

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

Untersuchungen über die Trichocysten einiger *Prorodon*-Arten.

Von

Friedrich Krüger.

(Hierzu 12 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	275
Material	277
Technik	280
Das Dunkelfeldbild der Protrichocysten von <i>Prorodon</i>	284
Das Dunkelfeldbild der Trichocysten von <i>Prorodon teres</i> , <i>Pr. margaritifera</i> und <i>Pr. edentatus</i>	286
Indizienbeweise für die Nesselkapselnatur der untersuchten Trichocysten	292
Genauere Analyse des Explosionsvorganges der Trichocysten	295
a) Bei <i>Prorodon edentatus</i>	295
b) Bei <i>Prorodon teres</i>	304
Hypothetisches Schema der ruhenden Trichocyste von <i>Prorodon teres</i>	311
Zusammenfassung	318
Literaturverzeichnis	319

Einleitung.

Unter den vielfachen Versuchen, sich ein Bild von dem Bau und der Explosionsweise der Trichocysten zu machen, kehrt zu allen Zeiten in den Arbeiten der verschiedensten Autoren seit ihrer Erkennung und Beschreibung durch ALLMANN der Versuch wieder, diese eigenartigen Gebilde mit den Nesselkapseln der Coelenteraten zu vergleichen. In der übergroßen Mehrzahl der Fälle waren aller-

dings die für die Nesselkapselnatur der Trichocysten vorgebrachten Beweise auf so unzureichende Beobachtungen begründet, daß diese Ansicht — wohl mit Recht — keine allgemeine Anerkennung finden konnte. Diese Tatsache ist sehr leicht verständlich, da das bei allen diesen Untersuchungen angewandte Hellfeldmikroskop bei der Kleinheit und dem schwachen Lichtbrechungsvermögen der in Frage stehenden Strukturen versagen mußte. Ich darf daher wohl davon Abstand nehmen, die vielen verschiedenartigen Ansichten zu referieren, die über den feineren Bau der Trichocysten im Laufe der Zeit geäußert worden sind; beruhen doch alle diese Theorien in stärkerem oder geringerem Maße mehr auf der persönlichen Anschauung der Untersucher als auf eindeutig beobachtbaren Tatsachen. Einen Überblick über die ältere Literatur findet man bei SCHUBERG (1905) und TÖNNIGES (1913). Einige neuere Arbeiten habe ich dann noch in meinen früheren Arbeiten zitiert.

Nur eine Arbeit möchte ich aus der Trichocystenliteratur hervorheben und zwar die Arbeit von PÉNARD (1914) über: *Legendrea bellerophon*. Diese Abhandlung verdient deshalb besondere Beachtung, weil in ihr — wenigstens in einem Spezialfall — eine im Prinzip richtige Deutung der dort untersuchten Trichocysten gegeben wird. Wenn PÉNARD mit seinen weiteren Trichocystenuntersuchungen, die er in seinem Werk: „Etudes sur les infusoires d'eau douce“ (1922) bringt, keinen endgültigen Erfolg hatte, so beweist dies besonders deutlich, daß die Untersuchung im Hellfeld nicht geeignet war, das Trichocystenproblem zu lösen.

Erst die Einführung des Dunkelfeldkondensors für die Untersuchung der Trichocysten brachte auf diesem Gebiet einen Fortschritt (KRÜGER, 1929—1931). In einem kurzen Bericht habe ich schon mitgeteilt, daß wir bei der Dunkelfelduntersuchung der Trichocysten fast aller gymnostomer Ciliaten (vor allem mit Ausnahme der Hypostomata) auf Bilder stoßen, die man in einfacher Weise nur dann deuten kann, wenn man annimmt, daß wir es in den Trichocysten dieser Formen prinzipiell mit Nesselkapseln — vergleichbar denen der Coelenteraten — zu tun haben.

Aus der Besprechung der zahlreichen Trichocysten dieses Types, die ich untersucht habe und über die ich demnächst berichten werde, möchte ich in der vorliegenden Arbeit einige *Prorodon*-Arten herausgreifen, weil sie mir das günstigste Objekt für eine Darlegung des genaueren Baues dieser Trichocysten zu sein scheinen. Der Grund hierfür liegt einerseits in den Besonderheiten des Baues der *Prorodon*-Trichocysten, andererseits ist das häufige Auftreten der untersuchten

Arten — oft in großer Individuenzahl — eine wichtige Voraussetzung für eine genauere Untersuchung gewesen; denn nur eine immer wiederholte Beobachtung an gleichartigem Material, konnte eine so weitgehende Analyse ermöglichen.

Man wird vielleicht erstaunt sein, zu hören, daß ich mir gerade *Prorodon*-Arten als Untersuchungsobjekt ausgesucht habe, da in der Literatur keine oder höchstens ganz vereinzelt Angaben über das Vorkommen von Trichocysten bei *Prorodon*-Arten vorliegen. In einzelnen Fällen, in denen Trichocysten bekannt sind, handelt es sich nicht um typische *Prorodon*-Arten wie z. B. bei *Prorodon armatum*.

H. N. MAIER (1903) hat wohl die unter der Pellicula gelegenen Protrichocysten gesehen — die er für die Trichocysten von *Pr. teres* hält — nicht aber die hier in Frage stehenden Gebilde.

TANNREUTHER (1926) verneint bei *Pr. griseus* das Vorkommen von Trichocysten. Diese Angabe dürfte jedoch nicht richtig sein, da ich mit Ausnahme einer ganz kleinen *Prorodon*-Art bei allen von mir untersuchten Individuen dieser Gattung Trichocysten gefunden habe.

Die ruhenden Trichocysten von *Prorodon* sind allerdings sehr schwer im Hellfeld am intakten Tier zu sehen; sie erscheinen als feinste, dünne Stäbchen, die an die Pellicula ansetzen, und weit in das Entoplasma hineinragen. Man findet sie an der ganzen Körperoberfläche; doch sind sie in der Gegend des Mundes regelmäßig dichter gestellt. Die bekannte Schlundreuse dieser Gattung ist nicht aus Trichocysten zusammengesetzt, sondern eine Bildung eigener Art.

Material.

Prorodon-Arten sind mir sowohl in Aufgüssen von Pflanzenmaterial, die im Institut bei Zimmertemperatur standen, als auch in fast allen Freilandgewässern begegnet. Die Zahl der vorhandenen Arten dieser Gattung scheint nach meinen Erfahrungen sehr viel größer zu sein, als man bisher annimmt. Jedenfalls ist es nur bei wenigen, der von mir gefundenen Formen möglich gewesen, sie in eindeutiger Weise mit einer der von KAHL (1930) aufgezählten und beschriebenen Formen zu identifizieren. Die außerordentliche Ähnlichkeit der *Prorodon*-Arten hat wohl dazu geführt, daß in vielen Fällen einander ähnelnde Formen verwechselt und zur gleichen Art gestellt wurden. Ich selbst habe häufiger die unangenehme Erfahrung bei meinen Untersuchungen machen müssen, daß ich dann, wenn ich nach den für die Dunkelfeldbeobachtung erforderlichen, etwas umständlicheren Vorbereitungen zur Beobachtung schreiten

wollte, an den andersartigen Trichocysten bemerkte, daß mich ein äußerlich ähnliches, aber zu einer anderen Art gehöriges Individuum getäuscht hatte.

Es wird hier wohl der Einwand erhoben werden, daß wir es in den Trichocysten mit Strukturen zu tun haben, die in ihrer Ausbildung abhängig sind von äußeren Einflüssen, die auf den Ciliaten wirken. Nach meinen Erfahrungen glaube ich allerdings sagen zu dürfen, daß dieser Einwand nicht berechtigt ist. Bei Formen, deren Artzugehörigkeit leicht und mit Sicherheit festzustellen war, habe ich immer die gleichen Trichocysten angetroffen, auch wenn das Material von den verschiedensten Plätzen stammte. Für nicht ganz ausgeschlossen halte ich es, daß die Größe der Trichocysten in geringem Maße abhängig ist von Ernährung oder ähnlichen äußeren Umständen, doch habe ich darüber bisher noch keine einwandfreien Beobachtungen machen können. Ich vermag daher zu dieser Frage noch nicht Stellung zu nehmen. Hinweisen möchte ich nur darauf, daß ich gelegentlich durch das Auffinden von zwei verschiedenen Trichocystenformen bei der Untersuchung der Individuen eines Fundortes darauf aufmerksam gemacht wurde, daß diese sich äußerlich sehr ähnelnden Tiere zu zwei verschiedenen Arten gehörten, die sich, wie eine genauere Untersuchung zeigte, auch durch andere Merkmale voneinander unterscheiden ließen.

Bei der außerordentlichen Ähnlichkeit der verschiedenen *Prorodon*-Arten einerseits und der sehr großen Variabilität der einzelnen Individuen der gleichen Art andererseits — ich denke an Größe, Körpereinschnürungen, Zuspitzung oder Abrundung der Körperpole — wäre es gerade für diese Gattung von größtem Vorteil, wenn sich die Trichocysten — woran ich kaum zweifele — als ein systematisch brauchbares Merkmal erweisen würden. Haben wir es hier doch mit Gebilden zu tun, die relativ leicht und schnell zu untersuchen und durch leicht meßbare und gut zu beschreibende Merkmale unterschieden sind.

Von der an sich notwendigen systematischen Bearbeitung der Gattung *Prorodon* habe ich abgesehen, weil bei der Ähnlichkeit der Formen nur sehr genaue und zeitraubende Untersuchungen von Wert sein können, und weil außerdem die Beschaffung der für solche Arbeiten unerläßlichen Originalliteratur auf große Schwierigkeiten stieß. Schließlich hätte mich eine solche Arbeit zu sehr von der im Augenblick mich sehr interessierenden Frage der Trichocystenstruktur abgelenkt.

Für die Zwecke der vorliegenden Arbeit hielt ich es für besser, mich auf sicher bestimmte Arten zu beschränken. Zur Beschreibung kommen die Trichocysten von *Pr. margaritifer*, *Pr. edentatus* und *Pr. teres*.

