

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster i. W.)

Dunkelfelduntersuchungen über den Bau der Trichocysten von *Frontonia leucas*.

Von

Friedrich Krüger.

(Hierzu 15 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	207
2. Untersuchungsverfahren	210
3. Das Dunkelfeldbild der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste von <i>Frontonia leucas</i> und <i>acuminata</i>	211
4. Die Färbung der Trichocysten von <i>Frontonia leucas</i> mit Fuchsin, Methylen- blau und Eosin	217
5. Die Einwirkung von Magnesiumsulfat- und Ferrocyankaliumlösung . . .	221
6. Schema der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste von <i>Frontonia</i> und ihr Vergleich mit der Trichocyste von <i>Paramaecium</i>	225
7. Schluß	231
8. Zusammenfassung	234
9. Literaturverzeichnis	235

1. Einleitung.

Die wesentliche Bereicherung, die unsere Kenntnis von dem Bau der Trichocysten von *Paramaecium caudatum* durch die Anwendung des Dunkelfeldes gefunden hat, erforderte dringend die Untersuchung anderer trichocystenführender Infusorien mit diesem Hilfsmittel. In der vorliegenden Arbeit werden die Trichocysten von *Frontonia leucas* beschrieben, die dadurch ein besonderes Interesse beanspruchen, daß sie das Objekt verschiedener größerer Unter-

suchungen waren. Das Dunkelfeldbild zeigt, wie unberechtigt das von den früheren Autoren geübte Verfahren war, Beobachtungen, die an der einen Trichocystenform gemacht waren, auf die andere Trichocystenart zu übertragen. Sind doch die Trichocysten von *Frontonia* und *Paramaecium* in wesentlichen Punkten vollkommen verschieden gebaut. Ich konnte auch die Trichocysten von *Frontonia acuminata* berücksichtigen, die ich verschiedentlich in meinen Zuchten fand.

Das Material für meine Untersuchungen an den Trichocysten von *Frontonia leucas* bezog ich im wesentlichen aus den Aquarien des hiesigen Instituts, in denen eine kleine Form dieser Art regelmäßig und zeitweise sogar in großen Mengen auftrat. Die von mir untersuchten Frontonien waren etwa $180\ \mu$ lang, also etwas kleiner als *Paramaecium caudatum* im Durchschnitt ist. Mit diesem Infusor wurde es regelmäßig vergesellschaftet gefunden. Die mir vorliegenden Frontonien, auch die größeren und ganz großen ($500\ \mu$), waren am Hinterende schärfer zugespitzt, als die in den meisten Beschreibungen wiedergegebenen Abbildungen es zeigen. Die Frontonien erscheinen durch die große Zahl der in ihrem Ectoplasma liegenden Trichocysten ziemlich dunkel gefärbt. Mitbeteiligt an der Dunkelfärbung sind die vielen Granula, die ihr Plasma enthält. Pigment konnte ich in ihnen nicht beobachten. Der Kern der kleinen Frontonien war oval und deutlich abgeflacht, was wohl mit der etwas abgeflachten Gestalt ihres Körpers zusammenhängt. Die sonst bei *Frontonia leucas* so deutlich sichtbaren, zuführenden Kanäle der pulsierenden Vakuole konnte ich bei meinen Tieren nicht feststellen. Möglicherweise hätte man zu ihrem Nachweis die Tiere erst hungern lassen müssen.

Frontonia leucas war bisher aus dem Grunde ein beliebtes Objekt für Trichocystenuntersuchungen, weil es die größten Trichocysten besitzt. Es verwandten daher auch die früheren Autoren stets nur die große Form dieser Art. Dem Dunkelfeld bereiteten die etwas kleineren Trichocysten meiner kleineren Frontonien keine Schwierigkeiten in der Auflösung der Einzelheiten, waren eher durch ihre Kleinheit geeigneter für solche Untersuchungen — wie mir schien —.

Die Trichocysten von *Frontonia* sind mit die ersten Trichocysten, die beobachtet und als solche erkannt wurden. Auch ALLMAN (1855), der den Namen „Trichocysten“ bildete und ihnen als Erster eine ausführlichere Arbeit widmete, untersuchte diese Art. ALLMAN unterscheidet schon sehr richtig an den ausgeschleuderten

Trichocysten zwei Teile, einen hinteren, der stets gerade ist und einen vorderen, der fast immer mehr oder minder gekrümmt oder winklig abgebogen ist. Daß auch die ruhenden Trichocysten zwei Abschnitte erkennen lassen, entging ihm. Er bildet sie rein spindelförmig ab. Man muß aber berücksichtigen, daß ihm noch nicht solch vollkommene Mikroskope zur Verfügung standen, wie den späteren Untersuchern. Sehr eigenartig ist die Auffassung ALLMAN'S von der Funktion der Trichocysten. Er nimmt an, daß in der ruhenden Trichocyste ein langer Faden spiralig aufgerollt liegt, der bei der Explosion aus der Kapsel hervorgeschneilt wird. Eine Beobachtung, die — außer von BRODSKY — später von keinem Nachuntersucher bestätigt werden konnte und die daher mit Recht dem größten Mißtrauen begegnete. Auf den nun folgenden Streit über die genaue Gestalt der ausgeschleuderten Trichocyste von *Frontonia* will ich nicht eingehen und verweise auf die diesbezüglichen Darstellungen von SCHUBERG und TÖNNIGES. SCHUBERG (1905) untersuchte auch die Trichocysten von *Frontonia* mit einer für die Geißelfärbung der Bakterien üblichen Methode. Nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen scheinen die Trichocysten von *Frontonia* ebenso gebaut zu sein, wie die Trichocysten von *Paramaecium*. Einem langen Schafte sitzt ein kurzes, verdicktes Köpfchen auf. Manchmal ist dieses mit dem Schafte durch einen kurzen Strang verbunden. Über die ruhenden Trichocysten macht SCHUBERG keine Angaben.

Die nächste, größere Arbeit über die Trichocysten von *Frontonia* stammt von BRODSKY (1908), der in vielen Dingen, insbesondere auch in der Beschreibung der Explosion, auf ALLMAN zurückgreift. Er beobachtet die Explosion der durch Zerdrücken der Tiere freigewordenen, ruhenden Trichocysten und stellt fest, daß diese in Berührung mit Wasser auch außerhalb des Tieres spontan explodieren können. Nach seinen Angaben soll die ruhende Trichocyste sich vor der Explosion abkugeln und dann plötzlich der Trichocystenfaden durch das Zerreißen ihrer Membran frei werden. Der Trichocystenfaden soll spiralig aufgerollt in der ruhenden Kapsel liegen. An der ruhenden Trichocyste unterscheidet er einen Kopf, einen Hals und einen Körper.

Eine besonders ausführliche Darstellung widmet TÖNNIGES (1914) den Trichocysten von *Frontonia*. Auch er unterscheidet die drei von BRODSKY gefundenen Teile an der ruhenden Trichocyste, außerdem noch an ihrem Vorderende einen ganz kurzen, haarförmigen Fortsatz, an dem die Trichocyste an der Pellicula befestigt ist. Die

verschiedenartigen Köpfchen und Anhänge, die an der Spitze der ausgeschnellten Trichocyste zu finden sind, hält er für abnorm. Sie sollen durch unvollständige Ausschnellung der Trichocysten zustande kommen. Die normal ausgeschleuderte Trichocyste ist nach seiner Ansicht lang spindelförmig und läßt weiter keine Unterteilungen erkennen.

Aus neuerer Zeit liegen noch die Untersuchungen von PENARD (1922) vor, der an isolierten Trichocysten von *Frontonia* die Beobachtungen von BRODSKY bestätigt. Bei der Explosion der Trichocysten im lebenden Tier kann er aber eine Abkuglung vor der Explosion nicht finden, hält diese daher auch für eine anormale Erscheinung.

Unberücksichtigt habe ich hier alle Ansichten gelassen, die das Vorhandensein von Strukturen bei den Trichocysten leugnen.

Wie wir sehen werden, haben fast alle Autoren die eine oder andere Einzelheit im Bau der Trichocyste richtig erkannt. Bei der Kleinheit der Strukturen der Trichocysten und ihrem schwachen Lichtbrechungsvermögen ist es aber verständlich, daß die Ansichten über ihren Bau so auseinanderweichend sein konnten.

Einige Angaben über den Bau der Trichocysten anderer Ciliaten aus der Literatur lasse ich hier unberücksichtigt, da es sich offensichtlich um ganz andersartige Trichocystenformen handelt.

Da in einer Reihe von Punkten die Trichocysten von *Frontonia* in ihrem Bau übereinstimmen mit den Trichocysten von *Paramaecium*, verweise ich des öfteren auf meine Arbeit über diese Trichocysten (1930), wo man eingehendere Begründungen findet, welche ich in dieser Arbeit nicht noch einmal wiederholen möchte.

Zu besonderem Danke verpflichtet bin ich Herrn Dr. W. ARNDT-Berlin und Herrn Prof. BRESSLAU-Köln für ihre freundliche Hilfe bei der Literaturbeschaffung und Herrn A. KAHL-Hamburg dafür, daß er mir die Bestimmung der von mir untersuchten *Frontonia*-Arten bestätigte.

2. Untersuchungsverfahren.

Für eine ausführliche Darstellung der verwandten Arbeitsmethoden verweise ich auf meine Untersuchungen über die Trichocysten von *Paramaecium caudatum* (1930). Die an diesem Objekt ausgearbeiteten Verfahren erweisen sich auch für *Frontonia* als vollkommen geeignet.

