Protoplasma 68, 433–456 (1969)

Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Insulte

II. Teil

Wilhelm Foissner

Naturkundliche Station der Stadt Linz, Österreich

Mit 7 Abbildungen

Eingegangen am 19. Februar 1969

Revidiert am 10. Juni 1969

Zusammenfassung

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

1. Nach externer Verletzung des Organismus (Pellikulaverletzung) konnten drei Regenerationsmöglichkeiten unterschieden werden: a) einfache Verklebung der Pellikula, b) Verklebung mit teilweiser Neubildung, c) nur Pellikulaneubildung. Jede dieser Regenerationen ruft im Silberliniensystem charakteristische Ausfallserscheinungen hervor. Die Lokomotion extern verletzter Tiere war je nach Art und Grad der Verletzung mehr oder weniger unkoordiniert.

2. Nach externer Verletzung richtet sich das Silberliniensystem nach den neuentstandenen Pellikulaverhältnissen. Weder die ursprüngliche Gestalt noch der normale Formzustand des Silberliniensystems stellten sich wieder her. Verlorengegangene Basalkörper wurden in neugebildeten Pellikulabereichen nicht ersetzt. Ebenso war der Verlauf der neugebildeten Silberlinien in diesem Bereich vollkommen desorientiert. Diese neugebildete Pellikula besitzt somit offensichtlich nicht das Leistungsvermögen der ursprünglichen. Dagegen baute sich das Silberliniensystem in den ursprünglichen Pellikulateilen wieder formgerecht auf, auch wenn diese in neugebildeter Pellikula eingeschlossen waren. Es wird deshalb vermutet, daß für die Fibrillen des Silberliniensystems spezifische Verlaufsbahnen im normalen (ungeschädigten) Cortex bestehen.

3. Die Experimente, sowie sorgfältige Analysen der normalen physiologischen Regenerations- und Produktionsprozesse zeigten, daß Weitmaschengitter und Streifensystem nur auf der Grundlage eines Engmaschengitters entstehen können. Die Kleinsche Auffassung vom Engmaschengitter als der fibrillären Urform des Silberliniensystems wird durch diese Befunde bekräftigt.

4. Im Zusammenhang mit den verschiedenen physiologischen Regenerationsprozessen, insbesondere der Cytopygenregeneration konnte gefolgert werden, daß sich das Silberliniensystem nur an bestimmten, genetisch festgelegten Orten normal regenerieren kann. Ver-

letzungen in anderen Bereichen der Zelle rufen charakteristische irreversible Veränderungen hervor.

5. Die autoplasmatische Bildsamkeit sowie die große Dynamik des Silberliniensystems tritt in allen Versuchen klar hervor. Durch diese kann das Kontinuum des Silberliniensystems offenbar auch nach experimenteller Fibrillendurchtrennung rasch wiederhergestellt werden.

6. Da sich auch an intern geschädigten Tieren, wo keine Veränderung in der Cilienanordnung, sondern nur eine Störung im Fibrillenverlauf des Silberliniensystems vorliegt, starke Lokomotionsstörungen zeigten, wird die hydrodynamische Erklärungstheorie der Metachronie und Koordination der Cilienbewegung abgelehnt. Das Silberliniensystem erfüllt als einziges fibrilläres System im Ciliatenkörper die an ein reizleitendes Organell gestellten Anforderungen.

7. Im Gegensatz zur Meinung vieler Elektronenmikroskopiker, die das Silberliniensystem als ein System von Membranfaltungen oder Spalten in der Pellikula ansehen, wird hier die Realität der Fibrillen des Silberliniensystems aufgezeigt. Vermutlich entsprechen die im Elektronenmikroskop aufgefundenen „feinen Filamente" bzw. „dichten Zonen" dem Silberliniensystem bzw. dessen Zerfallsprodukt.

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. Three ways of regenerations could be observed after external injury of the pellicle: a) simple sticking, b) healing partly with new formation, c) healing by formation of a new piece of the pellicle. Each of the regenerative processes is indicated by characteristic failures in the silverline system. Locomotion of externally injured animals was more or less uncoordinated depending on kind and degree of the damage.

2. After external injury the silverline system adapts itself to the new conditions of the pellicle. Neither the original shape of the animal nor the normal state of the silverline system is fully restored. Basal granules having been lost during the damage are not restored in the newly formed regions of the pellicle. Likewise the configurations of the silverline system was completly disorientated. This newly-formed pellicle obviously was not able to function in the same way as the original one. In the original regions of the pellicle however the silverline system was fully restored also when surrounded by newly formed pellicle. Thus it is supposed that there are specific configurations for the silverline fibrils in the normal (*i.e.* uninjured) cortex.

3. The experiments, as well as careful analyses of the normal physiological processes of regeneration and reproduction have shown that both, the widemesh grill and the striped silverline system can only be formed on the basis of the narrow-meshed grill. Thus KLEIN's opinion of the narrow-mesh grill system as the original fibrillary form of the silverline system are supported by these results.

4. In connection with the processes of the physiological regenerations especially that of the cytopyge, it could be concluded that a normal regeneration of the silverline system is possible only at genetically fixed regions. Injuries of other areas of the cell cause characteristic irreversible changes.

5. The ability of autoplasmatic self-regeneration, as well as the great dynamics of the silverline system could be observed in all experiments. Apparently by this ability the continuum of the silverline system could quickly be restored even after cutting the fibrils.

6. The hydrodynamic theory of the metachrony and coordination of ciliary is abandoned because animals being internally damaged (*i.e.* having damages by which the arrangement of the cilia was not changed while the original configurations of the silverline system was

disturbed) showed strong disturbances of the locomotion. The silverline system is the only fibrilar system in the body of a ciliat which fulfiles the requirements of a conductive neuroid organelle.
7. In contrast to many electron microscopists who think the silverline system to be a system of membranous folds of fissures in the pellicle, it is shown that the silverline system is a real fibrilary system. Probably the "fine filaments" and the "dense zone" demonstrated by the electron microscope correspond to the silverline system or the products of its desintegration.

1. Methode

1.1. Versuchsmethode 2a

Ein ciliatenreicher Tropfen wird auf einen mit Eiweiß bestrichenen Objektträger gebracht. Mit einer Rasierklinge oder einem Deckglas werden nun an möglichst vielen Tieren Verletzungen erzeugt, indem man ca. hundertmal durch den Tropfen schneidet oder hackende Bewegungen ausführt. 5—8 Minuten später wird der Tropfen ausgestrichen und versilbert.

1.2. Versuchsmethode 2b

Die Methodik des Verletzens ist dieselbe wie bei Versuchsmethode 2a, nur wird mit dem Schneiden solange gewartet bis das meiste Wasser des Infusorientropfens verdunstet ist. Nach dem Schneiden erfolgt die Entquellung innerhalb von 1,5 und 10 Sekunden.
Mit den beiden angeführten Schädigungsmethoden wird eine lokale Verletzung der Zelle erreicht, im Gegensatz zu den Preßmethoden, wo das ganze Tier mit der gleichen Stärke von dem gleichen schädlichen Einfluß getroffen wird.

2. Ergebnisse

2.1. Reaktionen des Silberliniensystems nach Zerschneiden des Tieres

2.1.1. Reaktionen des Silberliniensystems vom Moment des Schneidens bis 2 Sekunden nachher

2.1.1.1. Lebendbefund

Fällt hier wegen der kurzen Zeitspanne zwischen Schneiden und Entquellung aus.

2.1.1.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 2b)

Der Vorgang, der zu einer diffus schwarzen Imprägnation der geschädigten Tiere führt, ist identisch mit den Druckreaktionen, die sofort nach dem Pressen ablaufen (s. Teil I).

2.1.1.3. Silberbefund

80% aller Tiere haben ein nicht vom normalen Entquellungsvariationsbereich abweichendes Silberliniensystem. Die restlichen sind diffus schwarz imprägniert. Dies sind die angeschnittenen Tiere.
Mit Hilfe der angewandten Versuchsmethode war es nun auch möglich, die Dauer der Umbildungszeit eines Streifensystems zum Engmaschengitter bzw.

zum membranösen Stadium genauer zu bestimmen. Die Umbildungszeit beträgt nicht mehr als ½—2 Sekunden. Bereits wenige Sekunden nach dem Schneiden beginnt der Aufbau des Systems, der sich genauso wie nach dem Pressen vollzieht. An der Schnittstelle ist dieser immer etwas verzögert.

2.1.2.Reaktionen des Silberliniensystems
1 bis 5 Minuten nach dem Zerschneiden des Tieres

2.1.2.1. Lebendbefund

Alle geschädigten Tiere fallen durch ihre unkoordinierte, ruckartig-taumelige Bewegung auf. Teilweise ist die Bewegung überhaupt eingestellt, nur die Cilien schlagen noch schwach. Solche Tiere gehen bald zugrunde.
Die Regeneration eines geschädigten Tieres vollzieht sich bei mittelschwer verletzten Tieren innerhalb von 1 bis 3 Minuten. Im Regenerationsvorgang, also bei der Bildung der Ersatzpellikula oder beim Zusammenkleben der Schnittstellen, lassen sich mit Ausnahme der Zeitdauer (alle Vorgänge vollziehen sich etwa um die Hälfte schneller) und der Beständigkeit der Regeneration keine Unterschiede zu den nach Pressen erhaltenen Befunden erkennen (vgl. S. 28). Prozentuell werden durch die angegebene Versuchsmethode etwa 15—20% der Tiere geschädigt, das heißt geschnitten. Viele tödlich verletzte zerfließen kurz nach oder während des Schneidens.

2.1.2.2. Präparatebefund (Versuchsmethode 2 a)

Beim Durchmustern des versilberten Präparats fallen die geschädigten und dann regenerierten Tiere auf, kleinere Schädigungen übersieht man sehr leicht. Durchschnittlich finden sich 5% geschädigte Tiere. Es ist also eine weitere Verminderung an geschädigten Tieren eingetreten. Gerechnet sind bei den 5% nur Tiere, deren Silberliniensystem sich im normalen Entquellungsvariationsbereich befindet. Die restlichen 10%, die sich laut Lebendbefund zeigen müßten, sind teils postmortal verändert, oder das Silberliniensystem des regenerierten Tieres ist stark dissoziiert. Bei diesen Tieren erkennt man stets extrem starke Verletzungen. Tiere im membranösen Stadium oder total dissoziierte Systeme waren nicht feststellbar.