Pr. margaritifer ist durch den Besitz zweier Kerne und die Vielzahl der kontraktilen Vakuolen eine jederzeit leicht zu erkennende Art, die in meinen Aufgüssen nicht selten, allerdings immer nur in beschränkter Anzahl auftrat. Neben den typisch kegelförmigen Individuen traf ich vereinzelt auf ovale Formen, ähnlich wie LEPSI diese Art abbildet.

Pr. edentatus ist eine Art, die KAHL als zweifelhaft betrachtet, daher habe ich neben den Trichocysten dieser Art auch die von *Pr. margaritifer* beschrieben, da letztere Art jederzeit mit Sicherheit wiederzuerkennen ist. Doch möchte ich kaum zweifeln, daß das von mir untersuchte Material, das ich in großer Zahl in den Aquarien des Institutes fand, zu dieser Art gehört. Die Tiere stimmten mit der allerdings rohen Abbildung von LEPSI und auch den Angaben von KAHL überein. Abweichend von den Angaben von LEPSI und KAHL waren die von mir gefundenen Tiere nur 90—100 μ lang, während diese Autoren 100—150 μ Länge angeben. Bei der Variabilität der Größe der Ciliaten dürfte der Unterschied in der Länge nicht dagegen sprechen, daß die von mir gefundenen Tiere mit *Pr. edentatus* identisch waren.

Als nicht mit voller Sicherheit bestimmbar muß ich dagegen *Pr. teres* bezeichnen. Vergleicht man die Beschreibung der verschiedenen Autoren, so findet man Unterschiede in bezug auf Größe, Kerngestalt usw. usw. Bei dem Versuch, gefundene Formen mit den Beschreibungen zu identifizieren, bin ich regelmäßig auf Schwierigkeiten gestoßen. Nach meinen Erfahrungen gibt es eine Anzahl von Formen, die unter gleichen Bedingungen leben und äußerlich sehr ähnlich sind. Sie wurden teilweise unter der Bezeichnung *Pr. platyodon*, *Pr. griseus* und *Pr. teres* beschrieben. In Wirklichkeit dürften sich noch weit mehr Arten unterscheiden lassen, doch ist für den vorliegenden Zweck die genaue Kenntnis der untersuchten Art unwesentlich, da alle diese Formen, abgesehen vom Größenunterschied, die gleichen Trichocysten besitzen. Sie alle fasse ich unter dem Begriff *Pr. teres* zusammen. Individuen solcher Arten erhielt ich sehr regelmäßig nach einigen Tagen, wenn ich Wasserpflanzenmaterial der verschiedensten Herkunft im Institut faulen ließ. Die von mir als *Pr. teres* bezeichneten Formen waren ziemlich große Ciliaten, mindestens

180 μ lang, meist bedeutend größer, ziemlich dunkel gefärbt, mit eng gestreifter Oberfläche (4 μ Streifenabstand). Der Kern war stets mit deutlichem Karyosom versehen und ein dem Macronucleus anliegender Micronucleus nachweisbar.

Technik.

Prinzipiell ist zwar die Technik in meinen Untersuchungen die gleiche geblieben, wie ich sie 1930 beschrieben habe. Es hat sich gezeigt, daß sich auch bei den vorliegenden, ganz andersartig gebauten Trichocysten der Explosionsvorgang durch Magnesiumsulfat verhindern läßt, während eine etwa 5proz. Ferrocyankalilösung zunächst zwar auch die Explosion der isolierten Trichocyste verhindert, in letzterer Salzlösung aber der Explosionsvorgang noch durch ein leichtes Erwärmen im Strahlenkegel des Dunkelfeldkondensors zur Auslösung gebracht werden kann.

Im Laufe der Zeit hat allerdings meine Untersuchungstechnik einige Verbesserungen erfahren, auf die ich kurz eingehen möchte.

Die Beobachtung geschah, wie bei meinen früheren Arbeiten mit einem LEITZ'schen Spiegeldunkelfeldkondensor. Ich verwandte meist den Helldunkelfeldkondensor, der vor der eigentlichen Dunkelfeldbeobachtung — ohne den Kondensor wechseln zu müssen — eine Bestimmung des untersuchten Individuums gestattete. Dies war notwendig, um die Gewißheit zu haben, daß man die Trichocysten der gewünschten Art vor sich hatte. Ganz besonders wichtig war die Benutzung des Helldunkelfeldkondensors immer dann, wenn man es mit einer unbekanntem Art zu tun hatte, die in einem oder nur wenigen Exemplaren zu finden war. In der Mehrzahl der Fälle war die Leistungsfähigkeit des Helldunkelfeldkondensors ausreichend. Nur ganz vereinzelt war die Anwendung des einfachen Dunkelfeldkondensors erforderlich, der etwas kontrastreichere Bilder liefert.

Als Lichtquelle diente eine kleine Tischbogenlampe, deren leuchtender Krater durch den Dunkelfeldkondensor in der Objektebene abgebildet wurde. Zur Beobachtung verwandte ich eine Fluoritimmersion $\frac{1}{12}$ a von LEITZ in Verbindung mit einer Irisblende. Letztere gestattete bei den erforderlichen Hellfelduntersuchungen die volle Ausnutzung der Apertur des Objektivs. Ich empfand es außerordentlich angenehm, daß mir für die Untersuchungen ein binokularer Tubus zur Verfügung stand. Abgesehen von den allgemeinen Annehmlichkeiten, die ein solcher Tubus bietet, ist bei Dunkelfelduntersuchungen mit starker Lichtquelle die Blendung durch stark lichtbrechende Körper, die ins Gesichtsfeld kommen,

-- Luftblasen u. dgl. — im Binokulartubus niemals so unangenehm wie beim monokularen Tubus, da ja nur die Hälfte des abgebeugten Lichtes jedes Auge trifft.

Als Objektträger benutzte ich bei allen Untersuchungen die ganz gewöhnlichen, nur natürlich von der erforderlichen Dicke. Durch Kochen in Seifenwasser konnten sie auch für die starken Beleuchtungen, die verwandt wurden, ausreichend gereinigt werden. Die Hauptquelle für ein Verschmutzen der Objektträger und Deckgläser, das unter Umständen eine Dunkelfeldbeobachtung unmöglich macht, bilden die Putzlappen. Diese Lappen dürfen für keinen anderen Zweck benutzt werden und müssen regelmäßig nach ein paar Tagen gegen frisch gewaschene ausgewechselt werden. Vor jeder Untersuchung wurden die Objektträger und Deckgläser durch Anhauchen mehrmals angefeuchtet und trockenpoliert. Unter diesen Umständen war eine Reinigung der Gläser mit Chromschwefelsäure überflüssig.

Zur Herstellung der für die Dunkelfeldbeobachtung erforderlichen, optischen Verbindung zwischen Kondensator und Präparat empfehlen die Herstellerfirmen Zedernholzöl. Abgesehen davon, daß dieses Öl relativ teuer ist, hat es noch den Nachteil, daß es im Laufe der Zeit eintrocknet, so daß, wenn etwas davon in bewegliche Teile des Mikroskopes kommt, häßliche Störungen auftreten können. Theoretisch ist natürlich Zedernholzöl das beste Verbindungsmedium. Da wir es aber bei unseren Untersuchungen mit wäßrigen Präparaten zu tun haben, ist die Leistungsfähigkeit der optischen Systeme von vornherein nicht voll ausnutzbar, würde also auch ein weniger vollkommenes Verbindungsmittel ohne Einfluß auf die Güte der Abbildung sein. Ich sah mich daher nach einem anderen Verbindungsmedium zwischen Dunkelfeldkondensator und Objektträger um. Für die Untersuchung der Präparate, die in Wasser lagen, würde auch Wasser als Verbindungsmittel in Frage gekommen sein. Wasser hat aber den Nachteil, daß es rasch verdunstet, was länger dauernde Untersuchungen unmöglich macht. Ich habe dann Paraffinöl als Verbindungsmedium gewählt. Dieses ist billig, trocknet nicht ein, hat einen hohen Lichtbrechungskoeffizienten, — der dicht an den des Glases heranreicht — und kann schließlich keinen Schaden anrichten, wenn es zufällig in das Getriebe kommt. Ich verwandte daher ausschließlich Paraffinöl bei meinen Untersuchungen.

Kommen wir nun zu der eigentlichen Technik der Trichocystenuntersuchung, so handelt es sich bei den in dieser und der folgenden Arbeit zu beschreibenden Untersuchungen um Protozoenformen, die meist nur in wenigen Exemplaren, nur selten einmal in größerer

Zahl für die Beobachtung zur Verfügung stehen. In keinem Falle aber handelt es sich um Reinkulturen, sondern alle diese Arten waren mit zahlreichen anderen Formen vergesellschaftet. Sollte also mit Sicherheit die Möglichkeit einer Verwechslung ausgeschlossen werden, so war es nötig, die zu untersuchenden Formen isoliert in das Präparat zu bringen. Ich habe daher stets mit Hilfe fein ausgezogener Pipetten unter der binokularen Lupe bei geeigneter Vergrößerung die in Frage stehenden Formen einzeln herausgefangen und auf den Objektträger gebracht. Dann wurde das Deckglas aufgelegt und soviel Wasser abgezogen, daß der Ciliat ganz leicht festgeklemmt war. Jetzt wurde zunächst die Artzugehörigkeit im Hellfeld festgestellt und dann erst der Dunkelfeldkondensator eingeschaltet. Allein schon durch die Erhitzung, die das beobachtete Individuum im konzentrierten Strahlenkegel des Dunkelfeldkondensators erfuhr, konnte häufig ohne Anwendung von Chemikalien eine Ausschleuderung der Trichocysten erreicht werden. Natürlich versucht das durch den Dunkelfeldkondensator gereizte Individuum fortzuschwimmen und muß durch Verschieben des Objektträgers im Lichtkegel des Kondensators festgehalten werden. Hierbei benutzt man zweckmäßig eine schwächere Vergrößerung, bei der man aber gelegentlich auch schon die Ausschleuderung der Trichocysten feststellen kann. Nach Möglichkeit habe ich die auf diese Weise gewonnenen Trichocysten meinen Beschreibungen zugrunde gelegt, da der Erwärmungsreiz wohl als relativ natürlich angesehen werden darf. Ich habe bei dieser Methode den größten Prozentsatz normal aussehender Trichocysten erzielt.

