

Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Insulte¹

I. Teil

WILHELM FOISSNER

Naturkundliche Station der Stadt Linz

Mit 24 Abbildungen

Eingegangen am 19. Februar 1969

Revidiert am 15. April 1969

Zusammenfassung

Es wurden die Reaktionen des bei Ciliaten vorkommenden Silberliniensystems auf verschiedene mechanische Insulte untersucht. Als Versuchsmaterial dienten Tiere mit Streifensystemen.

1. Im Moment der Schädigung verändert sich das Silberliniensystem in einer reflexartigen Reaktion über bestimmte Zwischenstufen bis zum Engmaschengitter bzw. zum membranösen Stadium. Kurz nach dem Ende der Schädigung baut es sich über bestimmte, den Abbaustufen analoge Zwischenstufen wieder zum normalen Streifensystem auf. Diese Vorgänge vollziehen sich innerhalb von 10 Sekunden. Erlitt das Tier eine Pellikulaverletzung, so wird das Engmaschengitter etwa 60 Sekunden beibehalten, erst dann vollzieht sich innerhalb weniger Minuten der Aufbau zum formativ veränderten Streifensystem.

2. 30 und 60 Minuten nach dem Pressen fanden sich an einigen Tieren interne Schädigungen, die sich auch im Silberliniensystem durch charakteristische formative Veränderungen anzeigten. Die Lokomotion dieser Tiere war stets unkoordiniert. Die eine Gruppe (60 Minuten) heilte innerhalb von 4 Stunden, ausgehend vom Engmaschengitter, unter starken formativen Reaktionen zu einem abnormal veränderten Streifensystem aus. Diese Individuen blieben am Leben. Die andere Gruppe der internen Schädigungen (30 Minuten) endete unter starken formativen Reaktionen mit dem Tod der Tiere.

3. Speziell nach dem Drücken tritt eine beträchtliche Resistenzverminderung der Tiere, insbesondere ihres Silberliniensystems, gegenüber weiteren mechanischen Beanspruchungen auf. Diese verringert sich während 4 Stunden kontinuierlich und verschwindet dann.

4. Alle extern verletzten Tiere, auch wenn ihnen eine anfängliche Regeneration gelang, starben innerhalb von 24 Stunden. Die sich dabei an Fibrillen und Basalkörnern zeigenden Dissoziationserscheinungen waren im wesentlichen dieselben. Dies läßt auf eine gewisse stoffliche Übereinstimmung zwischen diesen beiden Organellen schließen. Hand in Hand mit dem

¹ Dem Andenken B. M. KLEINS (1892—1968) gewidmet, der 1926 das Silberliniensystem entdeckte und dem der Verfasser manche Anregung verdankt.

Absterben erfolgt eine Abrundung des Zelleibes und die Resorption verschiedener ektoplastischer Organellen. Dies läßt sich als Versuch einer Encystierung interpretieren.

5. Sobald das System sich auf Grund einer Schädigung zum Engmaschengitter umgebildet hat, werden keine Protrichozysten mehr angeschlossen. Nach dem Aufbau zum Streifen-system wurde ein Anschluß erneut beobachtet. Eine Erklärung dieses Phänomens wird, gestützt auf andere Untersuchungen, mit der Annahme verschiedener Entwicklungshöhen der einzelnen Systemtypen versucht.

Summary

Reactions of the Silverline System of Ciliates to Mechanical Damages

Reactions of the silverline system of the ciliates to various mechanical damages were investigated for ciliates having a striped system.

1. At the moment of the damage the silverline system changes into a membranous stage passing through a number of intermediary stages to the narrow-meshed grill. Shortly after the damage the silverline system regenerates itself to the normal striped system, passing through similar stages in a reversed order of succession than the change due to the damage. These processes take about 10 seconds. If the pellicle was injured, the narrow-meshed grill remains for about 60 seconds; afterwards within a few minutes, it will redevelop into a formatively changed striped system.
2. 30 and 60 minutes after compression, some animals showed internal damages which were indicated by characteristic formative changes in the silverline system. The locomotion of these animals was always uncoordinated. The first group of damages (30 minutes) resulted in the death of the animals while the other group (60 minutes) partly restored its damages within four hours, starting from the narrow-meshed grill and developing into an abnormally changed striped system, passing through a number of very clear formative reactions.
3. Specially after compression, the animal's resistance to mechanical stresses was decreased (especially the resistance of the silverline system). This abnormal resistance is continually regained within four hours.
4. All externally injured animals died within 24 hours even if they succeeded in regenerating in the beginning. The phenomena of disintegration in fibrils and basal granules were essentially identical. From that it was judged that both organelles are build up by a similar material. In connection with this decaying the body of the cell became round and resorbed the ectoplasmatic organelles. This can be interpreted as an attempt of the animal to form a cyst.
5. As soon as the silverline system has changed into the narrow-meshed grill (due to injury) protrichocysts are no longer incorporated in this silverline system. After restoration (into the normal or formatively changed silverline system), protrichocysts were observed to be taken up again. An interpretation of this phenomenon is tried in connection with the phylogenetic stage of development. This is supported by investigations of other researchers.

1. Einleitung

Das von B. M. KLEIN im Jahre 1926 bei Ciliaten aufgefundene Silberlinien-system [37], welches er später „neuroformatives System“ nannte [38], ist, wie sein Entdecker berichtet, zu erstaunlichen Leistungen befähigt. In einer zusammenfassenden Arbeit gab KLEIN [48] eine genaue Beschreibung. Demnach breitet es sich knapp unter der Pellikula zwischen den Waben des Ektoplasmas aus, baut sich kontinuierlich aus Fibrillen auf und verbindet die senso-

motorischen Organellen (Cilien usw.) und die Explosiv-Organellen (Trichozysten usw.) untereinander. Da diese Gebilde koordiniert in Aktion treten, ist seine Leistung somit neural-koordinierend und organisatorisch-formbildend (Teilung usw.). In Rudimenten kann es Spuren früherer phylogenetischer Zustände bewahren. Es ist mit strukturellen und formativen Reaktionen ein empfindlicher Indikator auf die verschiedensten äußeren Einwirkungen und stellt so ein struktur- und formlabiles Gebilde dar. Als Zwischensystem weist es mancherlei Beziehungen zu entsprechenden Gebilden in der Metazoen-Zelle bzw. im Metazoen-Körper sowie auch im Körper verschiedener Protisten-gruppen auf [48].

Manche dieser Folgerungen werden heute angezweifelt bzw. abgelehnt. Viele Differenzen über das Silberliniensystem ergeben sich dadurch, daß die einfache, kontrollierbare Faktoren enthaltende „trockene“ Silber-Entquellungsmethode von KLEIN [37] durch die angeblich besseren „nassen“ Methoden von CHATTON-LWOFF [9, 10] ersetzt wurden. Heute werden diese nassen Methoden allgemein angewendet [z. B. 1, 10, 11, 13, 19, 24, 28, 73, 81, 82], obwohl sie weit schlechtere Ergebnisse als die trockenen liefern. Jedoch gibt es noch Forscher, die mit trockenen Methoden arbeiten [z. B. 14, 72]. Auch wird nicht mehr versucht, noch unbekannte Leistungen und Zusammenhänge zwischen Silberliniensystem und Physiologie des Tieres aufzudecken, sondern es wird hauptsächlich auf Grund seiner morphologischen Beschaffenheit für taxonomische Studien verwendet [17, 19, 58, 10, 13]. Die Ablehnung der KLEINSchen Ergebnisse ist wohl hauptsächlich auf die Überbewertung elektronenmikroskopischer Untersuchungen zurückzuführen, deren Verfasser einen fibrillären Aufbau der Silberlinien meist leugnen [2, 4, 5, 30, 68, 69, 70]. Sie nehmen statt dessen ein Spaltensystem oder Faltungen einzelner Pellikulamembranen an, die sich bei der Imprägnation aufgrund besonderer chemischer Eigenheiten [68] mit Silber färben sollen. Da sich solche Spalten im EM aber je nach Autor und Präparationsmethodik sehr verschieden darstellen [z. B. 2, 68], handelt es sich wahrscheinlich um Artefakte oder, wie bei *Paramaecium* [70] und *Opisthonecta* [4] um besondere Pellikularstrukturen (Näheres im 2. Teil).

Nachdem der Verfasser die KLEINSche Methode zur Darstellung des Silberliniensystems durch Verwendung von Eiweiß bei der Entquellung verbessern konnte [20, 21], hat er sich in der vorliegenden Arbeit das Ziel gesetzt, die Wirkungen einiger mechanischer Insulte auf die Tiere und besonders auf das Silberliniensystem näher zu studieren. Auch hier stammen die ersten Beobachtungen von KLEIN [42]. Vier seiner Abbildungen zeigen *Colpidium campylum* Stockes mit eigenartiger Desorientierung und Konfiguration der Silberlinien. KLEIN beschrieb diese Veränderungen als formative Blitzreaktionen, ohne über die auslösende Ursache Angaben zu machen. RAABE veröffentlichte 1934 einen weiteren Befund bei einem Exemplar von *Conchophthirus* Stein, einem Ciliaten mit Weitmaschengitter [71], und führte die abgebildete Abweichung bereits auf eine äußere, die Pellikula betreffende Verletzung zurück, ohne allerdings einen experimentellen Nachweis zu erbringen. Zwei weitere Befunde stammen wieder von KLEIN [41, 48]. Unter kontrollierten Versuchsbedingungen ließ er Zentrifugalkraft auf Ciliaten einwirken und konnte dabei interessante Reaktionen des Silberliniensystems konstatieren. Nach Einwirkung kurzweiligen Lichtes auf *C. campylum* be-

obachtete er ferner bei einem einzigen Tier einen vom normalen abweichenden Formzustand. Diese Abweichung, wie auch die oben beschriebenen, läßt sich auf Grund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit als gut vernarbte Pellikula-verletzungen identifizieren.

