

Mikrokosmos

Sonderabdruck aus
Heft 2 Februar 1970

Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart

Silberliniensystem und Formbildung

Experimente mit dem Wimpertier Colpidium

Seit Bruno M. Klein 1926 das Silberliniensystem der Wimpertiere entdeckte, reißt die Diskussion um Bedeutung und Aufgabe dieser seltsamen Fibrillen in der Pellicula der Ciliaten nicht ab. Klein selbst schrieb ihnen eine formbildende und reizleitende Aufgabe zu und suchte diese Auffassung durch zahllose Versuche zu erhärten.

Für den Amateurmikroskopiker ist die Untersuchung des Silberliniensystems besonders reizvoll: Das Material — Wimpertiere aus Aufgüssen — ist jederzeit in beliebigen Mengen zu beschaffen. Die Fibrillensysteme, die nach der Versilberung sichtbar werden, sind auch ästhetisch äußerst reizvoll. Wilhelm Foissner hat im Mikrokosmos (56, 122—126, 1967) eine besonders zuverlässige Methode zur Versilberung von Wimpertieren beschrieben.

Einzeller eignen sich besonders gut zum Studium elementarer Lebensvorgänge: Sie sind verhältnismäßig einfach organisiert, man kann mit ihnen leicht experimentieren, sie sind in großen Mengen zu beschaffen. So sind es auch immer wieder einzellige Organismen, an denen grundlegende Probleme der Regeneration untersucht werden.

Eines der überraschendsten und wichtigsten Ergebnisse der modernen Regenerationsforschung war, daß der Zellkern nicht allein den Ausschlag für die Formbildung der Zelle gibt. Für die Wimpertiere gilt als bewiesen, daß es vor allem die äußeren Zellpartien, der sogenannte Cortex, sind, die formbildende Fähigkeiten besitzen (KIMBALL 1964, NANNEY 1968). Noch unbekannt ist freilich, wo der formbildende Faktor im Cortex zu suchen ist. Untersuchungen von KLEIN, GELEI, MAC LENNAN und FOISSNER sprechen dafür, daß das Silberliniensystem, das ja gleichfalls im Cortex gelegen ist, maßgeblich an der Formbildung beteiligt ist. Die meisten Forscher lehnen allerdings

eine formbildende und reizleitende Funktion des Silberliniensystems ab. Es konnte nämlich bis heute elektronenmikroskopisch noch nicht sicher identifiziert werden, vermutlich mangels einer geeigneten Fixiermethode. Daher vertreten viele Elektronenmikroskopiker (zum Beispiel PITELKA und CHILD, EHRET und DE HALLER, BRADBURY, ALLEN) die Auffassung, das Silberliniensystem sei kein fibrilläres Gebilde, sondern ein System von Spalten oder Faltungen der Pellicula, der derben Außenhaut der Wimpertiere.

Ich versuchte durch mechanische Schädigungen, wie Pressen und Schneiden, das Silberliniensystem zu bestimmten Reaktionen zu zwingen. Dabei gelang es mir,

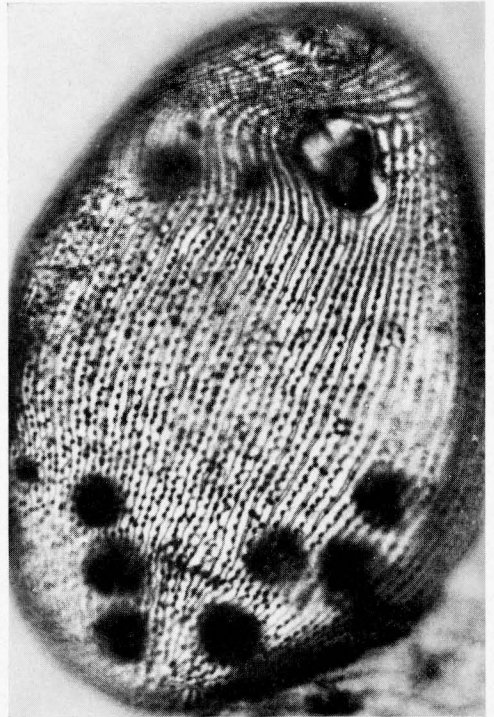


Bild 1: Ein versilbertes Exemplar des Wimpertieres *Colpidium colpoda*. Ansicht von der Bauchseite. Das Silberliniensystem ist hier ein typisches Streifensystem. Vergrößerung etwa 1000fach.

