

Funktionen Abwehr-induzierender Kairomone für Räuber von *Euplotes* (Ciliophora)

Jürgen Kusch

Synopsis

Functions of defence-inducing kairomones for predators of *Euplotes*

Freshwater ciliates of the genus *Euplotes* are able to recognize the presence of predators and respond by defensive phenotypical changes. Water soluble peptides (kairomones) released by the predators *Lembadion bullinum* (Ciliophora), *Amoeba proteus* (Rhizopoda) and *Stenostomum sphagnetorum* (Turbellaria) act as interspecific signal substances that cause morphological or behavioural changes in *Euplotes*. The changes occur during 1 day, they retrograde when the inducing predators disappear. Similar predator-induced changes are known from numerous other aquatic prey organisms. Induced changes in *Euplotes* reduced this prey's risk of predation considerably in laboratory experiments. The predator's reproduction rate accordingly was diminished, compared to reproduction with a not defended prey species. Therefore kairomones should have a further function for the predator in addition to induction of defence in prey. This original function for the predator presumably prevented the evolution of predators that do not release kairomones. Molecular genetical research revealed that the kairomone from *Lembadion bullinum* is a surface protein, which permanently is detached from the predator-surface and thereby gets in the surrounding water. Biochemical purification of a kairomone from *Amoeba proteus* and feeding experiments with kairomone-covered particles showed that this kairomone serves the predator for recognition of clone-mates, so is a selfrecognition signal.

Kairomon, Chemische Kommunikation, Räuber, Induzierbare Schutzmechanismen, Phänotypische Plastizität, Ciliaten, Selbst-Erkennung, Oberflächenprotein

Kairomone, chemical communication, predator, inducible defence, phenotypic plasticity, ciliates, selfrecognition, surface-protein

1 Einleitung

In limnischen Ökosystemen sind Protozoen zu bestimmten Jahreszeiten, vor allem im Frühjahr, die wichtigsten Konsumenten der Bakterien, sowie der autotrophen Flagellaten. Im Sommer wird ihre Rolle von Metazoen wie Daphnien übernommen (ARNDT & al. 1993, FINLAY & FENCHEL 1996). Saisonale Abundanzschwankungen werden regelmäßig in verschiedenen Gewässertypen beobachtet (z.B. MÜLLER 1989). Die Populationsdynamiken sind vermutlich Ergebnisse des Einflusses abiotischer Faktoren im Lebensraum und zugleich Kennzeichen für eine komplexe Vernetzung der verschiedenen Organismen untereinander. Daran beteiligte chemische Erkennungssysteme sind seit einigen Jahren Gegenstand intensiver Forschungen in der Limnologie (Übersicht: LARSSON & DODSON 1993). Bei Protozoen wurden neben innerartlicher Kommunikation über Pheromone (z.B. HECKMANN 1992, DINI & NYBERG 1993) und Wachstumsstoffe (GHILADI & al. 1992), auch Systeme zwischenartlicher chemischer Beeinflussung festgestellt. Bei marinen Ciliatenarten der Gattung *Euplotes* kommt es zur Bildung von Hemmstoffen, die das Wachstum nahe verwandter Arten unterdrücken (DINI & al. 1993). Der starke Fraßdruck, den Protozoen und Metazoen auf Protozoen ausüben können, erklärt eine Reihe konstitutiver Anpassungen der Protozoen wie Gehäuse und Kontraktionen, sowie temporäre Schutzmechanismen, die die Erkennung von Räubern voraussetzen.

Süßwasser-Ciliaten der Gattung *Euplotes* können die Anwesenheit verschiedener Freßfeinde wahrnehmen. Sezernierte chemische Substanzen (»Kairomone«) von *Lembadion bullinum* (Ciliophora), *Stenostomum sphagnetorum* (Turbellaria), *Chaetogaster diastrophus* (Oligochaeta) und anderer Räuber lösen bei *Euplotes* die Bildung einer deutlich vergrößerten Form mit lateralen Erweiterungen aus. Diese morphologische Umwandlung findet während ca. einem Tag statt und bleibt, auch nach Zellteilungen, solange erhalten, wie die Räuber anwesend sind. Nach Verschwinden der Räuber wird die Zellarchitektur wieder zur ursprünglichen zurückgebildet. Bei den induzierten morphologischen Veränderungen handelt es sich nicht um einen »Alles-oder-Nichts«-Effekt. In Abhängigkeit von verschiedenen äußeren Parametern wie der Abundanz der Räuber und der Zeitdauer

