sie mit ihnen vollständig verschmelzen. Der Nahrungsmangel bedingt auch eine Verzögerung der ersten Teilung. Die neuen Großkerne werden nicht mehr wie bei den normalen ersten beiden Teilungen der Exconjuganten verteilt, sondern sie wachsen durch "Einverleibung" der alten Großkernbrocken heran, legen sich aneinander, wachsen zusammen und gehen vollkommen ineinander auf. Diese Kernverschmelzung ist nach MAUPAS nicht pathologisch. Die Kernverhältnisse sind ohne Teilung des Exconjuganten wieder normal geworden.

In späteren Arbeiten fand ich kaum Angaben über den Verbleib der alten Großkernbrocken. Selbst KLITZKE (1916) erwähnt in seiner umfassenden Arbeit über die Placentenentwicklung bei *Paramaecium caudatum* nichts vom alten Großkern.

Im Lehrbuch der Protistenkunde von Doflein (1929) ist nur der Vermerk gemacht: "Über das Verhalten des Macronucleus bei der Conjugation ist wenig zu sagen. Sein Schicksal ist immer dasselbe. Unter wechselnden Bildern erfolgt sein Zerfall und schließlich seine völlige Resorption." Ebenso ist bei BĚLAŘ (1926) nur die kurze Angabe zu finden, daß der alte Macronucleus in einzelne Brocken zerfällt, die "allmählich ihre Färbbarkeit verlieren und sich im Protoplasma spurlos auflösen".

#### Material und Technik.

Meine Paramäcien von der Art Paramaecium multimicronucleatum entstammen der schon erwähnten alten Stammkultur aus dem hiesigen Institut. Von je einem Tier ausgehend, dessen fixierter Teilungspartner als Paramaecium multimicronucleatum identifiziert worden war, erhielt ich Reinkulturen. Als Kulturflüssigkeiten wurden Aufgüsse von frischem Leitungswasser auf Heu und Haferstroh benutzt. Um zu vermeiden, daß wilde Protisten durch Cysten in die Kulturen gelangten, wurden Heu und Stroh längere Zeit gekocht. Nach 4-5 tägigem Stehen der Aufgüsse hatten sich reichlich Bakterien angesammelt, so daß ein Überimpfen von Paramäcien aus den Rein-kulturen erfolgen konnte. Die so entstandenen Reinkulturen florierten sehr lange. Von Zeit zu Zeit wurde die mit Paramäcien entnommene Lösung durch frische Nährlösung ersetzt. Der von STRAUS (1923) empfohlene Aufguß von 2,5 l Frischwasser auf 2 g getrocknete Schaf-thyreoidea bewährte sich als Dauerkulturmedium nicht. Handelte es sich aber darum, schnell große Massen von Paramäcien zu erhalten, so leistete die Thyreoidealösung gute Dienste. Ähnlich verhielt sich eine Nährlösung von 0,01-0,02 Proz. Liebig's Fleischextrakt. Doch diese Medien wurden oft schon nach einer Woche sauer, und die Kulturen, die sehr schnell hochgekommen waren, gingen ein. Bei der Untersuchung der Kernverhältnisse in den Conjuganten und Exkonjuganten wurden die Paramäcien einzeln in Salznäpfchen in ungefähr 1 ccm Nährlösung gehalten. Um ein Verdunsten der Lösung zu vermeiden, wurden die Salznäpfchen durch eingefettete Deckel vermeiden, wurden die Salznäpfchen durch eingefettete Deckel ver-schlossen. Damit möglichst dieselben äußeren Lebensbedingungen wie in den Kulturen zur Zeit der Conjugation gewahrt blieben, wurde das Medium täglich ersetzt. Die neue Lösung entnahm ich den Kulturaquarien, aus denen die Conjuganten stammten. Nach Filtrieren durch feinste Müllergase mußte erst eine genaue Untersuchung er-geben, daß keine Paramäcien mehr in dieser Nährlösung vorhanden waren. Hätte ich als Kulturmedium eine frische Nährlösung bei täg-licher Erneuerung gebraucht, so wäre eine "Überfütterung" der Tiere eingetreten. In einer nicht gewechselten Nährlösung würde bald Nahrungsmangel geherrscht haben, so daß die extremen Bedingungen

geschaffen worden wären, unter denen MAUPAS den Verbleib des alten Macronucleus analysiert hat.

Zur Herstellung von Dauerpräparaten wurden die Paramäcien in Gemischen von Sublimat-Alkohol-Eisessig, Sublimat-Eisessig und Kaliumbichromat-Eisessig fixiert. Zur Färbung eigneten sich am besten Boraxkarmin, Alaunkarmin und Alizarincyanin. Die Zeichnungen sind mit Ölimmersionsobjektiv und Zeichenprisma angefertigt.