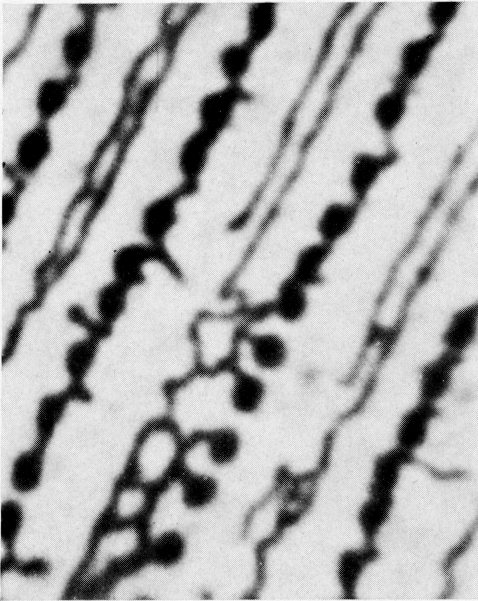


Bild 2: Ausschnitt aus dem Silberliniensystem des Wimpertieres *Colpidium kleinii*. Die regelmäßigen Körnerreihen sind die Basalkörper der Wimpern. Zwischen je zwei Basalkörperreihen verläuft eine sogenannte Protrichozysten-Fibrille. Das Bild zeigt einen Zustand, in dem die Protrichozysten-Fibrille sich zur Regeneration der Protrichozysten aufgeteilt hat. Vergrößerung etwa 7000fach.

eine fibrilläre Zustandsform der Silberlinien wahrscheinlich zu machen. Über diese Versuche und ihre Ergebnisse sei hier kurz berichtet.

Versuchsmaterial waren hauptsächlich Tiere der Gattung *Colpidium*, die aus Heuaufgüssen und ähnlichem Material leicht in Mengen zu beschaffen sind. Sie wurden nach dem Pressen, bzw. Schneiden in verschiedenen Zeitabständen (zum Beispiel 1, 2, 3, 5, 10 Sekunden und 30, 60, 240 und 420 Minuten) entquollen und versilbert.

Reaktionen nach dem Pressen

Noch während des Pressens, jedenfalls aber unmittelbar danach, beginnt das Silberliniensystem zu reagieren. Das Streifensystem (Bild 1, 2, 3) bildet sich in einer reflexartigen Reaktion zu einem Gittersystem um (Bild 5 bis 7) und nimmt schließlich membranartigen Zustand an (Bild 8). Die Umwandlung zum Gittersystem (bzw. die Rückbildung; siehe unten) vollzieht sich innerhalb weniger Sekunden und wird schon bei ganz geringen Beanspruchungen ausgelöst. Wenige Sekunden nach dem Pressen wird das geschädigte Silberliniensystem wieder aufgebaut. Die Phasen sind dabei — in umgekehrter Reihenfolge — dieselben wie beim Abbau (Bild 8—5). Eine bis zwei Minuten nach dem Pressen weisen die meisten Tiere wieder ein normales Silberliniensystem auf (Bild 2).

Ein Teil der Tiere zeigt jedoch nach dem Pressen innere oder äußere Verletzungen. Unter inneren Verletzungen verstehen wir hier Veränderungen des Silberliniensystems, die sich nicht auf äußere die Pellicula be-

treffende Schädigungen zurückführen lassen. Ihre Ursache ist wahrscheinlich in einer allgemeinen Schädigung des Cytoplasmas zu suchen.

Innere Schädigungen fanden wir 30 und 60 Minuten nach dem Pressen. Tiere, die 30 Minuten nach dem Pressen eine Schädigung zeigen, bilden innerhalb weiterer 20 bis 50 Minuten ihr Silberliniensystem zum Engmaschengitter um. 60 bis 80 Minuten nach dem Pressen gehen sie zugrunde. Innere Schädigungen, die 60 Minuten nach dem Pressen auftreten, heilen innerhalb von vier bis fünf Stunden. Die nach dem Pressen zunächst beibehaltene membranartige Zustandsform (Bild 8) wird dabei zum Engmaschengitter und anschließend zu einem anomal veränderten Streifensystem aufgebaut (Bild 10). Tiere mit innerer Schädigung bewegen sich ausnahmslos unkoordiniert.