Abb. 1

Der Einfluß der *Euplotes*-Breite auf das Risiko der Ciliaten von verschiedenen Räuber-Arten gefressen zu werden. Oberhalb eines Räuber-spezifischen Schwellenwerts verringert bereits eine geringfügige weitere Breitenzunahme das Risiko deutlich (aus KUSCH 1995, verändert).

Fig. 1

The influence of the *Euplotes*-width on this ciliates' risk of predation by various predator species. Above a predator specific threshold value a small increase in width diminishes the risk considerably (from KUSCH 1995, modified).

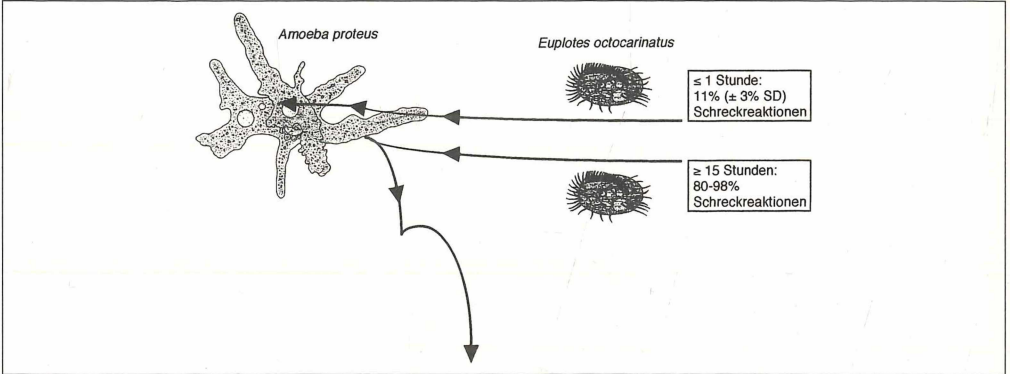
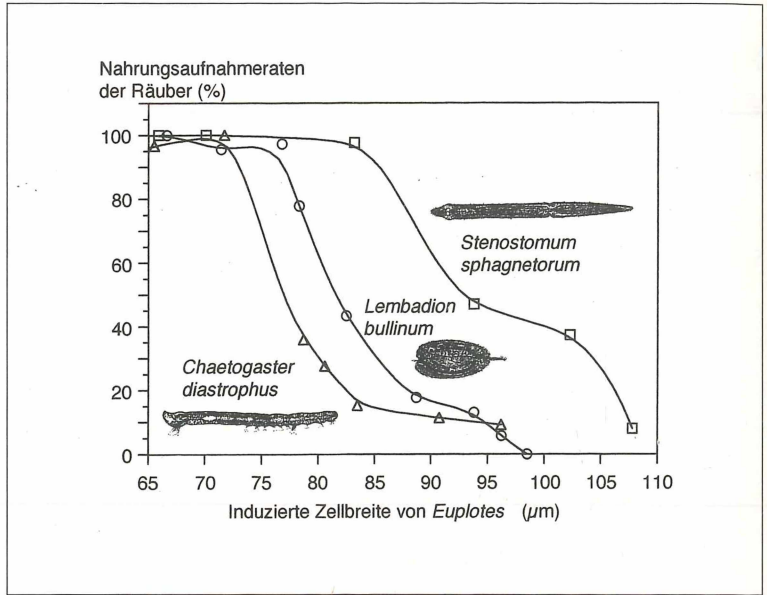


Abb. 2

Verhaltensänderungen bei *Euplotes octocarinatus* nach Wahrnehmung des Räubers *Amoeba proteus* (Daten aus KUSCH 1993b).

Fig. 2

Behavioural changes in *Euplotes octocarinatus* after recognition of the presence of the predator *Amoeba proteus* (data from KUSCH 1993b).

ihrer Anwesenheit sind sie mehr oder weniger umfangreich ausgeprägt (KUHLMANN & HECKMANN 1985; KUSCH 1993a; KUSCH 1995).