In neuerer Zeit veröffentlichte Yow [82] Bilder, die sich nach Einschneiden der Pellikula von *Euplotes* ergaben. Leider erscheint das System an der Schnittstelle völlig dissoziiert (nasse Präparation!).

Schneideversuche an Ciliaten sind oft unternommen worden [z. B. 34, 75, 82]. Eingehende Untersuchungen über Regenerationsprozesse liegen bei *Stentor* [75] und *Urostyla* [33, 34, 35] vor, doch lassen die Verschiedenheiten des Silberliniensystems der genannten Tiere zu den hier untersuchten vergleichende Untersuchungen kaum zu.

2. Material und Methoden

Von den zwei möglichen Systemtypen, Gitter- und Streifensystem, untersuchte der Autor bisher nur Streifensysteme, und zwar hauptsächlich von *Colpidium colpoda* Ehr., *C. campylum* St. und *C. kleinii* [23] (Abb. 1—4). Vergleichsweise wurde *Glaucoma scintillans*, *Tetrahymena pyriformis* und *Cinetochilum margaritaceum* verwendet. Die *Colpidium*-Arten waren besonders geeignet, da sie leicht in großer Menge gezüchtet werden konnten. Die vorliegenden Ergebnisse werden vermutlich auch bei anderen Arten mit Streifensystem auftreten. Eine genaue Beschreibung des normalen Form- und Strukturzustandes des Silberliniensystems der *Colpidium*-Arten findet sich bei FOISSNER [23].

Die vom Autor entwickelte Modifikation der KLEINSCHEN Versilberungsmethode [vgl. 20, 21] erwies sich bei den Versuchen als unbedingt erforderlich. Andere Methoden versagten wegen des hohen Anteils an schlecht versilberten Tieren. Bei der hier verwendeten beträgt der Anteil an schlecht versilberten Tieren etwa 10—15%.

Die mechanische Einwirkung durch Pressen erfolgte in verschiedener Weise:

2.1. Versuchsmethode 1 a

Die Tiere werden auf einen gut gereinigten Objektträger gebracht, und ein Deckglas mit einer Seitenlänge von 15 mm wird aufgelegt. Der Tropfen soll so bemessen sein, daß nach Auflegen des Deckglases kein Wasser hervorquillt. Nun wird mit dem Zeigefinger 1 Sekunde fest auf das Deckglas gedrückt (etwa 1 kg/cm²), hierauf das Deckglas entfernt. Die so erhaltenen Quetschpräparate werden nach 1, 20, 30, 60, 240 und 420 Minuten versilbert (Präparate in die feuchte Kammer). Für die Versilberung überträgt man die Tiere auf einen weiteren mit Eiweiß bestrichenen Objektträger.

2.2. Versuchsmethode 1 b

Die Tiere werden wie bei einer normalen Versilberung gleich auf einen mit Eiweiß bestrichenen Objektträger gebracht. Dann wird gedrückt. Bevor der Tropfen in die feuchte Kammer kommt, soll er schon etwas ausgestrichen werden, um vor der Versilberung jede weitere, eventuell durch das Ausstreichen entstehende Schädigung bzw. Beanspruchung zu vermeiden. Die Zeitabstände, nach denen entquollen bzw. versilbert wird, sind dieselben wie bei Versuchsmethode 1 a.

2.3. Versuchsmethode 1 c

Wieder bringt man die Tiere auf einen mit Eiweiß vorbehandelten Objektträger und streicht den Tropfen so flach wie nur möglich aus. Nun wartet man, bis das meiste Wasser verdunstet

ist, die Tiere also fast im Trockenen liegen. Ist es soweit, wird mit dem Deckglas gedrückt. Jetzt sorgt man für eine rasche, innerhalb von 1, 2, 3, 4, 5, 7 Sekunden erfolgende Entquellung und versilbert anschließend.

2.4. Auswertung der Präparate

2.4.1. Lebendbefund

Kurz vor der Versilberung muß eine genaue Lebendbeobachtung durchgeführt werden [40], um eventuelle Ausfallserscheinungen in Bewegung und Form der Tiere festzustellen.

2.4.2. Silberbefund

Er beschreibt alle Veränderungen des Silberliniensystems, die sich nach der schädigenden Einwirkung zeigen. Dabei ist der normale Entquellungsvariationsbereich zu berücksichtigen.

2.4.3. Präparatebefund

Dieser Befund gibt nur die prozentuelle Anzahl der geschädigten Tiere (bzw. ungeschädigten) wieder. Da natürlich die Zahl der verletzten Tiere von Präparat zu Präparat etwas variiert, wurden Mittelwerte genommen.

3. Ergebnisse

3.1. Der normale Entquellungsvariationsbereich des Systems

Da sich das Silberliniensystem auf äußere, schädigende Einflüsse nie passiv verhält, sondern immer mit strukturellen oder formativen Reaktionen antwortet, versuchte bereits sein Entdecker die Reaktionsbreite bei schädigenden Einflüssen festzustellen [39]. Da in der vorliegenden Arbeit die Darstellung des Silberliniensystems ausschließlich mit einer trockenen Methode vorgenommen wurde, ist es nötig, die dabei durch die Entquellung möglichen Schädigungen kurz aufzuzeigen. Eine eingehende Besprechung dieser Schädigungen findet sich bei KLEIN [39] und FOISSNER [22].

Bei optimalen Entquellungsbedingungen umgibt das Silberliniensystem kontinuierlich und ohne die geringsten Zerfallserscheinungen das Tier (Abb. 1—4). Das Entquellungsoptimum hängt bei der vom Autor entwickelten Silbermethode hauptsächlich vom Alter und der Auftragsdicke des Eiweißes ab [20]. Werden diese Bedingungen nicht oder nur schlecht erfüllt, so treten je nach Intensität der schädigenden Einwirkung abgestufte Zerfallserscheinungen struktureller und formativer Art auf, die aber nie eine gewisse Grenze überschreiten. So können im selben Präparat gut erhaltene Systeme neben leicht oder schwerer dissoziierten vorkommen. Ein nicht zu beeinflussender Faktor, der bei allen trockenen Methoden wirksam werden kann, liegt hier im jeweiligen physiologischen Innenzustand des Tieres, der die Labilität des Systems extrem erhöhen und so eine gute Versilberung unmöglich machen kann. Ähnliches gilt auch für das Medium, in dem die Tiere leben.

Beim Zerfall des Silberliniensystems dissoziiert die fibrilläre Substanz entweder über ein schlecht ausgeprägtes Engmaschengitter in feinste Körnchen, die sich

dann diffus im Ektoplasma ausbreiten (Dispersionstyp), oder es löst sich in kleine Körner auf (Frakturtyp). Mit der Intensität der Schädigung steigt die Korngröße. Ein Engmaschengitter tritt beim Frakturtyp nie auf [39, 22].

3.2. Reaktionen des Silberliniensystems nach dem Pressen der Tiere

3.2.1. *Reaktionen des Silberliniensystems vom Moment des Pressens bis 3 Sekunden nachher*

3.2.1.1. Lebendbefund (gilt für die Dauer von 1 bis 10 Sekunden)

Im Moment des Pressens verlieren die Tiere Wasser (Protoplasma), sie werden abgeflacht. Daraus resultiert eine osmotische Druckveränderung. Übersteigt der Druck eine gewisse Grenze, platzt die Pellikula und das Plasma fließt aus. Solche Tiere bzw. Tierhüllen sind imstande, sich noch 30—100 Sekunden lang unkoordiniert zu bewegen. Viele Tiere sehen nach Entfernung des zum Drücken benützten Deckglases zerknittert aus. Dies rührt von Pellikulafaltungen her, welche durch den Wasserverlust des Tieres verursacht werden. Die Pellikula ist für den verkleinerten Zellinhalt zu groß. Die Faltungen verschwinden meist nach 5—20 Sekunden, wenn die Tiere wieder Wasser aufgenommen haben.

Alle Tiere, soweit sie nicht geschädigt bzw. nekrotisch sind, befinden sich im Exzitationsstadium, was die ziellosen, etwas beschleunigten Bewegungen deutlich zum Ausdruck bringen. Nach etwa 5 Sekunden sieht man Tiere, die sich abkugeln. Dies sind ausnahmslos tödlich verletzte, weil ihnen die Pellikula aufgerissen wurde und eine Anfangsregeneration nicht gelang. Das Plasma ist fast weiß und ganz durchsichtig. Sie haben oft große, pralle, über die Oberfläche des Tieres hinausragende Plasmaauswüchse (Bruchsäcke). Nach 10 Sekunden liegen bereits viele tote Tiere im Präparat.

Tiere, denen ein Teil des Körpers abgequetscht oder die Pellikula aufgerissen worden ist, zeigen ausnahmslos lebhaftere Regenerationsversuche. An der geschädigten Stelle bildet sich innerhalb von 4 bis 5 Sekunden eine neue, wenn auch sehr dünne Pellikula. Das Plasma befindet sich dabei in wirbelnder Bewegung. Besonders ausgeprägt ist diese an der Wunde. Das Tier selbst bewegt sich während dieser Vorgänge fast nicht, doch konnten kurzfristige, 1—2 Sekunden dauernde, rasche unkoordinierte Bewegungen während des Regenerationsvorganges häufig beobachtet werden.