2.1.2.3. Silberbefund

Im Silberbefund, 5 Minuten nach der Schädigung, zeigt sich erstaunlicherweise, daß sich die geschädigten Tiere größtenteils einwandfrei darstellen. Erstaunlicherweise deshalb, weil bei den Druckexperimenten die betreffenden externen Schädigungen sich erst 4 Stunden nach der Schädigung regelmäßig darstellten. In ein und demselben Präparat lassen sich methodenbedingt die verschiedenartigsten Schädigungsmöglichkeiten erkennen.
Es konnten drei verschiedene Möglichkeiten der Regeneration einer Wunde unterschieden werden.

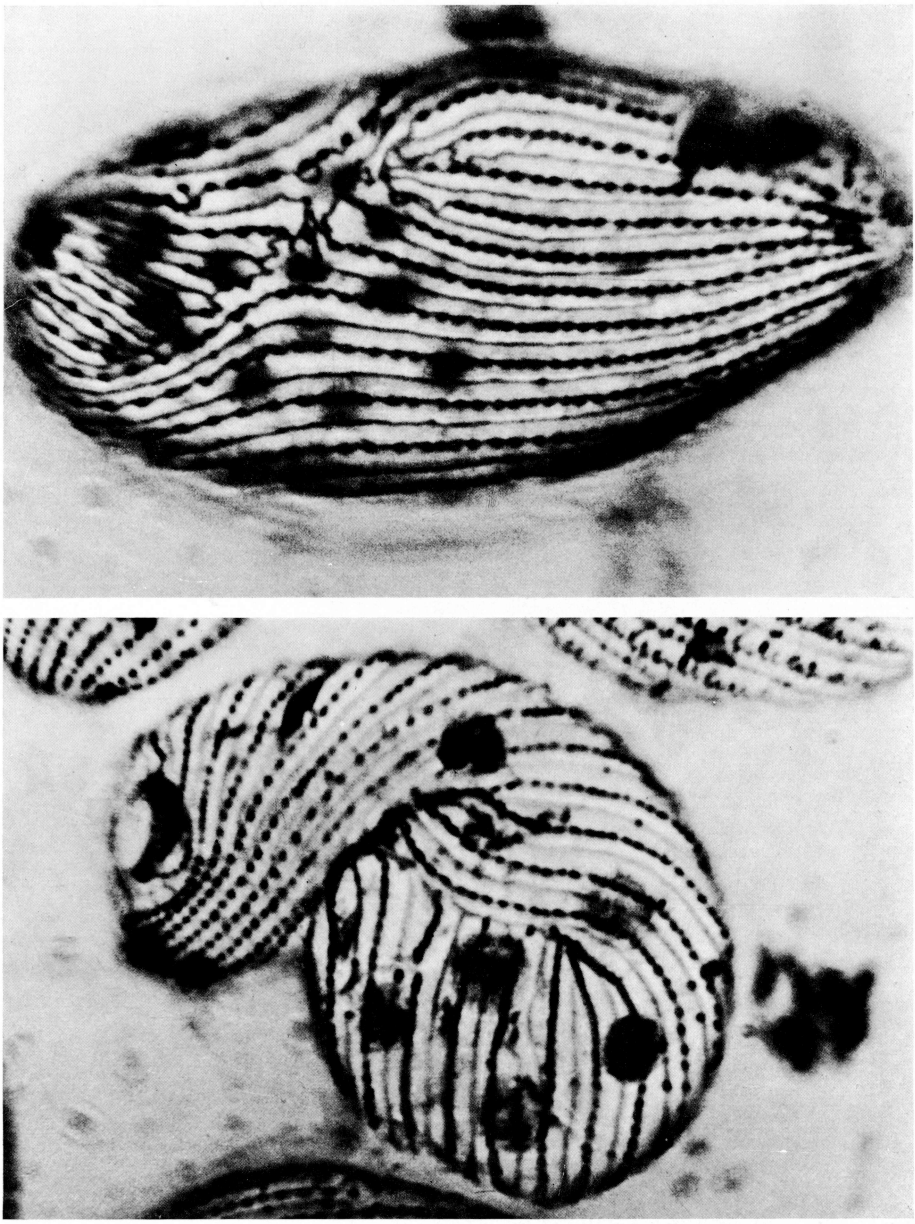


Abb. 1 und 2. *Colpidium campylum* Stockes, Reaktionen des Silberliniensystems 1—5 Minuten nach dem Schneiden des Tieres. Abb. 1. Deutlich ist der quer über das Tier verlaufende und bereits verheilte Schnitt erkennbar. Bei der Regeneration erfolgte nur Zusammenkleben der Schnittränder. Die Silberlinien paßten sich den durch die falsche Verklebung entstandenen Pellikulaverhältnissen an. Es entstehen dadurch die klar erkennbaren Verwerfungen der Silberlinienmeridiane und ihrer Relatoren (3000×). Abb. 2. Erklärung wie Abb. 1. Zusätzlich erfolgte hier noch eine Entformung des Tieres (3000×)

1. Die Schnittstelle klebt zusammen, ohne daß eine Neubildung von Pellikula erfolgt. Bei der Regeneration werden oft unbrauchbare Pellikulateile resorbiert. Soweit beobachtet werden konnte klebte die Pellikula nie in ihrer ursprünglichen Anordnung zusammen. Als Folge dieser Regenerationsfehler tritt eine mehr oder minder starke Verwerfung der Wimperreihen ein. Ganz geringfügige Verletzungen bedingen nur geringe Abweichen vom normalen Formzustand des Silberliniensystems. In solchen Fällen werden an der Wundstelle einige kleinere — aber charakteristische — formabnormale Fibrillen gebildet. Bereits ziemlich schwere Verletzungen zeigen Abb. 1 und 2. Gleich vorausgeschickt sei, daß die Konfiguration der einzelnen Fibrillen bei den geschädigten Tieren so verschieden wie die Verschiedenheit der Schnittstellen ist, jedoch bleibt das Prinzip immer dasselbe. Auf beiden Abbildungen ist die Verwerfung der Cilien- und Protrichozystenreihen deutlich, doch bleibt immer ein Zusammenhang der Fibrillen untereinander (das Kontinuum des Silberliniensystems) gewahrt. Die Regeneration der Schleuderorganellen ist, sobald sich das geschädigte System aufgebaut hat, wieder normal. Abb. 2 zeigt noch eine weitere Besonderheit: die Entformung des Tieres. Solche Entformungen beschrieb erstmals Klein [45]. Den Entformungen können, wie Klein ausführt, innere oder äußere Ursachen zugrunde liegen. Äußere Ursachen sind vor allem mechanische Deformierungen der Zellen durch Zusammenkriechen der Tiere bei der Entquellung oder Anliegen an Detritusteilchen. Innere Ursachen sind z. B. ungleichmäßige Entquellung des Objekts. Im vorliegenden Fall konnte die Ursache der Entformung nicht sicher diagnostiziert werden.

2. Das Zusammenkleben in Kombination mit teilweiser Neubildung von Pellikula an der Schnittstelle. Die Unterscheidung ob Zusammenklebung oder Neubildung läßt sich an Hand der vorhandenen oder abwesenden Relatoren in der Umgebung der Wunde leicht fällen. Bei zusammengeklebten Teilen ist kein Ausfall von Relatoren feststellbar, dagegen fehlen diese bei neugebildeten Pellikulateilen. Im neugebildeten Teil bilden meist sehr viele Fibrillen ein Weitmaschengitter. Dies ist auf Abb. 3 und 4 in Ansätzen sichtbar. Abb. 3 läßt die oben beschriebenen Merkmale einer Kombination von Zusammenklebung und Neubildung der Pellikula besonders deutlich erkennen. Direkt durch die Längsachse des Tieres zieht eine völlig intakte normale Cilienreihe, während einige andere in der Äquatorialzone unterbrochen und verworfen sind. Im neugebildeten Teil der Pellikula setzen sich die Cilienreihen nicht fort, es breitet sich ein Geflecht von Fibrillen aus. Der Ausfall der Relationskörner ist sehr deutlich. Der zusammengeklebte Teil ist durch die mitten durch die Wunde laufende normale Cilienreihe dargestellt. Abb. 4 zeigt wieder eine Besonderheit, die jedoch ziemlich häufig auftritt: Der neugebildete Pellikulateil wird von den Fibrillen regelrecht umgangen. Am oberen Ende der Schnittstelle biegen sich die Fibrillen äquatorial ab, umgrenzen so den neugebildeten Pellikulateil und münden schließlich in die Meridiane I. und II. Ordnung am unteren Ende der Schnittstelle ein. Der neugebildete Pellikulateil sieht darum