Räuber-induzierte morphologische Veränderungen bei *Euplotes* reduzieren in Abhängigkeit von ihrem Ausmaß das Risiko, von diesen Räubern gefressen zu werden. Für die Abwehr verschiedener Räuberarten ist das gleiche Ausmaß an Formveränderung unterschiedlich effektiv. Bei allen getesteten Räubern bewirkt jedoch bereits eine geringfügige Verbreiterung über einen Schwellenwert hinaus einen drastischen Schutz vor dem Gefressenwerden (Abb. 1). Die für *E. daidaleos* in einer natürlichen Population gemessene maximale Zellbreite würde das Risiko, ge-

fressen zu werden, für den Ciliaten um 87–25%, je nach Räuberart, reduzieren (KUSCH 1995).

Gegenüber *Amoeba proteus* haben morphologische Veränderungen bei *Euplotes* keine Schutzwirkung, da dieser Räuber keine definierte Mundöffnung besitzt, sondern die Beute mit Pseudopodien umfließt. In gemischten Kulturen zeigte sich jedoch, daß die Abgabe eines Kairomons (»A-Faktor«) durch *Amoeba proteus* bei *Euplotes octocarinatus* wie auch bei *E. daidaleos* Verhaltensänderungen induzierte, die zu einem Ausweichen der Ciliaten vor diesem Räuber führten (»Schreckreaktionen«; Abb. 2; KUSCH 1993b). Untersuchungen zum Adaptivwert der Verhaltensänderungen zeigten, daß sie die Ciliaten sehr effektiv

vor dem Räuber schützten. In Mischkulturen wurden zunächst zwar einzelne *Euplotes octocarinatus* oder *E. daidaleos* von *Amoeba proteus* gefressen, jedoch überlebten die Populationen auch die Anwesenheit von 10 *A. proteus* pro ml. Im Gegensatz dazu starb *E. aediculatus*, der keine Schreckreaktionen entwickelt, unter den gleichen Bedingungen innerhalb von 10 Tagen aus.

Durch Räuber bzw. Pflanzenfresser induzierte Abwehrmechanismen wurden bei zahlreichen aquatisch lebenden Organismen sowie bei terrestrischen Pflanzen beobachtet (Übersicht: TOLLRIAN & HARVELL, in press). Physiologische Nachteile konstitutiver, dauerhafter Abwehrmaßnahmen, unterschiedliche Beutepräferenzen verschiedener Räuber sowie unregelmäßig schwankende Räuberabundanz sind die diskutierten Ursachen für die Evolution solcher temporärer, induzierbarer Schutzmechanismen (HARVELL 1990). Bei den meisten aquatischen Räuber/Beute-Beziehungen werden diese durch wasserlösliche Substanzen (Kaiomone) ausgelöst, die von den jeweiligen Räubern abgegeben werden (HAVEL 1987, LARSSON & DODSON 1993). Die Induktion von Schutzmechanismen bei potentiellen Beute-Arten und daraus resultierend verringerte Nahrungsaufnahmeraten der Räuber (KUSCH 1995) stellen einen wesentlichen Nachteil für die Räuber dar. Die Abwehr auslösenden Substanzen (Kaiomone) haben daher vermutlich für die Räuber Funktionen, die der Selektion von Räubern ohne diese Substanzen entgegenstehen. In der vorliegenden Arbeit werden nachteilige Auswirkungen und vorteilhafte Funktionen von Kaiomonen für Räuber von Ciliaten der Gattung *Euplotes* untersucht und im Zusammenhang mit aktuellen Erkenntnissen diskutiert.