War die einfache Reizung mit dem Dunkelfeldkondensator ergebnislos, was bei *Prorodon*-Arten meines Erinnerens nie der Fall war, dann wurde das Tier durch weiteres vorsichtiges Absaugen von Wasser oder auch durch Niederdrehen des Mikroskoptubus zerquetscht. Sehr häufig explodierten dann die aus dem Tier austretenden Trichocysten in Berührung mit dem Wasser. War auch auf diesem Weg die Explosion der Trichocysten nicht zu erreichen, dann glückte es fast ausnahmslos dadurch, daß man etwas 10proz. Ferrocyankalilösung am Deckglasrande zusetzte. Welches Verfahren im einzelnen Falle zum Ziel führt, muß natürlich ausprobiert werden. Die beiden zuletzt beschriebenen Verfahren haben den Nachteil, daß viele pathologische Explosionsbilder auftreten.

Über den Begriff des normalen Bildes der verschiedenen Trichocysten möchte ich bemerken, daß ich stets die Trichocysten für normal explodiert angesehen habe, die in größter Zahl in vollkommen gleich-

mäßiger Ausbildung angetroffen wurden. Die pathologischen Explosionsbilder erwiesen sich nämlich als sehr viel variabler und waren daher — bis auf wenige Ausnahmefälle — leicht zu erkennen. Natürlich wurde auch das gesamte Bild der Trichocysten, vor allem auch das bläuliche Aufleuchten der Kapselwandung als Kriterium herangezogen.

Beabsichtigte ich im Gegenteil die Untersuchung nicht ausgeschleuderter, sondern ruhender Trichocysten, dann wurde dem Tropfen mit dem Tier, bevor das Deckglas aufgelegt wurde, etwas konzentrierte Magnesiumsulfatlösung zugesetzt. In manchen Fällen hatte ich mit einer 20 proz. Ferrocyanalilösung besseren Erfolg; in wieder anderen Fällen erwies sich eine konzentrierte Lithiumchloridlösung oder eine 5 proz. Essigsäurelösung als geeignetes Mittel, die Explosion der ruhenden Trichocysten auch im isolierten Zustande zu verhindern. Nach dem Auflegen des Deckglases wurde das Tier aufgesucht und mit dem Mikroskop eingestellt — eine Aufgabe, die manchmal nicht ganz leicht war, da insbesondere kleinere Formen durch die starken Salzlösungen bis zur Unkenntlichkeit geschrumpft waren — und nun vorsichtig mit Hilfe einer Nadel oder auch des Mikroskopobjektives unter dem Deckglas zerdrückt.

Die Isolierung der ruhenden Trichocysten in einer nicht zu starken Ferrocyanalilösung dürfte im allgemeinen das empfehlenswerteste Verfahren sein, da hierin noch die Explosion — wie ich schon früher ausführte — auch an der isolierten Trichocyste ausgelöst und der direkten Beobachtung zugänglich gemacht werden kann. Bei vielen Ciliaten genügt es auch, die Tiere in Wasser zu zerquetschen, um ruhende Trichocysten zur Beobachtung zu bringen.

In einigen wenigen Fällen glückte es mir überhaupt nicht, ruhende Trichocysten zu isolieren. Ich habe dann versucht, die Trichocysten im lebenden Tier zu erkennen, wenn auch die Dunkelfelduntersuchung mit der angewandten starken Beleuchtung am intakten Tier nicht ganz einfach ist.

Da wir es bei den Trichocystenuntersuchungen zumeist mit Präparaten in Wasser zu tun haben, besteht natürlich die Gefahr des Eintrocknens bei länger dauernden Beobachtungen. Es empfiehlt sich daher von Zeit zu Zeit das verdunstete Wasser zu ersetzen. Ein einfacheres Verfahren, das ich aber erst in der letzten Zeit angewandt habe, besteht darin, einen Tropfen Glycerin an den Rand des Deckglases zu setzen, der allmählich in das Präparat diffundiert. In den wenigen, von mir beobachteten Fällen, konnte ich keine Schädigung der Trichocystenstrukturen feststellen. Es wäre mit

Glycerin vielleicht auch die Möglichkeit gegeben, durch Umranden des Deckglases Dauerpräparate von den Trichocysten herzustellen.

In vielen Fällen erwies sich die Färbung der Trichocysten von Vorteil. Zur Verwendung gelangten wäßrige Lösungen von Eosin, Methylenblau und Methylviolett. Ich verwandte das wasserlösliche Eosin von GRÜBLER. Man muß ziemlich starke Lösungen dieses Farbstoffes verwenden, da die verdünnten Lösungen sehr starke Fluorescenz im Dunkelfeld zeigen, die jegliche Beobachtung verhindert. Eosin diente mir als saurer, die beiden anderen als basische Farbstoffe. Das Methylviolett habe ich in letzter Zeit an Stelle des früher verwandten Fuchsin B. eingeführt, da es noch weit energischer färbt als dieser Farbstoff.

Das Dunkelfeldbild der Protrichocysten von *Prorodon*.

Ehe ich zu der Besprechung der uns am meisten interessierenden, nesselkapselähnlichen Trichocysten übergehe, möchte ich noch einige Beobachtungen an den Protrichocysten unseres Ciliaten bringen, die von H. N. MAIER (1903) schon früher im ruhenden und von W. SCHNEIDER (1930) im ausgeschleuderten Zustand beschrieben wurden.

Verstand man ursprünglich unter Trichocysten kleine, unter der Pellicula liegende Stäbchen, die unter starker Streckung in die Länge ausgeschleudert werden können, so verdanken wir der Untersuchung von BRESSLAU (1921) die Erkenntnis, daß wir das zweite Merkmal, nämlich das Vermögen der Längsstreckung nicht unbedingt als Kriterium für die Trichocystennatur anwenden können, denn die durch typisches Streckungsvermögen ausgezeichneten Trichocysten leiten — wie insbesondere SCHNEIDER in letzter Zeit gezeigt hat — über Übergangsformen zu Gebilden, die kein oder nur ein geringes Streckungsvermögen besitzen und die BRESSLAU als Tektinstäbchen bezeichnet. Ich möchte den von KLEIN eingeführten Ausdruck „Protrichocysten“ der Bezeichnung „Tektinstäbchen“ vorziehen, weil hierdurch die grundsätzliche Zusammengehörigkeit aller dieser Gebilde besser hervorgehoben wird. Wir müssen auf Grund dieser Beobachtungen die Definition des Begriffes „Trichocyste“ natürlich erweitern und hierunter jede quellbare Substanz, die von den Ciliaten in definierbarer Gestalt abgeschieden wird, verstehen.

SCHNEIDER hat schon bei *Pr. teres* und *Pr. margaritifera* das Vorkommen von torpedoförmigen Protrichocysten beschrieben, die auch mir bei meinen Untersuchungen häufig begegnet sind. An sich sind allerdings diese Protrichocysten im Dunkelfeld unsichtbar — ebenso

wie im Hellfeld — sie werden in ihren Umrissen aber häufig dadurch sichtbar, daß sich feinste Partikelchen auf ihnen festsetzen (Fig. 1). In anderen Fällen werden sie dadurch deutlich, daß aus dem bei der Untersuchung zerquetschten Tier eine Wolke feinsten Micellen austritt, die das ganze Gesichtsfeld erhellt mit Ausnahme der Stellen, an denen die ausgeschleuderten Protrichocysten liegen. Diese treten dann in ihrer Gestalt dunkel auf dem helleren Untergrund hervor. Ihre Länge beträgt etwa 32μ , ihre Breite etwa 6μ .

Nur isoliert liegende Protrichocysten zeigen übrigens deutlich die Torpedogestalt, da aneinanderstoßende Protrichocysten miteinander verkleben. Diese Eigenschaft befähigt sie auch zur Bildung der von BRESSLAU und SCHNEIDER beschriebenen Hüllen.

Versuchen wir durch Farbstoffe diese Gebilde nachzuweisen, so ist Eosin vollkommen ungeeignet, da es die Trichocysten nicht färbt. Methylviolett färbt zwar, läßt aber — offensichtlich durch Entquellung — die ausgeschleuderten Trichocysten so stark schrumpfen, daß ihre normale Gestalt verloren geht. Die geeignetste Methode zur Sichtbarmachung ist also die oben geschilderte, die im Prinzip dem von BRESSLAU für den Nachweis ähnlicher Gebilde ausgearbeiteten Verfahren entspricht. Dieses Verfahren hat aber den Nachteil — wenigstens für feinere Untersuchungen im Dunkelfeld — daß die aufgelagerten Partikelchen, die zur Umgrenzung der Konturen an sich unentbehrlich sind, den Nachweis sonst noch vorhandener Strukturen unmöglich machen. So war es mir auch nicht möglich, zu entscheiden, ob den vorliegenden Trichocysten ein Trichocysten Korn, wie es KLEIN sehr verbreitet nachgewiesen hat, zukommt. Inmitten der Granula kann man unmöglich entscheiden, ob eines davon vielleicht das Trichocysten Korn darstellt. Färbt man, dann färben sich die ganzen Granula mit, so daß man auf diesem Wege auch nicht weiterkommt.