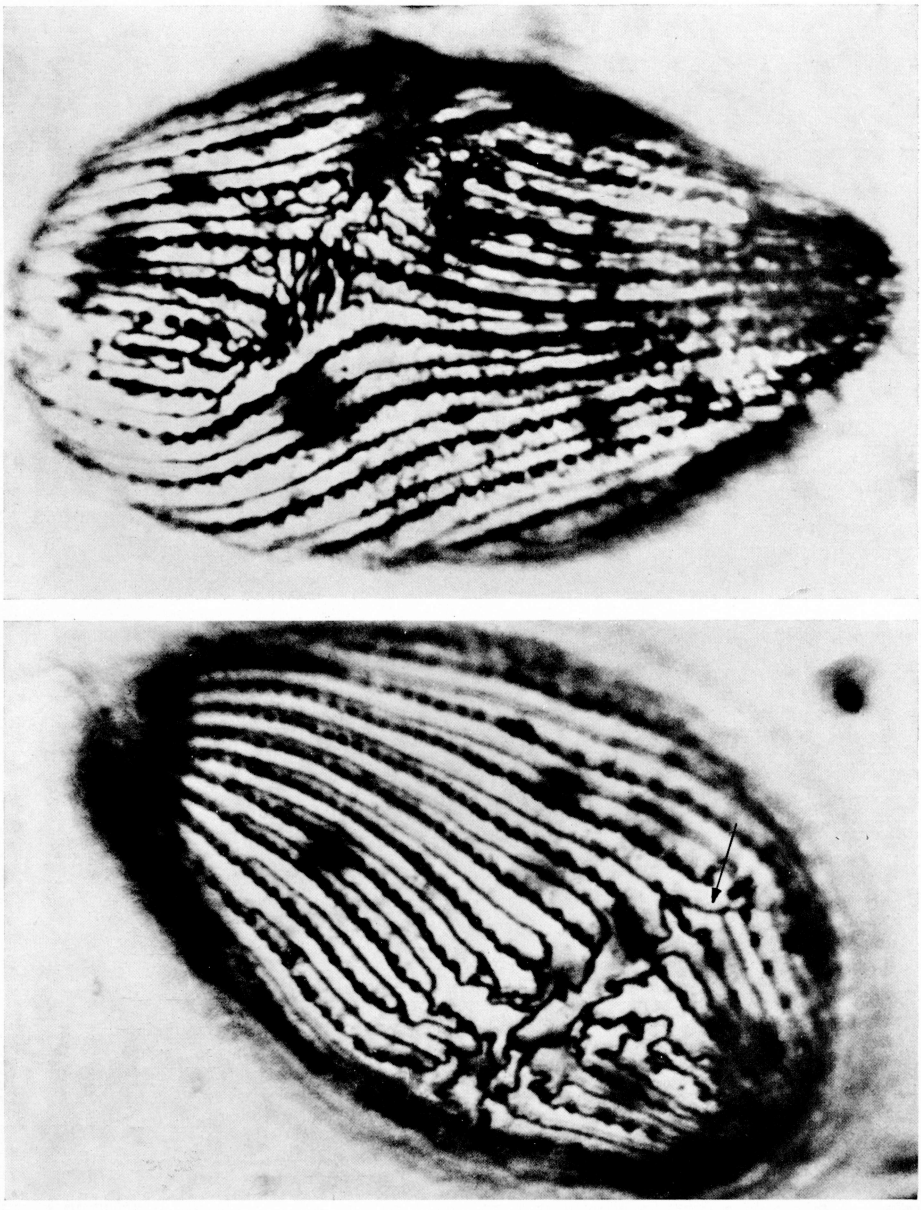


Abb. 3 und 4. *C. campylum* Stockes, 1—5 Minuten nach dem Schneiden. Zusammenklebung mit teilweiser Pellikulaneubildung. Näheres im Text (3000×)

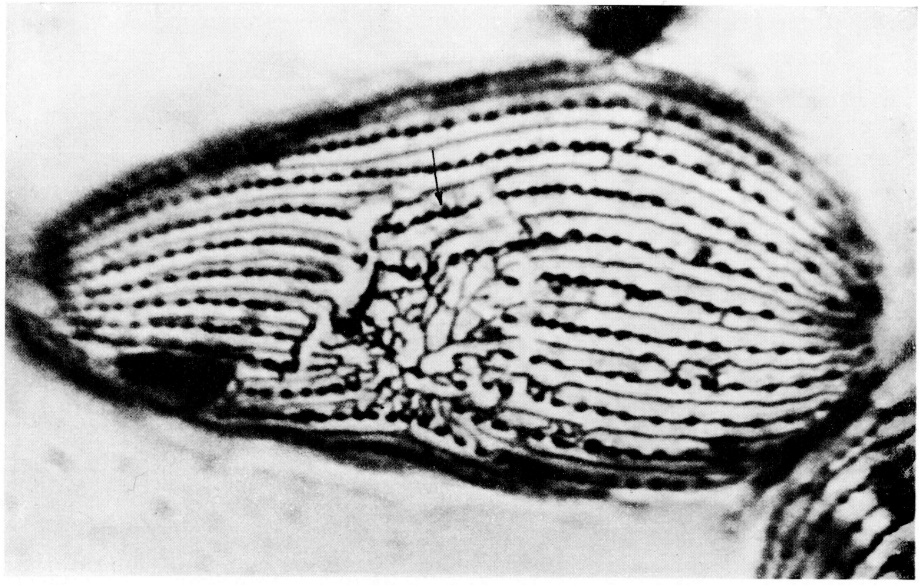
eingerahmt aus. Rechts im Bild, nahe dem apikalen Pol des Tieres, erfolgte eine Zusammenklebung der Pellikula. Die Zusammenklebung ist deutlich gekennzeichnet durch die im spitzen Winkel zusammenlaufenden Meridiane I. und II. Ordnung (siehe Pfeil). Bemerkenswert ist, daß die Meridiane

II. Ordnung am oberen Schnittrand in die Meridiane I. Ordnung einmünden, sich aber am unteren Schnittrand wieder trennen.
3. An der Schnittstelle erfolgt nur Pellikula-Neubildung. Abb. 5 läßt wieder interessante Details erkennen. Direkt über der Wundstelle fehlt jede gerichtete Differenzierung der Fibrillen, es breitet sich ein mehr oder weniger deutlich erkennbares Weitmaschengitter aus. Am Randgebiet der Wunde sind Teile der alten Pellikula erhalten, die daran kenntlich sind, daß sie Relatoren tragen und die Fibrillen normal verlaufen (siehe Pfeil). Interessant ist, daß einige von diesen Teilen von den durchlaufenden Basalfibrillen nicht mehr mittels normaler Fibrillen verbunden werden, sondern mit Fibrillen aus der Wunde. Die Abgrenzung ist deutlich als rund um das Weitmaschengitter laufender heller Streifen erkennbar. An mehreren Stellen ist das Weitmaschengitter der Wunde mit den normalen Systemteilen durch Fibrillen verbunden. Das Kontinuum des Silberliniensystems ist also nicht verloren gegangen. Abb. 6 läßt keine so scharfe Abgrenzung der Wunde erkennen, statt dessen konvergieren die Fibrillen zur Wundmitte. Wieder ist die Verwerfung der Cilienreihen in der Wundumgebung gut sichtbar, ebenso die Neigung zur Gitterbildung.

3. Diskussion

3.1. Silberliniensystem und Elektronenmikroskopie

Die in der Elektronenmikroskopie meist verwendeten Fixierungsmitteln, wie Osmiumsäure, Glutaraldehyd, sind, wie lichtmikroskopische Untersuchungen zeigten (eigene unveröffentlichte Befunde), zur Darstellung des Silberliniensystems offenbar ungeeignet, da sie meist seinen völligen Zerfall bewirken. Andererseits sind bestimmte Fixiergemische, mit denen eine mehr oder weniger gute Erhaltung des Silberliniensystems gelingt (vgl. nasse Methoden), für die Elektronenmikroskopie unbrauchbar.
Von verschiedenen Autoren wird außerdem zur Konzentration des Untersuchungsmaterials Zentrifugalkraft benützt [2, 4, 68], oder die Tiere werden vor der Fixation anderen schädlichen Einwirkungen ausgesetzt. Gegenüber diesen Prozeduren, insbesondere der Zentrifugalkraft, erweist sich das Silberliniensystem als außerordentlich empfindlich (eigene unveröffentlichte Befunde). Sie zerstören in fast allen Fällen die fibrilläre Zustandsweise des Silberliniensystems und führen es in eine mehr oder weniger disperse über.
Damit soll nicht gesagt werden, daß das Silberliniensystem elektronenmikroskopisch überhaupt noch nicht dargestellt worden ist. Von Pitelka [69] werden drei allgemein im Protozoenkörper vorkommende fibrilläre Komplexe unterschieden, nämlich: „striated fibrils", „tubular fibrils" und „fine filaments". Keiner dieser drei Komplexe soll mit dem Silberliniensystem identisch sein, obwohl gerade über die sporadisch auftretenden „fine filaments" keine näheren Aussagen gemacht werden konnten. Die feinen Filamente wurden größtenteils nur an besonders gründlich untersuchten Tieren, wie *Para-*



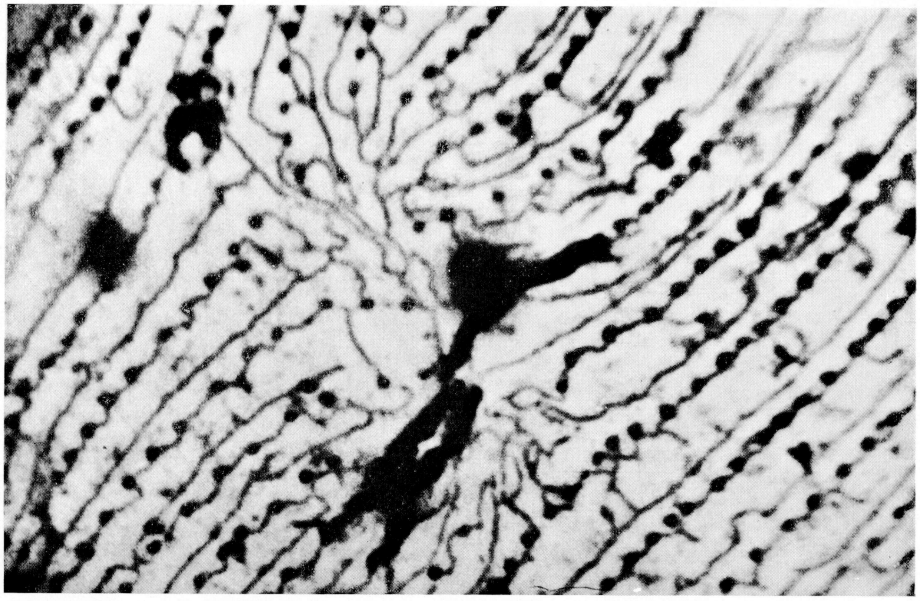


Abb. 5 und 6. Abb. 5. *C. campylum* Stockes, 1—5 Minuten nach dem Schneiden. Die herausgeschnittenen Pellikulateile wurden neu gebildet. Die Fibrillen des Silberliniensystems durchziehen in wirrer Anordnung den neugebildeten Pellikulabereich. Es wurden keine verlorengegangenen Basalkörper ersetzt. Näheres im Text (3000×). Abb. 6. *Colpidium kleinii*, 1—5 Minuten nach dem Schneiden. Erklärung wie Abb. 5 (3700×)

maecium [70], *Stentor, Opalina, Epistylis* [69] und *Opistonecta* [4] gefunden. Das von Nilson [61] bei *Neobursadidium gigas* beschriebene, unter der Pellikula liegende Gitter aus fibriösen Material gehört ebenfalls in die