3.2.1.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 1 c)

Alle vom Druck betroffenen Tiere, auch geplatzt, zeigen eine diffuse, vollschwarze Imprägnation. Die Basalkörner sind jedoch ohne Dissoziation erhalten geblieben und heben sich deutlich hervor (Abb. 9). Bei etwa einem Drittel der Tiere erhielten sich noch Teile des Silberliniensystems, größtenteils aber in verändertem Formzustand. Die teilweise Erhaltung ist bei Präparaten, die

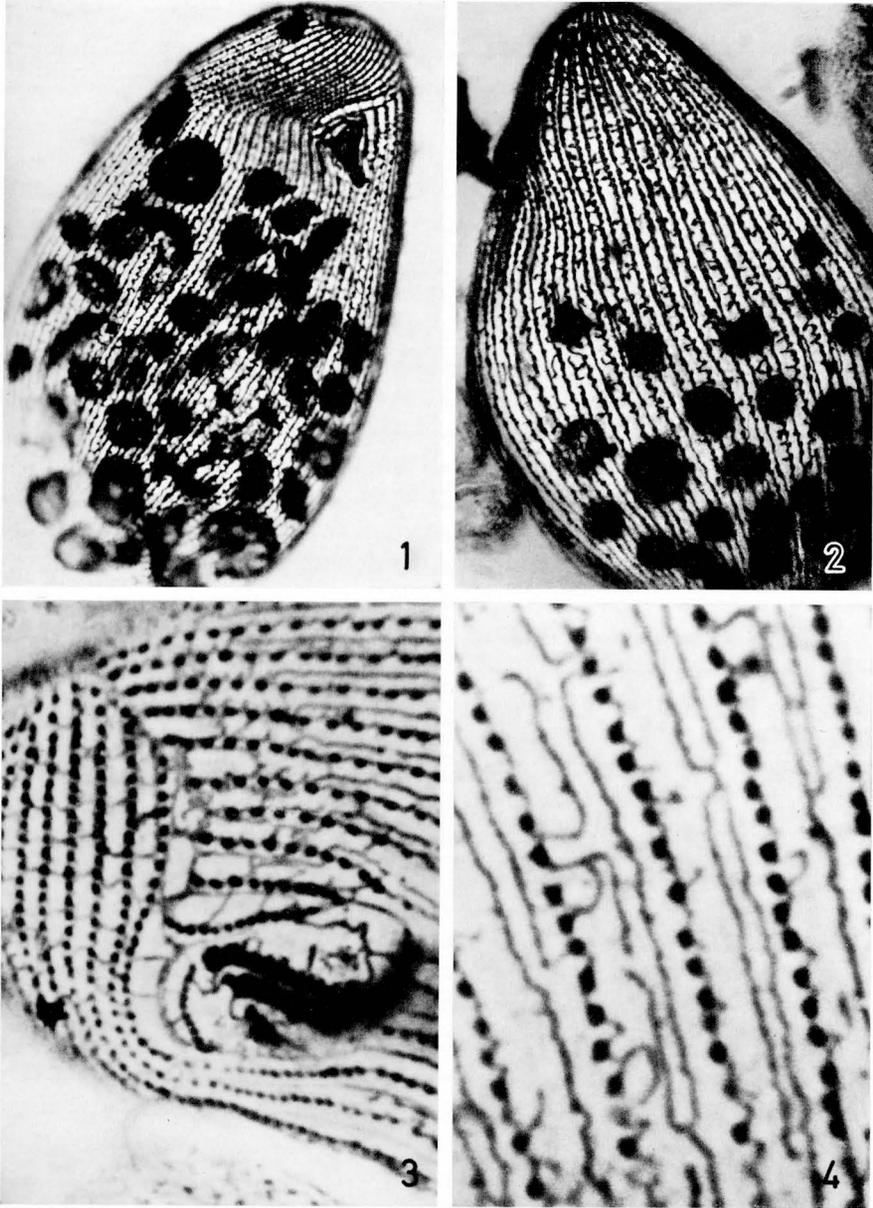


Abb. 1—4. *Colpidium kleinii*, ungeschädigtes Silberliniensystem. Abb. 1. Übersichtsbild von der Ventralseite. Die tief schwarz imprägnierten Flecke sind Nahrungsvakuolen (850 \times). Abb. 2. Übersichtsbild von der Dorsalseite (850 \times). Abb. 3. Blick auf den Oralapparat und den adoralen Pol (2500 \times). Abb. 4. Stark vergrößerter Teil aus der Dorsalseite. Deutlich unterscheidbar die Basalfibrillen mit den regelmäßig angeordneten Basalkörnern (Meridiane 1. Ordnung) und die Protrichozystenfibrillen (Meridiane 2. Ordnung), die sich zum Zwecke der Protrichozystenregeneration bereits aufgeteilt haben (4200 \times)

innerhalb 1 Sekunde entquollen sind, häufiger als bei solchen, die nach 3 Sekunden entquollen sind. Auch am äußeren Rand des Tropfens, wo die Entquellung etwas früher eintritt, erhielt sich das Silberliniensystem ursprünglicher.

3.2.1.3. Silberbefund

Sofort nach bzw. während dem Pressen beginnt sich das beim normalen Tier vorliegende Streifensystem umzubilden. Die erste Phase dieser Umbildungen (Abb. 5) besteht darin, daß die Meridiane 1. und 2. Ordnung (Basal- und Protrichozystenfibrillen) viele kleine Seitenästchen entwickeln; die Fibrillen sehen „zerfranst“ aus. Die Protrichozystenregeneration hat nach Ausschleuderung der Protrichozysten eingesetzt. Deutlich sind aufgeteilte Meridiane 2. Ordnung erkennbar. Die Relationskörner der in Bildung begriffenen Protrichozysten sind noch sehr klein. In diesem Stadium sind an den Umbildungen nur die fibrillären Bestandteile des Systems beteiligt. Der positive Form- und Strukturzustand [40] ist gestört, liegt jedoch noch im normalen Intervall. Die Fibrillen sind teilweise unterbrochen und erscheinen von unterschiedlicher Stärke. Die Seitenästchen imprägnieren sich noch sehr blaß.

Das Auswachsen von kleinen Seitenästchen aus den M. 1 und M. 2 setzt sich weiter fort (Abb. 6). Die Seitenästchen sind jetzt stark ausgeprägt und klar erkennbar, jedoch macht sich auch hier wieder die unterschiedliche Anfärbbarkeit der Fibrillen bemerkbar. In jeder Fibrille (M. 2) sind viele kleine Kumulierungen von argyrophiler Substanz sichtbar. Dies wird durch nicht fertig ausgebildete Protrichozystenkörner und einen leichten Zerfall nach dem Frakturtyp verursacht. Die noch im System verbliebenen Protrichozystenkörner fallen durch ihre Größe auf. Aus einigen dieser Körner wachsen scheinbar Fibrillen heraus (Abb. 6). Besonders deutlich ist dies in der Bildmitte, wo ein Protrichozysten Korn fünf kleine Fibrillen aussendet² (s. Pfeil). Hier liegt ein klares Merkmal vor, um zwischen einer durch mechanische Schädigung erreichten Umbildung und einem nach dem Dispersionstyp zerfallenden Silberliniensystem zu unterscheiden. Beim Zerfall nach dem Dispersionstyp wird man nach einem solchen Stadium vergeblich suchen. Die Protrichozystenregeneration, die in der ersten Sekunde nach dem Pressen begonnen hatte, wurde nicht weitergeführt. Die noch von der alten Protrichozystengarnitur vorhandenen Organellen werden zu ganz anderen Zwecken eingesetzt (s. o.). Die Aufteilung des Systems in kleine Seitenfibrillen erfolgt bis jetzt hauptsächlich an den zur Protrichozystenregeneration gebildeten Anastomosen. Durch die Aufteilung an der Spitze der Anastomosen entstehen kleine Büschel von Fibrillen (Abb. 6).

² Dieses Auswachsen dürfte nur ein scheinbares sein. Wahrscheinlich entwickeln sich diese Fibrillen aus der Zirkularfibrille [48]. Die Zirkularfibrille umgibt den eigentlichen Basalkörper und wird dadurch gebildet, daß sich die Silberlinie direkt vor dem Basalkorn aufspaltet und hinter ihm wieder zusammenläuft. Ein mittlerer Zweig der aufgeteilten Silberlinie ist jedoch direkt mit dem Basalkörper verbunden!