Reaktionen nach dem Schneiden

Ähnlich wie nach dem Pressen verändert sich das Silberliniensystem auch nach dem Schneiden zum Engmaschengitter. Innerhalb weniger Minuten regeneriert der Organismus, die Wunde schließt sich. Eine vollständige Wiederherstellung der ursprünglichen Form konnten wir nie beobachten.

Während der Regeneration baut sich auch das Silberliniensystem wieder auf. Es bleibt jedoch eine deutlich sichtbare Narbe zurück (Bild 2, 12). Diese Narbe in der Pellicula wird erst durch die Veränderungen im Verlauf des Silberliniensystems deutlich sichtbar.

Wir konnten nach dem Zerschneiden bzw. Anschneiden der Tiere drei verschiedene Regenerationsmöglichkeiten unterscheiden:

1. Die Wundränder kleben einfach zusammen.
2. Die Wundränder verkleben unter teilweiser Neubildung der Pellicula.
3. Es erfolgt lediglich eine Neubildung der Pellicula.

Der größte Teil der äußerlich verletzten Tiere stirbt innerhalb von 48 Stunden.

Ergebnisse

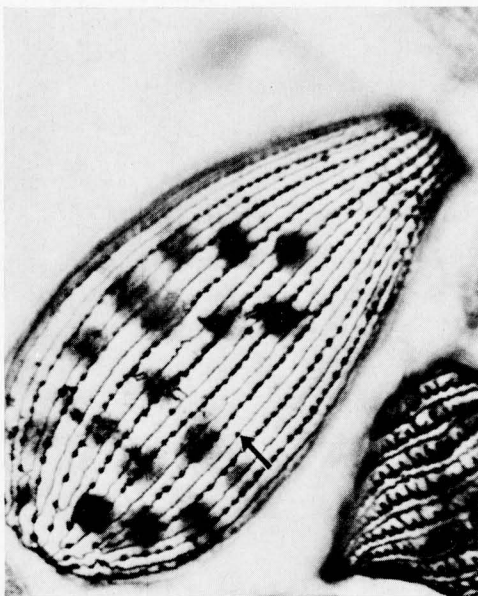
Wir fanden auch an Tieren, die nur innerlich geschädigt waren, die also keine Verwerfung der Zilienreihen aufwiesen, erhebliche Störungen der Fortbewegung. Wir nehmen daher an, daß die Koordination der Wimperbewegung wahrscheinlich auf eine Art nervöser Impulse zurückzuführen



Bild 3: Oberer (scheitelwärtiger) Pol von *Colpidium kleinii*. Deutlich ist die Organisation des Mundapparates zu erkennen (links drei aborale Membranellen, rechts — Pfeil! — eine undulierende Membran). Vergrößerung etwa 4000fach.

ist, die eine Erregungsleitung voraussetzen.

Die Forscher JAHN und BOVEE (1964) entwickelten für die koordinierte Wimperbewegung eine hydrodynamische Theorie. Sie nahmen an, der Wasserstrom, den eine in Bewegung gesetzte Wimper erzeugt, rege die benachbarten Wimpern zu einer gleichartigen Bewegung an. Diese Hypothese kann aber kaum erklären, wie zum Beispiel einzelne Teile eines Wimperfeldes selbständig und unabhängig voneinander in Tätig-



keit treten können. PARUCZ zeigte diese autonome Tätigkeit einzelner Wimperareale besonders klar (1954, 1955, 1956). Darüber hinaus scheint uns die Hypothese bei solchen Wimpertieren zu versagen, die kein dichtes, gleichmäßiges Wimperkleid besitzen (zum Beispiel die hypotrichen Wimpertiere). Wir sehen daher, wie schon BRUNO M. KLEIN, das Silberliniensystem als Übermittler der nervösen Impulse an.

Besonders eindeutig ergab sich aus unseren Versuchen der fibrilläre Bau des Silberliniensystems. Beim Aufbau des Systems nach dem Pressen zeigte sich, daß die Silberlinien direkt aus der argyrophilen („silberfreundlichen“) Substanz heraus entstehen. Ebenso kann das Silberliniensystem dispers zerfallen, und zwar sofort nach dem Pressen. Solche Vorgänge lassen ohne Zweifel auf einen fibrillären Bau schließen. Ein Spalten- oder Faltensystem der Pellicula könnte wohl kaum einen membranartigen Zustand annehmen und sich aus diesem heraus wieder neu bilden. Eine Dynamik, wie sie das Silberliniensystem zeigt, kommt wahrscheinlich nur fibrillären Strukturen zu. Feinstfibrillen können, wie wir aus elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Amöben und Schleimpilzen wissen, sehr schnell dispers zerfallen und sich auch wieder sehr schnell aufbauen (WOHLFAHRT-BOTTERMANN, 1968, KAMIYA, 1968).