2 Methoden

Messungen der Reproduktionsraten von *Stenostomum sphagnetorum* (Turbellaria) bei Angebot verschiedener Beuteorganismen erfolgten in insgesamt 18 Kulturen mit 50 ml Volumen eines synthetischen Mediums (Destilliertes Wasser plus 1.5 mM NaCl, 0.05 mM KCl, 0.4 mM CaCl₂, 0.05 mM MgCl₂, 0.05 mM MgSO₄, 2.0 mM Natriumphosphat-Puffer, pH 6.8). Die Kulturen wurden mit 2, 5 oder 10 *Stenostomum sphagnetorum*, sowie a) einmalig mit 100 *Euplotes octocarinatus*, b) zweimal wöchentlich zusätzlich mit *Colpidium campylum* (ungefähr 100 Ciliaten pro *S. sphagnetorum*), und c) zur Kontrolle ohne Ciliaten angeimpft. Zu allen Kulturen wurde ein Überschuß (1x10⁶) *Chlorogonium elongatum* (Nahrung für *Euplotes*) zweimal wöchentlich zugegeben. Die Anzahl von *Euplotes* und *Stenostomum* zu Beginn der Experimente entspricht im Freiland vorkommenden Abundanz (FINLAY & al. 1988, KUSCH

1995). Die Anzahl der Räuber wurde während der Kultivierung direkt in den Kulturgefäßen bestimmt, so daß volumenvermindernde Probenahmen vermieden wurden. *Euplotes octocarinatus* wurde in Lebendproben gezählt, die anschließend wieder in die Kulturen zurückgegeben wurden.

Der A-Faktor wurde mit Hilfe von HiTrapQ-Anionenaustauschersäulen und PD10-Gelfiltrationssäulen (Pharmacia Biotech) aus dem Kulturmedium von *Amoeba proteus* isoliert und gereinigt, anschließend wurde das Kaiomon lyophilisiert. Molekulargewichts-Bestimmungen erfolgten durch Polyacrylamid-Gelelektrophoresen; quantitative Proteinbestimmungen durch Absorptionsmessungen bei 210 nm. Die Phagozytose von Protein-beschichteten Partikeln durch *Amoeba proteus* wurde an den lebenden Amöben im Lichtmikroskop mit Differential-Interferenzkontrast gemessen. Dazu wurden jeweils 25 Amöben für 90 Min. mit 2.500 der Partikel bei 20°C inkubiert, anschließend wurden die Amöben in neuem Kulturmedium suspendiert, um nicht-phagozytierte Partikel zu entfernen und schließlich die Anzahl phagozytierter Partikel pro Amöbe gezählt. Die Partikel wurden zuvor mit A-Faktor oder mit Rinderserumalbumin für 60 Min. bei 4°C inkubiert.

3 Ergebnisse und Diskussion

3.1 Populationswachstum der Räuber

Langzeituntersuchungen in Laborkulturen mit dem Räuber *Stenostomum sphagnetorum* zeigten, daß die Vermehrungsrate von *Euplotes octocarinatus* ($r=0,2$) im Vergleich zu Populationen ohne Räuber ($r=0,6$; KUSCH & KUHLMANN 1994) zwar deutlich vermindert ist, *Euplotes* jedoch durch induzierte Schutzmechanismen auch bei Anwesenheit sehr vieler Räuber überlebt und bei ausreichendem Nahrungsangebot weiterhin ein Populationswachstum möglich ist. Die *Euplotes*-Abundanz erreichte innerhalb von 30 Tagen 230 Ciliaten/ml. Das Populationswachstum der Räuber mit *Euplotes* als alleiniger Beute war auch bei diesen sehr hohen *Euplotes*-Abundanz gering ($r=0,05-0,08/d$ für 2–10 Räuber/Kultur am Tag 0) als mit *Colpidium campylum* als Beute ($r=0,09-0,14$; Abb. 3). Die Ursache dafür ist offensichtlich die bei *Euplotes* induzierte morphologische Abwehrmorphologie, die den Fangerfolg des Räubers deutlich mindert (KUSCH 1995). Bei *C. campylum* sind keine induzierbaren Schutzmechanismen bekannt. *Stenostomum sphagnetorum* ist jedoch auch mit *Euplotes octocarinatus* als einziger Beute überlebensfähig, solange keine Konkurrenten anwesend sind. Da zahlreiche andere Räuberarten auch die morphologisch veränderten, größeren *Euplotes* verschlingen können, sind die Abwehr-induzierenden Räuber jedoch weniger