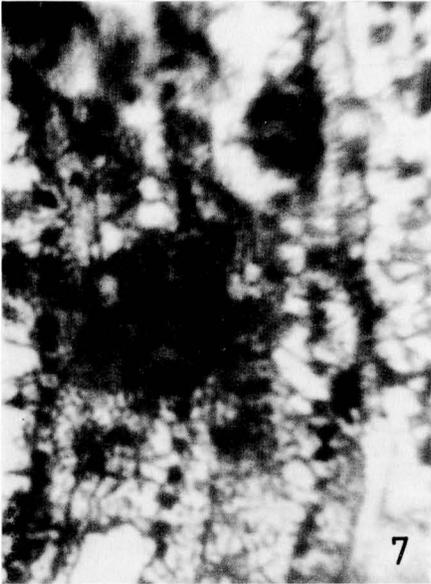
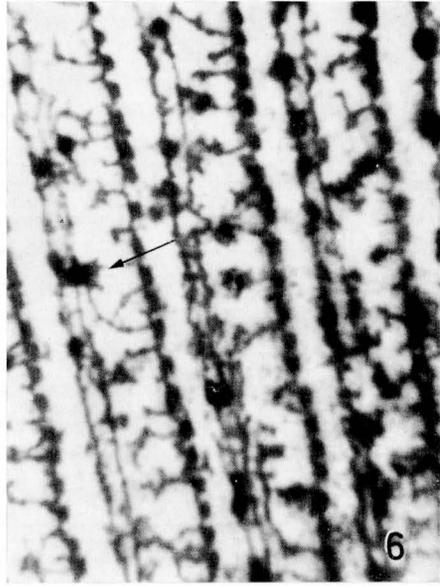


Abb. 5—8. *Colpidium kleinii*, Reaktionen des Silberliniensystems vom Moment des Pressens bis 3 Sekunden nachher. Die Bilder sind aufeinanderfolgende Phasen der auf das Pressen eintretenden Veränderungen. Nähere Erklärungen im Text. Abb. 5. Das System ist leicht strukturgestört; aus den normalen Fibrillen beginnen viele kleine, zarte Fibrillen herauszuwachsen (3900 \times). Abb. 6. Das Auswachsen der Fibrillen ist fortgeschritten, man erkennt bereits kleine Büschel von Fibrillen. Auch aus den Zirkularfibrillen der noch im System verbliebenen Protrichozysten wachsen kleine Fibrillen heraus (Pfeil) (4800 \times). Abb. 7. Beginnende und teils schon vollendete Engmaschengitterbildung; Auswachsen von Fibrillen nun auch aus den Zirkularfibrillen der Basalkörner (4800 \times). Abb. 8. Vollendete Engmaschengitterbildung mit Übergang zur membranösen Zustandsform (4800 \times)

Im nächsten Stadium der Umbildungen ist nun erkennbar, welchem Zweck die vorhergehenden dienen. Es waren die Anfänge einer Engmaschengitterbildung (Abb. 6). Die vielen neuentstandenen Fibrillen anastomieren auf einem großen Teil des Bildes und bilden dadurch ein mehr oder weniger deutlich erkennbares Engmaschengitter (Abb. 7). Dieses ist teilweise noch in Bildung oder ist nur fragmentarisch erhalten. An der Engmaschengitterbildung beteiligen sich nun auch die Basalkörner. Die in Abb. 6 beschriebenen Protrichozystenkörner sind größtenteils schon im Engmaschengitter aufgegangen. Aus der Abbildung ist ferner ersichtlich, daß der Prozeß der Engmaschengitterbildung nicht an allen Orten des Ciliatenkörpers gleich schnell erfolgt.

Die nächste Phase zeigt das Engmaschengitter noch deutlicher. Große Teile des Systems beginnen sich schon aufzulösen, und die freiwerdende argyrophile Substanz verteilt sich gleichmäßig auf den betroffenen Stellen. Daß sich einerseits Teile des Systems auflösen, andererseits das Engmaschengitter noch gut erhalten ist, wird wahrscheinlich durch lokal etwas verzögerte Gitterbildung verursacht. Die Basalkörner sind deutlich sichtbar. Sie weisen keine sichtbaren Schäden auf (Abb. 8).

Die nächste und letzte Stufe der Umbildungen (Abb. 9) läßt erkennen, daß aus der fibrillären eine membranöse Zustandsform entstanden ist. Übergangsstadien finden sich schon auf Abb. 8. Solche Stadien treten am häufigsten in Präparaten auf, die 3—4 Sekunden nach Druckeinwirkung entquollen worden waren. (Weiteres zu diesem Thema auf Seite 40). Interessant und wichtig ist, daß keine Protrichozystenregeneration vollzogen wurde. Sie blieb in den Anfängen stecken. Dies spiegelt eine eigenartige morphogenetische Potenz des Systems wieder (s. II. Teil).

Sehr blaß gefärbte Tiere, deren Silberliniensystem sich ebenfalls zur membranösen Zustandsform umgebildet hatte, waren offenbar postmortal verändert.

Eine weitere sehr aufschlußreiche Beobachtung konnte an Tieren mit Pellikularissen oder Pellikulafaltungen gemacht werden. Pellikularisse treten relativ häufig an aufgeplatzten Tieren auf und stellen sich im Silberpräparat als feine, ungefärbte, irregulär durch den Ciliatenkörper laufende Linien dar. In den Rissen findet keine Speicherung von Silber statt!

Die Pellikulafaltungen fallen durch ihre starke Färbung (rein optisch durch die hier vorhandene Duplizität bedingt) als strichförmige Gebilde in der Pellikula auf.

3.2.2. *Reaktionen des Silberliniensystems 3—10 Sekunden nach dem Pressen*

3.2.2.1. *Lebendbefund (s. Seite 28)*

3.2.2.2. *Präparatebefund (Versuchsmethode 1 c)*

Etwa 50% aller noch lebenden Tiere zeigen ein normales Silberliniensystem. Etwa 20% sind postmortal verändert, etwa 20% erscheinen fleckig imprä-

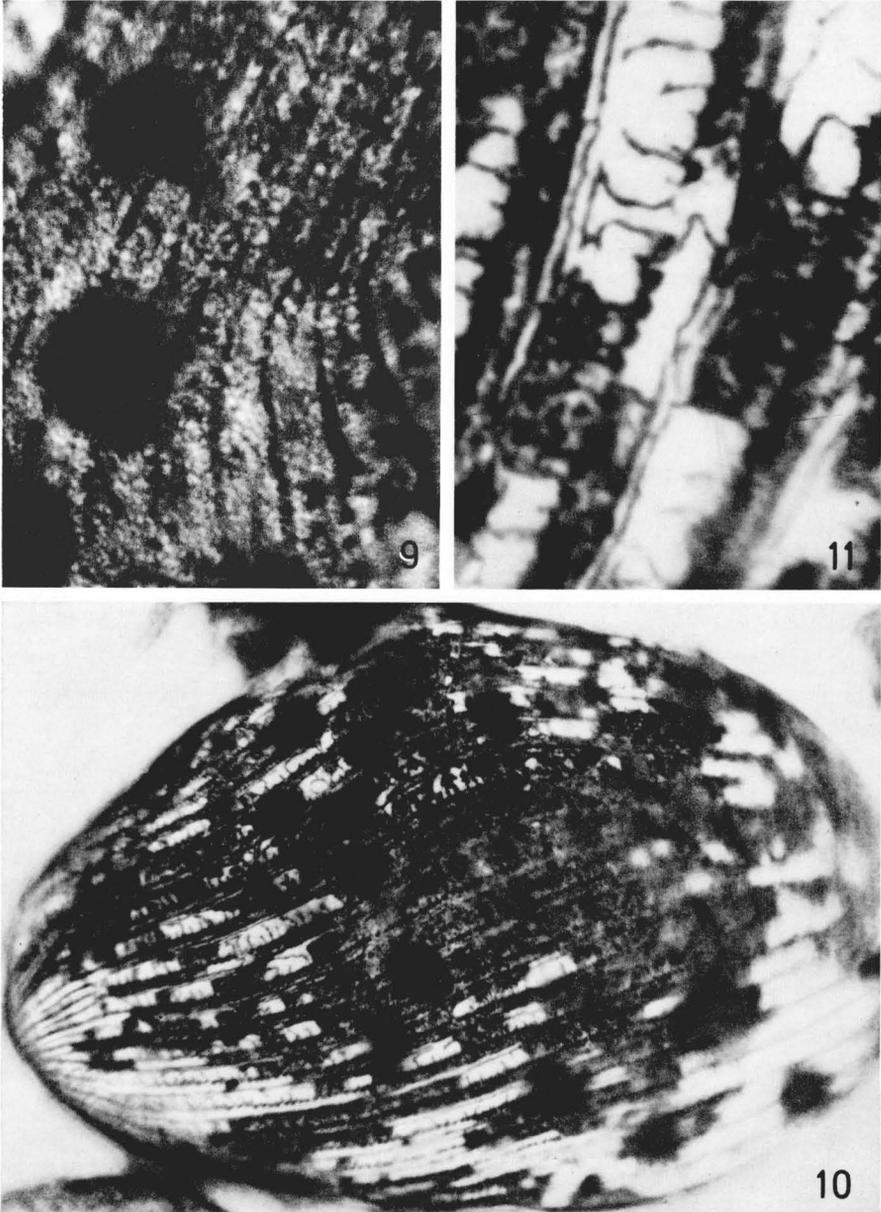


Abb. 9—11. *Colpidium kleinii*. Abb. 9. Endphase der auf das Pressen erfolgenden Umbildungen. Das System ist von der fibrillären in eine membranöse Zustandsform übergegangen. Die Basalkörner sind jedoch erhalten geblieben (2400 \times). Abb. 10—11. Reaktionen des Silberliniensystems 3—10 Sekunden nach dem Pressen. Aufbauphasen des durch das Pressen zerstörten Systems. Näheres im Text (1000 \times). Abb. 11. Stark herausvergrößertes Detail von Abb. 10. Deutlich ist erkennbar, daß die dunklen Flecken durch ein feines engmaschiges Gitter hervorgerufen werden (6000 \times)

gniert, und 10% haben noch ein diffus vollschwarz imprägniertes Silberliniensystem. Noch häufig Pellikularisse und Faltungen.