Alle wesentlichen Beobachtungen wurden natürlich mit Hilfe des Dunkelfeldkondensors durchgeführt. Ich benutzte wieder den

LEITZ'schen Dunkelfeldkondensor und die Liliputbogenlampe der gleichen Firma. Als Beobachtungsobjektiv diente die Fluorit-immersion $\frac{1}{12}$ a von LEITZ mit Irisblende. Die Hellfeldbeobachtung wurde nur zur Orientierung herangezogen.

Um irgendwelche Täuschungen auszuschließen, die durch andere Infusorien hätten hervorgerufen werden können, wurden die Tiere vor der Untersuchung sorgfältig isoliert und in reines Leitungswasser gebracht.

Um eine schnelle Ausschleuderung der Trichocysten zu bewirken, wurde der Tropfen mit den Tieren über der Formolflasche geräuchert.

Als Farblösung kamen wässrige Lösungen von Eosin, Fuchsin und Methylenblau zur Anwendung.

Zur Erzeugung der pathologischen Explosionsformen dient eine gesättigte Magnesiumsulfatlösung bzw. eine 10 proz. Ferrocyankaliumlösung.

In einzelnen Fällen wurde das Dunkelfeldbild durch einen Analysator eines Polarisationsapparates, der auf das Ocular aufgesetzt wurde, auf seinen Gehalt an polarisierten Strahlen untersucht.

Die Abbildungen wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates gezeichnet. Die Vergrößerung in der Reproduktion ist durchgängig eine 3300fache. In einzelnen Fällen wurden Mikrophotogramme bei der Herstellung der Zeichnungen zu Hilfe genommen.

3. Das Dunkelfeldbild der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste von *Frontonia leucas* und *acuminata*.

Die Frontonien scheinen nach meinen Erfahrungen ihre Trichocysten sehr viel leichter auszuschleudern als *Paramaecium caudatum*, sodaß man auch eher ohne Einwirkung von Chemikalien ausgeschleuderte Trichocysten erhält. Am schnellsten erhält man sie auch wieder durch die Einwirkung von Formalindämpfen. Es empfiehlt sich, die Ausschleuderung der Trichocysten nicht unter dem Deckglas erfolgen zu lassen, da man auf solche Weise, wie schon BRODSKY angibt, deformierte Trichocysten erhält.

Die ausgeschleuderten Trichocysten von *Frontonia leucas* (Fig. 1) erscheinen im Dunkelfeld als Stäbchen, die von schwach aufleuchtenden Konturen begrenzt sind. Zweierlei fällt an ihnen sofort auf. Erstens sind sie nur in seltenen Fällen vollkommen gerade, sondern meist an dem einen Ende mehr oder minder abgeknickt, welche

Erscheinung ja auch schon vom Hellfeldbilde her wohl bekannt ist. Zweitens fällt auf, daß dieses abgeknickte Ende nicht von den glatten Linien begrenzt ist, wie sie uns von den Trichocysten von *Paramaecium* her bekannt sind, sondern es zeigen hier die Konturen eine deutliche Körnelung. Der von den gekörnten Konturen begrenzte Teil der Trichocysten endet fast immer mit einer mehr oder minder deutlichen Rundung und ist nur in seltenen Fällen zugespitzt. Immer dagegen zeigt der glatt konturierte Teil eine deutliche Spitze an seinem Ende. Letzterer gleicht hierin, wie auch in allen anderen Einzelheiten, vollkommen dem Schafte der Trichocyste von *Paramaecium*.

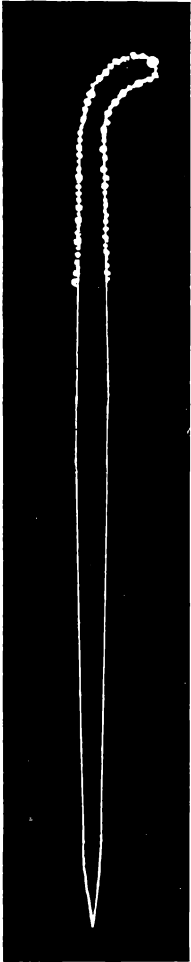


Fig. 1. Ausgeschleuderte Trichocyste von *Frontonia leueas*.
Vergr. 3300 : 1.

Nach der Analogie mit den Trichocysten dieses Infusors zu schließen, stellt also der zugespitzte, glatt konturierte Teil das Hinterende dar, während der gekörnte Teil als Vorderende anzusprechen ist. Auch die früheren Autoren, wie ALLMAN und andere, sehen in dem abgebogenen Teile das Vorderende. Schließlich spricht noch für diese Ansicht, daß in der Regel das zugespitzte, glatt konturierte Ende nach der Ausschleuderung dem Tiere zugewandt ist.

Im ersten Augenblick glaubt man vielleicht in dem gekörnten Überzug des Vorderendes eine zufällige Erscheinung zu sehen, derart, daß dieses durch irgendwelche Umstände Micronen aus dem umgebenden Wasser adsorbiert hat. Aber die Regelmäßigkeit, mit der man diesen Überzug an allen Trichocysten und stets nur auf das Vorderende beschränkt findet, beweist deutlich, daß man es hier mit einer Struktureigentümlichkeit zu tun hat. Nähere Beobachtung zeigt dann auch, daß der gekörnte Überzug in der Regel ganz scharf abgesetzt ist von den glatten Konturen des Hinterendes, das nie eine solche Granulierung zeigt. In manchen allerdings nicht

ganz normal aussehenden Fällen sieht man die stark leuchtenden, glatten Konturen des Hinterendes bis fast an das Vorderende der Trichocyste reichen. Aber auch in solchen Fällen erscheint die

äußere Begrenzung des Vorderendes deutlich erkennbar uneben. Solche Bilder werden uns verständlich erscheinen, wenn wir den genaueren Bau der Trichocysten kennen gelernt haben.

Eine Vorstellung von dem Dunkelfeldbild der Trichocysten von *Frontonia* möge Fig. 1 geben. In Wirklichkeit ist der Unterschied zwischen den beiden eben beschriebenen Abschnitten der Trichocyste noch deutlicher, da der gekörnte Teil im Dunkelfeld bläulich aufleuchtet, während die glatten Begrenzungen gelblich erscheinen. Wie man sieht, nimmt der gekörnte Abschnitt einen beträchtlichen Teil, etwa ein Drittel, der Gesamtlänge der Trichocyste ein.

Auch dadurch, daß die Knickungen und Krümmungen der Trichocysten stets in den gekörnten Teil fallen, erweist sich dieser als abweichend gebaut von dem hinteren Abschnitt.

Sehen wir uns das Vorderende einer Trichocyste genauer an, so fällt uns sofort auf, daß in der Regel an seiner Spitze ein Körnchen liegt, das bedeutend stärker aufleuchtet als die übrigen Granula und das auch größer ist. Es liegt nahe, trotz der abweichenden Lage, hierin ein Analogon zu der Spitzenbasis der *Paramaecium*-Trichocyste zu sehen. An dieser Trichocyste unterschied sich die Spitzenbasis dadurch von den übrigen Teilen, daß ihr Dunkelfeldbild frei war von polarisierten Strahlen. Bei einer Analogie des vorliegenden Körnchens mußte man auch hier ein ähnliches optisches Verhalten bei der Untersuchung mit dem Analysator erwarten. In der Tat zeigte sich, daß dieses Körnchen am Vorderende der Trichocyste unvermindert aufleuchtete, wenn bei der Einstellung der Schwingungsebene des Analysators in die Längsrichtung der Trichocyste die übrigen Konturen verdunkelt sind.

Wie ich zu spät für eine Berücksichtigung in meiner vorigen Arbeit fand, haben schon v. GELEI und KLEIN vor mir an den Trichocysten von *Paramaecium* an der Grenze zwischen Schaft und Vorderende ein Körnchen beobachten können, das als Trichocysten-korn bzw. Relationskorn bezeichnet wurde. Dieses ist offensichtlich identisch mit der von mir als Spitzenbasis bezeichneten Struktur.

KLEIN hat solche Relationskörner auch an anderen Trichocysten beobachten können. Für die Trichocysten von *Frontonia* ist der Nachweis eines Relationskornes hiermit ebenfalls erbracht. Da wir jedoch keinen sicheren Aufschluß über die Aufgabe dieser Körner besitzen, ziehe ich die indifferente Bezeichnung „Trichocystenkorn“ vor. Für die Trichocysten von *Paramaecium* schlage ich die Beibehaltung des Ausdruckes „Spitzenbasis“ vor, da hier das Tricho-

cystenkorn durch seine Verschmelzung mit der Spitze eine besondere Bedeutung erhalten hat.

Das Trichocystenkorn von *Frontonia leucas* zeigt übrigens gelegentlich auch eine längliche Gestalt und erinnert in solchen Fällen ganz entfernt an die Spitze der *Paramaecium*-Trichocyste.

In der Einleitung erwähnte ich, daß man lange Zeit über die Frage diskutierte, welche Gestalt man den Trichocysten von *Frontonia* zuschreiben soll. Kompliziert wurde diese Frage natürlich dadurch, daß die ja vollkommen andere Verhältnisse bietenden Trichocysten von *Paramaecium* zum Vergleich herangezogen wurden.

Der Zweifel, der lange Zeit über diese Frage herrschte, ist erklärlich, wenn man die mannigfaltige Ausbildung des Vorderendes der Trichocysten von *Frontonia* sowohl im Hellfeld wie auch im Dunkelfeld beobachtet. TÖNNIGES nahm an, daß die Köpfchenbildung und die abgeknickten Anhänge das Produkt einer unvollständigen Ausschnellung seien. Das Dunkelfeld bietet für eine solche Annahme keine Anhaltspunkte. Vielmehr spricht die Tatsache, daß man besonders bei Ausschnellung der Trichocysten unter dem Deckglas gekrümmte Formen findet, dafür, daß diese alle durch mechanische Einwirkung entstanden sind, wie schon BRODSKY annimmt. Das Vorderende weist während der Explosion ein biegsames Stadium auf, in dem es durch Einwirkungen von außen verbogen werden kann. Nachher erstarrt es in den einmal gewonnenen Formen.