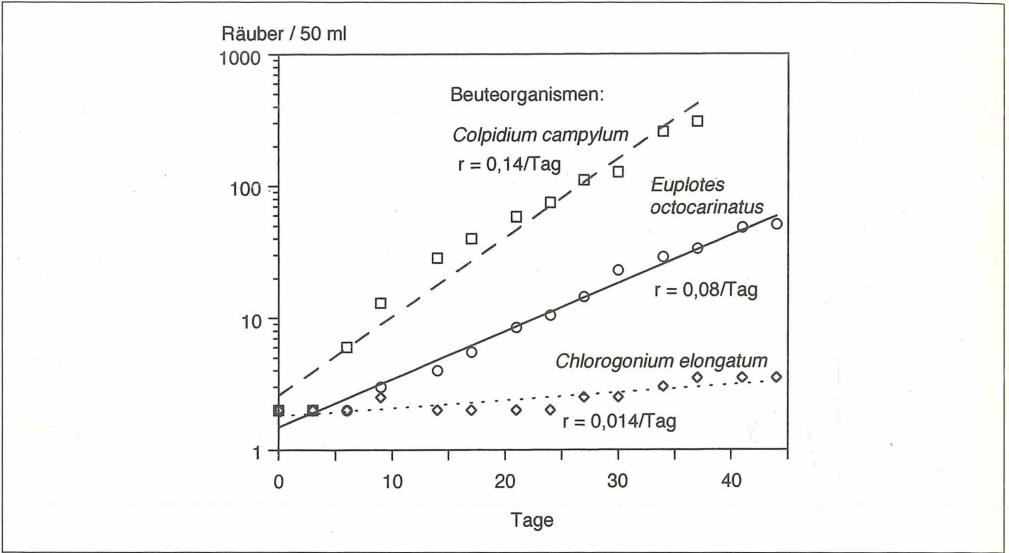


Abb. 3

Die Vermehrung des Räubers *Stenostomum sphagnetorum* bei Anwesenheit verschiedener Beuteorganismen. *Colpidium campylum* besitzt keine induzierbaren Schutzmechanismen, *Euplotes octocarinatus* entwickelt bei Anwesenheit von *S. sphagnetorum* eine defensive Morphologie. Der autotrophe Flagellat *Chlorogonium elongatum* wurde als Nahrung für *E. octocarinatus* zugegeben, liegt jedoch mit durchschnittlich 30 μm Länge unterhalb der bevorzugten Nahrungsgröße von *S. sphagnetorum*.

Fig. 3

Reproduction of the predator *Stenostomum sphagnetorum* in the presence of different prey organisms. *Colpidium campylum* does not have inducible defence mechanisms. *Euplotes octocarinatus* develops morphological defence in the presence of *S. sphagnetorum*. The autotrophic flagellate *Chlorogonium elongatum* was added as food of *E. octocarinatus*, but with its average length of 30 μm is below the preferred prey size of *S. sphagnetorum*.

konkurrenzfähig. Sie verfolgen eine r-gewichtete Vermehrungsstrategie und sind auf eine möglichst effektive Nutzung von Ressourcen und hohe Vermehrungsraten adaptiert. Die Verminderung der Reproduktionsrate durch Induktion von Schutzmechanismen bei *Euplotes*-Arten stellt einen wesentlichen Nachteil für die Räuber dar. Die Abwehr auslösenden Substanzen (Kaiomone) haben daher vermutlich für die Räuber Funktionen, die der Selektion von Räubern ohne diese Substanzen entgegensteht. Koevolution von Räubern und Beute könnte jedoch Anti-Abwehr-Strategien bei den Räubern selektieren, die möglicherweise von den Riesenformen bei Ciliaten (z.B. KUHLMANN 1993) repräsentiert werden.