Gruppe der feinen Filamente. Besonders bei *Paramaecium* und *Neobursadidium* konnten diese feinen Filamente als ein den Protozoenkörper überziehendes Netz aus polygonalen Maschen dargestellt werden. Nach Ansicht des Autors ist dieses Gitter aus feinen Filamenten mit dem von Klein [47] und Nilson [60] beschriebenen indirekt verbindenden Silberliniensystem von *Paramaecium* bzw. *Neobursadidium* identisch. Das nur sporadische Auftreten dieser feinen Filamente erfährt durch die Wirkung von chemischen Fixierungsmitteln auf das Silberliniensystem seine Erklärung und unterstützt die Ansicht, daß es sich hier um das Silberliniensystem bzw. um dessen Reste handelt. Würden sich diese Filamente bei den heute üblichen Fixierungs- und Behandlungsmethoden regelmäßig und vollständig (wie z. B. die zwei anderen fibrillären Komplexe und die Kinetodesmata) darstellen, so könnte es sich nicht um das Silberliniensystem handeln. Die Auffassung von Wetzel [78 a], daß die Kinetodesma die Meridiane des Silberliniensystems darstellen, ist unhaltbar, da die Kinetodesma allgemein nicht argyrophil sind [68].
Die von manchen Autoren [2, 15, 68] an der Grenze von Ekto- und Endoplasma im Elektronenmikroskop aufgefundene „dense zone" könnte sich ebenfalls mit dem Silberliniensystem, besser seinem Zerfallsprodukt identisch erweisen. Diese dichte Zone amorpher elektronendichter Substanz tritt bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Ciliaten ziemlich häufig auf. Manche Autoren haben sie nicht gefunden [5, 27, 36].
Die Ablehnung des Silberliniensystems als fibrilläre Differenzierung im Cortex der Ciliaten durch viele Elektronenmikroskopiker [z. B. 2, 4, 16 a, 69] ist demnach nicht genügend begründet. Das teils sehr unregelmäßige Auftreten der als Silberliniensystem angesehenen Pellikulafaltungen bzw. Spalten sowie ihre Konfiguration — die von der des Silberliniensystems weit abweicht — läßt darauf schließen, daß es sich hier teils um durch die Fixierung hervorgerufene Artefakte, oder, wie z. B. bei den Vorticelliden und *Paramaecium*, um besondere Struktureigenheiten der Pellikula handelt. Die in den Preßversuchen experimentell entstandenen Pellikularisse (Spalten) füllten sich bei der Imprägnation keineswegs mit Silber — die Spalten hoben sich weiß (nicht imprägniert) von der übrigen imprägnierten Pellikula ab —, so daß die Theorie des Silberliniensystems als ein Spaltensystem [2, 4, 5, 16 a, 57, 68, 69, 70] kaum haltbar ist. Überzeugende Beweise für die „Eigenkörperlichkeit" des Silberliniensystems brachte auch Klein [48].

3.2. Neurale und formative Leistung des Silberliniensystems mit Bezug auf die Regeneration

Mit den einfachen Methoden des Pressens und Schneidens von Ciliaten ließen sich am Silberliniensystem eine Reihe wenig oder überhaupt nicht bekannter Veränderungen feststellen.
Übereinstimmend konnte in allen Versuchen eine unkoordinierte Lokomotion der Organismen beobachtet werden, sobald sich irgendwelche Veränderungen

im Silberliniensystem der Tiere zeigten. Bei den Individuen mit externen Verletzungen ist die unkoordinierte Bewegung leicht zu verstehen. Durch die Verwerfung oder durch den Ausfall ganzer Ciliengruppen ist eine koordinierte Lokomotion nicht mehr möglich.

Weniger leicht verständlich, aber um so aufschlußreicher ist das Auftreten einer unkoordinierten Bewegung bei intern verletzten Tieren, wo es zu keiner Verwerfung der ursprünglichen Cilienanordnung kam. Nur im Silberliniensystem finden sich deutliche Veränderungen. Es zeigt sich hier der schon von KLEIN [38] vermutete kausale Zusammenhang zwischen Silberliniensystem und Koordination der Bewegung. Wäre für die Koordination der Cilienbewegung wie JAHN und BOVEE [30] vermuten, nur die Druckwelle einer in Bewegung gesetzten Cilie verantwortlich (hydrodynamische Theorie), so dürften sich bei den intern verletzten Tieren keine Ausfallserscheinungen in der Koordination der Cilienbewegung zeigen. Nimmt man das Silberliniensystem als Überträger der verschiedenen Reize sowie als verantwortlich für die Koordination des Cilienschlages an, so wird derselbe Reiz durch die abnormale Verbindung der Silberlinien in verschiedenen Bereichen der Zelle nur zu gewissen Teilen des Systems gelangen bzw. schon gereizte Teile des Systems mehrmals reizen. Daraus könnte dann eine unkoordinierte Lokomotion resultieren. Jedenfalls sprechen die Beobachtungen an intern verletzten Tieren sehr für eine Reizübertragung über ein fibrilläres System. Sie lassen sich im erweiterten Sinne mit der von SLEIGH (zitiert nach [69]) aufgestellten „Schrittmacher"-Theorie in Einklang bringen.

Das Silberliniensystem breitet sich kontinuierlich über den ganzen Ciliatenkörper aus und steht mit *allen* koordiniert in Aktion tretenden Gebilden in Verbindung. Das kinetodesmale System oder andere fibrilläre Systeme sind dagegen meist nur mit den Basalkörpern der Cilien in Beziehung. Gerade die hoch organisierten Bewegungs- und Verhaltensweisen, die z. B. PARDUCZ [63, 64, 66] bei seinen Experimenten mit *Paramaecium* feststellen konnte, sprechen für eine fibrilläre Reizleitung. Daß sich hier ein Reiz „in breiter Front über die ganze Ausdehnung der Körperoberfläche und der oberflächlichen Schicht des Ektoplasmas ausbreitet" läßt sich zwangslos durch das bei diesem Organismus vorhandene „indirekt verbindende Silberliniensystem" [47], das ebenfalls in dieser Richtung verläuft, erklären, oder bezugnehmend auf die vorliegenden Versuchsergebnisse, mit der Bildung eines Engmaschengitters. Da PARDUCZ einen Teil seiner Ergebnisse an stärker, teils chemisch gereizten Versuchsmaterial erhielt, ist eine Umbildung des normalen Systems von *Paramaecium* in ein Engmaschengittersystem wahrscheinlich. Auch aus allgemeinen physiologischen Überlegungen heraus, ist bei den Ciliaten für die Reizübertragung eine besondere neuroide Differenzierung anzunehmen [78 a].

Daß auch anderen im Ciliatenkörper festgestellten fibrillären Differenzierungen eine neurale Potenz zukommt, ist durchaus möglich, vor allem bei der Steuerung der komplizierten Cilienbewegungen im Oralfeld [15, 27, 36, 65].

Eindrucksvoll ist die Umformung des Silberliniensystems vom Streifensystem zum Engmaschengitter bzw. zum membranösen Stadium (Abb. 7), als erste Reaktion nach einer Schädigung oder Überbeanspruchung des Tieres (Abb. 5—9, Teil I). Die äußerst schnell verlaufende Umbildung vollzog sich bei allen vom Druck betroffenen Tieren, gleich ob sie verletzt wurden oder nicht. Selbst ganz geringer Druck, der nur zu einer Abplattung der Tiere führte, löste diese Reaktion aus. Ähnliche, ebenfalls zum Engmaschengitter führende Umbildungen treten bei einer nicht optimalen Entquellung des Untersuchungsmaterials auf [22].
Bei den verschiedenen physiologischen Regenerationsvorgängen, wie Trichound Protrichozystenregeneration, Cytostom- und Cytopygenregeneration, wird ebenfalls ein mehr oder weniger ausgeprägtes Engmaschengitter gebildet, auf dessen Grundlage dann das ursprüngliche System wieder entsteht [21, 38, 49]. Weiters tritt eine teilweise Engmaschengitterbildung bei der Teilung und Endcystierung verschiedener Ciliaten auf [38, 48, 54 a, 74 a, 80]. Hier wird die Umbildung allerdings beträchtlich langsamer vollzogen, als es bei der sofort auf das Pressen auftretenden Umbildung geschieht, welche sehr schnell vollzogen wird.
Wie bereits oben angedeutet, wird auch dann ein Engmaschengitter ausgebildet, wenn keine eigentliche Schädigung bzw. Verletzung des Organismus stattgefunden hat. Daß wirklich keine eigentliche Schädigung stattfand, ergibt sich wohl daraus, daß dieses in einer sehr raschen Reaktion entstandene Gitter bereits nach einigen Sekunden zurückgebildet wird und das ursprüngliche System wieder erscheint (s. Abb. 10 und 11, Teil I, Abb. 7, Teil II). Zurück bleibt nur eine etwas über der Norm liegende Empfindlichkeit gegenüber weiteren Schädigungen bzw. Beanspruchungen (s. S. 22, Teil I). Bei Tieren, die durch das Pressen oder Schneiden Verletzungen erlitten haben, bleibt das Engmaschengitter immer etwas länger bestehen, und es treten sogar besondere Beziehungen zum Regenerationsprozeß auf (vgl. Reaktionen des Silberliniensystems 60 Minuten nach dem Pressen). Da also der Vorgang der Engmaschengitterbildung auch bei geringen Beanspruchungen ausgelöst wird, scheint er nach Art einer Reflexreaktion abzulaufen,. wobei ihm in Analogie zu den Reflexreaktionen der Metazoen eine allgemeine Schutzfunktion des Organismus zukommt — gleichsam eine innere phobische Reaktion des Silberliniensystems, der wahrscheinlich eine solche des gesamten Organismus zugrunde liegt.
Eine Umbildung des Streifensystems in ein Engmaschengitter, als Folge einer internen Verletzung, kann wie die Versuche 30 Minuten nach dem Pressen erkennen lassen, auch in einer langsamen formativen Reaktion bzw. im Anschluß an eine reflexartige Engmaschengitterbildung erfolgen. Die ebenfalls spezifischen Reaktionen des Silberliniensystems, die sich 60 Minuten nach dem Pressen als Folge einer internen Schädigung finden, zeigen, daß ein reflexartig gebildetes Engmaschengitter auch längere Zeit erhalten werden kann. Mit fortschreitender Regeneration dieser internen Verletzungen wird auch das seit Beginn der Schädigung bestehende Engmaschengitter zum arttypischen aber

formativ veränderten Streifensystem umgebildet. Dies läßt einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Regeneration des Tieres und dem Silberliniensystem erkennen: Solange das Tier nicht regeneriert ist, wird das ursprüngliche Silberliniensystem nicht aufgebaut.

Die auf das Pressen auftretenden internen Schädigungen sind spezifischer Natur und unterscheiden sich grundlegend von den externen Schädigungen (vgl. Abb. 12—20, Teil I mit Abb. 1—6, Teil II). Die intern geschädigten Tiere lassen sich in zwei Gruppen einordnen: Die Tiere der einen Gruppe sterben (30 Minuten nach dem Pressen), die anderen machen im Verlauf von 4 Stunden einen Heilungsprozeß durch (60—420 Minuten nach dem Pressen). Bei der ersten erfolgt ein Abbau, bei der zweiten ein Aufbau des Silberliniensystems (vgl. Abb. 7).