Abtrennen von der Frage nach der Ursache der Krümmungen muß man die Frage nach der „Köpfchenbildung“, die ich im nächsten Abschnitt besprechen werde.

Welches ist nun die normale d. h. also ohne Einwirkung von außen beeinflusste Gestalt der Trichocyste? Als solche ist wohl ohne Zweifel die schon von TÖNNIGES angenommene langgestreckt spindelförmige Gestalt anzusehen, die auch am Vorderende zugespitzt ist und kein „Köpfchen“ erkennen läßt. Fig. 2 zeigt eine solche als normal zu bezeichnende Trichocyste von einer großen *Frontonia*. Natürlich läßt diese auch wieder den Unterschied zwischen dem gekörnten Vorderende (das bei dieser Trichocyste etwas zu kurz im Verhältnis zur Länge ist) und dem glatten Schaft erkennen.

Die ruhenden Trichocysten von *Frontonia* zeigen auf den ersten Blick nicht so augenfällige Unterschiede von den Trichocysten von *Paramaecium*. Zunächst versuchte ich, sie durch Zerquetschen der Tiere unter dem Deckglas zur Beobachtung zu bringen. Aber wie schon BRODSKY beschreibt, explodieren die im Wasser isolierten Trichocysten sehr bald. Die nicht explodierten Trichocysten zeigen

durch ihre gekrümmte Gestalt, daß sie nicht mehr als normal anzusprechen sind. Auch durch Zusatz von Magnesiumsulfatlösung, die bei *Paramaecium* mit Erfolg angewandt wurde, lassen sich bei *Frontonia leucas* die ruhenden Trichocysten nur selten in normal aussehender Weise isolieren. Recht leicht ließ sich aber hier die Gestalt der ruhenden Trichocyste im lebenden Tiere über der kontraktiven Vakuole beobachten. In ihren Umrissen gleicht die ruhende Trichocyste weitgehend der Trichocyste von *Paramaecium* (Fig. 3).

Die ruhende Trichocyste läßt wieder deutlich den Fortsatz und den Körper unterscheiden. Im Gegensatz zu *Paramaecium* ist auch im lebenden Tiere der Fortsatz zu erkennen. Während aber im allgemeinen die ruhenden Trichocysten sich im

Dunkelfeldbild durch breite Konturen auszeichnen, ist die Begrenzungslinie des Fortsatzes hier nur ganz dünn. Durch die dünne Begrenzungslinie hebt sich der Fortsatz deutlich ab von dem Körper der ruhenden Trichocyste, der wie bei *Paramaecium* eine dicke, stark aufleuchtende Wand zeigt.

Die in Wasser oder Salzlösungen isolierten,

ruhenden Trichocysten unterscheiden sich, abgesehen von Krümmungen, noch dadurch von der Trichocyste im lebenden Tiere, daß hier auch der Fortsatz von einer breiten, hell aufleuchtenden Wand begrenzt erscheint (Fig. 4). Im Gegensatz zu der ruhenden Trichocyste von *Paramaecium*, bei der normalerweise der Fortsatz im Innern keinen optisch leeren Raum aufweist, erstreckt sich bei *Frontonia* der optisch leere Innenraum des Trichocystenkörpers stets in den Fortsatz hinein.



Fig. 2. Fast normal ausgeschleuderte Trichocyste einer großen *Frontonia*.
Vergr. 1100:1.



Fig. 3. Ruhende Trichocyste im lebenden Tier.
Vergr. 3300:1.

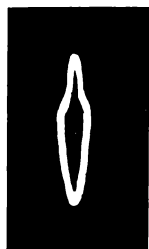


Fig. 4. Ruhende Trichocyste in Magnesiumsulfatlösung isoliert.
Vergr. 3300:1.

Die Trichocysten in den Salzlösungen gewinnen häufig eine spindelförmige Gestalt, so daß sich äußerlich der Trichocystenfortsatz nicht mehr so scharf vom Körper absetzt. In solchen Fällen ist aber stets durch eine kleine, dunkle Unterbrechung in den Konturen die Grenze zwischen Körper und Fortsatz gekennzeichnet. Außerdem unterscheidet sich das Material des Fortsatzes durch sein bläuliches Licht scharf von dem gelblichen Lichte der Körperwandung.

Das Hellfeldbild der Trichocysten deckte sich stets in seinen äußeren Konturen vollkommen mit dem Dunkelfeldbild. BRODSKY und TÖNNIGES schreiben bekanntlich der ruhenden Trichocyste von *Frontonia leucas* eine komplizierte Gestalt zu, indem sie den Fortsatz unterteilen in: einen haarförmigen Fortsatz, Kopf und Hals. Ich habe solche komplizierten Bilder im Hellfeld nur an Trichocysten beobachten können, die sich im Dunkelfeld einwandfrei als pathologisch erwiesen. Die Ausbildung pathologischer Strukturen ist bei den Untersuchungsmethoden beider Autoren leicht verständlich. BRODSKY untersuchte die Trichocysten nach der Isolierung in Wasser, in welchem Falle ich stets tiefgreifende Veränderungen im Dunkelfeld beobachten konnte. TÖNNIGES stützt sich auf Material, das fixiert war, aber offensichtlich den Beginn der Explosion zeigte, was deutlich daraus hervorgeht, daß dieser Autor in seinen Präparaten auch die weitergehenden Explosionsstadien fand.

Die Größe der Trichocysten ist abhängig von der Größe der untersuchten *Frontonia leucas*-Rassen.

Die großen Frontonien haben längere Trichocysten als die kleinen. So maß ich z. B. bei einer *Frontonia* von 580 μ Körperlänge für die ausgeschleuderten Trichocysten Längen von 58—65 μ . Die durchschnittliche Länge war etwa 62 μ . Die ruhenden Trichocysten dieses Tieres waren etwa 9,5 μ lang. Eine *Frontonia* von 176 μ Körperlänge schleuderte Trichocysten aus, deren Länge zwischen 45 μ und 54 μ schwankte. Die ruhenden Trichocysten maßen etwa 7,5 μ . Bei der kleinen, von mir meist untersuchten Form kamen Trichocysten vor, die noch wesentlich kleiner waren — im ausgeschleuderten Zustande nur etwa 26—30 μ maßen. Wie man aus diesen Zahlen ersieht, bestehen keine einfachen Beziehungen zwischen der Länge der Tiere und der zu ihnen gehörigen Trichocysten.

Ich hatte auch Gelegenheit, die Trichocysten von *Frontonia acuminata* zu untersuchen. Diese gleichen vollkommen den Trichocysten von *Frontonia leucas*, so daß sich ihre gesonderte Besprechung erübrigt. Ihre Länge beträgt im ausgeschleuderten Zustande etwa

60 μ , entspricht also der Länge der ausgeschleuderten Trichocysten der großen Individuen von *Frontonia leucas*.

Hiermit sind die Einzelheiten, die uns das ungefärbte Präparat im Dunkelfeld zeigt, erschöpft. Das Hellfeldbild zeigt natürlich fast nichts von den hier beschriebenen Strukturen. Nur die etwas unebenen Konturen des Vorderendes verraten ein wenig von der Körnelung, die das Dunkelfeld dort deutlich zeigt.

4. Die Färbung der Trichocysten von *Frontonia leucas* mit Fuchsin, Methylenblau und Eosin.

Bei der Aufklärung des Baues der Trichocysten von *Paramaecium* hatte das unterschiedliche Verhalten der Teile gegen die oben genannten Farbstoffe wichtige Aufschlüsse gegeben. Auch für unsere Untersuchung der Trichocysten von *Frontonia* ist die Kenntnis ihres färberischen Verhaltens unerlässlich. Vor allem erleichtert uns auch der Vergleich der Färbung der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste die Analogisierung der einzelnen Teile.

An der ausgeschleuderten Trichocyste lassen die beiden angewandten basischen Farbstoffe — Methylenblau und Fuchsin — den Unterschied zwischen den glatten Konturen des Hinterendes und dem gekörnten Vorderende besonders deutlich hervortreten. Es ist allerdings eine geeignete Dosierung der Farbstoffe nötig, um den Unterschied in der Färbung zu erzielen. Da aber bei den Durchziehpräparaten in keinem Falle alle Trichocysten gleichmäßig gefärbt werden, wird man in jedem Präparat in dem einen oder anderen Falle den zu schildernden Färbungseffekt beobachten.

Bei der Färbung mit Methylenblau z. B. erscheint im Dunkelfeld die glatte Kontur der Trichocyste rot aufleuchtend, während der gekörnte Überzug und das darin liegende Trichocysten Korn bläulich aufleuchten. Bei genauerer Beobachtung erkennt man aber, daß unter den bläulich aufleuchtenden Granulis des Vorderendes sich auch noch eine rot aufleuchtende Linie findet.

Daß sich an der Bildung des gekörnten Vorderendes in der Tat zwei voneinander trennbare und sich färberisch verschieden verhaltende Substanzen beteiligen, wird an solchen Stellen besonders deutlich, wo die Trichocysten geknickt und die beiden Schichten rein mechanisch dadurch voneinander getrennt worden sind (Fig. 5). In Wirklichkeit ist der Unterschied zwischen den beiden hier gezeichneten Membranen noch sehr viel deutlicher zu erkennen, da die äußere, gekörnte Kontur bläulich erscheint, die darunterliegende, glatte

Schicht hell rötlich aufleuchtet. Der gekörnte Überzug scheint also durch diese darunterliegende Schicht gestützt zu werden. Der Zusammenhang der beiden Schichten ist nicht besonders stark, da sie ja schon durch eine einfache Knickung voneinander getrennt werden können. Es weist diese Tatsache auf Unterschiede in der Konsistenz der beiden Teile hin. Die rötlich gefärbte Unterlage scheint starrer zu sein als der verhältnismäßig weiche, gekörnte Überzug.