#### Die Teilung von Paramaecium multimicronucleatum.

Paramaecium multimicronucleatum hat pantoffel- bis birnenförmige Gestalt. Obwohl die hintere Hälfte der Zelle dickbauchiger ist als die vordere, so ist das vordere Ende doch flach und abgerundet, während das hintere Ende in eine Spitze ausläuft. Nach einiger Übung läßt sich Paramaecium multimicronucleatum schon im lebenden Zustand ohne Vitalfärbung von Paramaecium caudatum unterscheiden. da Paramaecium multimicronucleatum plumpere Form hat und auch durchschnittlich 100–150  $\mu$  größer ist. Paramaecium multimicronucleatum hat einen Großkern und in der Regel vier Kleinkerne. Von einheitlicher Form des Macronucleus kann keine Rede sein. Er ist rund, oval, ganz langgestreckt, glatt, oft sehr zerrissen und zerklüftet, kompakt, dicht und dunkel färbbar, feinkörnig, grobgranuliert und lichtgefärbt. Das Größenverhältnis zwischen Großkern und Zellkörper ist sehr verschieden. Die Lage der Kleinkerne zum Macronucleus ist ganz willkürlich. Teils liegen sie unmittelbar am Großkern, teils in tiefen Buchten oder flachen Dellen desselben, manchmal auch im Plasma verstreut (Fig. 2 u. 3). Nach LANDIS sollen die Kleinkerne meist in einer Linie an einer Seite des Großkerns liegen. Diesen Fall habe ich nicht beobachtet. Wenn die Kerne auch bisweilen in einer Linie zu liegen schienen, so stellte sich nach Drehung des Präparates heraus, daß sie in verschiedenen Ebenen lagen. In ruhendem Zustand haben die Kleinkerne einen Durchmesser von ungefähr  $1-2\mu$ . Nur bei genauester Untersuchung sind sie zu erkennen. Der Micronucleus besteht aus einem kugel- bis tropfenförmigen Caryosom, dessen feine Struktur schwer erkennbar ist (Fig. 4 a). Im Kern befindet sich häufig ein ungefärbter Bezirk, der je nach Lage des Prä-parates als Vakuole (Fig. 4b) oder als Kerbe (Fig. 4c) erscheint. Das Caryosom liegt in einem, von einer dünnen Membran umgebenen Bläschen. Die Blase selbst ist stark lichtbrechend und enthält unfärbbares Material. Ebenso wie MITCHELL habe ich im Ruhestadium Tiere mit einwandfrei zwei bis sieben Micronuclei gefunden. LANDIS

ist zwar der Meinung, daß Paramäcien mit mehr als vier Kernen nur vorübergehend durch verfrühte Micronucleusteilung bei Tieren,







Fig. 4. Kleinkerne von Paramaecium multimicronucleatum in vegetativem Zustand. a Tropfenförmiger Kleinkern. Pr. V3. Vergr. 1680 fach. b Kleinkern mit vakuolen-artigem Bezirk. Pr. V4. Vergr. 1680 fach. c Stark eingebuchteter Kleinkern. Pr. V5. Vergr. 1680 fach.



Fig. 5. Paramaecium multimicronucleatum mit sechs Kleinkernen in Teilung. Pr. U1. Vergr. 345 fach.

mäcien mit weniger als vier Kleinkernen gibt. Wenn in einem gut gefärbten Tier nur weniger als vier Kleinkerne zu erkennen sind, so müßten die sonst noch vorhandenen bei genauer Beobachtung zu finden sein, zumal wenn das Präparat gedreht und so

multimicronucleatum. Vegetative Form mit vier Kleinkernen. Pr. V1. Vergr. 345 fach.

Paramaecium Fig. 3. multimicronucleatum. Vegetative Form mit vier Kleinkernen. Pr. V2. Vergr. 345 fach.

Paramaecium Fig. 2.

die sich selbst bald teilen wollen, entständen. Doch kann diese Erklärung jedenfalls nicht für alle Fälle zutreffen. Fig. 5 zeigt z. B. ein Paramäcium, das ursprünglich sechs Micronuclei besessen hat, in Zellteilung. Alle Kleinkerne haben sich vor der Durchschnürung des Tieres geteilt, so daß in vorliegendem Falle das Individuum zwölf Kleinkerne besitzt. Nach erfolgter Zellteilung würden die beiden Tochtertiere je sechs Micronuclei erhalten. Es ist auch möglich, daß es Paravermieden wird, daß einzelne Micronuclei vom Großkern verdeckt werden. Die Paramäcien mit mehr oder weniger als vier Kleinkernen entstehen bei der Zellteilung. Durch ungleiche Verteilung von noch nicht geteilten Kleinkernen auf die Tochterindividuen entstehen Tiere mit einer geraden Anzahl von Kleinkernen. Nach Fig. 6 würde sich bei der Zellteilung nach erfolgter Micronucleusteilung ein Partner mit zwei und einer mit sechs Kleinkernen ergeben. Teilen sich die Micronuclei vor der Durchschnürung der Zelle, so entstehen bei un-



Kleinkerne. Pr. U2. Vergr. 345 fach.