3.2.2.3. Silberbefund

Der Wiederaufbau des Silberliniensystems hat bereits begonnen bzw. ist vollendet. Die einzelnen Aufbauphasen lassen sich von den Abbauphasen nach einer Schädigung kaum unterscheiden und sind sich einander weitgehend ähnlich. Ob ein Ab- oder ein Aufbau des Silberliniensystems vorliegt, kann nur durch eine in verschiedenen Zeitabständen erfolgende Entquellung in Erfahrung gebracht werden. Abb. 10 zeigt ein Aufbaustadium, eines der schon im Präparatebefund aufgefallenen fleckig imprägnierten Tiere. Während Teile des Systems bereits normal sind, zeigen andere ein Engmaschengitter (Abb. 11) oder sind noch auf der membranösen Zustandsform. Abb. 10 zeigt außerdem, daß sich der Aufbau des Silberliniensystems nicht überall gleichzeitig vollzieht. Eine weitere kleine Abänderung eines sich aufbauenden Systems besteht darin, daß das Stadium 2 des Abbaues in Abb. 6 nie in dieser Ausprägung vorliegt. Aufbau- und Abbaustadien des Silberliniensystems überschneiden sich häufig in Präparaten, die 2—5 Sekunden nach dem Drücken hergestellt worden sind.

Wird beim Pressen die Pellikula verletzt (z. B. aufgerissen), so ist der Aufbau des Silberliniensystems beträchtlich verzögert und zieht sich oft über Minuten hin. Formal ist er jedoch völlig derselbe wie bei einem Tier ohne Pellikulaschädigung. Dies bedingt unter anderem, daß in Präparaten, die 5, 10, 30 und 60 Minuten nach Druckeinwirkung versilbert werden, immer noch Tiere mit vollschwarz imprägnierten Silberliniensystem anzutreffen sind (membranöses Stadium).

3.2.3. Reaktionen des Silberliniensystems 30 Minuten nach dem Pressen

3.2.3.1. Lebendbefund

Die Zahl der noch lebenden Tiere hat sich wesentlich vermindert. Etwa 20% bewegen sich unkoordiniert oder überhaupt nicht, andere zeigen einen blasig aufgetriebenen Hinterteil bzw. große austretende vakuolenartige Bruchsäcke. Deren Bewegung ist meist ein Zittern an der Stelle oder ein langsames Kriechen. Einige Tiere haben sich abgekugelt, sterben bald ab oder sind schon tot. Sie erscheinen bewegungslos, doch schlagen die Cilien noch langsam und unkoordiniert.

3.2.3.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 1 b)

80% aller Tiere weisen ein völlig normales Silberliniensystem auf. 10% zeigen ein stark verdichtetes System. Dies sind die im Lebendbefund beschriebenen Tiere mit blasig aufgetriebenem Hinterteil. Die restlichen besitzen zum Teil ein System, das noch auf der membranösen Stufe steht oder völlig dissoziiert ist.

3.2.3.3. Silberbefund

Auffallende formative Reaktionen zeigen sich an den Tieren mit blasig aufgetriebenem Hinterteil. Das Silberliniensystem weist starke, weit über die Grenzen des normalen Formvariationsbereiches ausgebildete Veränderungen auf. Es befindet sich wieder in Regression auf ein Engmaschengitter. Auch hier läßt sich der Bildungsvorgang des Engmaschengitters in Serienpräparaten einwandfrei festhalten. Eine bereits ziemlich späte Phase zeigt Abb. 12. Noch ist kein richtiges Engmaschengitter ausgebildet, nur die Fibrillenanzahl hat sich vergrößert. In diesem Stadium sind an der Umbildung nur die Meridiane 2. Ordnung beteiligt. Wieder befinden sich offensichtlich keine Protrichozystenkörner in dem veränderten System. Eigenartig und ungeklärt ist, daß der Vorgang der Gitterbildung immer von rechts nach links erfolgt. Es entsteht dadurch eine „neutrale“, völlig fibrillenfreie Zone (Abb. 12 und 13). Erst in den Endphasen der Umbildungen wird auch diese von Fibrillen überwuchert. Die Regression des Systems zum Engmaschengitter setzt sich kontinuierlich fort. Abb. 13 zeigt an einigen Stellen bereits ein deutlich ausgeprägtes Engmaschengitter, größtenteils aber noch ein Weitmaschengitter. Die ursprüngliche Verlaufsrichtung der Meridiane 2. Ordnung bildet die Begrenzung der noch immer gut sichtbaren neutralen Zone. An der Bildung des Engmaschengitters sind nur Fibrillen beteiligt. Die Basalkörner bleiben völlig normal. Das Endstadium der Umbildungen (Abb. 14) läßt einige der oben angeführten Merkmale nicht mehr erkennen. Das Bild zeigt nur dort das Endstadium, wo die neutrale Zone nicht mehr besteht. Der ursprüngliche Fibrillenverlauf ist nicht mehr erkenntlich, da das Engmaschengitter voll ausgebildet ist. Dieses ist bereits im Zerfall begriffen. Aus einem Streifensystem ist durch aktive plastische Umformungen wieder ein Engmaschengitter geworden. Diese Umbildungen weisen eine entfernte Ähnlichkeit zu jenen auf, die sofort nach dem Pressen eintraten. Die oben beschriebenen Merkmale der Gitterbildung zeigen aber, daß dieses nach 30 Minuten auftretende Gitter nicht etwa von Tieren stammt, die das beim Drücken aktivierte Engmaschengitter noch nicht zum Streifensystem zurückgebildet hatten. In Abständen von 5 Minuten vorgenommene Versilberungen zeigten die Anfangsstadien der Umbildungen. Vor allem die langsame, kontinuierlich fortschreitende Gitterbildung steht im Gegensatz zu der auf das Pressen blitzschnell eintretenden Gitterbildung.

Offensichtlich wird das nach dem Pressen zur membranösen Zustandsform veränderte Silberliniensystem wieder formnormal, beginnt aber kurz nachher neuerlich mit einer Regression auf das Engmaschengitter. Eine Rückbildung bis zum membranösen Stadium tritt nie ein. Kurz vor dem Tod des Tieres zerfällt das engmaschige Silberliniensystem samt den ihm angeschlossenen Organellen. Die Lebensdauer der Tiere mit den beschriebenen Schädigungen beträgt etwa 30—70 Minuten.

Bei allen so veränderten Tieren ließ sich nie eine Pellikulaverletzung nachweisen. Die Verletzung muß also andere Zellteile betroffen haben. Erste Aufschlüsse, welche Teile der Zelle betroffen wurden, gibt eine im Lebendbefund gemachte Beobachtung. Alle Tiere mit dem so veränderten Silberliniensystem wiesen einen blasig aufgetriebenen Hinterteil oder überhaupt einen aufgetriebenen Körper mit stark gekörntem, undurchsichtigem und vakuolisiertem Plasma auf. Die Bewegung ist unkoordiniert trotz normalen Verlaufes der Wimperreihen. Auch die Protrichozystenregeneration wird nach Beginn der Gitterbildung sofort eingestellt. Das läßt nur den Schluß zu, daß die betroffenen Tiere eine Plasmaveränderung oder überhaupt eine allgemeine Zellschädigung erlitten haben. Diese Schädigungen, die fortan als „interne Schädigungen“ bezeichnet werden, heben sich prägnant von den Pellikulaschädigungen, den „externen Schädigungen“, ab.