Da ich nicht hoffte, weitere Strukturen an den ausgeschleuderten Protrichocysten zur Beobachtung bringen zu können, versuchte ich die Ruhestadien zu isolieren. Schon im Hellfeld sieht man unter der Pellicula der lebenden Tiere eine Stäbchenschicht angedeutet, von der ich vermutete, daß es die ruhenden Protrichocysten sind. H. N. MAIER beobachtete hier auch eine Lage spindelförmiger Körper, die er als die Trichocysten von *Prorodon* ansah. Zunächst bereitete die



Fig. 1. *Prorodon* *teres*. Ausgeschleuderte Protrichocyste, deren Umrisse durch aufgelagerte Granula sichtbar geworden sind. Vergr. 1250.

Isolierung, die für eine sichere Dunkelfeldbeobachtung unerläßlich ist, große Schwierigkeiten. Magnesiumsulfat und Ferrocyankaliumlösungen erwiesen sich als ungeeignet. Nach einigen anderen Versuchen glückte es mir aber mit 10proz. Essigsäure, in der ich die Tiere zerdrückte, isolierte Protrichocysten in großer Zahl im Ruhezustand zu erhalten. Diese ähneln den ruhenden Trichocysten von *Paramecium* dadurch, daß sich auch an ihnen ein ovaler Körper unterscheiden läßt, der in einen Fortsatz ausläuft. Allerdings ist der Fortsatz dieser Protrichocysten nicht so ausgeprägt, wie bei *Paramecium*. Der Innenraum des Körpers erscheint optisch leer (Fig. 2).

Der Nachweis, daß diese Gebilde tatsächlich die ruhenden Protrichocysten darstellen, glückte durch Anwendung einer konzentrierten Lithiumchloridlösung, in der ich die Tiere zerdrückte. Ich versuchte es mit Lithiumchloridlösung, weil ich wußte, daß die bedingt die Explosion hemmende Wirkung des sonst verwandten Ferrocyankaliums im wesentlichen dem Kaliumion zuzuschreiben ist und Lithium die kolloidfällenden Eigenschaften des Kaliums in verstärktem Maße zeigt. Es war möglich, durch Zerquetschen von *Prorodon* in der gesättigten Lösung dieses Salzes ruhende Protrichocysten zu isolieren, die dann unter der Einwirkung der Erwärmung bei der Beobachtung explodierten und typische Protrichocysten lieferten. Die Explosion erfolgt auf die einfachste Weise, d. h. durch Volumenvergrößerung der ruhenden Trichocyste. Allerdings handelt es sich auch diesmal nicht um eine allseitig gleichmäßige Quellung, denn wie ein Vergleich der Fig. 1 und 2 zeigt, deutet die ruhende Protrichocyste in keiner Weise die Torpedoform der ausgeschleuderten an. Wie nun aber diese Gestaltveränderung während der Explosion erfolgt, vermag ich nicht zu sagen, besitze auch keinerlei Anhaltspunkte für irgendwelche Vermutungen.



Fig. 2. *Prorodon teres*. Ruhende Protrichocyste in verdünnter Essigsäure isoliert. Vergr. 2500.

Das Dunkelfeldbild der Trichocysten von *Prorodon teres*, *Prorodon margaritifera* und *Prorodon edentatus*.

Bei allen von mir untersuchten *Prorodon*-Arten habe ich nie Schwierigkeiten gehabt, normal aussehende, ausgeschleuderte Trichocysten zu erhalten. In allen Fällen genügt es — gelegentlich länger, gelegentlich kürzer — die Tiere durch den Lichtkegel des Dunkelfeldkondensators zu reizen, um eine ausreichende Zahl ausgeschleuderter

Trichocysten zu erhalten. Das beste Aussehen zeigten vor allem die Trichocysten, die von dem umherschwimmenden Ciliaten ausgestoßen wurden, und die demgemäß auf dem Wege zu finden waren, den das Tier bei seiner Flucht vor der Erhitzung durch den Dunkelfeldkondensator zurückgelegt hatte.

Die Trichocysten aller von mir untersuchten *Prorodon*-Arten gehörten im wesentlichen zwei verschiedenen Typen an, von denen der eine Typus durch die Trichocysten von *Pr. teres* dargestellt wird, während *Pr. margaritifera* und *Pr. edentatus* Trichocysten des anderen Typus besitzen. Beide Typen unterscheiden sich im Dunkelfeld sowohl im ruhenden wie vor allem im ausgeschleuderten Zustande.

Im Dunkelfeld läßt die normal ausgeschleuderte Trichocyste von *Pr. teres* auf den ersten Blick drei Teile unterscheiden (Fig. 3 b). Am meisten fällt davon der Abschnitt in die Augen, den ich als Kapsel bezeichne (α) weil er erstens den breitesten Teil der ausgeschleuderten Trichocyste darstellt und zweitens weil die an sich sehr dünnen, seitlichen Begrenzungslinien dieses Abschnittes intensiv bläulich aufleuchten. Den vorderen und hinteren Abschluß der Kapsel bilden zwei hell-weiß aufleuchtende Punkte, die ich als vorderes und hinteres Kapselgranulum bezeichne. Die Kapsel besitzt als Ganzes betrachtet die Gestalt eines Stäbchens von etwa $0,6 \mu$ Breite und 13μ Länge. Im Dunkelfeld sind nur die Konturen der Kapsel zu erkennen. Ein Innenraum ist deutlich erkennbar, aber optisch vollkommen leer. Normalerweise lassen sich im Innenraum der Kapsel keinerlei Strukturen nachweisen.

Das bläuliche Licht, in dem die Seitenwänden der Kapsel — nicht nur bei *Prorodon*, sondern bei allen Trichocysten dieser Bauart — erscheinen, ist selbstverständlich keine Eigenfarbe, denn es handelt sich hier um Strukturen unterhalb der Wellenlänge des gewöhnlichen Lichtes. Es bedeutet vielmehr, daß wir es mit Strukturen an der Grenze der Sichtbarkeit zu tun

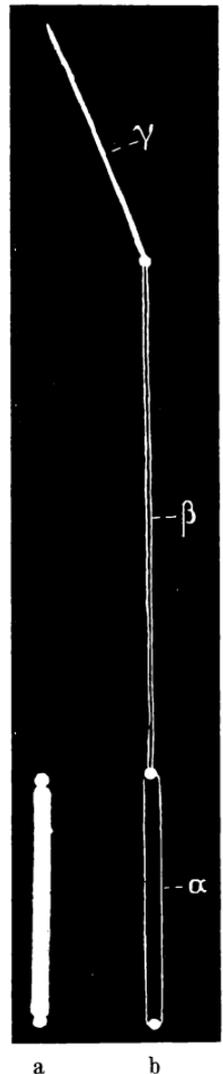


Fig. 3. *Prorodon teres*. a Ruhende Trichocyste; b ausgeschleuderte Trichocyste, α = Kapsel, β = Trichocystenfaden, γ = Fadenendstück.

haben, bei denen nur noch die kurzwelligen Strahlen des Spektrums in das Mikroskopobjektiv gelangen können, während die langwelligen Strahlen so weit abgelenkt werden, daß sie sich nicht mehr an der Erzeugung des mikroskopischen Bildes beteiligen können. Mit dieser Auffassung stimmt die Beobachtung überein, daß das bläuliche Licht verschwindet, wenn man die Trichocysten in ein stärker lichtbrechendes Medium — ich benutzte Glycerin — einbettet.

An das vordere Ende der Kapsel setzt der Faden an, der im vorliegenden Falle wesentlich dünner ist als die Kapsel. Auch durch seine weiß-gelbliche Farbe hebt sich dieser Abschnitt zweifelsfrei von der Kapsel ab. Ich möchte aus Gründen, die ich weiter unten erläutere, nur den direkt an die Kapsel ansetzenden Teil (in der Fig. 3 b mit β bezeichnet) als Trichocystenfaden bezeichnen, während ich den letzten Teil (γ) Fadenendstück nenne.

Der an das vordere Granulum des Kapselabschnittes unvermittelt ansetzende Trichocystenfaden (β) ist in der Regel so dünn, daß es schwer zu entscheiden ist, ob zwei durch einen dunklen Zwischenraum getrennte Konturen ihn begrenzen, oder ob er als Ganzes aufleuchtet. Geeignete Fälle lassen aber recht deutlich erkennen, daß wir tatsächlich einen optisch leeren Gang im Innern des Trichocystenfadens annehmen müssen. Sehr regelmäßig wird dieser dunkle Gang sichtbar, wenn wir die Trichocysten färben.

Das Fadenendstück¹⁾ (γ) bildet den Beschluß des Fadens. Die Grenze gegen den Trichocystenfaden ist meist durch ein kleines Granulum deutlicher gemacht. Im übrigen hebt sich dieser Teil vom Trichocystenfaden dadurch ab, daß er stärker im Dunkelfeld aufleuchtet, auch findet sich bei *Prorodon* in diesem Abschnitt niemals die Andeutung eines optisch leeren Innenganges.

Abgesehen von den eben beschriebenen optischen Unterschieden zwischen den drei Unterteilen der ausgeschleuderten Trichocysten, haben wir noch einen anderen Hinweis dafür, daß wir es mit scharf gesonderten Abschnitten zu tun haben. Häufig sind nämlich — vielleicht durch die beschränkten Raumverhältnisse zwischen Objektträger und Deckglas bedingt — die Trichocysten geknickt und dann finden wir, von seltenen Ausnahmen abgesehen, daß die Knickstellen

¹⁾ Ich hatte (1930 b) den am Ende des Trichocystenfadens gelegenen Abschnitt allgemein als Endfaden bezeichnet. Inzwischen habe ich erkannt, daß wir zwei verschiedene Bildungen an dieser Stelle unterscheiden müssen und möchte die Bezeichnung „Endfaden“ für das an gleicher Stelle gelegene Fadenstück bei der Trichocyste von *Loxophyllum meleagris* vorbehalten. Bei der Besprechung der Trichocysten dieser Art werde ich die nähere Begründung geben.

zusammenfallen mit den Grenzen für die drei unterschiedenen Teile. Innerhalb dieser Teile finden sich fast nie Knickungen.