Fuchsin hat auch bei den Trichocysten von *Frontonia* einen stärkeren Färbungseffekt als Methylenblau, indem dieser Farbstoff auch noch im optisch leeren Inneren der Trichocyste liegende Substanzen färbt, die normalerweise Methylenblau nicht annehmen. Ebenso wie bei der Trichocyste von *Paramaecium* äußert sich dieser stärkere Färbungseffekt darin, daß die Konturen der Trichocysten bedeutend dicker erscheinen und nur einen ganz schmalen Gang im Inneren ungefärbt lassen (Fig. 6). Für die Trichocysten von *Paramaecium* konnte ich

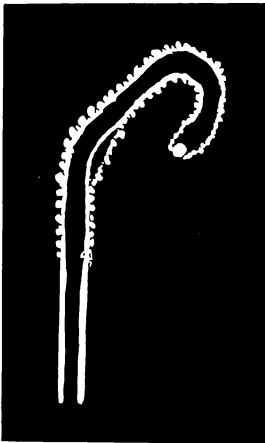


Fig. 5. Mit Methylenblau gefärbte, stark geknickte Trichocyste. Sie zeigt an der unteren Ecke die Stüttschicht unter der gekörnten Schicht.
Vergr. 3300:1.

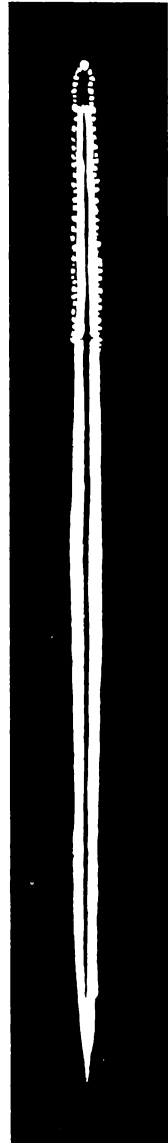


Fig. 6. Ausgeschleuderte Trichocyste nach Färbung der Quellschicht mit Fuchsin. Vergr. 3300:1.

zeigen, daß das Fuchsin deren Querkörper färbt. Die Ähnlichkeit des Färbungseffektes läßt uns erkennen, daß auch die Trichocysten von *Frontonia* einen solchen Querkörper in ihrem Inneren aufweisen. Unser Präparat zeigt ferner, daß auch unter der gekörnten Schicht des Vorderendes eine ziemlich starke Schicht einer mit Fuchsin färbbaren Substanz liegt. Im ersten Augenblick hat es den Anschein, als ob der Querkörper der Trichocyste ununterbrochen bis fast an die vordere Spitze reicht. Aber an einzelnen Trichocysten können wir erkennen, daß etwa an der Stelle, wo der gekörnte Überzug beginnt, eine kleine Unterbrechung in der dicken Kontur der Trichocyste zu beobachten ist. Die Färbung mit Fuchsin läßt im wesentlichen die Trichocyste stark gelblich aufleuchten, nur der gekörnte Überzug erscheint, der roten Farbe des Fuchsin entsprechend, rötlich. Wir können erkennen, daß der gekörnte Überzug in der Regel ein Stückchen weit frei über seine gelblich leuchtende Unterlage hinausreicht. Ein Vergleich mit dem Hellfeldbild läßt erkennen, daß dieser Endabschnitt häufig so säckchenförmig erscheint, wie die früheren Autoren beschreiben.

Nachdem wir jetzt kennen gelernt haben, daß unter dem gekörnten Material sich noch eine Stützschiicht findet, können wir auch diese so häufige Bildung von „Köpfchen“ am Vorderende verstehen. Diese kommt dadurch zustande, daß sich das gekörnte Material über das Vorderende der Stützschiicht frei hinausschiebt und nachdem es seine Unterlage verloren hat, durch die geringste mechanische Einwirkung von außen deformiert wird. Vor allem wird es durch jeden Aufprall zu den so charakteristischen „Köpfchen“ zusammengestaucht.

Es wird angegeben, daß in solchen Fällen, wo man bei gefärbten Präparaten die Farbe des angewandten Farbstoffes beobachtet, wie es z. B. bei diesen beiden basischen Farbstoffen für den gekörnten Überzug der Fall ist, dieses darauf beruht, daß das im Dunkelfeld abgebeugte, weiße Licht die darüber liegende Farbstofflösung durchsetzen muß und dadurch erst der Färbungseffekt zustande kommt. Beobachtet man aber das im Dunkelfeld nach der Färbung mit Methylenblau bläulich aufleuchtende Köpfchen der Trichocysten von *Frontonia*, dem keine andere Substanz untergelagert ist, im Hellfeld, so erkennt man, daß dieses Köpfchen deutlich bläulich gefärbt ist und sich kaum von den übrigen Teilen der Trichocyste abhebt. Das Köpfchen hat also offensichtlich Farbstoff adsorbiert und es liegt daher nahe, den Unterschied der Färbung

•

im Dunkelfeld auf eine verschiedene Adsorptionsweise des Farbstoffes zurückzuführen.

Färben wir jetzt unsere Trichocysten mit Eosin, das unter den sauren Farbstoffen wegen seiner Fluoreszenz als besonders geeignet gefunden wurde, so leuchten die ganzen Konturen der Trichocyste in dem grünlichen Fluoreszenzlicht des Farbstoffes auf.

Vor allem zeigen auch der gekörnte Überzug und das Trichocystenkorn das grünliche Licht. Das Trichocystenkorn von *Frontonia* gleicht also auch in seiner färberischen Eigenschaft der Spitzenbasis der *Paramaecium*-Trichocyste. Der gekörnte Überzug andererseits schließt sich durch sein färberisches Verhalten der Trichocystenkappe von *Paramaecium* an.

Das grünliche Aufleuchten der übrigen Konturen der Trichocysten weist darauf hin, daß auch die Trichocyste von *Frontonia* von einer ultramikroskopisch dünnen Membran umgeben ist. Für die genauere Begründung dieser Ansicht verweise ich auf meine Arbeit (1930) über die Trichocysten von *Paramaecium*. Die Trichocysten von *Frontonia* zeigen das gleiche dort geschilderte Verhalten.

Wenn in SCHUBERG's Präparaten sich das „Köpfchen“ so deutlich färberisch abhebt, so stimmt das vollkommen mit dem Verhalten überein, das wir erwarten würden. Sahen wir doch auch, daß bei *Paramaecium* die dem gekörnten Vorderende entsprechende Kappe sich besonders intensiv färbte und die darunterliegende Spitze verdeckte. Auch hier bei der *Frontonia*-Trichocyste finden wir wieder die entsprechende starke Färbbarkeit mit den von SCHUBERG angewandten Farbstoffen.

Fassen wir noch einmal kurz das Resultat unserer Färbversuche zusammen. Die Trichocysten von *Frontonia* zeigen eine besondere Affinität zu den untersuchten basischen Farbstoffen. Es zeigt sich, daß auch in ihrem optisch leeren Innenraume eine Substanz vorhanden ist, die den Farbstoff aufnimmt, und die wir — wie bei der Trichocyste von *Paramaecium* — als den Quellkörper auffassen. Nur ein ganz schmaler Längsgang im Inneren der Trichocyste wird in keinem Falle gefärbt. Der gekörnte Überzug und das Trichocystenkorn zeichnen sich durch ihre Färbbarkeit mit Eosin aus. Bis weit unter den gekörnten Teil schiebt sich der mit basischen Farbstoffen färbbare Quellkörper vor.

5. Die Einwirkung von Magnesiumsulfat und Ferrocyankaliumlösung auf die Trichocysten von *Frontonia leucas*.

Auch bei den Trichocysten von *Frontonia leucas* war es nötig, die durch die Einwirkung starker Salzlösungen entstehenden Explosionsformen zu untersuchen, um einen genaueren Einblick insbesondere in den Bau der ruhenden Trichocysten zu gewinnen.

Die Explosion verläuft in den Salzlösungen pathologisch, aber gerade hierdurch kommen Einzelheiten zutage, die auf andere Weise nicht beobachtet werden können. Das Auftreten der gleichen, pathologischen Explosionstypen in fast allen Präparaten zeigt eindeutig, daß wir es nicht mit rein zufälligen Bildern zu tun haben. Es sind vielmehr die abweichend erscheinenden Strukturen mit Bestimmtheit als abhängig von der normalen Struktur zu bezeichnen.

Wenn die in den Salzlösungen erhaltenen Bilder sehr mannigfaltig sind, so muß man natürlich berücksichtigen, daß die Salze nicht auf alle Trichocysten mit der gleichen Geschwindigkeit und in der gleichen Konzentration einwirken können. Da die Wirkung der Salzlösung abhängig ist von ihrer Konzentration, so bedingen schon die Unterschiede, die durch die unvermeidlichen Ungleichmäßigkeiten bei der Präparation auftreten, eine große Mannigfaltigkeit der Typen. Es ist daher auch für den Untersucher nötig, die Menge der zuzusetzenden Salzlösungen an mehreren Präparaten zu erproben.

Bei der großen Zahl der auftretenden Bilder ist es nicht möglich, alle einzeln zu beschreiben und ich beschränke mich darauf, einige mir besonders aufschlußreich erscheinende Explosionsformen zu bringen, die ich immer wieder in meinen Präparaten beobachten konnte. Trotz ihres pathologischen Charakters sind die hier beschriebenen Stadien jederzeit unbedingt reproduzierbar.