3.2.4. Reaktionen des Silberliniensystems 60 Minuten nach dem Pressen

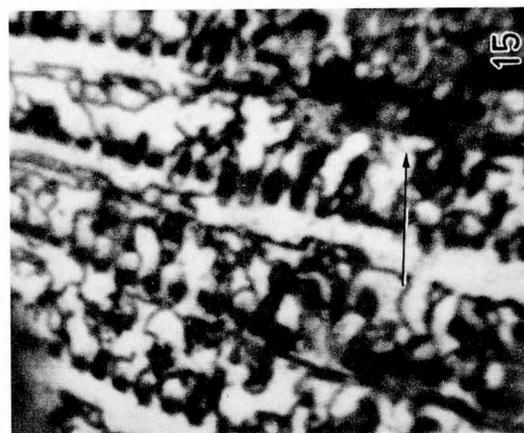
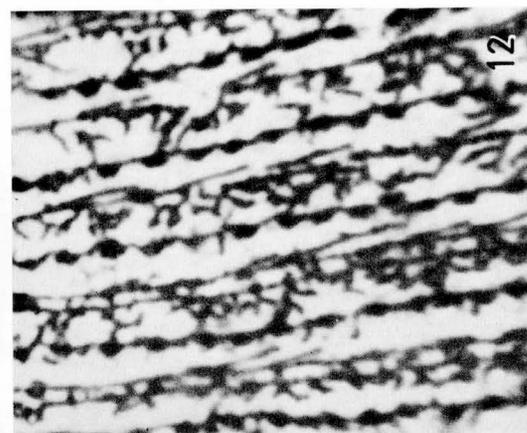
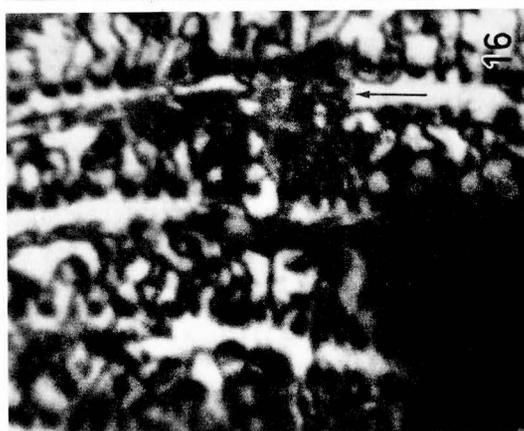
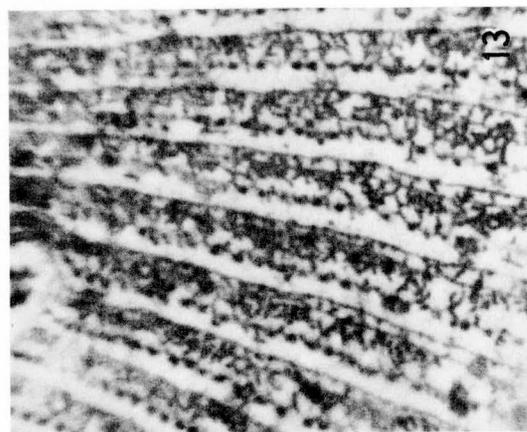
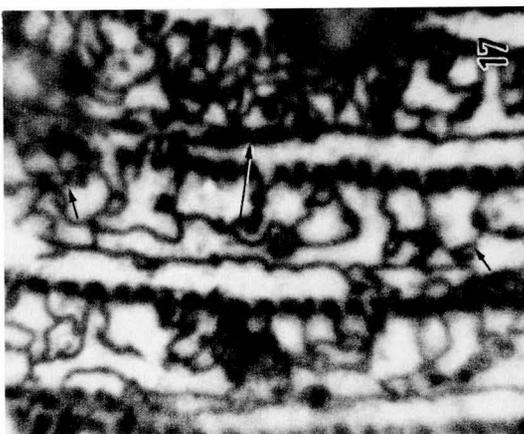
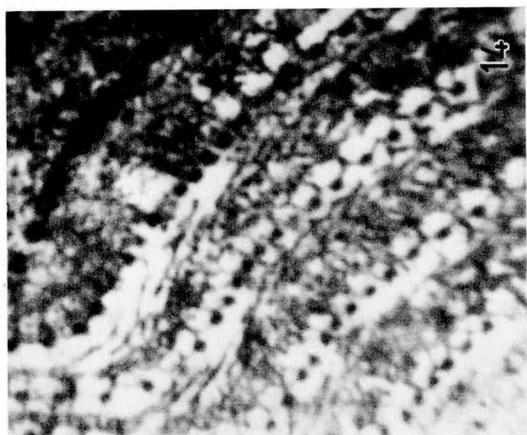
3.2.4.1. Lebendbefund

Die Zahl der lebenden Tiere hat sich weiter vermindert. Viele von den Tieren mit blasig aufgetriebenem Körper und solche, denen eine dauerhafte Regeneration nicht gelang, sind abgestorben. Tiere, denen die Regeneration einer aufgerissenen Pellikula oder eines abgequetschten Körperteils gelang, fallen durch ihre abnorme Körperform und die unkoordinierte, langsam torkelnde, teils kreisende Bewegung auf. Etwa 8% bewegen sich koordinationsgestört, obwohl sie eine normale Körperform besitzen. Das Plasma dieser ist undurchsichtig und stark gekörnt. Oft nimmt die Hälfte des Zellvolumens eine große Vakuole ein. Im Silberpräparat erscheint sie meist als Loch in der Imprägnierung oder das Silberliniensystem ist nur ganz blaß angefärbt. Die Körperform dieser Tiere ist nahezu normal. Teilweise konnte eine leichte Verkleinerung festgestellt werden.

3.2.4.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 1 b)

Etwa 85% aller Tiere besitzen ein im normalen Variationsbereich liegendes Silberliniensystem. Bei 10% ist es völlig zerfallen. Dies sind die pellikulaschädigten Tiere. Ihre größtenteils abnormale Körperform läßt sie leicht

Abb. 12—17. *Colpidium kleinii*, Reaktionen des Silberliniensystems auf interne Schädigungen. Abb. 12—14. Reaktionen 30 Minuten nach dem Pressen, als Folge einer internen Schädigung, die mit dem Tod des Tieres endigt. Nach zuerst normalem Aufbau des durch das Pressen zum Engmaschengitter veränderten Systems beginnt wieder die Regression zum Engmaschengitter. Die Bilder entsprechen drei aufeinanderfolgenden Phasen der Engmaschengitterbildung. Abb. 12 (4800×), Abb. 13 (3400×), Abb. 14 (4800×). Abb. 15—17. Reaktionen 60 Minuten nach dem Pressen, als Folge einer internen Schädigung. Diese Gruppe der internen Schädigungen heilt innerhalb von 240 Minuten zu einem mehr oder weniger formativ veränderten Streifensystem. Die Bilder entsprechen aufeinanderfolgenden Phasen dieses Heilungsprozesses. Näheres im Text (4800×)



erkennen. Bei den restlichen 5% ist das System weit außerhalb des normalen Variationsbereiches des Formzustandes. Am gleichen Tier finden sich neben völlig normalen Bereichen solche mit starken formativen Reaktionen.

3.2.4.3. Silberbefund

Bei den Silberimprägnationen 10 Sekunden und 30 Minuten nach Druckeinwirkung fielen immer wieder Tiere auf, die bei fast normaler Körperform ein Silberliniensystem zeigten, das immer noch auf der membranösen Stufe stand. In den 60-Minuten-Präparaten stellt sich erstmals das Silberliniensystem solcher Tiere dar. Wenn diese Tiere tatsächlich von Beginn der Schädigung bis 60 Minuten nachher ein Silberliniensystem hatten, das auf der membranösen Stufe stand, so müssen sich nun entsprechende Aufbaustadien finden. Anhand von Serienpräparaten konnte der Aufbau genau verfolgt werden.

Die zu besprechenden Schädigungen erstrecken sich nie über das ganze Tier. Meist sind mehrere kleine Bezirke betroffen. Abb. 15 zeigt ein System, das weit vom normalen Formzustand des Silberliniensystems abweicht. An einer Stelle (s. Pfeil) ist noch ein auf der Stufe des membranösen Stadiums stehender Systembereich sichtbar. Von dieser ausgehend, kann man an Hand von Abb. 16 und 17 den Aufbau des Systems rekonstruieren. Die weiteren, auf dem Bild noch sichtbaren Veränderungen können erst aus der Weiterverfolgung des Aufbauprozesses verstanden werden. Abb. 16, die von einem anderen Tier stammt, zeigt ungefähr in der Bildmitte (s. Pfeil) das nächste Stadium des Aufbauprozesses. Noch immer ist ein kleiner Teil des Systems auf der membranösen Stufe. Um ihn herum ist jedoch ein Engmaschengitter erkennbar. Abb. 17 stammt vom selben Tier wie Abb. 15, nur von einem anderen Bereich der Zelle. Am rechten Bildrand zeigt sich ein gut ausgebildetes Eng- und Weitmaschengitter (s. Pfeil). Sonst ist überall ein mehr oder weniger gut ausgeprägtes Weitmaschengitter sichtbar. Ihm sind oft noch Reste des Engmaschengitters eingegliedert, die dann als in den Fibrillen liegende kleine Maschen aufscheinen (s. kleine Pfeile). Häufig sind sie noch mit Resten von argyrophiler Substanz gefüllt.

Der Aufbauprozess ist damit noch nicht beendet. Wie er sich fortsetzt und wie die endgültige Form eines solchen Silberliniensystems aussieht, wird bei den 4 Stunden nach dem Pressen auftretenden Reaktionen beschrieben.

Alle Tiere mit so verändertem Silberliniensystem erlitten interne Verletzungen.

An diesen Aufbau vom membranösen Stadium zum formativ veränderten Streifensystem sind sowohl Basal- als auch Protrichozystenfibrillen beteiligt, sobald sie gebildet sind. Die Basalfibrillen entstehen immer zuerst und bauen das System primär auf. Besonders aufschlußreich in dieser Beziehung ist die Basalfibrille in Abb. 15, die neben dem Rest der membranösen Hülle liegt (Pfeil). Hier strecken sich Ausläufer der Basalfibrille dem noch nicht aufgebauten Teil des Systems entgegen. Am Rande ist bereits deutlich eine halb-

fertige Fibrille erkennbar (etwas oberhalb des Pfeiles). Sie ist gegenüber dem noch auf der membranösen Stufe stehenden Teil stärker angefärbt und formdifferenzierter. Die Basalfibrillen bilden später auch die Protrichozystenfibrillen, welche auf Abb. 15 und 17 schon deutlich erkennbar werden. Dem Silberliniensystem sind noch keine Protrichozysten angeschlossen.

3.2.5. Reaktionen des Silberliniensystems 240 Minuten nach dem Pressen

3.2.5.1. Lebendbefund

Alle nicht lebensfähigen Tiere sind bereits abgestorben. Etwa 5% haben eine stark abweichende Körperform und bewegen sich stets unkoordiniert. Die Bewegung ist ein langsames Kreisen auf der Stelle oder ruckartiges Schwimmen. Die oft stark von der normalen abweichende Form dieser Tiere läßt darauf schließen, daß deren Pellikula durch das Pressen aufriß, wodurch Plasma verlorenging, oder daß Teile des Körpers abgequetscht wurden. Die Form der regenerierten Tiere ist sehr unterschiedlich, da die Verletzungen ja nie dieselben sind. Einige der pellikulageschädigten Tiere beginnen sich abzukugeln. Die Bewegung wird dann fast völlig eingestellt. Das Plasma ist stark gekörnt und undurchsichtig. Wieder fallen Tiere auf, die trotz normaler Körperform eine unkoordinierte meist torkelnde oder ruckartige Bewegung ausführen.