Um diese internen Verletzungen hervorzurufen, müssen wahrscheinlich besondere Druckverhältnisse herrschen, da sie nur bei einem kleinen Teil der gedrückten Tiere auftreten. Auch ist an eine individuell verschiedene Resistenz der Tiere zu denken. Individuell verschiedene Resistenz gegenüber dem gleichen Reiz konnten verschiedene Autoren demonstrieren [40, 59]. Da sich an intern geschädigten Tieren weder Nucleusveränderungen noch sichtbare Pellikulaschäden zeigten, kann angenommen werden, daß hier hauptsächlich das Cytoplasma Schaden leidet, worauf auch die im Lebendbefund sichtbare Granulation und Vakuolisation des Cytoplasmas hinweist (s. S. 36). Diese Erklärung wäre möglich für die bleibenden, den Tod des Tieres verursachenden internen Schädigungen 30 Minuten nach Druckeinwirkung. Die internen Schädigungen 60 Minuten nach dem Pressen, lassen sich damit allein nicht befriedigend erklären. Die Veränderung des Cytoplasmas zu Beginn der Schädigung ist ebenfalls deutlich sichtbar, verschwindet aber bei der späteren Regeneration. Solange das Cytoplasma die beschriebenen Abweichungen zeigt, befindet sich das Silberliniensystem des Tieres noch auf der membranösen oder engmaschigen Stufe. Mit fortschreitender Normalisierung des Cytoplasmas wird auch das Silberliniensystem wieder normal. Nur an lokal begrenzten Gebieten zeigen sich dann noch eigenartige formative Reaktionen. Es wird angenommen, daß bei dieser internen Schädigung nicht nur eine Schädigung des Plasmas, sondern auch eine lokale Veränderung in der Mikrostruktur der Pellikula stattgefunden hat. Demnach wäre die etwa 60 Minuten dauernde Beibehaltung des zu Beginn der Schädigung gebildeten Engmaschengitters eine Reaktion auf den veränderten Cytoplasmazustand, die lokalen formativen Veränderungen im Silberliniensystem nach Aufbau des Systems dagegen eine Reaktion auf veränderte Pellikulaverhältnisse.

Ähnliche Gitterbildungen — nie aber Rückbildungen zum normalen System — konnte KLEIN [40] durch chemische Insulte erzielen. Heilungsprozesse (Regeneration) an Ciliaten beschrieben viele Autoren nach Einwirkung verschiedener Schädigungen (Schneiden, Wärmeschocks, Strahlen) [25, 34, 75, 76, 77, 79].

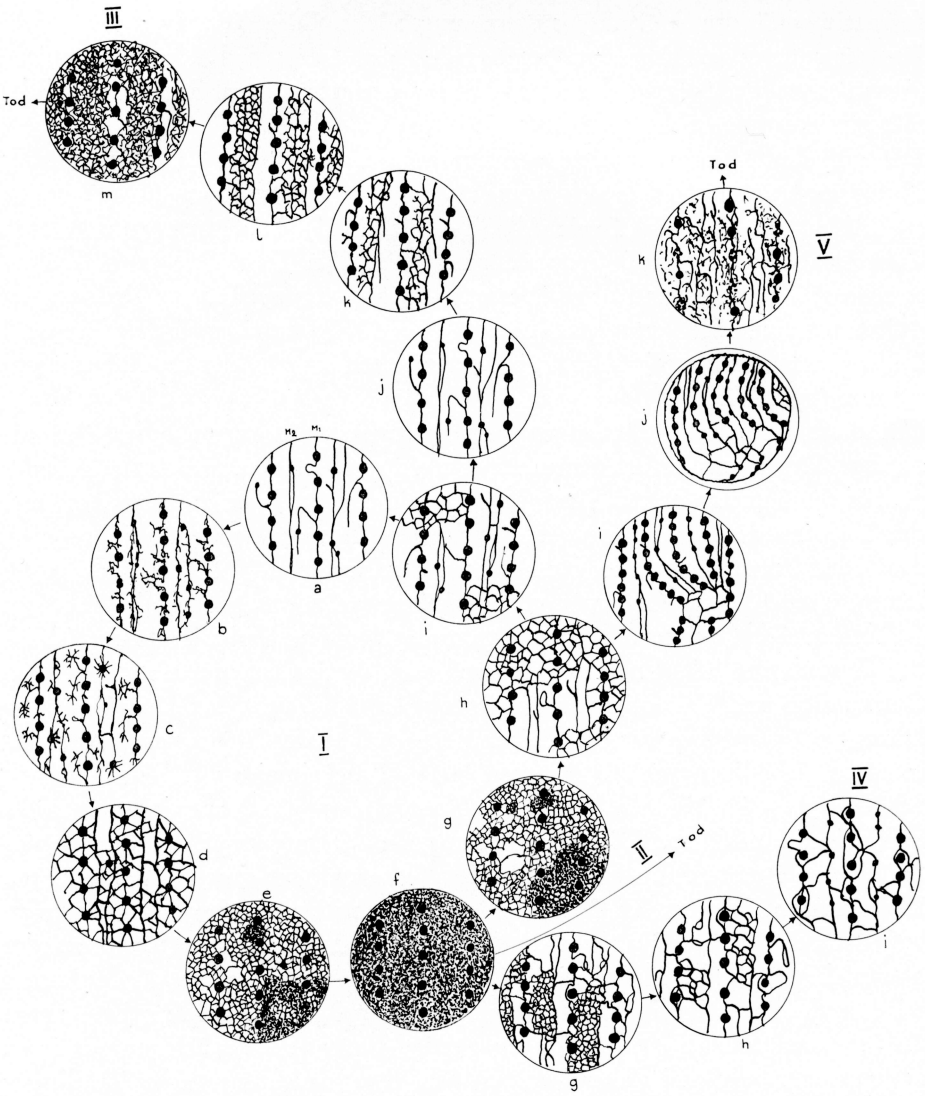


Abb. 7. Schematische Darstellung der Reaktionen des Silberliniensystems nach dem Pressen bei *C. kleinii. Reaktionsweg I:* Reaktionen 1—10 Sekunden nach dem Pressen. Stadium *a—f:* Abbau des normalen Streifensystems zur membranösen Zustandsform, innerhalb von 3 Sekunden. Stadium *a* (vgl. Abb. 1—4, I. Teil): normales Silberliniensystem von *C. kleinii.* Basalfibrillen (M_1) mit den Basalkörpern und die Protrichozystenfibrillen (M_2) mit Protrichozystenkörnern. Stadium *b* (vgl. Abb. 5, I. Teil): als erste Reaktion auf die Schädigung beginnen aus den normalen Fibrillen viele kleine, zarte Fibrillen auszuwachsen. Stadium *c* (vgl. Abb. 6, I. Teil): das Auswachsen der Fibrillen setzt sich fort. Nun entstehen auch aus den Zirkularfibrillen der Protrichozysten kleine Fibrillen. Stadium *d* (vgl. Abb. 7, I. Teil): bereits deutliche Gitterbildung, an der sich nun auch die Zirkularfibrillen der Basalkörper beteiligen. Stadium *e* (vgl. Abb. 8, I. Teil): voll ausgebildetes Engmaschengitter mit Übergängen zur membranösen Zustandsform. Stadium *f* (vgl. Abb. 9, I. Teil): aus der ursprünglich fibrillären Zustandsform des Silberliniensystems ist eine membranöse geworden. Die

Bei den Preß- und Schneideversuchen konnte an extern verletzten Tieren gezeigt werden, daß die anfängliche Überlebensrate sehr klein ist und später auch die regenerierten Tiere sterben (ausgenommen die intern verletzten Individuen 60 Minuten nach dem Pressen). Daß ein Teil der geschnittenen Tiere bald nach dem Schneiden abstirbt, wurde auch von anderen Autoren beschrieben, z. B. [35, 75, 79]. Meist fanden aber diese Autoren bei einem Großteil der geschnittenen Tiere nach einigen Tagen wieder eine normale Körperform und Lokomotion. Warum in den vorliegenden Versuchen den Tieren keine vollständige Regeneration gelang — zumindest einem Teil von ihnen — ist ungeklärt.

In den Versuchen regenerierte ein Teil der extern verletzten Tiere. Die abnormale Körperform sowie starke Koordinationsstörungen blieben hier bis

---

Basalkörper weisen jedoch keine sichtbaren Schädigungen auf. Stadium *g—i* (vgl. Abb. 10 und 11, I. Teil): Aufbau des Silberliniensystems nach dem Pressen bei einem Tier ohne sichtbare interne und externe Verletzungen. Der Aufbau vollzieht sich phasenmäßig sehr ähnlich wie der Abbau, nur in umgekehrter Reihenfolge. Er ist etwa 10—20 Sekunden nach dem Pressen vollendet. Die Stadien *c* und *d* des Abbaues sind beim Aufbau allerdings nie deutlich sichtbar. *Reaktionsweg II:* Ab Stadium *f* des Reaktionsweges I sterben die tödlich verletzten Tiere innerhalb weniger Minuten. Das Silberliniensystem wird nicht mehr aufgebaut. Es bleibt in seiner membranösen Zustandsform und beginnt sich aufzulösen. *Reaktionsweg III:* Diese Tiere durchlaufen den Reaktionsweg I vollständig (das System wird also wieder formnormal, siehe Stadium *j*) und beginnen als Reaktion auf die interne Schädigung nach ca. 10 Minuten erneut mit der Umbildung des Silberliniensystems zum Engmaschengitter. Dieser Prozeß vollzieht sich innerhalb der ersten 10—40 Minuten nach dem Pressen und endigt mit dem Tod dieser Tiere. Stadium *k* (vgl. Abb. 12, I. Teil): Beginn der Engmaschengitterbildung, indem die Fibrillenanzahl vermehrt wird (etwa 10 Minuten nach dem Pressen). Stadium *l* (vgl. Abb. 13, I. Teil): ausgeprägtes Eng-Weit-Maschengitter. Deutlich ist die von Fibrillen freie „neutrale Zone" sichtbar. Stadium *m* (vgl. Abb. 14, I. Teil): vollendete Engmaschengitterbildung (30 Minuten nach dem Pressen) mit leichtem Zerfall des Silberliniensystems nach dem Dispersionstyp. Die „neutrale Zone" ist verschwunden. *Reaktionsweg IV:* Diese Tiere durchlaufen den Reaktionsweg I bis zum Stadium *f*, in dem sie infolge einer internen Schädigung ca. 60 Minuten verharren. Dann beginnen sie mit dem Aufbau des Silberliniensystems, ausgehend von der membranösen Zustandsform (Stadium *f*, vgl. Abb. 9, I. Teil) über das Eng- und Weit-Maschengitter (Stadium *g* und *h*, vgl. Abb. 15 und 16, I. Teil), bis zum formativ veränderten Streifensystem (Stadium *i*, vgl. Abb. 18, 19 und 20, I. Teil). Dieser Heilungsprozeß dauert etwa 4 Stunden. Bemerkenswert ist hier die Verflechtung der Basal- und Protrichozystenfibrillen im geschädigten Bereich. Die formativ veränderten Regionen erstrecken sich nur über kleine Teile der Zelle. Die Tiere bleiben mit dem veränderten Silberliniensystem am Leben (Stadium *i*, vgl. Abb. 18, 19 und 20, I. Teil). *Reaktionsweg V:* Diese Tiere durchlaufen den Reaktionsweg I bis etwa zum Stadium *h*. Als Folge einer externen Schädigung (z. B. Pellikulariß) tritt eine Verwerfung in der Anordnung der Cilienreihen ein (Stadium *i*, vgl. Abb. 1—6, II. Teil). Stadium *i* ist bereits 3—5 Minuten nach der Schädigung ausgebildet. Etwa 7—24 Stunden nach der Schädigung beginnen sich die Tiere abzukugeln (Stadium *j*, vgl. Abb. 20, I. Teil), wobei ektoplasmatische Organellen resorbiert werden. Das Silberliniensystem zerfällt nach der Abkugelung langsam nach dem Fraktur- und Dispersionstyp (Stadium *k*, vgl. Abb. 24, I. Teil). Nach 24 Stunden ist ein Großteil der extern verletzten Individuen zugrunde gegangen