Die Untersuchungen an den Trichocysten von *Paramaecium* hatten gezeigt, daß durch Magnesiumsulfat die mit den basischen Farbstoffen färbbaren Bestandteile der Trichocyste an ihrer Explosion gehindert werden können, während die mit Eosin färbbaren Bestandteile — das war bei *Paramaecium* der Fortsatz der ruhenden Trichocyste — ihr Explosionsvermögen behalten. Da bei *Frontonia* Ähnliches erwartet wurde, und das Vorderende dieser Trichocysten durch seine eigenartige Struktur in erster Linie unser Interesse verdient, möchte ich zunächst die Explosionsformen aus der Magnesiumsulfatlösung besprechen.

Als typische Explosionsformen erscheinen uns die Bilder in diesem Salze dadurch nicht, daß die größte Menge des Quellmaterials in diesen Lösungen unverändert bleibt und bei geglückten Präparaten nur der Fortsatz der ruhenden Trichocyste verändert erscheint. Bei sehr vielen ruhenden Trichocysten in der Magnesiumsulfatlösung sehen wir, daß deren Fortsatz nicht mehr von der einheitlichen, dicken Membran begrenzt ist, sondern daß diese Begrenzungslinie zerlegt ist in zwei übereinanderliegende Schichten. Eine Vorstellung davon geben die Fig. 7—9. In Fig. 7 ist der Körper unberührt geblieben, der Fortsatz zeigt dagegen deutlich die Spaltung in die beiden Elemente, die uns an der nicht explodierten Trichocyste verborgen waren. Die äußere dieser beiden Kappen

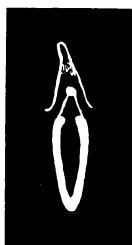


Fig. 7. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Sie zeigt die Zerlegung des Fortsatzes in die beiden Schichten. Vergr. 3300 : 1.



Fig. 8. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Vergr. 3300 : 1.

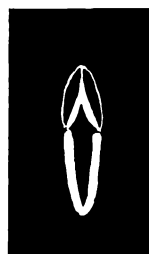


Fig. 9. Trichocyste aus Magnesiumsulfatlösung. Das Trichocystenkorner scheint stäbchenförmig ausgezogen. Vergr. 3300 : 1.

kann noch mit dem Trichocystenkörper in Verbindung stehen, wie es Fig. 8 zeigt. Sehr häufig aber ist sie abgehoben. Räumlich muß man sich diese beiden Schichten als kegelförmige Kappen vorstellen, die dem Trichocystenkörper aufsitzen. Sehr häufig sind die Winkeläste der äußeren Schicht in der Nähe der Spitze durch eine kleine Querbrücke verbunden, deren Bedeutung mir aber unklar ist (Fig. 7).

Unter der äußeren Kappe liegt die innere, die ebenfalls spitzwinkelig erscheint, aber bedeutend kleiner ist. Die innere Kappe sitzt mit ihrer weiten Öffnung dem Trichocystenkörper auf, mit dem sie stets noch im Zusammenhang steht. Da das optisch leere Innere des Körpers der ruhenden Trichocyste sich zum Fortsatz hin öffnet, bildet die innere Kappe gleichzeitig den Abschluß dieses Raumes. Die beiden Schichten, in die der Fortsatz in der Magnesiumsulfatlösung zerfällt, heben sich auch durch ihr bläuliches Auf-

leuchten im Dunkelfeld von der dicken Wand des Trichocystenkörpers ab.

In dem vorderen spitzen Winkel der inneren Kappe liegt stets ein hell aufleuchtendes Körperchen, das durch sein Verhalten bei der Untersuchung mit dem Analysator des Polarisationsapparates sich als identisch erweist mit dem Trichocystenkorn der ausgeschleuderten Trichocyste.

Die Fig. 9 zeigt eine Trichocyste, bei der dieses Spitzenkorn stäbchenförmig ist und zwischen den beiden Kappen ausgespannt liegt.

Es war außerordentlich wichtig, das färberische Verhalten dieser beiden Kappen kennen zu lernen. Es war das nicht ganz einfach, da unter der Einwirkung des Farbstoffes in der Mehrzahl der Fälle die beiden Kappen scheinbar miteinander verschmolzen. An einigen wenigen Trichocysten, bei denen die Verschmelzung nicht eintrat, ließ sich aber deutlich erkennen, daß die äußere Schicht bläulich aufleuchtete, während die innere intensiv rot gefärbt erschien. Wir finden also bei der Trichocyste von *Frontonia* bemerkenswerterweise, daß sich das mit basischen Farbstoffen färbare Material auch in den Fortsatz hinein erstreckt. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir annehmen, daß das gekörnte Material des Vorderendes der ausgeschleuderten Trichocyste von der äußeren Schicht her stammt. Die unter dem gekörnten Material liegende, mit basischen Farbstoffen sich färbende Substanz führen wir dann am einfachsten auf das Material der inneren Schicht des Fortsatzes der ruhenden Trichocyste zurück.

Für die Trichocysten von *Paramaecium* hatte ich gezeigt, daß man annehmen muß, daß die im Dunkelfeld als dick erscheinende Wand der ruhenden Trichocyste aus zwei Elementen zusammengesetzt ist: der eigentlichen Trichocystenwand, die ultramikroskopisch dünn ist, und dem Quellkörper, den sie einschließt und der die Dicke der Wand bedingt. Die gleichen Verhältnisse liegen bei der Trichocyste von *Frontonia* vor. Der Wulst, den wir in der Fig. 7 an der Grenze zwischen Fortsatz und Körper vorspringen sehen, erinnert vollkommen an die Bilder des Quellkörpers, die uns von *Paramaecium* her bekannt sind.

Da auch im übrigen der Körper der ruhenden Trichocyste bzw. der Schaft der ausgeschleuderten von *Frontonia* vollkommen an die Verhältnisse erinnert, die uns von *Paramaecium* her bekannt sind, können wir hier keine neuen Strukturen erwarten und ich fasse mich daher mit der Beschreibung kurz. Auch bei *Frontonia* gelingt

es wieder, in der Ferrocyankaliumlösung die Explosion der ruhenden Trichocyste unter der Einwirkung des konzentrierten Lichtes des Dunkelfeldkondensors zur Auslösung zu bringen. Auch hier vollzieht sich die Explosion in der Regel in pathologischer Form.

An den ruhenden Trichocysten ist in der Ferrocyankaliumlösung in der Regel die Grenze zwischen Körper und Fortsatz deutlich zu erkennen (Fig. 10). Häufig wird die Unterscheidung der beiden Teile noch dadurch erleichtert, daß sie in verschiedenartiger Färbung aufleuchten.

Wie eine in der Ferrocyankaliumlösung vor unseren Augen explodierte Trichocyste aussieht, zeigt die Fig. 11. Die Trichocyste



Fig. 10. Ruhende Trichocyste aus der Ferrocyankaliumlösung.
Vergr. 3300 : 1.

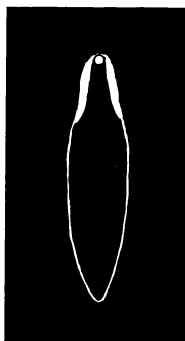


Fig. 11. Pathologisch explodierte Trichocyste aus der Ferrocyankaliumlösung. Sie zeigt die Lage des Trichocystenkornes.
Vergr. 3300 : 1.

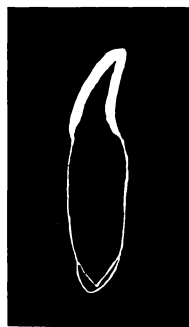


Fig. 12. Pathologisch explodierte Trichocyste mit Spaltung der Membran am Hinterende.
Vergr. 3300 : 1.

hat sich nur wenig gestreckt, sie erscheint aber nennenswert breiter als die normale, ausgeschleuderte Trichocyste, sie macht einen aufgetriebenen Eindruck.

Der Trichocystenfortsatz erscheint abgesehen von einer geringen Streckung in den meisten Fällen fast unverändert. An seiner Spitze tritt sehr häufig deutlich erkennbar das Trichocystenkorn hervor. Hierdurch ist also auch die sichere Lage dieses Gebildes in der ruhenden Trichocyste bekannt.

Der Trichocystenkörper hat trotz seiner minimalen Dehnung die für die explodierte Trichocyste typische Verdünnung seiner Wand erfahren. Auch hier wieder nehme ich an, daß durch die mit der Explosion verbundene Hydratation des Quellkörpers dieser unsichtbar geworden ist.

Da wir bei der Explosion der Trichocyste den Übergang von dem stumpfen Hinterende der ruhenden Trichocyste zum spitzen der ausgeschleuderten sehen, müssen wir die Anwesenheit eines Spitzenausbildungsapparates vermuten, wie ich ihn schon für *Paramaecium* beschrieb. Daß diese Vermutung ihre Bestätigung fand, zeigt die Fig. 12. Wir sehen, daß unter der äußeren, abgerundeten Kontur der ruhenden Trichocyste schon das spitze Ende der ausgeschleuderten vorbereitet ist.

6. Schema der ruhenden und ausgeschleuderten Trichocyste von *Frontonia leucas* und ihr Vergleich mit der Trichocyste von *Paramaecium*.

Wir besitzen heute noch keine Möglichkeit, die Strukturen der Trichocyste direkt im mikroskopischen Bilde zu beobachten, um so ihren genauen Bau beschreiben zu können. Wir sind daher gezwungen, um ein abgerundetes Bild von ihnen zu erhalten, alle in unseren bisherigen Untersuchungen gefundenen Struktureinheiten in ein Schema einzutragen, das dadurch natürlich einige Willkürlichkeiten enthalten muß und bis zu einem gewissen Grade ein hypothetisches Schema bleibt. Der für alle Teile gebrachte exakte Nachweis ihrer Existenz und Lage macht dieses Schema immerhin zu einem festbegründeten. Es ließe sich wohl ohne Zweifel diese oder jene Einzelheit in das Schema eintragen, doch möchte ich mich damit begnügen, nur die Teile zu berücksichtigen, die ich eindeutig nachweisen konnte.