3.2.5.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 1 b)

Bei 90% der Tiere befindet sich das Silberliniensystem im normalen Entquellungsvariationsbereich des Form- und Strukturzustandes. Die restlichen zeigen starke formative Reaktionen. Nur selten sind Tiere mit völlig zerfallenem System im Präparat zu finden. Sie sind meist abgekugelt, da sie bei der Entquellung schon im Sterben lagen.

3.2.5.3. Silberbefund

4 Stunden nach dem Pressen gelangen die Reaktionen des Silberliniensystems zum Abschluß, zugleich aber zu der größten Entfaltung, denn die Pellikula der Regeneraten hat sich so weit gefestigt, daß sie die Entquellung ohne Schaden ertragen. Die Tiere mit internen Schädigungen haben ihre Regeneration ebenfalls vollendet.

In dem Silberbefund 60 Minuten nach dem Pressen wurde erwähnt, daß die dort erkennbaren Veränderungen auf interne Schädigung noch nicht voll ausgebildet waren. Jetzt, 4 Stunden nach dem Pressen, ist die Regeneration größtenteils abgeschlossen (Abb. 18, 19 und 20). Die auf den Bildern sichtbaren Reaktionen des Silberliniensystems stellen die endgültige Prägung früherer Phasen eines Silberliniensystems dar, wie sie etwa in Abb. 15, 16 und 17 gezeigt worden sind. Es gelang also keine vollständige Regeneration dieser internen Schädigungen.

Die formativen Reaktionen in der Art, wie sie Abb. 18, 19 und 20 zeigen, erstrecken sich wie bei Abb. 15, 16 und 17 nur über einen kleinen Teil der Oberfläche des Tieres. Sie sind denen sehr ähnlich, die 60 Minuten nach dem Pressen auftreten. Eine Schädigung der Pellikula ist ebenfalls nicht nachweisbar. Es handelt sich hier offensichtlich um jene Tiere, die in den 60-Minuten-Präparaten mit internen Schädigungen aufgefallen waren, nur ist jetzt die dort begonnene Regeneration abgeschlossen.

In den Präparaten 4 Stunden nach dem Pressen lassen sich nun weitere Einzelheiten zur Ausbildung der formativen Reaktionen und der Leistung des Systems erkennen. Abb. 18, die der Abb. 17 noch sehr ähnlich ist — es fehlen nur die engmaschigen Teile des Systems — zeigt teils ein Streifensystem, teils ein Weitmaschengitter. Nun ist auch eine verlorengegangene Leistung wieder vorhanden, nämlich die Fähigkeit, Protrichozysten an das System anzuschließen. Es fehlt jedoch die korrekte Anordnung derselben. Sie liegen regellos im formativ veränderten Streifensystem bzw. in den formativ veränderten Protrichozystenfibrillen. Wo aber ein Stück der Protrichozystenfibrille normal gebildet ist, wie auf Abb. 18 und 20 (s. Pfeile), reihen sich die Relatoren sofort normal auf. Besonders eindrucksvoll zeigt dies Abb. 18. Eine weitere interessante Einzelheit ist die Fähigkeit der Basalfibrillen, stellvertretend für die Protrichozystenfibrillen eintreten zu können. Sie nehmen die Relationskörner der Meridiane 2. Ordnung auf (Abb. 18 und 19).

Die Meridiane 1. Ordnung sind die Träger der formativen Reaktionen. Wo sie an die geschädigte Stelle kommen, verzweigen sie sich und gehen ineinander über. Die dadurch entstehende Verbindung ist abnormal, denn bei ungeschädigten Tieren vereinigen sich die Meridiane 1. Ordnung immer erst an den Polen des Tieres. Diese lokalen formativen Reaktionen zeigen keine Wirkung auf ungeschädigte benachbarte Regionen. Abb. 20 zeigt sehr deutlich, daß sich die Meridiane 1. und 2. Ordnung aufspalten, sobald sie die geschädigte Stelle erreichen. Dort, wo die Protrichozystenfibrille in die Basalfibrille einmündet, nimmt die Basalfibrille die Relationskörner der Meridiane 2. Ordnung auf.

In den 4-Stunden-Präparaten zeigt sich nun das Silberliniensystem der pellikula-verletzten Tiere. In den vorhergehenden Silberbefunden besaßen diese Tiere, verursacht durch die Entquellung, ein dissoziiertes System. In Ausnahmefällen erhalten sich solche Tiere auch in früher entquollenen Präparaten. Diese Ausnahmefälle gaben wichtige Hinweise auf die wirkliche Regenerationsgeschwindigkeit von Pellikulaverletzungen. Der Hauptgrund, warum sich Tiere mit Pellikulaschädigungen nach dem Pressen erst verhältnismäßig spät im Silberpräparat erhalten, ist eine durch das Drücken verursachte Überempfindlichkeit gegenüber der Entquellung (s. Seite 32). Erst etwa 3—4 Stunden nach Druckeinwirkung erlischt diese Empfindlichkeit. Die Tiere werden dann regelmäßig im Silberpräparat dargestellt. Wie aus Einzelbefunden und später aus den Schneiderversuchen hervorgeht (s. II. Teil), verheilt die Wunde samt Silberliniensystem innerhalb von wenigen Minuten.

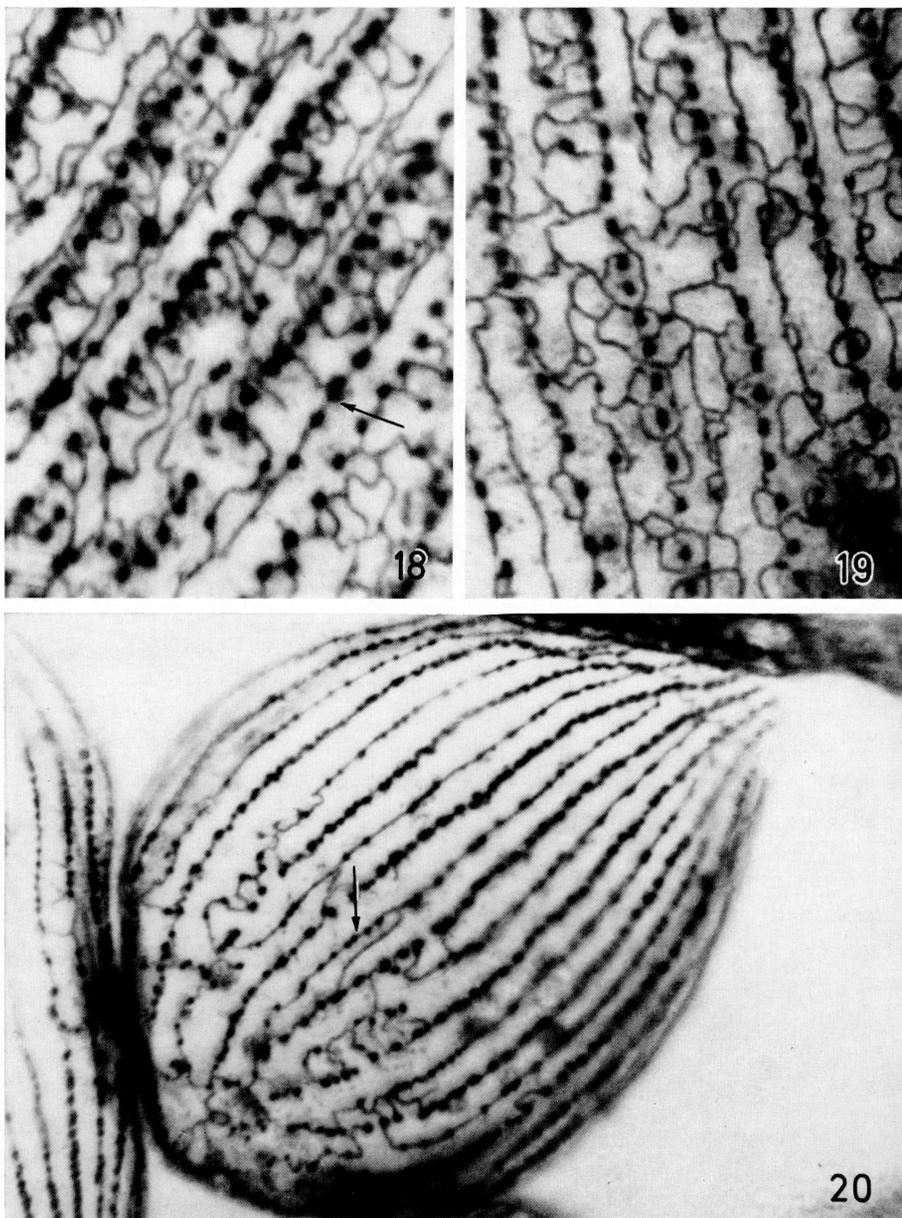


Abb. 18—20. *Colpidium kleinii*, Reaktionen 240 Minuten nach dem Pressen, als Folge einer internen Schädigung. Fortsetzung des nach 60 Minuten begonnenen Heilungsprozesses (vgl. mit Abb. 15—17). Dem System werden nun wieder Protrichozysten angeschlossen. Abb. 18 (4800 \times), Abb. 19 (3000 \times). Abb. 20. *Colpidium campylum* Stockes, vollendete Heilung nach einer internen Schädigung; deutlich ist die Diskontinuität des Fibrillenverlaufes in der distalen Polgend sichtbar. Es erfolgt keine völlige Ausheilung. Näheres im Text (2500 \times)