zum Tod erhalten. In den Preßversuchen starben alle Tiere mit externen Verletzungen innerhalb von 7 bis 40 Stunden. Vor ihrem Absterben kugelten sich die Tiere ab und resorbierten verschiedene ektoplasmatische Organellen. Die sich zuerst auf das Cytostom später auch auf die Cilien erstreckende Resorption erinnert an eine Encystierung, bei der ebenfalls eine Resorption gewisser ektoplasmatischer Organellen erfolgt [11, 12, 28, 48, 74 a]. Fertige Cysten konnten aber im vorliegenden Fall nie beobachtet werden. Kurz vor dem Tod zerfällt das Silberliniensystem der geschädigten Tiere meist nach dem Frakturtyp. Es zeigt sich dabei eine gewisse stoffliche Übereinstimmung der Basalkörper und der Silberlinien, da die Zerfallsformen beider Gebilde gleich sind. Dies unterstützt die Ansicht verschiedener Autoren, die vermuten, daß die Basalkörper aus den Fibrillen des Silberliniensystems entstehen [17 a, 23 a, 48, 54 a].

In den neugebildeten Pellikulateilen breiten sich die Silberlinien wirr aus (Abb. 3 und 4). Bei erhaltenen Teilen der alten Pellikula fand ein normaler Aufbau zum Streifensystem statt, auch wenn dieser Teil in der neugebildeten Pellikula eingeschlossen ist (Abb. 5, s. Pfeil). In den neugebildeten Pellikulateilen fehlen die Basalkörner. Es werden also im neuen Pellikulateil keine gebildet. Die Ersatzpellikula besitzt daher offensichtlich nicht den Wert der ursprünglichen. Andere Verhältnisse finden sich bei solchen Tieren, wo nur eine Verklebung der Pellikula stattgefunden hat (Abb. 1 und 2). Warum ordnen sich hier die Silberlinien nach abgeschlossener Pellikularegeneration nicht autoplasmatisch wieder richtig an? Autoplasmatische Bildungsvorgänge am Silberliniensystem sind im normalen Leben des Tieres nicht selten, z. B. die Protrichozystenregeneration [50]. Die vorliegenden Versuche führten zu der Folgerung, daß autoplasmatische Bildungsvorgänge am Silberliniensystem der *Colpidium*-Arten nur bei genetisch bedingten Prozessen stattfinden. Bei externen Verletzungen behalten die Silberlinien erstaunlicherweise ihre ursprüngliche Verlaufsrichtung auch nach einer durch das Schneiden verursachten Verschiebung bzw. Verwerfung der Pellikula bei! Es ergeben sich so im Silberpräparat Bilder mit völlig verändert laufenden Fibrillenzügen. Offenbar bewegen sich die Silberlinien nur in gewissen Verlaufsbahnen der corticalen Schichte. Diese Ansicht wird gestützt durch die Untersuchungen von Tartar [76] und Beisson und Sonneborn [3], welche gewisse Pellikularstrukturen in ihrer Funktion als unabänderlich determiniert erkannt haben. Dies sowie die genaue Festlegung des Organisationsgebietes während der Teilung könnten ihre Ursache in den genau determinierten Verlaufsbahnen des Silberliniensystems haben. Diese Ansicht wird auch durch die Ergebnisse bei den natürlichen Regenerations- und Produktionsprozessen gestützt. Alle bisher bekannten formativen Veränderungen des Silberliniensystems vollziehen sich nämlich in einer genau geordneten und unabänderlichen Phasenfolge. Nur durch Einwirkung von verschiedenen Schädigungen kann dieses Schema durchbrochen werden [25, 40, 79]. Es entstehen dann entweder Abweichungen, die erhalten

bleiben oder nach einiger Zeit wieder zurückgebildet werden. Wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, laufen jedoch auch bei experimentell gesetzten Schädigungen die Veränderungen bei bestimmten Schädigungen über immer wiederkehrende Phasen ab (vgl. Abb. 7). Dies lassen auch die Untersuchungen anderer Autoren [25, 40, 77] erkennen.

Bezüglich der Leistung der Basal- und Protrichozystenfibrillen zeigten sich folgende Zusammenhänge: 1. Die Basalfibrille ist in der Lage, auch Relationskörner der Meridiane II. Ordnung (also Protrichozysten) aufzunehmen (Abb. 20). 2. Es ergaben sich keine Hinweise, daß die Protrichozystenfibrillen, die ihren Ursprung in den Basalfibrillen haben, stellvertretend für diese eintreten können. 3. Die Meridiane II. Ordnung sind bei einer Schädigung die zuerst reagierenden Teile des Silberliniensystems, indem sie die ihnen angeschlossenen Protrichozysten ausschleudern. Als nächstes antworten sie reflexartig mit der Bildung eines Engmaschengitters. Sie reagieren also auf Gefahren bzw. Schädigungen mit zwei verschiedenen Reaktionen. Auch hier dürfte die Intensität des Reizes ausschlaggebend dafür sein, mit welcher Reaktion geantwortet wird. 4. Auch die Basalfibrillen besitzen die Fähigkeit zur Bildung eines Engmaschengitters, jedoch erfolgt dies immer erst dann, wenn die Protrichozystenfibrillen schon mit dieser Umbildung begonnen haben. 5. Die Meridiane I. Ordnung haben, sobald sie die Aufgabe der Meridiane II. Ordnung (Anschluß der Protrichozysten) übernehmen, nicht die Fähigkeit, dieselben voll zu ersetzen (s. S. 44, I. Teil).

Bei den externen Schädigungen ergab sich die problematische Tatsache, daß Pellikulaschädigungen zwar regeneriert werden, aber keine formgerechte Regeneration des Silberliniensystems sowie des Tierkörpers stattfindet. Problematisch deshalb, weil ähnliche Verletzungen der Pellikula auch bei der Ausstoßung des Fäkalienballens auftreten [44]. Wie KLEIN an Hand von ausgezeichneten Bildern zeigen konnte, wird an der so entstandenen Wunde zuerst eine neue Pellikula gebildet. Dann bzw. gleichzeitig erscheint ein engmaschiges Silberliniensystem, auf dessen Grundlage sich dann das normale Silberliniensystem und die Pellikula wieder völlig formnormal aufbauen. Die Aufbauphasen bei der Regeneration der Cytopyge sind also dieselben wie jene, die sich nach experimenteller mechanischer Verletzung der Pellikula zeigen, nur das Endprodukt der Regeneration ist verschieden. Ähnliche Verhältnisse, bei denen das Silberliniensystem ebenfalls mit der Formung verschiedener ektoplasmatischer Organellen in Beziehung steht, zeigen sich auch bei den verschiedenen physiologischen Regenerations- und Produktionsprozessen. Dagegen ist bei experimentell erreichten Regenerationsprozessen eine solche Beteiligung, insbesondere an der Formbildung der Zelle, fast völlig auszuschließen, denn das Silberliniensystem richtet sich hier ausschließlich nach den bestehenden Pellikulaverhältnissen (s. S. 437). Wohl ist aber eine Formbildung der Silberlinien selbst (autoplasmatische Formbildung) in allen Versuchen klar erkennbar. Es zeigte sich z. B., daß nach Durchschneiden der Pellikula und

somit der Silberlinien sich die Silberlinien (wenn auch falsch) ausnahmslos wieder vereinigten.

Über die formbildenden Fähigkeiten des Silberliniensystems ergibt sich für das hier verwendete Tiermaterial folgender Schluß: Das Silberliniensystem besitzt formbildende Eigenschaften ausschließlich bei genetisch festgelegten Regenerations- und Produktionsprozessen. Nur bei diesen Vorgängen kann es formative Leistungen vollbringen, die wieder zum ursprünglichen bzw. zum bezweckten Zustand führt. Bei künstlich herbeigeführten Verletzungen ist eine Regeneration des Tieres und seines Silberliniensystems nur in einem ganz bestimmten Ausmaß möglich. Dem Regenerationsprodukt fehlt jede gerichtete Differenzierung sowohl der Silberlinien als auch der Relationskörner. Je nach Art der Verletzung wird ein charakteristisches abnormales Silberliniensystem geformt.

Aus den besprochenen Ergebnissen zeigt sich, daß der aktiv-plastischen Bildsamkeit [38] und der formbildenden Fähigkeit des Silberliniensystems bestimmte Grenzen gesetzt sind. Zugleich werden aber diese Fähigkeiten sowie die außergewöhnliche *Dynamik* dieser fibrillären Differenzierung in den verschiedenen Versuchen deutlich. Die Experimente ergaben eine relativ große Vielzahl von Reaktionen (Abb. 7). Diese sind jedoch anscheinend nicht auf Zufälligkeit begründet, da dieselben Reaktionen bei gleicher Schädigungsart immer wieder auftraten.