Kleinkerne. Pr. U3. Vergr. 345 fach.

micronucleatum mit vier micronucleatum mit vier micronucleatum mit sechs Kleinkernen in Teilung. Kleinkernen in Teilung, Kleinkernen in Teilung. Un-Ungleiche Verteilung der Ungleiche Verteilung der gleiche Verteilung der Kleinkerne. Pr. U4. Vergr. 345 fach.

gleicher Verteilung der Kleinkerne Paramäcien mit gerader oder ungerader Zahl von Micronuclei. Nach Fig. 7 entstehen voraussichtlich ein Individuum mit drei und eins mit fünf Kleinkernen. Diese beiden vorliegenden Fälle scheinen sogar sehr häufig vorzukommen, da die Zahl der Paramäcien mit zwei und sechs bzw. drei und fünf Kleinkernen in Ramschfixierungen sehr groß ist. Da die Kleinkerne im Plasma eine willkürliche Lage haben, so ist eine ungleiche Verteilung der Micronuclei in Tieren mit mehr als vier Kernen noch

leichter möglich. Fig. 8 zeigt die Teilung eines Paramäciums mit vier bereits geteilten und zwei noch ungeteilten Kleinkernen. Durch ungleiche Verteilung der Micronuclei werden ein Tier mit vier und eins mit acht Kleinkernen entstehen, sofern sich die beiden ungeteilten Kerne noch teilen werden. Würde sich der eine oder andere Kleinkern bei der Zellteilung überhaupt nicht teilen, so würden dadurch noch andere Kombinationen für die Entstehung von Paramäcien mit

Fig. 9. Paramaecium multimicronucleatum in Teilung. Die Kleinkerne rücken vom Großkern ab. Pr. T1. Vergr. 345 fach.

nicht vier Micronuclei gegeben sein. Da bei der Teilung von Paramäcien mit einer "anormalen" Zahl von Kleinkernen meist wohl wieder Tiere mit nicht vier Micronuclei entstehen, so läßt sich auch verstehen, daß bei der Durchsicht von Ramschfixierungen die Zahl der "normalen" Tiere mit vier Kleinkernen verhältnismäßig klein war. Beim Auszählen von Massenfixierungen wurden oft Tiere gefunden, bei denen auch bei genauster Untersuchung kein Kleinkern festgestellt werden konnte. Ich bin der Ansicht, daß es bei Paramaecium multimicronucleatum Individuen gibt, die keinen Micronucleus besitzen. Die Erklärung für eine Entstehungsmöglichkeit der "micronucleuslosen" Paramäcien gebe ich später bei dem Bericht über die Untersuchung an Exconjuganten.

Der normale Verlauf der Teilung von Paramaecium multimicronucleatum ist folgender: Die Teilung wird durch Abwandern der Kleinkerne vom Großkern eingeleitet (Fig. 9). Der Macronucleus streckt sich in die Länge, und die Kleinkerne wandern zu je zweien den Enden der Tiere zu

(Fig. 10). An der Form sind Vorder- und Hinterende nicht mehr zu unterscheiden. Beide Enden sind gleichmäßig abgeflacht. Jetzt erst ist eine merkliche Einschnürung der Zelle zu beobachten. In diesem Augenblick beginnt auch die Kleinkernteilung. Sie erfolgt mitotisch. Das Chromatin des Kernes lockert sich auf und ordnet sich in einer Ebene an (Fig. 11 a). Das Chromatin hat sich zu dicht gefärbten Einheiten zusammengeschlossen. Es sieht aus, als ob sich Chromosomen gebildet hätten und als ob eine Äquatorialplatte ent-

standen wäre (Fig. 11 b). Die Kernmembran wird jetzt oval, nnd das Chromatin rückt auseinander (Fig. 11c). Darauf wird das Chromatin scheinbar aufgelöst, denn der Kern besitzt kein färbbares Material mehr (Fig. 11 d). Diese Stadien sind deshalb sehr schwer zu finden. Inzwischen schnürt sich die Kleinkernmembran quer durch, und der Kern beginnt wieder eine ganz feine Struktur anzunehmen (Fig.11e). Fig. Während der Kleinkernteilung hat sich der Großkern weiter gestreckt. Nur durch einen dünnen Chromatinfaden hängt er noch zusammen (Fig. 12). Nach Durchschnürung der Zelle entstehen Tochterindivizwei duen (Fig.13). Der noch tropfenförmige Großkern zieht sich zusammen und rundet sich Die Kleinkerne ah haben wieder einheitliche Struktur. Sie rücken zum Macronucleus oder in seine Nähe.