Die Schneideversuche zeigten, daß das Silberliniensystem auf die Formbildung des regenerierenden Tieres keinen wesentlichen Einfluß besitzt. Dagegen ist es ein entscheidender Faktor bei der Formbildung während der Teilung und bei der physiologischen Regeneration, also bei genetisch determinierten Prozessen.

Literaturhinweise:

1. ALLEN, R. D., 1967: Fine Structure, Reconstruction and Possible Functions of Components of the Cortex of *Tetrahymena pyriformis*. J. Protozool. 14, 553—565.
2. BRADBURY, P. C., 1966: The Fine Structure of the Mature Tomite of *Hyalophysa chattoni*. J. Protozool. 13, 591—607.
3. EHRET, C. F., and G. DE HALLER, 1963: Origin, development, and maturation of organelles and organelle systems of cell surface in *Paramecium*. J. Ultrastructure Res. 6 (Suppl.), 3—42.
4. FAURE-FREMIET, E., 1961: Cils vibratiles et flagelles. Biol. Rev. 36, 364—536.
5. FOISSNER, W., 1967: Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes „trockenes“ Verfahren.

Bild 4: Silberliniensystem von *Colpidium campylum*. Zwischen je zwei Basalkörperreihen liegt eine Protrichozysten-Fibrille mit vereinzelt Protrichozystenkörnern (Pfeil!). Vergrößerung etwa 1000fach.

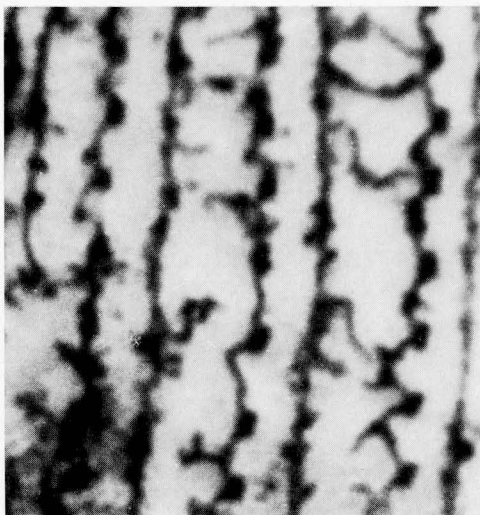
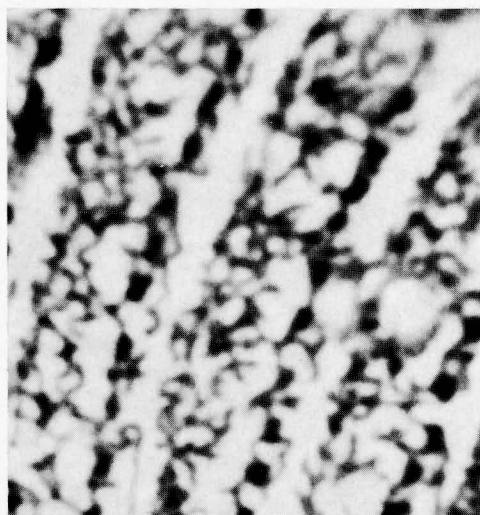
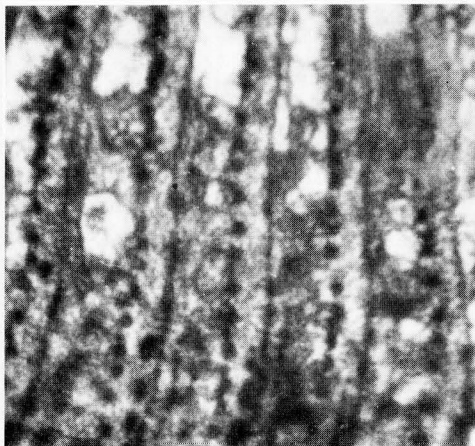
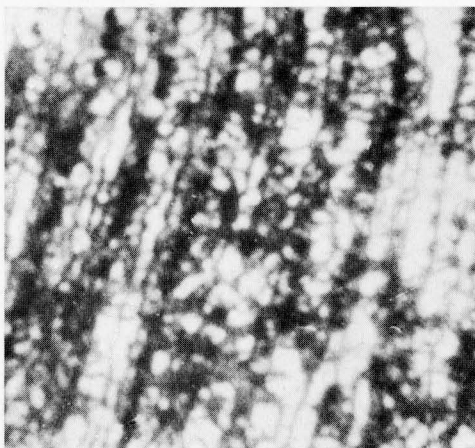