3.3. Genetische Potenzen des Silberliniensystems

Wie in den Versuchen wiederholt gezeigt werden konnte, wird nach einer Schädigung des Organismus das Streifensystem zum Engmaschengitter umgebildet. Nach bzw. noch während der Regeneration baut sich auf der Grundlage dieses Engmaschengitters wieder das normale oder formativ veränderte Streifensystem auf. Gleiche Verhältnisse finden sich auch bei den verschiedenen physiologischen Regenerationsvorgängen. Diese interessante Tatsache, daß alle vermutlich höher organisierten Systemtypen (Weitmaschengitter- und Streifensystem) aus dem Engmaschengitter differenziert werden, wurde von vielen Autoren nicht beachtet [24, 16, 28, 79], obwohl ihre Bilder dies eindeutig zeigen. Klein, der darauf wiederholt aufmerksam gemacht hat, sieht im Engmaschengitter die fibrilläre Urform des Silberliniensystems [38, 48]. Dies wird auch durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt. Vermutlich spielt es bei den verschiedenen Regenerations- und Produktionsprozessen deshalb eine so große Rolle, weil es alle Potenzen des Silberliniensystems in einer mehr oder weniger undifferenzierten Form aufweist. Klein betrachtet auch die Engmaschengitter gegenüber den Streifensystemen als primitiver. Aus den vorliegenden Versuchen, wie auch aus den Versuchen von Tartar [76] und Jerka-Dziadosz [34] über das Regenerationsverhalten von *Stentor* bzw. *Urostyla*, scheint aber hervorzugehen, daß seine formativen und neuralen Potenzen mit den Streifensystemen gleichzustellen sind. Leistungsmäßige Unterschiede ergeben sich durch

den Anschluß von Tricho-Protrichozysten an Streifensysteme. Streifensysteme und Weitmaschengitter sind also spezialisierte Silberliniensysteme, die das Engmaschengitter nach ihrem Zerfall offenbar zum Aufbau benötigen.

Ciliaten mit Streifensystemen besitzen meist auch Schleuderorganellen (Tricho-Protrichozysten, Trichiten). Deren Existenz scheint geradezu von einem Streifensystem oder Weitmaschengitter abhängig zu sein. Die Schleuderorganellen stehen über ein Relationskorn (Tricho-Protrichozystenkorn) mit dem Silberliniensystem in Verbindung [21, 49, 52]. Dadurch wird eine koordinierte Aktion dieser Organellen möglich. Im Moment der Explosion weicht die Silberlinie zu beiden Seiten des Relators auseinander. Die dadurch entstehende kreisrunde Öffnung ist nur im Moment der Explosion sichtbar. Im Ruhezustand scheint die Silberlinie durch den Relator hindurchzugehen. Wie die Basalkörner umgibt also auch die Schleuderorganellen eine Zirkularfibrille. Deren Bildung ist vermutlich nur bei einer Komplexfibrille möglich. Die nach KLEIN [38] nicht subfibrillär aufgebaute Engmaschengitterfibrille, könnte somit keine Zirkularfibrille bilden und dadurch auch keine Schleuderorganellen anschließen.

In den Preß- und Schneideversuchen lassen sich in dem zum Engmaschengitter umgeformten Silberliniensystem keine Protrichozysten nachweisen. Sobald der darauf folgende Aufbau bis zum Weitmaschengitter fortgeschritten ist, werden dem System wieder Protrichozysten angeschlossen (Abb. 18, 19 und 20, Teil I). Diese Tatsache weist auf eine interessante funktionell-morphologische Beziehung zwischen Ausbildungsgrad (Spezialisierung?) des Silberliniensystems und den Schleuderorganellen hin. Sobald sich das Streifensystem zum Engmaschengitter umgebildet hat, verliert es anscheinend die Fähigkeit, Protrichozysten anzuschließen, obwohl solche wahrscheinlich gebildet werden. JERKA-DZIADOSZ konnte auch bei geschnittenen Tieren Protrichozysten nachweisen [35]. Das geht vermutlich auf den veränderen Feinbau der in einer reflexartigen Reaktion gebildeten Engmaschengitterfibrillen zurück (s. S. 444). Diese zweifellos experimentell noch nicht genügend untermauerte Theorie gründet sich auch darauf, daß bei Ciliaten, deren Silberliniensystem ein ausgesprochenes Engmaschengitter ist, keine den Tricho-Protrichozysten vergleichbare differenzierte Organellen vorkommen. Die Analyse von SCHNEIDER [74] über das Vorkommen von Tricho-Protrichozysten bei Ciliaten unterstützt diese Ansicht. Er fand bei den meisten Ciliaten nach Reizung ausgeschleuderte Tricho- oder Protrichozysten, in Form einer bestimmten Gestalt. Eine vom Verfasser nachträglich vorgenommene Analyse ergab, daß bei Tieren, deren Silberliniensystem ein Weitmaschengitter oder Streifensystem ist, die Tricho-Protrichozysten immer in Form einer bestimmten Gestalt ausgeschieden werden. Bei Tieren mit Engmaschengitter werden diese meist nicht ausgeschieden, sondern nur Tektin in einer mehr oder weniger formlosen Masse. Die Protrichozysten sind nach BRESSLAU [6] kleine Tektinstäbchen, die die Zelle auf Reize verschiedener Art ausschleudert. Sie bestehen aus Tektin, das chemisch den Muzinen

anzuschließen ist [7]. Manchmal scheint es auch bei Tieren mit Engmaschengitter, z. B. *Dileptus, Microthorax,* so, als ob differenzierte Schleuderorganellen ausgeschieden würden. Es zeigt sich aber, daß dort, wo die Schleuderorganellen vorkommen besondere Bildungen im Silberliniensystem bestehen, nämlich ein Weitmaschengitter oder ein Streifensystem. Wie weit diese Beziehung zwischen Vorkommen von Schleuderorganellen als differenzierte Gebilde und Spezialisierung des Silberliniensystems tatsächlich besteht, werden weitere Untersuchungen klären müssen.

Homologe Beziehungen finden sich in der Cilienanordnung solcher Ciliaten, bei denen Engmaschengitter- und Streifensystem nebeneinander (am selben Tier) vorkommen (z. B. *Hysterocineta cheissini* [72], *Hypocomides modiolariae* [18], *Ancistrocoma thorsoni* [19]). Hier finden sich die Cilien immer in jenen Körperregionen, wo ein streifiges Silberliniensystem aufscheint; nie in Gebieten, wo das Silberliniensystem engmaschig ist!

In den Versuchen konnte häufig gefunden werden, daß sich Streifensysteme nicht nur bis zum Engmaschengitter, sondern bis zum membranösen Stadium umbildeten. In diesem Stadium fehlte jede fibrilläre Differenzierung im Silberliniensystem. Ähnliche membranöse Stadien konnte auch Klein [40] nach lang dauernder Einwirkung von schädlichen chemischen Stoffen auf das Silberliniensystem beobachten. Mit der Ausbildung dieser membranösen Hülle („Panarium") ging Hand in Hand die Resorption verschiedener ektoplasmatischer Differenzierungen und eine Abkugelung der Zelle. Dies konnte in den vorliegenden Versuchen nie beobachtet werden. Vielleicht war die Zeitdauer der Schädigung zu kurz um solche tiefgreifende Wirkungen hervorzurufen.
Die Funktion der beschriebenen Umbildung ist schwer verständlich. Möglicherweise dient sie dazu, den Reiz abzuschwächen oder um Reize sofort auf die ganze Zelloberfläche zu übertragen (vgl. S. 30).

Literatur

[1] Agamaliev, F. G., 1967: Faune des cilies mesopsammiques de la côte ouest de la Mer Caspienne. C. Biol. Marine **8**, 359—402.
[2] Allen, R. D., 1967: Fine structure, reconstruction, and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis.* J. Protozool. **14**, 553—565.
[3] Beisson, J., and T. M. Sonneborn, 1965: Cytoplasmatic inheritance of the organisation of the cell cortex in *Paramecium aurelia.* Proc. nat. Acad. Sci. **53**, 275—282.
[4] Bradbury, P. C., 1965: The infraciliature and argyrome of *Opisthonecta henneguyi* Faurè-Fremiet. J. Protozool. **12**, 345—363.
[5] — 1966: The fine structure of the mature tomite of *Hyalophysa chattoni.* J. Protozool. **13**, 591—607.
[6] Bresslau, E., 1921: Neue Versuche und Beobachtungen über die Hüllenbildung und Hüllensubstanz der Infusorien. Dtsch. Zool. Ges. E. V. **13**, 35—36.
[7] — 1924: Neues über das Tektin. Dtsch. Zool. Ges. E. V. **29**, 91—94.
[8] Bütschli, O., 1887—1890: Infusoria in Bronns Klassen und Ordnungen. pp. 1820 bis 1823.

[9] Chatton, E., et A. Lwoff, 1930: Imprègnation par diffusion argentique de l'infraciliature des ciliès marins et d'eau douce après fixation cytologique et sans dessication. Compt. rend. **104**, 834—836.

[10] Corliss, J. O., 1961: The ciliated protozoa. Pergamon Press.

[11] Curds, C. R., 1966: Endogenous bud formation in *Histriculus vorax*, a new asexual reproductive process in the *Hypotrichida*. J. Protozool. **13**, 155—164.

[12] Czapik, A., 1965: *Prorodon raabei sp. n.* et sa biologie. Acta Protozool. **3**, 21—26.

[13] — 1968: La famille *Tetrahymenidae* et son importance dans la systématique et l'évolution des ciliès. Acta Protozool. **5**, 315—358.

[14] Dobrzańska-Kaczanowska, J., 1963: Comparaison de la morphogenèse des Ciliès: *Chilodonella uncinata* (Ehrbg.), *Allosphaerium paraconvexa sp. n.* et *Heliochona scheuteni* (Stein). Acta Protozool. **I**, 353—392.

[15] Dumont, J. N., 1961: Observations on the fine structure of the Ciliate *Dileptus anser*. J. Protozool. **8**, 392—402.

[16] Evans, F. R., and J. O. Corliss, 1964: Morphogenesis in the *Hymenostome* ciliate *Pseudocohnilembus persalinus* and its taxonomic and phylogenetic implications. J. Protozool. **11**, 353—370.

[16 a] Ehret, C. F., and E. L. Powers, 1959: The cell surfaces of *Paramecium*. Int. Rev. Cytol. **8**, 97—133.

[17] Faurè-Fremiet, E., 1967: Le grene *Cyologramma* Perty, 1852. J. Protozool. **14**, 456—464.

[17 a] — 1961: Cils vibratiles et flagelles. Biol. Rev. **36**, 364—536.

[18] Fenchel, T., 1964: On *Ancistrum caudatum sp. nov.* and *Hypocomides modiolariae* Chatton-Lwoff (Ciliate, *Thigmotrichida*), from the lamellibranch musculus niger (Gray). Ophelia **1**, 113—120.