Der Teilungsprozeß von der beginnen-



Fig. 12.

Fig. 12. Paramaecium multimicronucleatum in Teilung. Das Tier hat sich stark durchgeschnürt. Die Kleinkerne haben sich bereits geteilt. Pr. T8. Vergr. 345 fach.



Fig. 11. Kleinkerne in Teilung. a Das Chromatin ballt sich zu Einheiten zusammen und ordnet sich in einer Ebene an. Pr. T3. Vergr. 1680 fach. b Das Chromatin hat anscheinend eine Äquatorialplatte gebildet. Pr. T4. Vergr. 1680 fach. c Das Chromatin rückt auseinander. Pr. T5. Vergr. 1680 fach. d Die Kernmembran nimmt ellipsoide Gestalt an. Der Kern hat kein färbbares Chromatin mehr. Pr. T6. Vergr. 1680 fach. e Die Kernmembran schnürt sich durch. Pr. T7. Vergr. 1680 fach. 27 Archiv für Protistenkunde. Bd. LXXX.

den Streckung des Großkernes bis zur vollendeten Durchschnürung des Paramaeciums dauert nur ungefähr 25 Minuten. Die Zeitdauer



zwischen zwei Zellteilungen beträgt durchschnittlich 15 Stunden. Dies wurde an Einzelkulturen, die in Salznäpfchen 135 Tage bei



Fig. 13. Paramaecium multimicronucleatum in Teilung. Die Teilung ist fast beendet. Die Tochterindividuen hängen nur noch durch eine feine

Plasmabrücke zusammen. Pr. T9. Vergr. 345 fach.

tionsstadien entdeckt. säure zugesetzt hatte, täglicher Kontrolle gezüchtet wurden, festgestellt. Nach Teilung eines Paramaeciums wurde der Partner in neue Nährlösung gebracht. Täglich erfolgten mindestens eine, höchstens zwei Teilungen. Während der ganzen Zeit kam es nur zweimal vor, daß sich die Tiere trotz gleichbleibender Kulturbedingungen mehrere Tage hintereinander nicht teilten. Ob die Zelle während dieser Zeit Kernreorganisation einging, habe ich nicht feststellen können, da ja nach Fixierung des Tieres die Kultur eingegangen wäre. Dies mehrtägige Nichtteilen der Paramäcien ist aus dem Tiefstand der sonst fast gleichlaufenden Teilungskurve ersichtlich (Tabelle 1). Die Kurve zeigt die Anzahl der Teilungen in je 5 Tagen an.

## Conjugation und Kernverhältnisse in Exconjuganten von *Paramaecium multimicronucleatum*.

Nach Beginn meiner Untersuchungen an *Paramaecium multimicronucleatum* gelang es mir zunächst nicht, gleich MITCHELL und Powers Conjugation zu erhalten. Während langer Zeit wurden nur vereinzelte Conjuga-

Erst nachdem ich den Kulturen Brenztraubenerschienen Conjugationspaare in großer Anzahl. Am günstigsten wirkte ein Zusatz von 0,055-0,065 Proz. dieses Reizmittels. Bereits 5 Tage nach Zusatz wurden die ersten Conjugationsstadien entdeckt.

Ich führe das Nichtconjugieren meiner Paramäcien zu Anfang der Untersuchungen auf Futterüberfluß in den Kulturen zurück. Da ich zu Beginn der Untersuchungen gut florierende Massenkulturen erhalten wollte, so wurde in Zeitabständen von einigen Tagen ein Teil Flüssigkeit vom Boden der Kulturgefäße abgesogen und das entnommene Wasser durch frische Nährlösung ersetzt. Nachdem ich später diese "besondere Fütterung" unterließ und Nahrungsmangel eintrat, erschienen sehr oft Conjugationsstadien. Ebenso konnte ich durch starke Verdünnung des Kulturmediums mit destilliertem Wasser zu jeder Zeit Conjugation in den Zuchten erwirken.

Der Conjugationsverlauf selbst ist zeitlich bei meinen Tieren ganz anders als bei denen von LANDIS. Ebenso entsprechen seine Beschreibungen über das Verhalten des alten Macronucleus nach der Conjugation nicht dem Befund meiner Untersuchungen.