3.2 Eigenschaften der Kaiomone

Ein Liter Kulturmedium von *Lembadion bullinum* enthält 0,8 μg Kaiomon (»L-Faktor«). Dieses ist ein Protein mit Molekulargewicht von 31,5 kDa (KUSCH & HECKMANN 1992). Das von *Stenostomum* gebildete Kaiomon (»S-Faktor«) ist ebenfalls ein Protein, jedoch von 17,5 kDa. 0,2 μg S-Faktor wurden aus

einem Liter Kulturmedium isoliert (KUSCH 1993c). Die kleinste, noch wirksame Konzentration des L-Faktors ist 10^{-12}M , die des S-Faktors beträgt 10^{-11}M . Die gereinigten Peptide sind hitze-labil, nach 10 Min. bzw. 30 Min. bei 95°C ist ihre biologische Aktivität völlig verschwunden. Die Information für den L-Faktor ist in einem Gen des Räubers *Lembadion bullinum* codiert (PETERS-REGEHR & al. 1997). Der L-Faktor ist also ein spezifisches Syntheseprodukt dieses Räubers und nicht z.B. ein Abfallprodukt des Verdauungsstoffwechsels. Bei der Synthese eines Proteins von zunächst 35 kDa wird bereits eine 18 Aminosäuren lange Signalsequenz abgetrennt, anschließend wird das Protein an die Oberfläche des Ciliaten transportiert. Hier wird es mit einem 15 Aminosäuren umfassenden Teil in der Zellmembran verankert. Der größere Teil von 31,5 kDa (317 Aminosäuren) wird schließlich von diesem »Membrananker« abgespalten und gelangt so in das umgebende Wasser (Abb. 4). Der L-Faktor hat also für den Räuber *Lembadion bullinum* die Funktion eines Oberflächenproteins. Welche biologische Funktion Oberflächenproteine für Ciliaten wie *L. bullinum* besitzen, ist bisher unbekannt. Innerartliche Erkennung wird bei

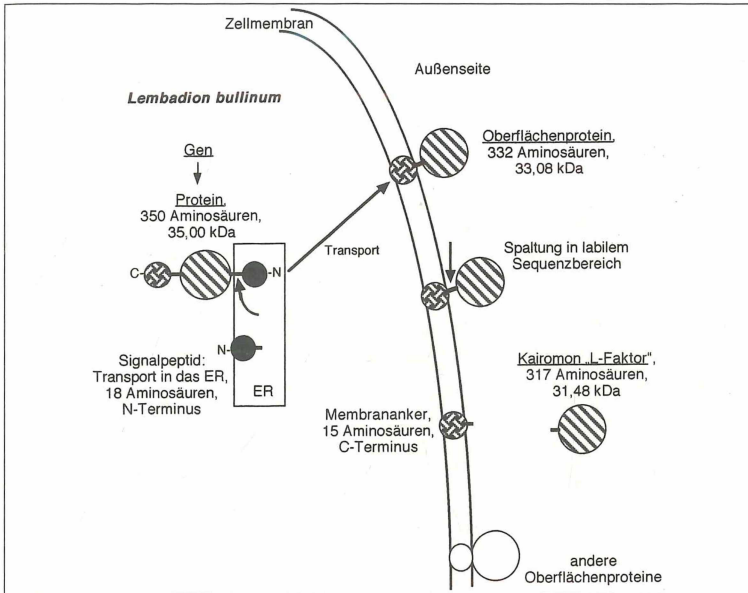


Abb. 4

Die Entstehung eines Kairomons (»L-Faktor«) bei dem räuberischen Ciliaten *Lembadion bullinum*, entsprechend der DNA-Sequenz eines dafür codierenden Gens (Daten aus PETERS-REGEHR & al. 1997). (ER: Endoplasmatisches Retikulum).

Fig. 4

The origin of a kairomone (»L-Faktor«) of the predatory ciliate *Lembadion bullinum*, as revealed by the DNA-sequence of the coding gene (data from PETERS-REGEHR & al. 1997). (ER: endoplasmic reticulum).

vielen Ciliaten-Gattungen bei der Einleitung der geschlechtlichen Fortpflanzung (Konjugation) durch Oberflächenproteine (Paarungstypsubstanzen) reguliert (MIYAKE 1996). Kairomone dienen jedoch bei räuberischen Protozoen möglicherweise der Verhinderung von Kannibalismus. Kannibalismus wird bei *Lembadion bullinum* in Kulturen bei Nahrungsmangel beobachtet (KUHLMANN 1993). Bei Vorhandensein von Nahrung werden Oberflächenproteine synthetisiert, die möglicherweise bei innerartlichem Kontakt das Gefressenwerden (auch von vegetativ entstandenen, genetisch identischen Klonmitgliedern) verhindern.