Die ruhende Trichocyste von *Frontonia* (Fig. 13) gleicht bis auf die schärfere Zuspitzung am Hinterende in ihren Umrissen der ruhenden Trichocyste von *Paramaecium*. Wir können an ihr zwei Teile unterscheiden. Erstens den Körper, der etwa eine birnförmige Gestalt hat, und zweitens den Fortsatz, der dem stumpfen Pole des Körpers aufsitzt. Die Wandung der Trichocyste wird von einer etwa $\frac{1}{4} \mu$ dicken Wand gebildet, die einen optisch leeren inneren Raum umschließt, in dem bisher noch keine Strukturen nachgewiesen werden

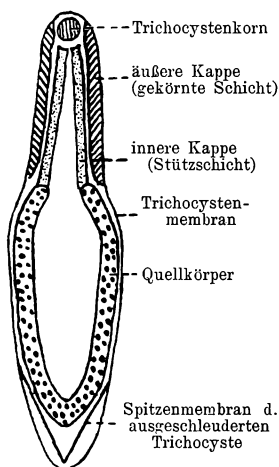


Fig. 13. Hypothetischer Längsschnitt durch die ruhende Trichocyste.

konnten und den wir daher auch als leer annehmen. Die „dicke“ Wandung (ihre Breite entspricht ungefähr gerade dem Auflösungsvermögen des Mikroskopes!) ist nicht einheitlich gebaut.

Die Trichocyste ist von einer sehr dünnen Membran umgeben. Am Hinterende ist diese Membran derart gespalten, daß unter der äußeren Schicht schon die zugespitzte Membran der ausgeschleuderten Trichocyste vorbereitet liegt.

Was die Trichocystenwand des Körpers so dick und stark lichtbrechend erscheinen läßt, ist der Quellkörper, der etwa die Gestalt einer Vase besitzt. Er öffnet sich nach vorn hin. An ihm sind keine weiteren Struktureinheiten zu erkennen.

Die Wand des Trichocystenfortsatzes ist etwas komplizierter gebaut. Auch diese scheint von der ultramikroskopisch dünnen Membran begrenzt zu sein, die über die ganze Trichocyste hinwegzieht. Sie läßt sich aber hier nicht mit Sicherheit trennen von der ihr eng anliegenden äußeren Quellschicht. Unter letzterer liegt die innere Kappe. Die beiden Kappen sind etwa gleich dick. Am Vorderende des Fortsatzes, in dem Winkel der Kappen, liegt das Trichocysten Korn.

Bei der Explosion der Trichocyste findet im wesentlichen nur eine Längsstreckung des ganzen Gebildes statt, wie das Schema der ausgeschleuderten Trichocyste in Fig. 14 zeigt. Es streckt sich nicht nur der Körper in die Länge sondern auch der Fortsatz. Die Grenze zwischen beiden Teilen verschwindet und kann nur gelegentlich noch an gefärbten Präparaten angedeutet gefunden werden. Am Hinterende der Trichocyste bricht die unter der abgerundeten Kontur liegende Spitze durch. Am Vorderende verteilt sich das Material der äußeren Kappe des Fortsatzes in Granulis über der in die Länge gestreckten inneren Kappe. Das unter diesem gekörnten Vorderende liegende Drittel der Trichocyste

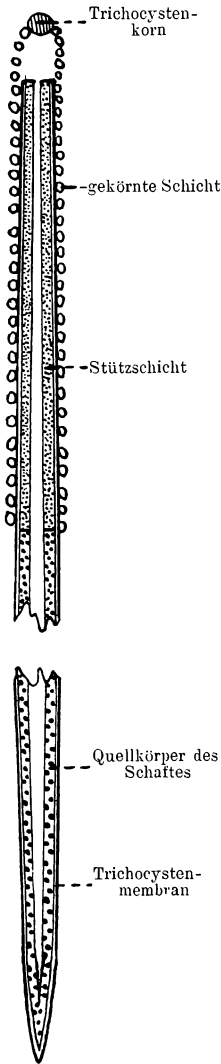


Fig. 14. Hypothetischer Längsschnitt durch die ausgeschleuderte Trichocyste.

geht also aus dem Material des Fortsatzes der ruhenden Trichocyste hervor. Daß in der Tat der Fortsatz imstande ist, ein vollständiges Vorderende zu liefern, beweist am deutlichsten die Fig. 15, die gelegentlich bei einem Tiere gefunden wurde, das in Wasser zerdrückt worden war. Der Trichocystenkörper ist in diesem Falle, wie man sieht, vollkommen unverändert geblieben, es ist nur ein gekörntes Trichocystenvorderende gebildet worden.

Die Grenze zwischen Fortsatz und Körper bei der ausgeschleuderten Trichocyste scheint auch etwa mit dem Ende des gekörnten Teiles zusammenzufallen. Eine feste Verbindung zwischen den Granulis und der Unterlage besteht nicht, da sich die gekörnte Schicht sehr leicht davon abheben und gegen sie verschieben kann. Die bei der Trichocyste von *Frontonia* regelmäßig zu beobachtenden Knickungen und Biegungen fallen fast stets in den Bereich des Vorderendes.

Vergleichen wir nun die Trichocysten von *Frontonia leucas* mit denen von *Paramaecium caudatum*, die ich bisher als einzige Trichocystenform genauer beschrieben habe, so bieten die Körper der ruhenden Trichocysten bzw. die Schäfte der ausgeschleuderten vollkommen identische Verhältnisse. Es unterscheiden sich dagegen wesentlich die Vorderenden der beiden Trichocystenformen.

Kein Zweifel kann aufkommen über die Identität der Spitzenbasis der Trichocyste von *Paramaecium* und dem Trichocystenkorner von *Frontonia*. Trotz ihrer verschiedenen Lagerung gleichen sich beide in ihrem optischen Verhalten und ihren färberischen Eigenschaften.

Auch die Identifizierung der gekörnten Schicht, die aus der äußeren Kappe der ruhenden Trichocyste von *Frontonia* hervorgeht, mit der Kappe der Trichocyste von *Paramaecium* erweist sich als sehr leicht. Einerseits spricht für ihre Identität die gleiche Lagerung in der ruhenden Trichocyste und andererseits vor allem die gleiche Färbbarkeit der Kappen mit Eosin. Im einzelnen sehen wir jedoch eine bedeutende Umformung der Trichocystenkappe von *Paramaecium*, wenn wir sie mit der gekörnten Schicht der *Frontonia*-Trichocyste vergleichen. Bei *Paramaecium* scheint ja normalerweise

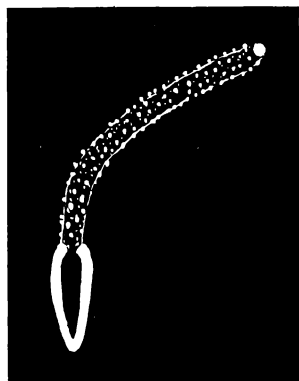


Fig. 15. Explosion des Fortsatzes bei Erhaltung des Trichocystenkörpers. Vergr. 3300:1.

die Trichocystenkappe so stark zu verquellen, daß sie für das Dunkelfeld unsichtbar wird. Durch diese weitgehende Verquellung ist der Nachweis einer auch bei dieser Trichocystenform vorhandenen Körnelung im Augenblick nicht zu führen. Bei *Frontonia* findet eine so weit gehende Verquellung nicht statt, die gekörnte Schicht bleibt deutlich sichtbar. Wesentlich unterscheidet sich die gekörnte Schicht der *Frontonia*-Trichocyste ferner dadurch von der Trichocystenkappe bei *Paramaecium*, daß ihr Material bei der Explosion eine bedeutende Längsstreckung erfährt.

Für die innere Kappe des Fortsatzes der *Frontonia*-Trichocyste kennen wir bei *Paramaecium* kein Analogon. Gegen einen Vergleich mit der Spitze der *Paramaecium*-Trichocyste, an die man vielleicht im ersten Augenblick glauben möchte, spricht vor allem der Unterschied in dem färberischen Verhalten. Die Spitze der Trichocyste von *Paramaecium* färbt sich mit Eosin nicht aber mit den basischen Farbstoffen, die dagegen die innere Kappe der *Frontonia*-Trichocyste färben. In zweiter Linie spricht die Lage des Trichocystenkorner distal von der inneren Kappe gegen den Vergleich mit der Spitze der *Paramaecium*-Trichocyste, die bekanntlich vor dem Trichocystenkorner (Spitzenbasis) liegt.

Beiden Einwänden wird die Annahme gerecht, daß wir es in der inneren Kappe einfach mit einer Fortsetzung der Quellschubstanz der Wandung des Trichocystenkörpers zu tun haben, die sich in den Fortsatz hineinreckt. Auch die Art der Einwirkung der Magnesiumsulfatlösung auf den Explosionsvorgang spricht für diese Ansicht. Die in diesem Salze zu beobachtende Spaltung der Wand des Trichocystenfortsatzes kommt zweifelsohne dadurch zustande, daß hier das Material der äußeren Trichocystenkappe ebenso wie die Kappe bei der *Paramaecium*-Trichocyste sein Quellungsvermögen wenigstens begrenzt erhalten hat, während die innere Trichocystenkappe ebenso wie die Quellschubstanz des Trichocystenkörpers durch das Magnesiumsulfat an der Explosion und Längsstreckung verhindert wird. In diesem Salze versucht sich also die äußere Kappe in die Länge zu strecken, wobei ihr aber die innere Kappe nicht folgen kann und die beiden Schichten dadurch getrennt und sichtbar werden. In der Ferrocyankaliumlösung dagegen dehnt sich die innere Kappe in ähnlichen Proportionen wie die Quellschubstanz des Trichocystenkörpers. Die äußere Kappe wird rein passiv mitgedehnt und bleibt daher auch stets in fester Verbindung mit der inneren Schicht. Schließlich scheint das Vorderende der *Frontonia*-Trichocyste ebenso wie der Schaft nach einem plastischen Stadium

während der Explosion zu erstarren und dadurch nach der Explosion in der einmal gewonnenen Gestalt zu beharren. Auch von dem Schaff der Trichocysten wissen wir ja, daß er nach der Explosion starr und sogar ziemlich spröde ist und in einer einmal angenommenen Gestalt erhärtet.