Nach LANDIS zerfällt der Macronucleus nach Trennung der Conjuganten in 35-42 Brocken, die noch während des Anwachsens der neuen Großkernanlagen bis auf 45 vermehrt werden. Diese Kernbrocken degenerieren dann und werden vom Plasma aufgelöst. Das gelöste Chromatin soll zum Aufbau der neuen Großkerne wieder verwandt werden. Bei meinen Tieren zerfällt der Großkern nach der Conjugation in 60-80 unregelmäßige Brocken. Eine weitere Vermehrung der Brocken während des Anwachsens der Plazenten konnte nicht festgestellt werden. Ebensowenig zeigten sie irgendwelche Degenerationserscheinungen. Die einzige Veränderung war eine Abrundung der Brocken einige Stunden nach Trennung der Conjuganten. Die Zerfallsbrocken sind dann glatt und kompakt. Sie sind alle gleich gut gefärbt. Fig. 14 zeigt einen Exconjuganten 1 Stunde nach Trennung der Conjuganten. Der alte Großkern ist in 80 unregelmäßige Brocken zerfallen. Von den acht, durch Teilung des Syncaryons entstandenen Kernen ist nur noch einer erhalten. Fig. 15 stellt einen Exconjuganten 36 Stunden nach Trennung der Conjuganten dar. Fig. 16 zeigt einen Exconjuganten 70 Stunden nach Trennung der Conjuganten mit 72 Zerfallsbrocken des alten Großkernes.

Während nach LANDIS die erste Zellteilung bereits 34 bis 36 Stunden nach Trennung der Conjuganten erfolgt, teilen sich meine Exconjuganten frühestens nach 72, durchschnittlich aber erst nach 102,2 Stunden. Die Durchschnittszahlen sind nach vielen Versuchen als arithmetisches Mittel errechnet.

Bei der ersten Teilung der Exconjuganten werden die neuen Großkerne gleich und die alten Großkernbrocken fast gleich auf die beiden Tochtertiere verteilt. Fig. 17 zeigt einen Exconjuganten unmittelbar nach der ersten Teilung mit zwei neuen Großkernen und 32 Zerfallsbrocken. Bei LANDIS haben die Tiere nach der

Der von den acht, durch Teilung des Synkaryons entsteltenden Kernen übriggebliebene Micronucleus.

Fig. 14. Exconjugant nach Trennung der Conjuganten. Der alte Großkern ist in 80 unregelmäßige Brocken zerfallen.
Von den acht, durch Teilung des Syncaryons entstandenen Kernen ist nur noch einer erhalten. Pr. E1.
Vergr. 345 fach. ersten Teilung nur noch 24—28 Zerfallsbrocken. Bei meinen Paramäcien konnte ich eine Auflö-



Fig. 15. Exconjugant 36 Stunden nach Trennung der Conjuganten mit 61 jetzt abgerundeten Großkernbrocken. Die neuen Kernanlagen haben sich bereits je einmal geteilt, so daß die Tiere vier neue Kleinkerne und vier neue heranwachsende Großkernplacenten besitzen.

Pr. E2. Vergr. 345 fach.

sung der Kernbrocken, sowie eine Aufnahme von gelöstem Chromatin durch die neuen Großkerne nicht feststellen, da die Brocken nach wie vor kompakt und gut gefärbt waren. Die nächste Zellteilung nach Landis erfolgt 23—25 Stunden nach der vorhergehenden. Meine Tiere teilen sich frühestens zum zweiten Male 30, durchschnittlich aber erst 43,6 Stunden nach der ersten Teilung. Auch hier werden die alten Großkerntrümmer wieder verteilt. Außer dem einen neuen Großkern, der bereits normale Größe erreicht hat, besitzen die Paramäcien noch ungefähr 20 Brocken des alten Macronucleus. In Fig. 18 wird ein Exconjugant 36 Stunden nach der zweiten Teilung mit einem neuen Großkern und 21 Zerfallsbrocken dargestellt. Nach LANDIS besitzen die Tiere nach der zweiten Teilung nur noch 8—12 Reste, die aber dann bald spurlos verschwinden, und nach der näch-

sten Teilung sind schon die normalen







Fig. 16. Exconjugant 70 Stunden nach Trennung der Conjuganten mit 72 Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Pr. E3. Vergr. 345 fach.

Fig. 17. Exconjugant unmittelbar nach der ersten Teilung mit 32 Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Pr. E 4. Vergr. 345 fach.

Fig. 18. Exconjugant 36 Stunden nach der zweiten Teilung mit 21 Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Der Großkern hat normale Größe erreicht. Pr. E5. Vergr. 345 fach.

Kernverhältnisse wieder hergestellt. Dies trifft bei meinen Paramäcien nicht zu. Die alten Großkernstücke werden bei den folgenden Teilungen weiter verteilt, bis die Tiere nach der 5.—7. Teilung nur noch wenige, oft sogar nur noch einen Zerfallsbrocken besitzen. Diese letzten Brocken wandern dann in den neuen Großkern hinein und werden von ihm eingeschlossen. Die mechanische Aufnahme konnte meist nur an Tieren, die im Augenblick der Zellteilung fixiert wurden, festgestellt werden. Das hängt wahrscheinlich mit der großen Plastizität des neuen Großkernes bei der Teilung zusammen.