Eine derartige Selbsterkennungsfunktion könnte für das Kairomon des Räubers *Amoeba proteus* (A-Faktor) gezeigt werden. Beim A-Faktor, der bei *Euplotes*-Arten Verhaltensänderungen auslöst (Abb. 2), handelt es sich ebenfalls um ein Polypeptid, mit einem Molekulargewicht von 4,5 kDa. Das Peptid wurde durch Anionenaustausch-Chromatographie aus dem Kulturmedium von *A. proteus* isoliert und von anderen Proteinen abgetrennt. Versuche mit A-Faktor-beschichteten Anionenaustauscher-Partikeln (»Partikel«) zeigten, daß das Kairomon die Phagozytose der Partikel verhindert. Die Partikel wurden in diesen Versuchen mit unterschiedlichen Mengen A-Faktor (0,0 bis 2,0 ng Protein pro 1000 Partikel) oder zur Kontrolle mit Rinderserum-Albumin versetzt. Nach der Anbindung des jeweiligen Proteins an die Partikel wurden diese in definierten Mengen zu *A. proteus* gegeben und die Phagozytose der Partikel quantifiziert. Während die Aufnahme der Partikel unabhängig von der Menge an gebundenem Albumin war

(durchschnittlich $2,3 \pm 0,6$ Partikel pro Amöbe in 90 Min.), nahm die Phagozytose von A-Faktor-beschichteten Partikeln linear mit dem Logarithmus der A-Faktor-Menge ab. Von Partikeln ohne A-Faktor wurden $2,2 \pm 0,6$ Partikel pro Amöbe in 90 Min. phagozytiert, von Partikeln mit 2 ng A-Faktor pro 1000 Partikel wurden keine von den Amöben aufgenommen. Der oberflächengebundene A-Faktor verhinderte also die Phagozytose der Partikel vollständig. Unter der Annahme, daß der A-Faktor wie der L-Faktor von *Lembadion bullinum* ein Oberflächenprotein ist, lassen die Daten auf eine Funktion als Selbsterkennungssignal für den Räuber *Amoeba proteus* schließen. Induzierbare Abwehr bei Ciliaten ist unter Ausnutzung dieses Signalmechanismus der Räuber im Verlauf der Evolution entstanden. Die Funktion als Selbsterkennungssignal stellt anscheinend für die Räuber einen so wichtigen Vorteil dar, daß eine Selektion von Räubern, die keine Kairomone abgeben, nicht erfolgte.

Auch Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und einem Herbivoren (die Eulenfalter-Raupe *Spodoptera exigua*) weisen auf wichtige Funktionen des beteiligten Kairomons für den Herbivoren hin. Das Kairomon »Volicitin« (N-[17-Hydroxylinolenoyl]-L-Glutamin) in oralen Sekreten der Raupe induziert bei *Zea mays* die Bildung flüchtiger Substanzen, die natürliche Feinde des Herbivoren (die parasitische Wespe *Cotesia marginiventris*) anlocken. Das Kairomon hat vermutlich für die Eulenfalter-Raupe wichtige hormonelle Funktionen oder dient der Zersetzung des Pflanzengewebes (ALBORN & al. 1997).