[19] — 1965: Ciliates from Scandinavian molluscs. Ophelia **2**, 71—174.

[20] Foissner, W., 1967: Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes „trockenes" Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrok. **4**, 122—126.

[21] — 1968: Die Ausstoßung und Regeneration der Schleuderorganellen bei Ciliaten, beobachtet am Silberlinien- oder Neuroformativen System. Mitteilungsbl. Mikrograph. Ges. Wien **3**, 30—40.

[22] — 1969: Schädigungen des Silberliniensystems. Das neuroformative System reagiert empfindlich. Mikrok. **12**, 364—370.

[23] — 1969: Eine neue Art aus der Gattung *Colpidium* (Stein 1860): *Colpidium kleinii*. Acta Protozool. (in Druck).

[23 a] — 1969: Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Schädigungen. Veränderungen im Feinbau der Silberlinien. Mitteilungsbl. Mikrograph. Ges. Wien **4**, 37—45.

[23 b] — 1970: Corticale Morphogenese bei *Colpidium kleinii* (*Ciliata, Tetrahymenidae*). Acta Protozool. (im Druck).

[24] Frankel, J., 1960: Morphogenesis in *Glaucoma chattoni*. J. Protozool. **7**, 362—376.

[25] — 1964: Morphogenesis and division in chains of *Tetrahymena pyriformis* Gl. J. Protozool. **11**, 514—526.

[26] Gelei, J. v., 1932: Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in naß hergestellten Silber- bzw. Goldpräparaten. Arch. Protistenk. **77**, 152—174.

[27] Grim, N. J., 1967: Ultrastructure of pellicular and ciliary structures of *Euplotes eurystomus*. J. Protozool. **14**, 625—634.

[28] Hashimoto, K., 1966: Stromatogenesis in resting cysts of *Colpodidae*. J. Protozool. **13**, 383—390.

[29] HOBBS, E. S., and M. E. LANG, 1964: Observations on argentophilic granules of certain Peritrichs. J. Protozool. **II**, 21—30.

[30] JAHN, T. L., and E. C. BOVEE, 1964: Protoplasmic movements and locomotion of protozoa. In: Biochemistry and physiology of Protozoa, pp. 62—129, ed. S. H. HUTNER, New York: Academic Press.

[31] JANISCH, R., 1965: Regeneration of surface structures in *Paramaecium caudatum*. Acta Protozool. **3**, 363—368.

[32] JENNINGS, R., 1914: Die niederen Organismen. Ihre Reizphysiologie und Psychologie. Leipzig und Berlin.

[33] JERKA-DZIADOSZ, M., 1964: Localization of the organization area in course of regeneration of *Urostyla grandis* Ehrbg. Acta Protozool. **2**, 129—136.

[34] — 1965: Morphogenesis of ciliature in the physiological and traumatic regeneration of *Urostyla cristata* Jerka-Dziadosz 1964. Acta Protozool. **3**, 133—141.

[35] — 1967: Traumatic disturbance of cell division and regeneration of fragments derived from dividing individuals of *Urostyla*. Acta Protozool. **5**, 59—78.

[36] KENNEDY, J. R., 1965: The morphology of *Blepharisma undulans* Stein. J. Protozool. **12**, 542—561.

[37] KLEIN, B. M., 1926: Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon uncinatus*. Zool. Anz. **67**, 1—2.

[38] — 1932: Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Erg. Biol. **8**, 75—171.

[39] — 1934: Strukturelle und formative Reaktionen des Silberliniensystems. Annal. Protistol. **4**, 55—68.

[40] — 1934—1935: Reaktionen des Silberliniensystems auf Schädlichkeiten I. und II. Boll. zoll. Sup. Agr. Mil. **4**, **6**, 1—36, 1—46.

[41] — und A. MISSRIEGLER, 1936 a: Strahlenenergetische Einflüsse auf das neuroformative System. Biol. Zentralbl. **56**, 174—188.

[42] — 1937: Regionäre Reaktionen im Silberlinien- oder neuroformativen System der Ciliaten. Arch. Protistenk. **88**, 192—210.

[43] — 1938: Miß- bzw. Doppelbildungen am Silberliniensystem von Ciliaten. Arch. Protistenk. **90**, 292—298.

[44] — 1939: Silberliniensystem und Cytopygentätigkeit. Arch. Protistenk. **92**, 401—407.

[45] — 1940: Verschiedenartige Entformungen entquellender Ciliaten. Cytologia **10**, 423—433.

[46] — 1941: Reaktionen des neuroformativen Systems bei Beute-Infusorien im Leibesinnern eines Raub-Infusors. Annal. Naturhist. Mus. Wien **52**, 54—65.

[47] — 1941: Äußeres Stützgerüst und neuroformatives System der Ciliaten. Annal. Naturhist. Mus. Wien **52**, 20—53.

[48] — 1942: Das Silberlinien- oder neuroformative System der Ciliaten. Annal. Naturhist. Mus. Wien **53**, 156—336.

[49] — 1952: Die Schleuderorganellen der Infusorien in Funktion und Regeneration. Mikrok. **5**, 267—270.

[50] — 1956: Form und Formveränderung bei ciliaten Infusorien. Mikrok. **45**, 203—207.

[51] — 1958: Das Neuroformative System als nervliche Urstufe in der Haut Einzelliger. Acta Neuroveget. **18**, 344—351.

[52] — 1958: The "Dry" silver method and its proper use. J. Protozool. **5**, 99—103.

[53] — 1965: Vom Silberliniensystem der Wimpertiere. Das Silberliniensystem als „taxonomische Norm". Mikrok. **10**, 101—105.

[54] KRÜGER, F., 1934: Untersuchungen über die Trichozysten einiger *Porodon*-Arten. Arch. Protistenk. **83**, 276—319.

[54 a] Mac Lennan, R. F., 1935: Dedifferentiation and Redifferentiation in *Ichthyophthirius*. I. Neuromotor System. Arch. Protistenk. **86**, 191—210.

[55] Lepsi, J., 1926: Die Infusorien des Süßwassers und Meeres. Berlin-Lichterfelde: Hugo Bermühler Verlag.

[56] Mayer, M., 1962: Kultur und Präparation der Protozoen. Stuttgart: Frank. Verlag.

[57] Metz, C. B., D. R. Pitelka, and J. A. Westfall, 1963: The fibrillar systems of ciliates as revaled by the electron microscope I. *Paramaecium*. Biol. Bull. **104**, 408—425.

[58] Nanney, D. L., 1966: Corticotypic technics in *Tetrahymena* taxonomy. J. Protozool. **13**, 483—490.

[59] — 1968: Patterns of cortical stability in *Tetrahymena*. J. Protozool. **15**, 109—112.

[60] Nilsson, J. R., 1962: Observations on *Neobursardidium gigas* Balech, 1941 (Ciliata Heterotrichida). J. Protozool. **9**, 273—276.

[61] — 1967: The ultrastructure of *Neobursardidium gigas* (Balech). J. Protozool. **14**, Suppl.

[62] Parducz, B., 1951: Die Fixation als Reizwirkung in der Tätigkeit der Zellorganellen. Acta Biologica **3**, 1—17.

[63] — 1954: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. Acta Biologica **1**, 177—221.

[64] — 1954: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. II. Neuere Beiträge zum Bewegungs- und Koordinationsmechanismus der Ziliatur. Acta Biologica **5**, 170—209.

[65] — 1955: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. III. Über die Fähigkeit der Peristomalzilien von *Paramaecium*. Ann. Hist. Nat. Hung. 190—194.

[66] — 1956: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. IV. Über das Empfindungs- bzw. Reaktionsverhalten von *Paramaecium*. Acta Biologica **6**.

[67] — 1956: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. V. Zum physiologischen Mechanismus der sog. Fluchtreaktion und der Raumorientierung. Acta Biologica **7**.

[68] Pitelka, D. R., 1961: Fine structure of the silverline and fibrillar systems of three *Tetrahymenid* ciliates. J. Protozool. **8**, 75—89.

[69] — and F. M. Child, 1964: The locomotor apparatus of ciliates and flagellates: relations between structure and function. In: Biochemistry and physiology of Protozoa, pp. 131—198, ed. S. H. Hutner, New York: Academic Press.

[70] — 1965: New observations on cortical ultrastructure in *Paramaecium*. J. Microscopie **4**, 373—394.

[71] Raabe, Z., 1934: Weitere Untersuchungen an einigen Arten des Genus *Conchophthirus* Stein. Ex. Mem. Polon. 222—235.

[72] — 1967: Ordo *Thigmotricha* (*Ciliata-Holotricha*). Acta Protozool. **5**, 1—36.

[73] Rudzinska, M. A., G. J. Jackson, and M. Tuffrau, 1966: The fine structure of *Colpoda maupasi* with special emphasis on food vacuoles. J. Protozool. **13**, 440—459.

[74] Schneider, W., 1930: Die Verbreitung des Tektins bei den Ciliaten. Arch. Protistenk. **72**, 483—537.

[74 a] Talylor, C. V., and L. Garnjobst, 1939: Reorganization of the "Silverline System" in the reproductive cysts of *Colpoda duodenaria*. Arch. Protistenk. **92**, 73—90.

[75] Tartar, V., 1954: Anomalies in regeneration of *Paramaecium*. J. Protozool. **1**, 11—17.

[76] — 1961: The biology of *Stentor*. London: Pergamon Press.

[76 a] — 1967: Morphogenesis in protozoa. In: Research in Protozoology, pp. 85—86, ed. Tze-Tuan-Chen, Bd. II.

[77] Totwen-Nowakowska, I., 1963: The effect of nutrition on the regeneration of the caudal body fragment in *Paramaecium caudatum*. Acta Protozool. **1**, 55—61.

[78] — 1965: Doublets of *Stylonychia mytilus* (O.F.M.) evoked by action of thermic shocks. Acta Protozool. **3**, 354—361.

[78 a] Wetzel, A., 1965: Unterreich Protozoa, Urtiere, Einzeller. In: A. Kaestner, Lehrbuch der speziellen Zoologie, S. 21—95.

[79] WISE, B. N., 1965: Effects of ultraviolet microbeam irradiation of morphogenesis in *Euplotes*. J. Exp. Zool. **159**, 241—268.

[80] — 1965: The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. J. Protozool. **12**, 626—648.

[81] WOLSKA, M., 1966: Application of the ammonium-silver impregnation method to the investigation of ciliates from the rumen of herbivorous mammals. Acta Protozool. **4**, 105—108.

[82] YOW, F. W., 1958: A study of the regeneration pattern of *Euplotes eurystomus*. J. Protozool. **5**, 84—88.

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

Printed in Austria