Fig. 19 zeigt einen Exconjuganten bei der dritten Teilung. Die 22 Zerfallsbrocken werden im vorliegenden Falle sogar ganz gleichmäßig auf die Tochterindividuen verteilt. In Fig. 20 wird ein Exconjugant 12 Stunden nach der vierten Teilung mit acht alten

Großkernbrocken dargestellt. Fig. 21 zeigt einen Exconjuganten 12 Stunden nach der fünften Teilung. Er besitzt noch zwei Brocken. In Fig. 22 befindet sich ein Exconjugant bei der sechsten



Fig. 19. Exconjugant bei der dritten Teilung. Die 22 Zerfallsbrocken des alten Großkernes werden gleichmäßig auf die Tochterindividuen verteilt. Pr. E6. Vergr. 345 fach.

Fig. 20. Exconjugant 12 Stunden nach der vierten Teilung mit acht Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Pr. E 7. Vergr. 345 fach.

Fig. 21. Exconjugant 12 Stunden nach der fünften Teilung mit zwei Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Pr. E8. Vergr. 345 fach.

Teilung. Hier sieht man sehr schön die Aufnahme des letzten Brocken durch den alten Macronucleus. Nach dieser Teilung werden die Kernverhältnisse in den Tochtertieren wieder normal sein.

Bis zur völligen Aufnahme sind die alten Kernbrocken glatt, dicht und gut gefärbt. Sie wanderten wohl schon nach der ersten und zweiten Zellteilung in die Nähe des neuen Großkernes (Fig. 18). Eine Aufnahme konnte aber zu der Zeit noch nicht nachgewiesen werden.

Vergleicht man die Anzahl der Kernbrocken in den Exconjuganten nach den einzelnen Teilungen, so wird wahrscheinlich, daß

nicht immer völlig gleiche Verteilung der Kerntrümmer stattfindet Man braucht sich nicht zu wundern, daß bei der großen Zahl der alten Kernbrocken, die willkürlich im Plasma verstreut liegen, eine bisweilen sehr ungleiche Verteilung der Brocken vorkommt. Fig. 23 zeigt einen Exconjuganten bei der dritten Teilung mit 20 Zerfallsbrocken, die ungleich auf die Tochterindividuen verteilt werden. Nach erfolgter Zellteilung würde das eine Tier 14 alte Großkernbrocken erhalten, während auf den Partner 6 Zerfallsstücke nnr entfallen.

Die beiden folgenden Versuche zeigen, wie die Verteilung der alten Großkernbrocken in den Exconjuganten vor sich geht. Ein Ex-



Fig. 22. Exconjugant bei der sechsten Teilung.
Bei einem Teilungspartner werden die Kernverhältnisse wieder normal. Pr. E 9. Vergr. 345 fach.

Fig. 23. Exconjugant bei der dritten Teilung mit 20Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Die Brocken werden ungleich auf die beiden Tochterindividuen verteilt. Pr. E 10. Vergr. 345 fach.

conjugant wurde nach Trennung der Conjuganten isoliert und in ein Salznäpfchen mit Kulturlösung gebracht. Nach der Zellteilung dieses Exconjuganten wurde eins der beiden Tochtertiere fixiert, während der andere am Leben blieb. Diese Versuchsanordnung wurde bis zur achten Zellteilung weitergeführt. Während der achten WILLY KÖSTER



Fig. 30. Exconjugant der Stammbaumkultur A nach der siebenten Teilung mit einem Zerfallsbrocken des alten Großkernes. Pr. A7. Vergr. 270 fach.
Fig. 31. Exconjugant der Stammbaumkultur A bei der achten Teilung. Das Tier enthält keinen Brocken des alten Großkernes mehr. Pr. A8. Vergr. 270 fach.

428

Teilung wurde das Tier fixiert (Fig. 31). Es enthielt keine alten Großkernbrocken mehr. Die Fig. 24—31 geben die in gleicher Reihenfolge fixierten Stammbaumtiere wieder. Der Übersichtlichkeit wegen sind in diesen Abbildungen die Kleinkerne fortgelassen worden. In Tabelle 2 ist der Stammbaum der Nachkommen des Ausgangstieres der Versuchsreihe aufgestellt. Die Zahlen unter den schwachen Kreisen sind identisch mit den Abbildungsnummern der eben erwähnten fixierten Stamm-

baumpartner. Die Zahlen in den schwachen Kreisen zeigen die Anzahl der in den fixierten Tieren gefundenen Großkernbrokken. Die fetten Zahlen in den fetten Kreisen entsprechen der Anzahl der Zerfallsbrocken in den am Leben gebliebenen Partnern und sind folgendermaßen errechnet: Tier 31 in Tabelle 2 ist das zuletzt fixierte Paramaecium der Stammbaumreihe. Es besitzt keinen alten Großkernbrocken mehr. Sein früher fixierter Partner (Tier 30 in Tabelle 2) besaß noch einen Brocken. Folglich muß das Muttertier beider mindestens noch einen Brocken gehabt haben.