Übrigens lassen sich auch im Hellfeld besonders an gefärbten Präparaten die drei Abschnitte dieser Trichocysten angedeutet erkennen. Allerdings ist die normal ausgeschleuderte Trichocyste von so minimalem Lichtbrechungsvermögen, daß sie sich kaum vom Untergrund abhebt und selbst, wenn man auf Grund des Dunkelfeldbildes weiß, daß dort eine Trichocyste liegt, so ist sie nur mit größter Mühe zu sehen.

Die Färbung der vorliegenden Trichocysten mit basischen oder sauren Farbstoffen bietet keine Vorteile für die Dunkelfeldbeobachtung. Alle im ungefärbten Zustande sichtbaren Strukturen färben sich mit diesen Farbstoffen gleichmäßig, ohne daß neue Einzelheiten erkennbar werden. Der Trichocystenfaden erscheint in den gefärbten Präparaten etwas breiter und deutlicher, so daß, wie schon oben erwähnt, auch der dunkle Innengang besser erkennbar wird.

Was die Länge der verschiedenen Abschnitte der explodierten *Prorodon*-Trichocysten anbetrifft, so bestehen hier feste Beziehungen. Nimmt man die Länge der Kapsel als Grundlage, so ist der Trichocystenfaden gleich der doppelten Kapsellänge — in manchen Fällen auch einige μ länger — das Fadenendstück entspricht in seiner Länge etwa der einfachen Kapsellänge. Die absoluten Maße der einzelnen Abschnitte sind, wie hieraus hervorgeht, abhängig von der Länge der Kapsel. Die Länge der Kapsel entspricht wiederum den Maßen der ruhenden Trichocysten. Die Länge der ruhenden Trichocysten ist für die verschiedenen Arten recht verschieden. Im Durchschnitt möchte ich für die um *Prorodon teres* zu gruppierenden Arten 13 μ als Kapsellänge angeben. Man trifft aber Populationen — also wohl verschiedene Arten — deren Trichocysten konstant länger oder kürzer sind. Bei anderen *Prorodon*-Arten wiederum ist die Länge aller Trichocysten eines Tieres nicht gleichmäßig, wie in dem hier beschriebenen Fall, sondern schwankt in sehr weiten Grenzen. Bei einheitlichen *Prorodon*-Populationen mit konstanter Trichocystenlänge schwanken die Maße für die ruhenden Trichocysten nur mit etwa 2—3 μ um einen Mittelwert. Das gilt sowohl für die Trichocysten eines Individuums, wie auch von verschiedenen Individuen, wobei auch die unterschiedliche Größe der Individuen höchstens von geringem Einfluß ist. Ich habe jedenfalls einen solchen Unterschied nie mit Sicherheit nachweisen können. Für einen sicheren Entscheid dieser Frage wäre die statistische Verarbeitung eines größeren Zahlenmateriales erforderlich.

Als Vorlagen für die Abbildungen der vorliegenden Arbeiten haben mir Formen gedient, deren Kapsellänge etwa $13\ \mu$ betrug, die Länge des Trichocystenfadens war entsprechend $26\text{--}28\ \mu$, die Länge des Fadenendstückes wieder etwa $13\ \mu$. Die gesamte Länge einer explodierten Trichocyste dieser Art beträgt also etwa $52\ \mu$. Da die Kapsellänge der Länge der ruhenden Trichocyste entspricht, bedingt die Explosion eine Verlängerung der ruhenden Trichocyste auf den vierfachen Wert.

Die ruhenden Trichocysten von *Pr. teres* (Fig. 3a) selbst, die wir am sichersten im Magnesiumsulfatpräparat beobachten können, läßt im vollkommen normalen Zustand kaum irgendwelche Einzelheiten erkennen. Sie stellt im Dunkelfeld ein in seiner ganzen Ausdehnung intensiv aufleuchtendes Stäbchen dar, das als einzige Differenzierung an den beiden Enden die Granula erkennen läßt, die uns auch an der Kapsel der ausgeschleuderten Trichocysten auffielen. Alle Ruhestadien der Trichocysten von *Pr. teres*, die irgendwelche anderen Differenzierungen erkennen lassen, müssen als pathologische Explosionsstadien aufgefaßt werden. Das intensive Aufleuchten der ruhenden Trichocysten im Dunkelfeld beruht auf dem sehr viel stärkeren Lichtbrechungsvermögen derselben. Diese stärkere Lichtbrechung macht die nicht explodierten Trichocysten auch im Hellfeld gut sichtbar. Hand in Hand mit der Explosion geht die starke Lichtbrechung der Ruhestadien verloren, eine Erscheinung, die schon PÉNARD bei den Trichocysten von *Legendrea* beobachtete. Länge und Breite der ruhenden Trichocyste entsprechen, soweit sich das erkennen läßt, vollkommen denen der Kapsel der ausgeschleuderten Trichocyste. Ganz genau vergleichen lassen sich auf diese Weise beide Maße nicht miteinander, da naturgemäß die Länge der Trichocysten ein wenig um einen Mittelwert — auch bei Formen mit konstanter Trichocystengröße — schwankt. Die Frage, ob nach der Explosion eine Volumenveränderung der Kapsel stattfindet, stößt schon bei den Nesselkapseln der Coelenteraten auf Schwierigkeiten, so daß bei den hier vorliegenden geringen Dimensionen eine endgültige Entscheidung noch nicht zu erwarten ist. Im Prinzip steht aber die Übereinstimmung zwischen Größe und Gestalt der ruhenden Trichocyste und der Kapsel der explodierten Trichocyste fest.

Es wird vielleicht die Frage gestellt, was mich berechtigt, die oben beschriebene relativ komplizierte, ausgeschleuderte Trichocyste als solche zu bezeichnen und diese in Beziehung zu setzen zu den leuchtenden Stäbchen, die ich als ihre Ruhestadien bezeichne. Doch kann kein Zweifel darüber bestehen, denn ich habe in ungezählten

Fällen direkt beobachten können, wie solche von dem umherschwimmenden unversehrten Tier ausgeschleudert wurden. Diese Tatsache wäre an sich wohl schon zwingend, sie als Trichocysten zu bezeichnen. Eine Verwechslung mit abgeworfenen Cilien, die im Hellfeld vielleicht denkbar wäre, kommt im Dunkelfeld nicht in Frage, da die in den Präparaten natürlich immer wieder zu beobachtenden Cilien ein ganz anderes Aussehen zeigen, vor allem sehr viel stärker lichtbrechend sind und ihnen ein der Kapsel entsprechender Abschnitt fehlt.

Die Beziehung der ausgeschleuderten Trichocysten zu ihren Ruhestadien läßt sich dadurch mit absoluter Sicherheit belegen, daß es möglich ist, — gelegentlich in Präparaten von in Wasser zerquetschten Tieren, sonst mit größter Sicherheit bei Anwendung von Ferrocyankali — die Explosion d. h. die Verlängerung des Stäbchens direkt zu beobachten, die in günstigen Fällen sogar bis zur Ausbildung des normalen Bildes führt.

Daß das Aussehen der oben beschriebenen, ruhenden Trichocysten kein Kunstprodukt darstellt, das durch die Isolierung entstanden ist, davon kann man sich leicht durch Beobachtung an stark gequetschten, lebenden kleinen Individuen überzeugen, in denen — auch mit dem Dunkelfeld — die ruhenden Trichocysten leicht als leuchtende Stäbchen nachzuweisen sind.

Die Trichocysten von *Pr. margaritifera* (Fig. 4) unterscheiden sich sowohl im explodierten, wie auch im ruhenden Zustande wesentlich von den Trichocysten von *Pr. teres*. Zwar können wir auch bei *Pr. margaritifera* an der ausgeschleuderten Trichocyste ohne weiteres die Kapsel mit ihren bläulich aufleuchtenden Seitenbegrenzungen, den beiden hellleuchtenden Granulis an den Enden und den ausgetretenen Trichocystenfaden unterscheiden; aber letzterer zerfällt nicht in zwei verschiedene Abschnitte, wie bei der oben geschilderten *Pr. teres*-Trichocyste. Es fehlt hier offensichtlich das Fadenendstück. Wie der häufig sichtbare, dunkle Innengang zeigt, entspricht der hier ausgetretene Trichocystenfaden dem gleich benannten Teile der Trichocysten von *Pr. teres*. Für die Identität dieser

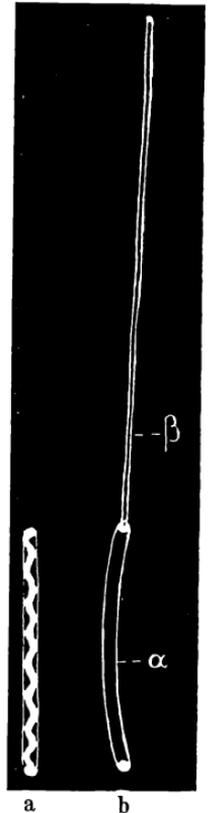


Fig. 4. *Prorodon margaritifera*.
a Ruhende Trichocyste; b ausgeschleuderte Trichocyste, α = Kapsel, β = Trichocystenfaden. Vergr. 2500.

beiden Abschnitte spricht außerdem, daß beide Trichocystenfäden gleich der doppelten Kapsellänge sind, abgesehen davon, daß es sich in beiden Fällen um den Teil handelt, der direkt an die Kapsel ansetzt. Die Trichocystenkapsel ist bei dieser Art, ebenso wie die ruhende Trichocyste, häufig leicht gekrümmt, wie es auch in Fig. 4 b dargestellt ist. Die Länge der Trichocystenkapsel und dementsprechend auch die der ruhenden Trichocyste beträgt bei *Pr. margaritifera* 11—12 μ , die Länge des ausgeschleuderten Trichocystenfadens folglich etwa 23 μ .

Die ruhende Trichocyste von *Pr. margaritifera* ist dadurch von besonderem Interesse, weil sie im Innern nicht strukturlos ist, sondern dort sehr deutlich einen gewellten Faden erkennen läßt (Fig. 4a). Die gesamte Gestalt der ruhenden Trichocyste ist auch hier wieder stäbchenförmig, ebenso sind die Granula an den beiden Trichocystenenden deutlich zu unterscheiden.