Bild 5—8: Reaktionen des Silberliniensystems von *Colpidium kleinii* nach dem Pressen. Innerhalb weniger Sekunden bildet sich das normale Streifensystem zu einer Art Membran um. Vergrößerung 5000fach.

- ren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrokosmos 4, 122—126.
6. FOISSNER, W., 1968: Schädigungen des Silberliniensystems. Das neuroformative System reagiert empfindlich. Mikrokosmos 12, 364—370.
 7. FOISSNER, W., 1969: Reaktionen des Silberliniensystems auf mechanische Insulte. I. und II. Teil. Protoplasma (im Druck).
 8. FOISSNER, W., 1970: Corticale Morphogenese bei *Colpidium kleinii* (Ciliata, Holotricha). Acta Protozool. (im Druck).
 9. GELEI, J. V., 1935: Der Richtungsmeridian und die Neubildung des Mundes während und außerhalb der Teilung bei den Ciliaten. Biol. Zentralblatt, Bd. 55.
 10. JAHN, T. L., and E. C. BOVEE, 1964: Protoplasmic Movements and Locomotion of Protozoa. In: "Biochemistry and Physiology of Protozoa", Vol. 3, p. 62—129, ed. S. H. HUTNER, New York: Academic Press.



11. JAROSCH, R., 1968: Zur Dynamik feiner Pseudopodien von Hochmoor-Amöben. Protoplasma 65, 363—377.
12. JAROSCH, R., 1966: On the behavior of rotating helices. In: "Intracellular Transport", ed. K. B. WARREN, New York and London: Academic Press.
13. JERKA-DZIADOSZ, M., 1965: Morphogenesis of ciliature in the physiological and traumatic regeneration of *Urostyla cristata* Jerka-Dziadosz 1964. Acta Protozool. 3, 133—141.
14. KAMIYA, N., 1968: The Mechanism of Cytoplasmatic Movements in an Mycomycete Plasmodium. Aspects of Cell Motility. Cambridge. 199—214.



15. KIMBALL, R. F., 1964: Physiological Genetics of the ciliates. In: "Biochemistry and Physiology of Protozoa", Vol. 3, p. 243—270, ed. S. H. HUTNER: Academic Press.
16. KLEIN, B. M., 1934—1935: Reaktionen des Silberliniensystems auf Schädlichkeiten. I. und II. Boll. zoll. Sup. Agr. Mil. 4 und 6, 1—36, 1—46.
17. KLEIN, B. M., 1942: Das Silberlinien- oder Neuroformative System der Ciliaten. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 53, 156—336.
18. LENNAN, MAC, R. F., 1935: Dedifferentiation and Redifferentiation in *Ichthyophthirius*. I. Neuromotor System. Arch. Protistenk. 86, 191—210.
19. NANNY, D. L., 1968: Cortical Pattern in Cellular Morphogenesis. Science 160, 496—502.