Tabelle 2.

Verteilungsplan der Zerfallsbrocken des alten Großkernes in den Exconjuganten der Stammbaumkultur A.



Der fixierte Partner dieses Muttertieres (Tier 29 in Tabelle 2) besaß ebenfalls noch einen Brocken. Das Ausgangstier dieser beiden Geschwister, des fixierten und nicht fixierten Partners, muß also mindestens 2 alte Kernbrocken enthalten haben. Durch fortgesetzte rückläufige Addition läßt sich so die Zahlenreihe der Kernbrocken auch in den nicht fixierten Partnern errechnen. Es stellt sich heraus, daß in diesem Fall die alten Macronucleusbrocken in den Nachkommen des Ausgangsexconjuganten ziemlich gleichmäßig verteilt werden. Die gleichen Versuche und dieselbe Rechnung wurden an den Nachkommen eines anderen Exconjuganten gemacht.

Der Stammbaum der Nachkommen des Ausgangstieres ist in Tabelle 3 aufgestellt. In diesem Stammbaum muß nicht nur auffallen, daß das Paramaecium 35 doppelt so viel Brocken besitzt wie das Tier 34, statt halb so viel, wie es normalerweise zu erwarten wäre, sondern daß auch das der nächsten Generation angehörende

Tabelle 3.

Verteilungsplan der Zerfallsbrocken des alten Großkernes in den Exconjuganten der Stammbaumkultur B.

Tier 36 nicht halb so viel, sondern nur ein viertel so viel Brocken enthält, wie Paramaecium 35. Das erklärt sich aher ohne weiteres durch eine sehr ungleiche Verteilung der Großkernbrocken bei der Zellteilung, wie es auch schon in Fig. 23 gezeigt wurde. Da bei der ersten Teilung das fixierte Paramaecium 20 Zerfallsbrocken erhalten hatte und nach Tabelle 3 auf seinen Partner 58 Brocken entfallen sein mußten, so werden bei der nächsten Zellteilung die Teilungspartner, selbst bei

gleicher Verteilung der Großkernbrocken mindestens je 29, auf jeden Fall aber mehr als das Tier 34 bekommen. Aber auch bei dieser zweiten Teilung wurden die Zerfallsbrocken ungleich verteilt. Zufällig wurde der Partner mit der größeren Anzahl von Brocken fixiert. Das führt nun zwangsläufig dazu, daß bei der nächsten Teilung in dem fixierten Partner 36 die Brockenzahl unverhältnismäßig kleiner sein muß als die Zahl der Großkernbrocken in dem Tier 35.

Bei der Teilung von Exconjuganten kann auch eine ungleiche Verteilung der Micronuclei vorkommen. Da im Exconjuganten die Kleinkerne wie die alten Großkernbrocken im Plasma verteilt liegen, so kann eine ungleiche Verteilung der Micronuclei hier noch leichter eintreten als bei der vegetativen Teilung. Fig. 32 zeigt einen Exconjuganten nach der vierten Teilung. Die Micronuclei sind alle auf ihn entfallen, so daß sein Partner "micronucleuslos" geworden sein dürfte, sofern das Ausgangstier die normale Anzahl von vier

Micronuclei besaß. Es gibt auch noch eine andere Möglichkeit für die Entstehung von "micronucleuslosen" Paramäcien. Die Differenzierung der "Anlagen" in zwei Micronuclei und zwei Macronuclei kann unterbleiben, und die "Anlagen" entwickeln sich alle zu Großkernen. In Fig. 33 ist ein Exconjugant mit acht neuen Großkernen 96 Stunden nach Trennung der Conjuganten dargestellt. Aus den vier Anlagen haben sich nur Großkerne entwickelt, die sich bereits geteilt haben. Kleinkerne konnten nicht festgestellt werden. Aus solchen Beobachtungen muß man daß schließen, die



Fig. 32. Exconjugantnach der vierten Teilung mit fünf alten Großkernbrocken und acht Kleinkernen. Pr. U5. Vergr. 345 fachFig. 33. Exconjugant 96 Stunden nach Trennung der Conjuganten mit 67 alten Großkernbrocken. Die vier "Anlagen", die sich alle in neue Großkerne differenziert haben, haben sich bereits geteilt. Pr. U6. Vergr. 345 fach.

"Anlagen" zunächst hinsichtlich der von ihnen zu bildenden Kernsorte nicht fest determiniert sind.

Anormale Differenzierung der "Anlagen" bietet noch eine weitere Möglichkeit für die Entstehung von Paramäcien mit mehr oder weniger als vier Kleinkernen.

# Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Paramaecium multimicronucleatum hat pantoffel- bis birnenförmige Gestalt.