Die Trichocysten von *Pr. edentatus* entsprechen — abgesehen von den Massen — vollkommen den Trichocysten von *Pr. margaritifera* (Fig. 6 S. 296). Bei der ausgeschleuderten Trichocyste können wir die typisch aussehende Kapsel und einen Trichocystenfaden von doppelter Kapsellänge unterscheiden. In der ruhenden Trichocyste ist — wie anscheinend ziemlich allgemein bei den *Prorodon*-Trichocysten ohne Fadenendstück — der gewellte Faden zu erkennen. Die Länge der Trichocysten dieser Art schwankt — auch innerhalb des gleichen Individuums — beträchtlich. Die Länge der Mehrzahl der ruhenden Trichocysten liegt zwischen 7 und 10 μ . Es kommen vereinzelt aber auch längere und kürzere Trichocysten vor.

Indizienbeweise für die Nesselkapselnatur der Trichocysten der untersuchten *Prorodon*-Arten.

Daß wir es bei den *Prorodon*-Trichocysten und den prinzipiell gleichen Trichocysten der meisten gymnostomen Ciliaten mit Gebilden zu tun haben, die in sehr vielen Punkten an die Nesselkapseln der Coelenteraten erinnern, wurde mir schon zu Beginn meiner Untersuchungen klar (1931b). Ich möchte die Punkte, die für die Nesselkapselnatur der vorliegenden Trichocysten sprechen, noch kurz einmal durch einige Beobachtungen erweitert zusammenstellen, um hierdurch die Methode, die ich für die im nächsten Abschnitt gegebene genauere Analyse des Explosionsvorganges und Baues der *Prorodon*-Trichocysten benutzt habe, zu begründen.

Wir können im Augenblick noch nicht die Nesselkapselnatur der Trichocysten in dem Sinne als bewiesen ansehen, daß wir inner-

halb der ruhenden Trichocyste die Lage des Fadens in seiner ganzen Ausdehnung nachweisen, oder daß wir den Umstülpungsprozeß des Fadens bei der Ausschleuderung direkt sehen. Wir können vielmehr mit dem Dunkelfeld immer nur einzelne grobe Einzelheiten nachweisen, die wir dann zu einem Bilde kombinieren müssen, das möglichst widerspruchsfrei alle beobachteten Tatsachen umfaßt. Im vorliegenden Fall ist ganz ohne Zweifel die Nesselkapsel — mit geringer Modifikation — das Bild, in das sich alle beobachteten Tatsachen so zwanglos einfügen lassen, daß wir an der prinzipiellen Übereinstimmung zwischen Nesselkapsel und Trichocyste nicht mehr zweifeln dürfen, ungeachtet der Tatsache, daß wir unsere Ansicht nur auf Indizienbeweise stützen können.

Der erste Punkt, der auf eine Ähnlichkeit zwischen Nesselkapseln und Trichocysten hinweist, ist der Umstand, daß aus der als Kapsel in ihrer Gestalt erhalten bleibenden, ruhenden Trichocyste der Trichocystenfaden ausgeschleudert wird, ähnlich wie der Nesselfaden aus der Nesselkapsel. Diese Tatsache ist unumstößlich, da ja z. B. in Ferrocyankalilösung der Explosionsvorgang direkt beobachtet werden kann, und dieser sich stets so abspielt, daß aus der in ihrer Gestalt erhalten bleibenden, ruhenden Trichocyste am vorderen Ende der Faden austritt. Auch unvollständige Explosionsstadien, die man beispielsweise bei Einwirkung von Salzlösungen erhält, lassen in jedem Stadium der Fadenausschleuderung mit voller Sicherheit Lage und Ausdehnung der Trichocystenkapsel erkennen.

Nun bestünde natürlich die Möglichkeit, daß wir es bei unseren Trichocysten mit Stäbchen zu tun haben, die mit einer stark quellbaren Substanz gefüllt sind, die bei der Explosion aus der am Vorderende der Trichocyste befindlichen Öffnung in Gestalt des feinen Fadens ausgepreßt wird. Dieser Anschauung würde die Tatsache, daß z. B. bei *Pr. teres*, wie auch bei vielen anderen Trichocysten, der Faden verschiedene Abschnitte erkennen läßt, einige Schwierigkeiten bereiten. Auch die konstante Länge des Trichocystenfadens und seine geradzahlige Abhängigkeit von der Länge der Kapsel ist nicht leicht mit einer solchen Anschauung zu vereinbaren, ohne sie allerdings von vornherein unmöglich zu machen. Sehr viel schwerwiegender gegen diese Ansicht spricht der in der ruhenden Trichocyste von *Pr. margaritifera* gefundene, gewellte Faden, der in einem mit Quellschubstanz gefüllten Stäbchen schwerlich einen Sinn haben kann, sich im anderen Sinne aber sehr schön als der in der Trichocystenkapsel liegende, eingestülpte Trichocystenfaden deuten läßt. Normalerweise läßt nun allerdings der ausgeschleuderte Trichocysten-

faden nichts mehr von einer solchen Wellung erkennen, ist vielmehr vollkommen gerade gestreckt. Gelegentlich fand ich jedoch nach der Färbung mit Methylenblau eine ganz schwache Schlingelung des ausgeschleuderten Fadens angedeutet, die aber in einem Falle, in dem ich *Pr. margaritifer* mit Methylgrünessigsäure gefärbt hatte, bei zahlreichen Trichocysten sehr deutlich war. Ein geschlängelter Faden läßt sich zwar in den ruhenden Trichocysten von *Pr. margaritifer* und *Pr. edentatus* nachweisen, nicht aber bei *Pr. teres*. Das beweist natürlich nicht, daß wir es hier mit grundsätzlich anderen Verhältnissen zu tun haben. Dagegen spricht auch die große Ähnlichkeit der Trichocysten in anderen Punkten. Und in der Tat läßt sich auch in den Trichocysten von *Pr. teres* und zwar in offensichtlich nicht mehr ganz normalen Stadien ein gewellter Faden nachweisen. In sehr vielen Fällen beschränkt sich dieser auf das hintere Ende der Trichocysten-kapsel, wie die Fig. 5 zeigt, die ein unvollständiges Explosionsstadium darstellt. In manchen Fällen sieht man aber auch den gewellten Faden durch die ganze Kapsel hindurchziehen, wobei allerdings die Wellung des Fadens nie so ganz gleichmäßig ist wie bei *Pr. margaritifer*.



Fig. 5. *Prorodon teres*. Pathologisches Explosionsstadium, bei dem am Hinterende der gewellte Faden sichtbar geworden ist.
Vergr. 2500.

Trotz des Nachweises des geschlängelten Fadens im Innern der ruhenden Trichocysten wäre letzten Endes vielleicht noch irgendeine andersartige Deutung des Explosionsvorganges möglich. So war es von einer gewissen Bedeutung, daß ich bei Trichocysten anderer Ciliaten nachweisen konnte, daß der Trichocystenfaden hohl ist, und zwar durch die Beobachtung, daß sich Teilchen innerhalb des Fadens bewegen können. Bei *Prorodon* habe ich auf diesem Wege keinen direkten Beweis für eine Verschiebung von Teilchen im Innern des Trichocystenfadens bringen können, nur läßt sich an pathologischen Explosionsstadien (Abb. 10) zeigen, daß das Fadenendstück im Trichocystenfaden an seinen Platz am Vorderende der ausgeschleuderten Trichocyste gleitet. Dieses hat natürlich zur Voraussetzung, daß der Trichocystenfaden hohl ist. Es dürfte aber sehr schwer sein, sich vorzustellen, daß eine in der ruhenden Trichocyste vorhandene Quellsubstanz im Augenblick der Auspressung zu einem hohlen Rohr geformt wird. Noch schwieriger als die Vorstellung solch eines komplizierten Mechanismus dürfte sein Nachweis sein. Es sind also

eine Reihe von Punkten, die dafür sprechen, daß der Faden der *Prorodon*-Trichocysten hohl ist und hiermit ist eigentlich der Beweis für die Nesselkapselnatur der vorliegenden Trichocysten schon erbracht, denn wenn wir uns vorstellen wollen, wie ein innerhalb der Kapsel vorgebildeter, hohler Faden nach außen kommen soll, so kann das auf keine andere Weise geschehen, als durch einen Umstülpungsprozeß.

Immerhin findet man in der Literatur verschiedentlich die Angabe (CHATTON, 1914; MARTIN, 1914), daß bei manchen Nesselkapseln die Explosion nicht durch Umkrepelung erfolgt, ohne daß ich allerdings verstanden habe, wie im einzelnen in diesen Fällen der Faden ausgeschleudert werden soll. Ich möchte den Austritt eines in einer Nesselkapsel vorgebildeten, hohlen Fadens auf einem anderen Wege als durch Umstülpung für schlechterdings unmöglich halten. Um aber allen möglichen Einwendungen entgegen zu können, hielt ich es für wünschenswert, genauere Angaben über den Explosionsvorgang der nesselkapselähnlichen Trichocysten geben zu können.

Versuch einer genaueren Analyse des Explosionsvorganges der *Prorodon*-Trichocysten.

a) Explosion der Trichocysten von *Prorodon edentatus*.

An die Möglichkeit der subjektiven Beobachtung die Einzelheiten des Explosionsvorganges zugänglich zu machen, war, wie aus den bisherigen Ausführungen wohl hervorgeht, nicht zu denken. Ich mußte also versuchen, auf indirektem Wege durch Vergleich und Kombination pathologischer Explosionsbilder weiterzukommen.