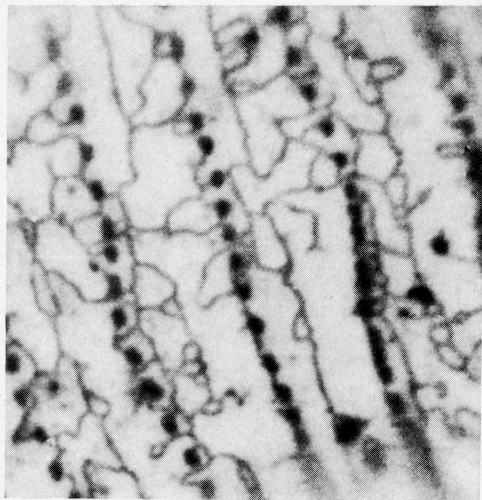
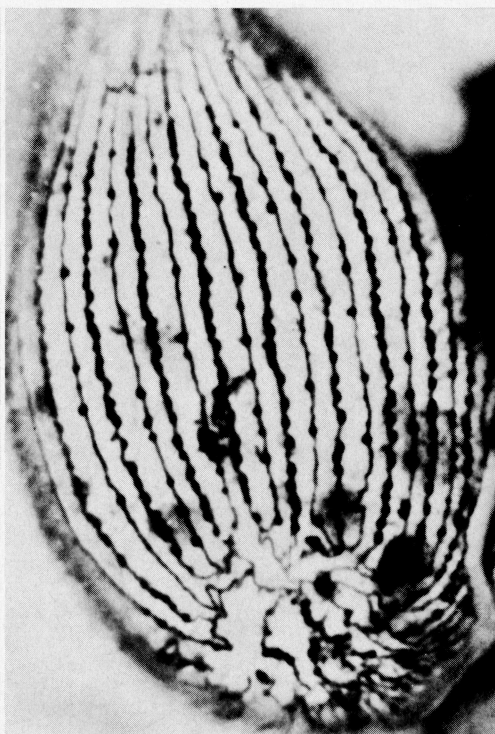
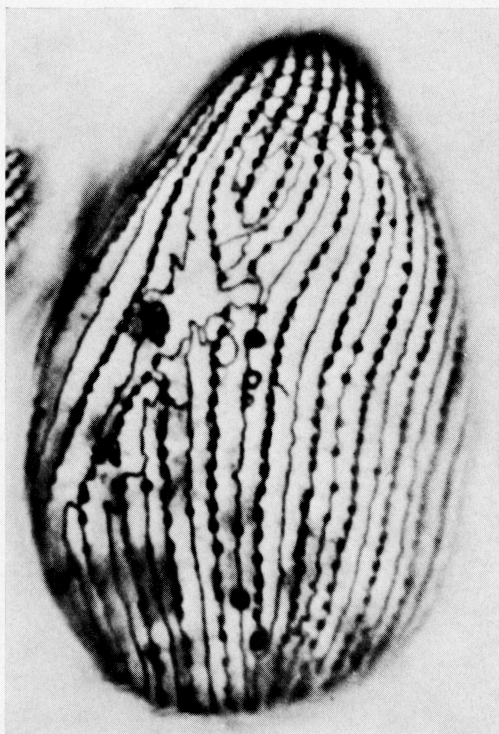


Bild 9—10: Reaktionen des Silberliniensystems 60—420 Minuten nach dem Pressen. Die hier abgebildeten Tiere erhielten innere Schädigungen. Das Silberliniensystem baut sich innerhalb weniger Stunden — ausgehend von dem membranartigen Zustand — zu einem anomal veränderten System auf. Bild 9 zeigt, wie die Silberlinien aus undifferenzierter argyrophiler Substanz entstehen, wobei sich zuerst ein Engmaschengitter bildet. Vergrößerung etwa 4000fach.

Bild 11—12: Reaktionen des Silberliniensystems von *Colpidium campylum*, 5 Minuten nach Anschneiden des Tieres. Deutlich erkennt man die anomalen Formveränderungen des Silberliniensystems (vergleiche Bild 4). Vergrößerung etwa 4000fach.



20. PARDUCZ, B., 1954: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. II. Neuere Beiträge zum Bewegungs- und Koordinationsmechanismus der Ciliatur. *Acta Biologica* 5, 170—209.
21. PARDUCZ, B., 1955: Reizphysiologische Untersuchungen an Ziliaten. III. Über die Fähigkeit der Peristomalzilien von *Paramecium*. *Ann. Hist. Nat. Hung.* 190—194.
22. PARDUCZ, B., 1956: Reizphysiologische Untersuchungen an Ciliaten. IV. Über das Empfindungs- bzw. Reaktionsvermögen von *Paramecium*. *Acta Biologica* 6.
23. PITELKA, D. R., and F. M. CHILD, 1964: The Locomotor Apparatus of Ciliates and Flagellates: Relations between Structure and Function. In: "Biochemistry and Physiology of Protozoa". Vol. 3, p. 131—198, ed. S. H. HUTNER: Academic Press.
24. TARTAR, V., 1961: The Biology of Stentor. Pergamon Press. London.
25. WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E., 1964: Cell Structures and Their Significance of Ameboid Movement. *International Review of Cytology*, Vol. 16, 61—125. Pergamon Press.

Verfasser: Wilhelm Foissner, Linz, Naturkundliche Station, Rossegger Str. 22, Ober-Österreich