Die Lagerung des Trichocystenkorner an dem Eingang zum optisch leeren Innenraum des Trichocystenquellkörpers legt den Gedanken nahe, daß wir es hier mit einer funktionellen Struktureigentümlichkeit zu tun haben. v. GELEI (1925) faßte bei den Trichocysten von *Paramaecium* das an der Spitzenbasis gelegene Korn, ohne die mit ihm im Zusammenhang stehenden Strukturen im einzelnen zu kennen, als das Auslöseorgan der Explosion auf. Seiner Ansicht schloß sich KLEIN (1929) an, der eine Verbindung des Trichocystenkorner (das ich bei *Paramaecium* „Spitzenbasis“ nannte) mit dem von ihm gefundenen Silberliniensystem fand.

Die Dunkelfelduntersuchungen zeigen, daß ebenso bei *Paramaecium* wie auch bei *Frontonia* das Trichocystenkorn wie eine Ventilkugel der Öffnung des optisch leeren Innenraumes des Quellkörpers der Trichocyste aufsitzt. Vielleicht hat dieser Raum, in dem ich bisher in keinem Falle das Vorhandensein irgendwelcher Strukturen nachweisen konnte, nur die Aufgabe, die Oberfläche des Quellkörpers zu vergrößern und außerdem die bei der Explosion erforderliche plötzliche Wasseraufnahme dadurch zu erleichtern, daß durch die vordere Öffnung das Wasser frei einströmen kann. Ist doch auf diese Weise der Quellkörper in die Lage gesetzt, gleichzeitig von außen und von innen Wasser aufzunehmen. Man kann daher dem Trichocystenkorn die Aufgabe zuschreiben, daß es den Zugang zum Innern des Quellkörpers verschließt. Durch seine Abhebung, so könnte man sich vorstellen, wird dem Wasser der Zugang zum Innern der Trichocysten freigegeben und die Explosion eingeleitet. Irgendwelche Unterlagen stehen mir aber nicht zur Verfügung und ich möchte diese Gedanken nur im Anschluß an die Äußerungen v. GELEI's bringen.

Falls dem Trichocystenkorn wirklich solch eine integrierende Rolle beim Explosionsvorgang zukommt, und andererseits das Silberliniensystem an der Reizleitung beteiligt ist, wäre es von besonderem Interesse zu sehen, an welcher Stelle bei *Frontonia* das Silberliniensystem an die Trichocysten ansetzt, da wie wir sahen, das Trichocystenkorn anders als bei *Paramaecium* an der Spitze des Trichocystenfortsatzes liegt.

Es ist hier vielleicht der geeignete Ort, noch von einem anderen Gesichtspunkte aus die komplizierte Gestalt des Trichocystenquellkörpers zu betrachten. Schon in meiner vorigen Arbeit wies ich darauf hin, daß W. I. SCHMIDT (1929) vor kurzem darauf aufmerksam machte, daß wir keinen Quellungsprozeß kennen, der eine reine Längsstreckung zur Folge hat. Übertragen wir dieses in das Bild, das wir uns zur Zeit nach der allgemein anerkannten Mizellartheorie von dem Quellungsprozeß machen, so heißt dieses, daß wir keine Mizellen kennen, bei denen sich die Wasseradsorption auf begrenzte Teile ihrer Oberfläche beschränken kann. Vielmehr umgeben sich die Mizellen, soweit wir bis jetzt beurteilen können, stets allseitig mit einem Wassermantel. Es ist also die Quellung in einer Richtung stets zwangsläufig verbunden mit einer Ausdehnung in den beiden anderen Richtungen des Raumes. Das Maß der Quellung aber ist abhängig von der Zahl der Mizellen, die aneinanderstoßen oder mit anderen Worten von der Dimension des Körpers in dieser Richtung. Nehmen wir z. B. an, daß ein Stab von 10 cm Länge und $\frac{1}{2}$ cm Breite um die Hälfte seiner Dimensionen quellen gelassen wird, so wird der Längenzuwachs 5 cm betragen, die Quellung in die Breite nur $\frac{1}{4}$ cm. Vor allem wird also die Längsstreckung auffallen, während die Quellung in die Breite weniger in die Augen fällt.

Der Hohlraum im Innern der Trichocysten ermöglicht aber, daß bei ihnen die Quellschubstanz nach innen ausweicht und auf diese Weise die Breitenquellung nach außen hin unsichtbar bleibt. Es kann eine beträchtliche Längsstreckung erfolgen, ohne daß die Trichocyste breiter wird.

Daß die Trichocyste im Innern hohl ist, spielt für ihre mechanische Festigkeit nur eine geringe Rolle. Sie wird zweifelsohne im wesentlichen nur auf ihre Biegezugfestigkeit beim Aufprallen auf irgendwelche Körper beansprucht, und es ist ein aus der Statik allgemein bekannter Satz, daß die Biegezugfestigkeit eines Rohres nicht erheblich geringer ist, als die eines ebenso dicken Stabes. Es werden nämlich bei der Beanspruchung auf Biegezugfestigkeit nur die äußeren Schichten beteiligt.

Natürlich genügt die im Innern hohle, vasenförmige Gestalt allein nicht, um zu erklären, daß die Trichocysten sich um das Mehrfache in die Länge strecken können, ohne daß eine erkennbare Dickenzunahme eintritt. Teilweise werden die mechanischen Eigenschaften der Trichocystenmembran an der Längsstreckung beteiligt

sein. Es müssen aber auch noch besondere Eigentümlichkeiten des Materials und der Struktur bei der Quellschubstanz hinzutreten.

Leider waren die Resultate, die ich bei der Anwendung polarisierten Lichtes und der Azimutblende erhalten hatte, nicht recht verwertbar in der Richtung gewesen, daß sie für einen bestimmten mizellaren Aufbau sprachen.

Oben hatte ich erläutert, daß das Maß der Quellung abhängig ist von der Zahl der Mizellen, die in der Quellungsrichtung aneinander gelagert sind. Wollten wir also rein theoretisch bei einer Trichocyste eine möglichst ausgiebige Längsstreckung bei geringster Breitenquellung erzielen, so würden wir in der Längsrichtung der Trichocyste möglichst viele Mizellen aneinander grenzen lassen, während nur wenige nebeneinander liegen dürften. Wir würden also möglichst dünne, dabei aber die ganze Breite der Trichocyste einnehmende Mizellen in der Länge der Trichocysten aufeinanderstapeln.

Rein spekulativ kommen wir also zu der Anschauung, daß für die Funktion der Trichocyste blättchenförmige Mizellen am vorteilhaftesten wären, die quer zur Längsrichtung gelagert sind. Es gibt auch eine gewisse Bekräftigung für diese Anschauung. Ich habe des öfteren darauf hingewiesen, daß die Trichocysten ziemlich spröde und zerbrechlich sind. Diese Tatsache überrascht sehr, wenn wir an die uns bekannten quellbaren Kolloide denken, die — wie z. B. Leim — im getrockneten Zustande ziemlich spröde, gequollen aber außerordentlich elastisch sind. Und nun erfolgt der Bruch der explodierten, also auch gequollenen Trichocysten stets in die Quere, ebenso wie wir ihn bei einem Bau erwarten würden, der aus aufeinandergeschichteten Lamellen besteht. Niemals findet man an den Bruchstellen Fasern, die auf einen längsfaserigen Bau hinweisen würden, wie ihn z. B. KOLTZOFF für so viele, langgestreckte organische Gebilde nachgewiesen hat.

7. Schluß.

Die beschriebenen Trichocysten von *Frontonia* zeigen, wie unberechtigt die in der Trichocystenforschung bisher übliche Verallgemeinerung war. In Wirklichkeit gibt es nicht nur „Trichocysten“, sondern man kann beinahe sagen, daß jedes Infusor seine eigene Trichocystenform hat, die mehr oder weniger voneinander unterschieden sind. Dabei haben wir es bei den Trichocysten von *Fron-*

tonia und *Paramaecium* mit Formen zu tun, die immerhin noch zwei leicht miteinander vergleichbare Typen darstellen.

Nachdem wir jetzt diese beiden Trichocysten genauer kennen-gelernt haben, scheint es uns verständlich, wie der Kampf um die Frage entbrennen konnte, ob „die Trichocysten“ spitz oder stumpf sind. Wir sehen, daß beide Möglichkeiten erfüllt sein können. Erschwerend in diesem Meinungsstreit war natürlich der Umstand, daß die Spitze der *Paramaecium*-Trichocyste in der Regel verdeckt ist von der Kappe, die sehr häufig auch schief aufsitzt und auf diese Weise das geknickte Vorderende der *Frontonia*-Trichocysten vortäuscht, und die beiden Trichocystenformen für das Hellfeld sehr ähnlich macht. Nachdem wir jetzt das Dunkelfeldbild der beiden Trichocystenformen kennen, ist es auch leicht, dieselben im Hellfeld voneinander zu unterscheiden. Die Trichocysten von *Paramaecium* sind immer wieder leicht an dem stärker lichtbrechenden Köpfchen zu erkennen.