Bei den nesselkapselähnlichen Trichocysten erhält man sehr regelmäßig, auch ohne Anwendung von Salzlösungen, pathologische Explosionsstadien, wenn man einfach durch Zerdrücken der Tiere die Trichocysten zur Explosion bringt. Allerdings ist die Neigung der Individuen der einzelnen Populationen zur Bildung pathologischer Explosionsstadien sehr verschieden, und manche Aufgüsse liefern Tiere, die sich gar nicht für solche Untersuchungen eignen, weil entweder die Trichocysten nur ganz unvollkommen explodieren oder fast normal explodierte Trichocysten liefern, nicht aber die dazwischenliegenden Stadien, die allein für unsere Zwecke brauchbar sind. Zunächst habe ich meine Aufmerksamkeit den Trichocysten von *Pr. teres* zugewandt, was ich aber sehr bald als ungeschickt erkannte, weil hier die Anwesenheit des Fadenendstückes die Explosionsstadien so stark kompliziert, daß klare Bilder relativ selten

sind. So kam ich dann zu der Überzeugung, daß, wenn überhaupt eine genauere Analyse der Explosion der *Prorodon*-Trichocysten möglich war, am ehesten die Untersuchung der Trichocysten von dem bei *Pr. margaritifera* gefundenen Typ irgendwelche Aussicht bot. *Pr. margaritifera* ist aber eine sehr sporadisch und regelmäßig nur in vereinzelt Exemplaren auftretende Form. So muß ich es als einen glücklichen Zufall ansehen, daß eines Tages in einer Reihe von Warmwasseraquarien des Institutes eine kleine *Prorodon*-Art auftrat, die ich, wie gesagt, mit *Pr. edentatus* identifizierte und deren Trichocysten nicht das störende Fadenendstück besaßen (Fig. 6). Das mir vorliegende Material erwies sich außerdem auch noch dadurch sehr günstig für meine Zwecke, daß es weitgehend zur Bildung von abnormen Explosionsstadien neigte.



Fig. 6. *Prorodon edentatus*. Normale ausgeschleuderte Trichocyste.
Vergr. 2500.

Was ich als pathologische Explosionsbilder bezeichne, zeigen vielleicht am klarsten die Zeichnungen der Fig. 7. Zwei Kriterien unterscheiden die pathologisch explodierte Trichocyste von der normalen. Erstens ist der ausgeschleuderte Trichocystenfaden kürzer als normal — im vorliegenden Falle also kürzer als die doppelte Kapsellänge —, und zweitens leuchtet ein größerer oder geringerer Teil der Trichocyste stärker im Dunkelfeld auf, als der entsprechende Teil bei der vollkommen ausgeschleuderten Trichocyste. Im allgemeinen treffen beide Kriterien gleichzeitig auf die pathologischen Explosionsbilder zu.

Betrachten wir nun die in Fig. 7 dargestellten Stadien, die eine Auswahl charakteristischer Typen geben. Fig. 7 f stellt ein Stadium dar, dessen Trichocystenfaden nur sehr kurz aus der Kapsel ausgetreten ist. Wie man sieht, lassen sich hieran keine Einzelheiten erkennen. Sowohl Kapsel als auch Faden leuchten im Dunkelfeld gleich intensiv auf. Die Grenze zwischen den beiden Abschnitten wird nur dadurch deutlich, daß der Faden schmäler ist als die Kapsel. Auch die deutlich nachweisbaren Granula am Vorder- und Hinterende der Kapsel lassen diesen Abschnitt unzweifelhaft nachweisen. Bei der als folgendes Stadium gezeichneten Trichocyste (Fig. 7 e) ist der Faden ein gutes Stück weiter ausgetreten, und nun sieht man, wie am Hinterende des Kapselabschnittes ein kleiner, dunkler Raum sich bildet, der um so größer wird, je länger der Faden wird. Das zeigt die Fig. 7 d leider noch nicht so ganz deut-

lich. Es ist hier nämlich der Faden, wenn man ihn prozentual zur Kapsellänge berechnet, noch nicht viel weiter ausgetreten als in Fig. 7e, wohl aber hat sich der dunkle Raum am Hinterende der Kapsel vergrößert. Bei der Trichocyste Fig. 7d scheinen schwerere Störungen vorzuliegen, wie die außergewöhnlich dick erscheinende Kapselwandung zeigt, die auch noch angedeutet die Lage des gewellten Fadens in der ruhenden Trichocyste — nunmehr als dunklen Gang — erkennen läßt.

Sehr schön zeigt dagegen die Fig. 7c, wie mit zunehmender Länge des ausgetretenen Trichocystenfadens fast der ganze Innen-

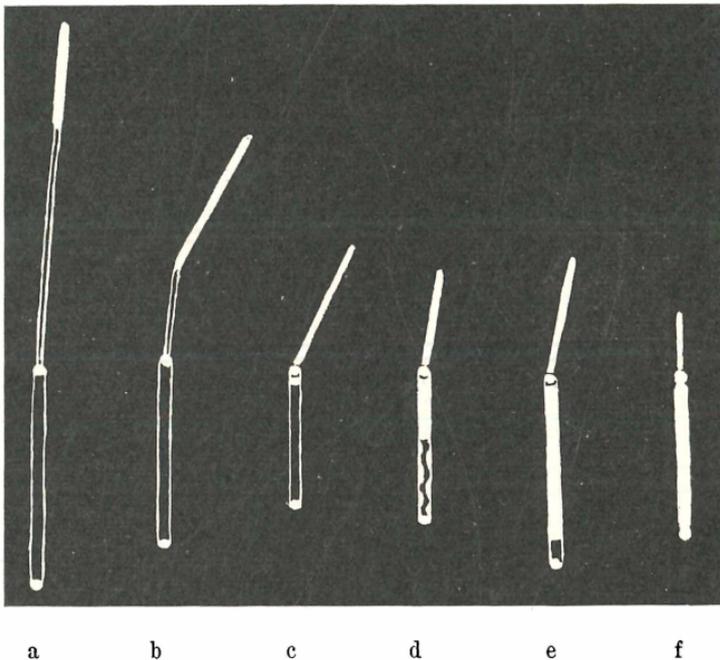


Fig. 7. *Prorodon edentatus*. Verschiedene pathologische Explosionsstadien. Vergr. 2500.

raum der Kapsel von dem — in den vorhergehenden Stadien relativ kleinen — dunklen Hof eingenommen wird. Nur noch ein ganz kleines Stückchen am Vorderende der Kapsel scheint mit der leuchtenden Substanz erfüllt. Im nächsten Stadium (Fig. 7b) hat die Kapsel in ihrer ganzen Ausdehnung ihr normales Aussehen gewonnen, und nur der merklich verkürzte Faden und das intensiv aufleuchtende Fadenende beweisen, daß wir es nicht mit einem normalen Bild zu tun haben. In Fig. 7a hat der Trichocystenfaden schon annähernd seine normale Länge erreicht. Sein leuchtendes Endteil beschränkt sich nur noch auf ein kurzes Stückchen.

Es fragt sich nun, was es bedeutet, wenn in allen diesen Bildern mit unvollständig ausgeschleudertem Faden ein Teil am Vorderende der Trichocyste sich durch seine stärkere Lichtbeugung abhebt, und zwar ein um so geringerer Teil, je weiter der Faden ausgetreten ist. Hier lag es natürlich sehr nahe, den hell aufleuchtenden Spitzenteil des Trichocystenfadens als das nicht ausgestülpte Ende des Fadens anzusehen. In den Fällen, wo sich der leuchtende Abschnitt auf den Faden beschränkt, erscheint dieses Verfahren verständlich. Befremdlich ist dagegen im ersten Augenblick, daß ich auch die den Kapselinnenraum einnehmende leuchtende Zone als einen Teil des nicht ausgestülpten Fadens ansehe. Ich glaube aber, daß die weiter unten gegebenen Daten uns sehr wohl zu dieser Auffassung berechtigten.

Wenn ich in den folgenden Berechnungen die stärker aufleuchtenden Zonen am Ende der pathologischen Explosionsstadien als nicht ausgestülpte Fadenteile betrachte, so bedeutet das nicht, daß die in dem nicht ausgestülpten Teil doppelt vorhandene Fadenwandung das Mehr an Licht, das wir wahrnehmen, abbeugt. Für eine solche Deutung erscheint mir die Intensität des abgebeugten Lichtes viel zu stark. Ich möchte eher annehmen, daß irgendwelche an dem Ausstülpungsprozeß beteiligten Substanzen in oder auf dem Faden, die nach der Explosion unsichtbar werden, die intensive Lichtbeugung der nicht ausgestülpten Teile bedingen und sie dadurch für uns besonders deutlich machen. Diese im übrigen vollkommen hypothetischen Substanzen sind aber für unsere spezielle Fragestellung nach der Nesselkapselnatur der vorliegenden Trichocyste als solche vollkommen belanglos.

Für uns ist im Augenblick nur die Frage von Interesse, ob mit einiger Wahrscheinlichkeit der durch sein Aufleuchten hervorgehobene Teil sich als das nicht ausgestülpte Fadenende deuten läßt.

Versuchen wir in Anlehnung an den bekannten Fall der Ausstülpung des Nesselfadens aus der Nesselkapsel der Coelenteraten uns den gleichen Vorgang bei der vorliegenden Trichocyste vorzustellen, so kommen wir zu einem Bild, wie ich es in der Fig. 8 a und b dargestellt habe. Fig. 8 a stellt ein Stadium mit relativ weit ausgestülptem Faden dar, in Fig. 8 b handelt es sich um ein entsprechendes früheres Stadium. In beiden Figuren stellt A B die Trichocysten-kapsel, A D das aus der Kapsel ausgetretene Fadenstück dar. Der fehlende Teil des Fadens C D ist gestrichelt gezeichnet. Wie aus der Zeichnung wohl vollkommen klar hervorgeht, wird in beiden Fällen der ausgestülpte Fadenteil A D durch den nicht ausgestülpten

Fadenteil D E zur normalen Fadenlänge A C ergänzt. Jetzt kommt es uns sehr zustatten, daß in dem Augenblick, wo die Länge der Kapsel bekannt ist, wir auch die Länge des zugehörigen Trichocystenfadens kennen, denn dieser ist bei der vorliegenden Trichocyste gleich dem doppelten Wert der Kapsellänge. Hierdurch haben wir bei unseren pathologischen Explosionsbildern sehr leicht die Möglichkeit, festzustellen, ob wirklich das stark aufleuchtende Fadenstück das schon ausgetretene Fadenstück zur normalen Fadenlänge ergänzt.