Bei sofort nach dem Pressen angefertigten Präparaten sind unter anderem viele Tiere zu sehen, wie sie Abb. 21 zeigt. Der hintere Pol des Tieres wurde abgequetscht. Schon (innerhalb von 1 bis 10 Sekunden) bildet sich aber eine neue Pellikula um die Wunde. Das System ist samt den Basalkörnern dissoziiert, besonders an der eigentlichen Wundstelle, wo die Relatoren überhaupt fehlen. Erscheint an dem „unverletzten“ Teil des Tieres die argyrophile Substanz der zerfallenen Fibrillen normal angefärbt, so ist an der eigentlichen Wundstelle davon nur wenig sichtbar. Dieses dissoziierte System baut sich im Verlauf der Regeneration, genauso wie ein System eines nicht pellikulaschädigten Tieres, über ein Engmaschengitter zum formativ veränderten Streifensystem auf. Abb. 22 zeigt nun das Silberliniensystem eines Tieres, dessen Pellikula am distalen Pol aufriß. Es bildete sich eine völlig abnormale distale Polbildung. Einige Cilienreihen enden schon in der Mitte des Tieres (s. Pfeil) und sind teilweise verworfen. An der Nahtstelle breitet sich ein Geflecht von wirr durcheinanderlaufenden Fibrillen aus. Das Tier ist außerdem etwas kleiner geworden (Plasmaverlust!) und hat sich etwas abgerundet. Ähnliches läßt auch Abb. 23 von einem 7-Stunden-Präparat erkennen. Auch hier sind die Basalkornreihen verworfen. Die Ursache ist ein rechtwinkliger Riß in der Pellikula (s. Pfeil), der sich bis zum hinteren Pol ausdehnt. Da der Riß ziemlich genau zusammenklebte, sind die Verwerfungen der Cilienreihen nicht so ausgeprägt wie auf Abb. 22. Dort fehlen an der Rißstelle die Basalkörner. Die Fibrillen verteilen sich in dem dadurch entstandenen leeren Raum ziemlich wirr.

Wie es zu den Verwerfungen der Cilienreihen kommt, ist aus den Lebendbefunden sofort nach dem Pressen ersichtlich. Der Regenerationsprozeß extern verletzter Tiere läßt sich besonders im Dunkelfeldmikroskop leicht verfolgen. Die Wundränder vereinigen sich innerhalb von 5 bis 10 Sekunden, aber ohne Rücksicht darauf, ob die Reihenfolge der Cilienreihen normal wird. Tiere, denen ein Teil des Körpers durch das Pressen verlorengegangen war, bilden ebenfalls in einigen Sekunden eine neue, wenn auch sehr dünne Pellikula. Während des Verklebens oder der Neubildung der Pellikula konnten lebhafte Produktions- oder Resorptionsvorgänge von Plasma und Pellikula beobachtet werden. Oft brechen während der Regeneration bereits vernarbte Risse wieder auf.

3.2.6. Reaktionen des Silberliniensystems 420 Minuten nach dem Pressen

3.2.6.1. Lebendbefund

Alle Tiere mit Pellikulaschädigungen haben sich mehr oder weniger abgekugelt. Manchmal Hernienbildung. Bewegung teils eingestellt, wenn vorhanden, dann ruckartig oder langsames Kreisen. Auffallend sind Tiere mit normaler Körperform, aber unkoordinierter Bewegung.

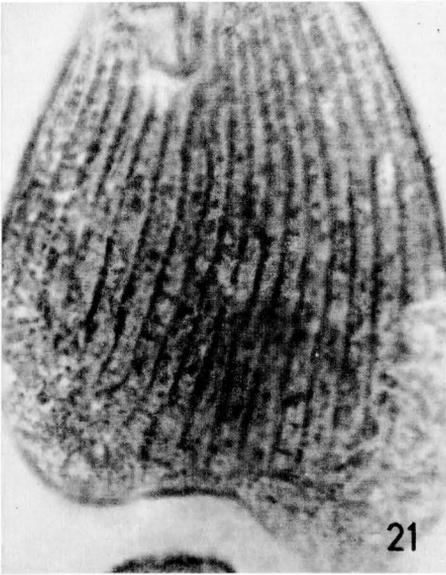


Abb. 21—24. Abb. 21. Versilberung eines Tieres kurz nach dem Pressen, dem der distale Pol abgequetscht worden ist. Um die Wunde hat sich bereits eine dünne Pellikula gebildet. Das Silberliniensystem ist völlig dissoziiert, ausgenommen die Basalkörner (800 \times). Abb. 22. *C. kleinii* 420 Minuten nach dem Pressen. Dem Tier wurde der distale Pol abgequetscht. Bei der Regeneration bildete sich im Silberliniensystem eine deutlich sichtbare Narbe. Näheres im Text (800 \times). Abb. 23. *C. kleinii*, 420 Minuten nach dem Pressen, externe Schädigung des Tieres, das sich abgekugelt hat. Ursache ist ein rechtwinkliger Riß in der Pellikula (Pfeil) (1300 \times). Abb. 24. *C. kleinii*, 420 Minuten nach dem Pressen. Ausschnitt aus einem sehr stark extern verletzten und bereits abgekugelten Individuum. Das System befindet sich wieder in Regression auf ein Engmaschengitter und ist stark nach dem Fraktur- und Dispersionstyp zerfallen. Auch die Basalkörner zeigen teils starke Dissoziationerscheinungen. Man beachte, daß der Zerfall der Fibrillen und der Basalkörner sich morphologisch gleicht (Pfeil) (3200 \times)

3.2.6.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 1 b)

Bei etwa 90% der Tiere befindet sich das Silberliniensystem im normalen Entquellungsvariationsbereich. Die restlichen haben teils interne, teils externe Verletzungen. Die Organismen mit externen Verletzungen haben sich größtenteils abgekugelt und weisen meistens ein nach dem Fraktur- und Dispersions-typ zerfallenes Silberliniensystem auf.

3.2.6.3. Silberbefund

Neu sind die abgekugelten Tiere. In Abb. 23 ist die Abkuglung offensichtlich eine Reaktion auf einen rechtwinkligen Riß in der Pellikula. In fortgeschrittenen Stadien der Abkuglung tritt eine Regression des Oralapparates ein, wobei alle spezifischen Bildungen der Mundregion resorbiert werden. Es breitet sich dann über das Oralgebiet ein Weitmaschengitter aus. Abb. 24, die von einem abgekugelten Tier mit resorbiertem Oralapparat stammt, läßt schöne Zerfallsstadien der Basalkörner (s. Pfeil) und der Fibrillen erkennen. Was ursprünglich ein Basalkorn war, zerfiel in drei oder mehrere kleinere Körnchen, die meist von einem Ring etwas heller gefärbter argyrophiler Substanz umgeben sind. Die Tiere mit schweren externen Verletzungen sterben größtenteils 7—20 Stunden nach Druckeinwirkung. Leichter verletzte etwas später.

Wieder findet man interne Verletzungen. Das Aussehen dieser hat sich gegenüber dem Silberbefund 240 Minuten nach dem Pressen nicht verändert. Die Tiere bleiben am Leben und verändern sich nicht mehr weiter.

3.3. Reaktionen des Silberliniensystems nach zweimaliger mechanischer Beanspruchung

Die hier folgenden Befunde stellen eine Ergänzung zu den vorhergehenden dar. Als Versuchsmethode kam 1 a zur Anwendung.

Untersucht man einen übertragenen Tropfen z. B. 30 Minuten nach dem Pressen, so fällt auf, daß sehr viele Tiere (etwa 7—10%) aufgerissen oder geplatzt sind. Dies erweist sich als abnormal, da von ungepreßten und nach Versuchsmethode 1 a weiterbehandelten Tieren nur etwa 0,5% platzen oder aufreißen. Offensichtlich schwächt das Drücken die Tiere so, daß schon die relativ kleinen Beanspruchungen des Übertragens und Ausstreichens des Tropfens schädigend wirkt. Da auch die Entquellung einen mechanischen Reiz darstellt, ist es wahrscheinlich, daß die gedrückten Tiere im verstärkten Ausmaß darauf reagieren. Die Versuche bestätigten dies. Besonders in der ersten Zeit nach dem Pressen sind alle gedrückten Tiere gegen die Entquellung überempfindlich, was besonders für extern verletzte Tiere gilt. Diese allgemein auf das Pressen auftretende Empfindlichkeit vermindert sich mit dem Zeitabstand Pressen—Entquellung und ist eine spezifische Reaktion. Beim einfachen Zerschneiden der Zelle tritt sie nicht oder nur in ganz abgeschwächter Form auf.

Bei „ungeschädigten“ Tieren ist die Empfindlichkeit nach 1—1,5 Stunden nicht mehr feststellbar. Bei pelliculaverletzten hält sie 3—5 Stunden an. Nun wird auch klar, warum sich das Silberliniensystem pelliculageschädigter Tiere erst etwa 4 Stunden nach dem Pressen regelmäßig darstellt. Durch die überhöhte Empfindlichkeit gegen die Entquellung zerfällt das System bei früher angefertigten Präparaten. Für die Empfindlichkeit konnte bis jetzt keine befriedigende Erklärung gefunden werden. Vielleicht liegt die Ursache in der Mikrostruktur der Pellikula. Diese wie auch immer gearteten Veränderungen sind aber reversibel. Sie heilen nach einer bestimmten Zeitspanne völlig aus.

Anschrift des Verfassers: W. FOISSNER, Naturkundliche Station der Stadt Linz, Roseggerstraße 22, A-4020 Linz.

Das Literaturverzeichnis und die Diskussion befinden sich im 2. Teil der Arbeit.