Wenn schon der Vergleich dieser beiden verwandten Trichocystenformen zu solch widersprechenden Resultaten führte, so gilt dieses noch vielmehr von den Trichocysten, die z. B. ANIGSTEIN (1914), PENARD (1914) u. a. beschrieben. Diese Trichocysten von *Strombidium* und *Legendrea* gehören — soweit meine Erfahrungen erkennen lassen — einem vollkommen anderen Bautypus an, über den ich demnächst berichten werde, der weitgehend an Nesselkapseln erinnert.

Auch aus einem anderen Gesichtspunkte erscheinen die Befunde an *Frontonia* von Interesse; fand ich doch bei zwei verschiedenen Arten dieser Gattung die gleichen Trichocysten an. Da nun die Trichocysten sowohl im ruhenden als auch im ausgeschleuderten Zustande relativ leicht mit Hilfe des Dunkelfeldes zu untersuchen sind, ist es ohne Zweifel, daß in geeigneten Fällen die Trichocysten auch für systematische Untersuchungen von Bedeutung sein werden.

Für die neu gefundene Trichocystenform erhebt sich wieder als die vorläufig schwerste Frage, die nach ihrer Funktion. Als Träger ihrer Funktion ist wohl aller Wahrscheinlichkeit nach das mit dem gekörnten Überzug ausgerüstete Vorderende anzusehen. Als Angriffswaffen kommen diese Trichocysten kaum infrage. Einen gewissen Hinweis auf ihre Funktion erhalten wir dadurch, daß das gekörnte Vorderende eine gewisse Klebrigkeit zu besitzen scheint. Jedenfalls haften die ausgeschleuderten Trichocysten ziemlich fest an Objektträger und Deckglas. Es ist diese Klebrigkeit keine

Eigentümlichkeit der *Frontonia*-Trichocysten, denn wir beobachten, daß auch die Trichocysten von *Paramaecium* mit ihrer Kappe festkleben können.

Es ist daher vielleicht hier der gegebene Ort, auf die Angaben von SAUNDERS (1925) einzugehen, der die Trichocysten als Festhefteorganellen ansieht. Ich selbst habe in keinem Falle das Festheften eines *Paramaecium* mit Hilfe seiner Trichocysten beobachten können. Es ist mir auch nicht klar, wie ein solches Festheften vonstatten gehen sollte, da bekanntlich die Trichocysten bei der Explosion aus dem Körper ausgeschnellt werden. Bei *Frontonia* könnte man an einen Explosionsmodus denken, wie er in Fig. 15 dargestellt ist, bei dem also nur das Vorderende ausgeschnellt ist und der Körper eventuell als Verankerung im Protoplasma dient. Irgendwelche diesbezüglichen Beobachtungen konnte ich allerdings nicht machen. Bei den Trichocysten von *Paramaecium* erscheint mir ein solcher Festheftungsmodus ausgeschlossen. Es müßte denn hier eine ganz andersartige Explosion der Trichocysten möglich sein. Es wäre daher von Interesse, die von SAUNDERS in seinen Experimenten gefundenen faserigen Massen mit Hilfe des Dunkelfeldes daraufhin zu untersuchen, ob es sich um normale Trichocysten handelt.

Prinzipiell spricht nichts gegen die Auffassung der Trichocysten als Klebeorganellen. Ich neige aber mehr der Ansicht zu, daß es sich hier um Defensivwaffen handelt, die durch ihre sperrige Gestalt und ihre Klebrigkeit den Angreifer daran verhindern können, das *Paramaecium* oder die *Frontonia* zu verschlingen. Gleichzeitig muß man berücksichtigen, daß durch die Längsstreckung der Trichocysten bei der Explosion der Angreifer von seinem Opfer fortgeschoben werden kann, wie etwa ein Boot mit Stangen vom Ufer fortgestoßen wird. Die hier ausgesprochene Ansicht gilt natürlich nur für die Trichocysten von *Paramaecium* und *Frontonia* und solchen, die ähnlich oder gleich gebaut sind.

Die Explosion der Trichocysten scheint nicht immer mit Angriff und Verteidigung ursächlich verknüpft zu sein. Ich beobachtete ein Individuum von *Frontonia leucas*, das durch den großen Kauapparat eines Rädertieres, der in einer ihrer Nahrungsvakuolen lag, an der Fortbewegung zwischen Deckglas und Objektträger gehemmt war, da dieser Kauapparat sich festgeklemt hatte. Nach einigen angestrengten Hin- und Herbewegungen stieß es den Kauapparat aus und konnte nach Entfernung dieses Hindernisses unbehelligt weiterschwimmen. Neben dem Kauapparat aber lagen einige Trichocysten, die das Tier bei der Ausstoßung des Kauapparates ausge-

schleudert hatte. Es erscheint mir sehr fraglich, ob die Ausschnehlung der Trichocysten in diesem Falle irgendeine Bedeutung hatte. Ich möchte vielmehr annehmen, daß durch die Entfernung des voluminösen Körpers die *Frontonia* ein wenig verletzt wurde und hierdurch Wasser zu den zunächst liegenden Trichocysten gelangte, die dadurch zur Explosion gebracht wurden.

Nachdem jetzt die Dunkelfelduntersuchungen uns gestatten, ein genaueres Bild von dem Bau und der Arbeitsweise der Trichocysten zu machen, darf man hoffen, daß die Frage, welche Rolle die Trichocysten im Leben der Infusorien spielen, ihrer Lösung nähergerückt ist.

8. Zusammenfassung.

1. Die ausgeschleuderten Trichocysten von *Frontonia leucas* erweisen sich als recht abweichend gebaut von den Trichocysten von *Paramaecium caudatum*. Man kann an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden: erstens das Vorderende, das einen körnigen Überzug besitzt und zweitens den Schaft, der sich durch seine glatten Konturen davon abhebt (Fig. 1).

2. Die normale Gestalt der ausgeschleuderten Trichocyste ist die einer langgezogenen Spindel. Allerdings ist die übergroße Mehrzahl der Trichocysten nicht gerade, sondern weist an ihrem gekörnten Vorderende Knickungen und Köpfchen auf, die wahrscheinlich durch Einwirkungen von außen (Aufprallen usw.) zustande kommen.

3. Die ruhende Trichocyste läßt zwei Abschnitte unterscheiden: erstens den Körper, der etwa birnförmig ist, und zweitens den Fortsatz, der dem Körper am stumpfen Pole aufsitzt. Im Gegensatz zu den Angaben von TÖNNIGES und BRODSKY läßt der Fortsatz keine weiteren Unterteilungen erkennen (Fig. 3).

4. Die glatten Konturen des Schaftes färben sich mit basischen Farbstoffen, der gekörnte Überzug und das in ihm liegende Trichocystenkorn mit Eosin. Unter dem gekörnten Überzug erstreckt sich eine mit Methylenblau und Fuchsin färbbare Schicht, die als Stützschicht aufgefaßt wird. In dem optisch leeren Innenraume der ungefärbten Trichocyste läßt sich mit Hilfe von Fuchsin ein Querkörper nachweisen (Fig. 6).

5. Der Fortsatz der ruhenden Trichocyste erweist sich unter der Einwirkung von Magnesiumsulfatlösung als aus zwei übereinanderliegenden Kappen zusammengesetzt. Aus der äußeren geht die granulierten Schicht hervor, aus der inneren die Stützschicht (Fig. 8).

6. Der Körper der ruhenden Trichocyste stimmt in seinem Bau mit den Verhältnissen bei *Paramaecium* überein. Wir finden auch hier einen vasenförmigen Quellskörper, der von einer ultramikroskopisch dünnen Membran umgeben ist. Hinten liegt das zugespitzte Hinterende der ausgeschleuderten Trichocyste unter der abgerundeten Kontur der ruhenden (Fig. 13).

9. Literaturverzeichnis.

- ALLMAN, G. R. (1855): On the occurrence among the infusoria of peculiar organs resembling threadcells. *Quart. Journ. of Micr. Sci.* Vol. 3.
- ANIGSTEIN, L. (1913): Über *Strombidum testaceum* nov. spec., eine marine oligotriche Ciliate. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 32.
- BRODSKY, A. (1909): Observation sur la Structure intime de *Frontonia leucas*. *Rev. Suisse de Zool.* T. 16.
- v. GELEI, J. (1925): Uj *Paramaecium* szeged környekeröl. *Paramaecium nephridiatum* nov. spec. *Allat. közlemények* Vol. 22 p. 3—4 (deutsche Zusammenfassung).
- KLEIN, B. M. (1929): Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 65.
- KRÜGER, FR. (1929): Dunkelfelduntersuchungen an den Trichocysten von *Paramaecium caudatum*. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.* 33. Vers.
- (1930): Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Trichocysten von *Paramaecium caudatum*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 72.
- PÉNARD, E. (1914): Un curieux Infusoire. *Legendrea bellerophon*. *Rev. Suisse de Zool.* T. 22.
- (1922): Études sur les Infusoires d'eau douce. *Genf.*
- SAUNDERS, J. T. (1925): The Trichocysts of *Paramaecium*. *Proc. of the Cambridge Philos. soc. (Biol. Scs.)* Vol. 1.
- SCHMIDT, W. J. (1929): Rheoplasma und Stereoplasma. *Protoplasma* Bd. 7.
- SCHUBERG, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 6.
- TÖNNIGES, C. (1914): Die Trichocysten von *Frontonia leucas*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 32.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [74_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Krüger Friedrich

Artikel/Article: [Dunkelfelduntersuchungen über den Bau der Trichocysten von Frontonia leucas. 207-235](#)