2. Paramaecium multimicronucleatum ist durchschnittl.  $100-150 \mu$  größer als Paramaecium caudatum.

3. Paramaecium multimicronucleatum hat einen Großkern und zwei bis acht, in der Regel jedoch vier Kleinkerne.

4. Paramaecium multimicronucleatum kann wahrscheinlich auch "micronucleuslose" Individuen aufweisen.

5. Bei der vegetativen Fortpflanzung teilen sich die Kleinkerne mitotisch.

6. Die Kleinkernteilung erfolgt während der Streckung des Großkernes.

7. Bei der Zellteilung entfallen auf einen Teilungspartner nicht je ein Tochterkern aller vier, sondern die Tochterkerne zweier Micronuclei.

8. Die Zeit zwischen zwei Zellteilungen beträgt durchschnittlich 15—16 Stunden; der Teilungsprozeß selbst dauert ungefähr 25 Minuten.

9. Die Zerfallsbrocken des alten Macronucleus werden in den Exconjuganten nicht aufgelöst oder ausgestoßen, sondern sie werden während mehrerer Zellteilungen auf die Tochtertiere verteilt, bis sie schließlich von dem neuen Großkern mechanisch aufgenommen werden.

10. Die normalen Kernverhältnisse sind erst nach 6-8 Zellteilungen der Exconjuganten wieder hergestellt.

#### Literaturverzeichnis.

ABDERHALDEN, E. (1924): Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Berlin.

- BALBIANI, E. G. (1861): Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. Journ. de la Physiol. T. 4.
- BELAR, K. (1926): Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Jena.
- BHATIA, B. L. (1923): On the significance of a third contractile vacuole in Paramaecium caudatum. Journ. Royal micros. Soc. Vol. 262.

BÜTSCHLI, O. (1875): Vorläufige Mitteilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zellteilung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 25.

 (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senkenb. naturf. Ges. Bd. 10.

- CALCINS, G. H. und CULL, S. (1907): Conjugation of Paramaecium aurelia (caudatum). Arch. f. Protistenk. Bd. 10.
- CHATTON, E. und M. (1929): Die Bedingungen für Conjugation bei Glaucoma in Kulturen mit getöteten Bakterien. Direkte und spez. Wirkung conjugationsbedingender Agenzien. C. R. Acad. d. Sci. Paris T. 188.
- DOFLEIN, F. und REICHENOW, E. (1929): Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena.
- GRUBER, A. (1887): Der Conjugationsprozeß bei Paramaecium aurelia. Ber. d. naturw. Ges. zu Freiburg Bd. 2.
- HANCE, R. T. (1917): Studies on a race of Paramaecium possessing extra contractile vacuoles. Journ. exper. Zool. Vol. 23.
- (1918): Paramaecium with extra contractile vacuoles. Science Vol. 54.
- KLITZKE, M. (1916): Ein Beitrag zur Kernentwicklung bei den Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 36.
- KRAUSE, R. (1926): Enzyklopädie der mikroskop. Technik. Berlin.
- LANDIS, E. M. (1920): An amicronucleate race of Paramaecium caudatum. Americ. Naturalist Vol. 54.
- (1925): Conjugation of Paramaecium multimicronucleata, Powers and MITCHELL. Journ. of Morph. and Physiol. Vol. 40.
- LUDWIG, W. (1931): Zur Nomenklatur und Systematik der Gattung Paramaecium. Zool. Anz. Bd. 92.
- MAUPAS, E. (1889): Sur le rajeunissement karyogamique des Ciliés. Arch. Zool. expér. et gén. T. 7.
- POWERS, T. H. und MITCHELL, C. (1910): A new species of Paramaecium (Paramecium multimicronucleata) experimentally determined. Biol. Bull. Vol. 19.
- PROWAZEK, S. (1922): Taschenbuch der mikroskopischen Technik der Protistenuntersuchung. Leipzig.
- ROMEIS, B. (1928): Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München.
- STRAUS, W. L. (1923): Thyroid cultures of Paramaecium, Science Vol. 58.
- THAPAR, G. S. und CHAUDHURY, S. (1923): Occurance and significance of a third contractile vacuole in Paramaecium caudatum. Journ. Royal Micros. Soc. Bd. 262.
- WOODRUFF, L. L. (1913): 3300 Generationen von Paramäcien ohne Conjugation oder künstliche Reizung. Biol. Zentralbl. Bd. 33.
- (1914): So-called conjugating and non-conjugating races of Paramaecium. Journ exper. Zool. Vol. 16.
- -- (1921): Micronucleate and amicronucleate races of Infusoria. Ibid. Vol. 34.

# **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: 80\_1933

Autor(en)/Author(s): Köster [Koester] Wilhelm

Artikel/Article: <u>Untersuchungen über Teilung und Conjugation bei</u> Paramaecium multimicronucleatum . 410-433