4 Literatur

- ALBORN, H. T., T. C. J. TURLINGS, T. H. JONES, G. STENHAGEN, J. H. LOUGHRIN & J. H. TURLINSON, 1997: An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. – *Science* 276: 945–949.
- ARNDT H., M. KROCKER, B. NIXDORF, & A. KÖHLER, 1993: Long-term annual and seasonal changes of meta- and protozooplankton in Lake Müggelsee (Berlin): Effects of eutrophication, grazing activities, and the impact of predation. – *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 78: 379–402.
- DINI, F. & D. NYBERG, 1993: Sex in ciliates. – In: J.G. JONES (ed). *Advances in Microbial Ecology*, Plenum Press, New York, Vol. 13: 85–153.
- DINI, F., G. GUELLA, P. GIUBBILINI, I. MANCINI & F. PIETRA, 1993: Control of interspecific relationships in marine ciliate protists by most evolved natural products. – *Naturwissenschaften* 80: 84–86.
- FINLAY, B. & T. FENCHEL, 1996: Ecology: Role of ciliates in the natural environment. – In: K. HAUSMANN & P.C. BRADBURY (eds) *Ciliates: Cells as organisms*. Fischer Verlag, Stuttgart, 417–440.
- FINLAY, B.J., K.J. CLARKE, A.J. COWLING, R.M. HINDLE, A. ROGERSON, 1988: On the abundance and distribution of protozoa and their food in a productive freshwater pond. – *Europ. J. Protistol.* 23: 205–217
- GHILADI, M., S.T. CHRISTENSEN, P. SCHOUSBOE, & L. RASMUSSEN, 1992: Compounds stimulating growth and multiplication in ciliates. – *Naturwissenschaften* 79: 234–235.
- HARVELL, C.D., 1990: The ecology and evolution of inducible defenses. – *Quarterly Rev. Biol.* 65: 323–340.
- HAVEL, J.E., 1987: Predator-induced defenses: a review. – In: W.C. KERFOOT & A. SIH (eds) *Predation, direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover / London, 263–278.
- HECKMANN, K., 1992: Über Pheromone und Pheromogene bei Ciliaten: auf dem Weg zu einem molekularen Verständnis der Konjugation. – *Verh. dtsch. Zool. Ges.* 85(2): 185–200.
- KUHLMANN, H.-W., 1993: Giants in *Lembadion bullinum* (Ciliophora, Hymenostomata) – General morphology and inducing conditions. – *Arch. Protistenkd.* 143: 325–336.
- KUHLMANN, H.-W. & K. HECKMANN, 1985: Interspecific morphogens regulating prey-predator relationships in protozoa. – *Science* 227: 1347–1349.
- KUSCH, J., 1993a: Induction of defensive morphological changes in ciliates. – *Oecologia* 94: 571–575.
- KUSCH, J., 1993b: Behavioural and morphological changes in ciliates induced by the predator *Amoeba proteus*. – *Oecologia* 96: 354–359.
- KUSCH, J., 1993c: Predator-induced morphological changes in *Euplotes* (Ciliata): isolation of the inducing substance released from *Stenostomum sphagnetorum* (Turbellaria). – *J. Exp. Zool.* 265: 613–618.
- KUSCH, J., 1995: Adaptation of inducible defense in *Euplotes daidaleos* (Ciliophora) to predation risks by various predators. – *Microbial Ecol.* 30: 79–88.
- KUSCH, J. & K. HECKMANN, 1992: Isolation of the *Lembadion*-factor, a morphogenetically active signal, that induces *Euplotes* cells to change from their ovoid form into a larger lateral winged morph. – *Dev. Genetics* 13: 241–246.
- KUSCH, J. & H.-W. KUHLMANN, 1994: Cost of *Stenostomum*-induced morphological defence in the ciliate *Euplotes octocarinatus*. – *Arch. Hydrobiol.* 130: 257–267.
- LARSSON, P & S. DODSON, 1993: Chemical communication in planktonic animals. – *Arch. Hydrobiol.* 129: 129–155.
- MIYAKE, A., 1996: Fertilization and sexuality in ciliates. – In: K. HAUSMANN & P. C. BRADBURY (eds) *Ciliates: cells as organisms*. Fischer Verlag, Stuttgart, 243–290.
- MÜLLER, H., 1989: The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. – *Microbial Ecol.* 18: 261–273.
- PETERS-REGEHR, T., J. KUSCH & K. HECKMANN, 1997: Primary structure and origin of a predator released protein that induces defensive morphological changes in *Euplotes*. – *Europ. J. Protistol.* 33: 389–395.
- TOLLRIAN, R. & C.D. HARVELL, in press: The evolution of inducible defenses. – Princeton Press, Chicago.

Adresse

Dr. Jürgen Kusch
 Universität Kaiserslautern
 FB Biologie, Abteilung Ökologie
 Erwin-Schrödinger-Straße 13/14
 D-67663 Kaiserslautern
 E-mail: kusch@rhrk.uni-kl.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Kusch Jürgen

Artikel/Article: [Funktionen Abwehr-induzierender Kairomone für Räuber von Euplotes \(Ciliophora\) 493-498](#)