Bei den Trichocysten, bei denen sich der leuchtende Teil nur auf den Faden beschränkt, ist die Messung selbstverständlich und bedarf keiner Erläuterung. In den Fällen, bei denen noch ein Teil der Kapsel mit leuchtender Substanz gefüllt ist, muß man natürlich von dem Ende des ausgeschleuderten Fadenstückes ab bis zum entgegengesetzten Ende der leuchtenden Zone innerhalb der Kapsel messen und hierzu das Stück vom Ende des ausgetretenen Fadens bis zum vorderen Kapselgranulum addieren.

Ich habe eine Anzahl solcher Messungen durchgeführt und stelle die Resultate, die aus einem Präparat gewonnen wurden, in der Tabelle 1 zusammen.

Die Tabelle enthält in den Spalten a, b und c die beobachteten Maße für Kapsellänge, Fadenlänge und Ausdehnung des leuchtenden Bezirkes. In der Spalte d ist einmal aus den beiden letzteren Stücken, also den Zahlen der Spalte b und c nach der Formel $b + c$ die Fadenlänge berechnet, in der Spalte e ist andererseits die Fadenlänge auf Grund der Kapsellänge berechnet, also der doppelte Wert der Spalte a angegeben. Die Spalte f gibt die Differenz der beiden auf verschiedene Weise berechneten Fadenlängen an. In den Spalten der Tabelle, die errechnete Werte enthalten, habe ich bei der Spaltenüberschrift die Formel gegeben, nach denen die Werte errechnet sind. Die Buchstaben a, b, c, d, e, beziehen sich auf die Zahlenwerte der entsprechenden Reihen der Tabelle.

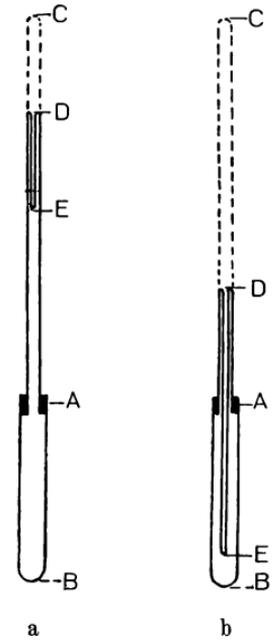


Fig. 8. Schematische Darstellung zweier Stadien der Ausstülpung des Trichocystenfadens. a Späteres; b früheres Stadium. Die Länge des vollkommen ausgeschleuderten Fadens ist gestrichelt gezeichnet. AB = Kapsel, AD = ausgestülpter Fadenteil, DE = noch nicht ausgestülptes Fadenende.

Tabelle 1.

Pr. edentatus-Maße einiger normaler und pathologischer
Trichocysten in μ .

Die Spalten a, b und c enthalten die beobachteten Werte. In den Spalten d, e und f geben die Formeln bei der Überschrift an, aus den Zahlen welcher Spalten und auf welchem Wege die Werte erhalten sind.

Laufende Nummer	Bemerkungen	Dargestellt in Figur	Länge der Kapsel	Beobachtete Fadenlänge	Länge der leuchtenden Zone	Berechnete Fadenlänge (b + c)	Erwartete Fadenlänge (2 × a)	Differenz (e - d)	
									a
1	normale Trichocysten	6	9,4	18,8	—	—	18,8	0	
2			9,7	19,2	—	—	19,4	+ 0,2	
3			9,5	17,6	—	—	19,0	+ 1,4	
4			6,5	13,0	—	—	13,0	0	
5			7,1	14,0	—	—	14,2	+ 0,2	
6	leuchtende Zone beschränkt sich auf den Faden	7a	7,5	12,2	2,7	14,9	15,0	+ 0,1	
7			10,7	16,0	5,1	21,1	21,4	+ 0,3	
8			8,7	11,2	4,7	15,9	17,4	+ 1,5	
9			9,5	12,2	6,8	19,0	19,0	0	
10		7b	9,5	11,5	7,4	18,9	19,0	+ 0,1	
11			8,8	10,1	6,4	16,5	17,6	+ 1,1	
12			8,0	8,1	6,1	14,2	16,0	+ 1,8	
13			6,8	6,8	4,7	11,5	13,6	+ 2,1	
14			8,8	8,8	8,8	17,6	17,6	0	
15			leuchtende Zone reicht bis an die Kapsel	7c	7,0	6,2	7,0	13,2	14,0
16		7d		7,4	4,3	7,8	12,1	14,8	+ 2,7
17		7e		6,7	3,7	6,8	10,5	13,4	+ 2,9
18				9,4	5,4	13,4	18,8	18,8	0
19		nicht näher analysierbar	7f	8,1	2,7	—	—	16,2	—

Zur leichteren Orientierung habe ich die in der Tabelle aufgeführten Trichocysten fortlaufend numeriert. Die Nummern 1—5 stellen normal ausgeschleuderte Trichocysten dar, die ich an den Kopf der Tabelle stelle, um zu zeigen, wie weit wir berechtigt sind, aus der Kapsellänge auf die Länge des Trichocystenfadens zu schließen. Man ersieht, daß bis auf Nummer 3 die Differenz zwischen gefundenem und erwartetem Wert nur sehr gering ist. Es war in diesen Fällen natürlich nicht möglich, die Differenzen aus den Spalten d und e zu bilden, es mußte hier vielmehr der berechnete Wert direkt mit der beobachteten Fadenlänge verglichen werden.

Bis auf die Trichocyste Nummer 3 liegen die beobachteten Differenzen, soweit solche überhaupt vorhanden sind, innerhalb der Fehlergrenze. Welche Faktoren bewirkt haben, daß bei Nummer 3 der Faden zu kurz geblieben ist, kann ich nicht sagen. Die Trichocyste machte einen vollkommen normalen Eindruck. Ich möchte aber bemerken, daß es sich hier um einen sehr vereinzeltten Fall handelt, den ich nur deshalb anführe, um zu zeigen, daß geringe Abweichungen gelegentlich möglich sind.

Die zweite Gruppe von Nummer 6—14 bringt eine Anzahl deutlich pathologischer Trichocysten, bei denen aber der leuchtende Abschnitt sich nur im Bereich des Trichocystenfadens nachweisen läßt. Bei den Nummern 6, 7, 9, 10 und 14 ist die Übereinstimmung zwischen berechnetem und erwartetem Wert erstaunlich gut und liegt innerhalb der Fehlergrenze. Aber auch bei den anderen vier Fällen ist die Differenz zwischen den beiden Werten so gering, daß nicht auch hier die bestehende Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck käme. Die kürzeste Fadlänge, die wir in dieser Gruppe beobachten können, ist, — wie eine einfache Überlegung zeigt, — der Fall, daß der ausgetretene Faden gleich der Kapsellänge ist. Es leuchtet der Faden in seiner Gesamtheit auf, während die Kapsel vollkommen normal ist. Das beste Beispiel ist hierfür die Nummer 14.

Ist die Länge des aus der Kapsel ausgetretenen Fadens kürzer als die Kapsel selbst, so muß nach unserer Überlegung ein Teil des noch nicht ausgestülpten Fadens innerhalb der Kapsel liegen, die also in diesem Falle außer dem Trichocystenfaden mehr oder minder weit von der stärker lichtbrechenden Substanz erfüllt ist. Solche Trichocysten stellen die Nummern 15—17 dar. Auch für diese Fälle trifft unsere Berechnung, wie man sieht, teilweise sehr gut, in den restlichen Fällen noch leidlich zu. Man muß bei allen diesen Zahlen bedenken, daß die Grenzen der einzelnen Teile infolge der Überstrahlung durch die starke Beleuchtung nicht ganz exakt festzulegen sind und hierdurch die Fehlergrenze bei den Messungen relativ groß ist. Zweitens muß man aber auch berücksichtigen, daß es sehr wohl möglich ist, daß sich im Verlaufe des Umstülpungsprozesses die Länge des Trichocystenfadens ändert. Insbesondere muß man bei den zuletzt besprochenen Fällen daran denken, daß hier der Faden noch durch die vielleicht sehr enge, vordere Öffnung der Kapsel hindurchtreten muß. Daß eine solche Längenänderung mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, zeigt der Umstand, daß mit Ausnahme von wenigen alle in Spalte d gegebenen Werte, die die direkt beobachteten Größen des pathologischen Fadens enthalten, zu

klein sind gegenüber dem erwarteten Wert der Spalte e. Es beschränkt sich diese Beobachtung nicht nur auf den vorliegenden Fall, sondern wir werden sie auch weiter unten bei der Analyse der pathologischen Trichocysten von *Prorodon teres* wieder antreffen. Schließlich muß man sich vor Augen halten, daß alle die beobachteten Stadien pathologisch sind, also auch möglicherweise irgendwelche nicht kontrollierbaren Veränderungen gegenüber der Norm zeigen können. Berücksichtigen wir alle diese Fehlerquellen, so erscheint die Übereinstimmung zwischen den beobachteten und berechneten Werten besser, als man sie von vornherein erwarten mochte.

Bei der Betrachtung der Fig. 7 c—e wird man sich vielleicht fragen, ob wir wirklich berechtigt sind, den leuchtenden Teil der Kapsel mit einem Teil des nicht ausgestülpten Fadens zu identifizieren. Man würde erwarten, daß man auch hier den Faden getrennt von der Kapselwandung erkennen kann, wie dies bei dem geschlängelten Faden in der ruhenden Trichocyste dieser selben Spezies der Fall ist. Daß wir in letzterem Falle einen Faden innerhalb der Kapsel tatsächlich erkennen können, verdanken wir einem glücklichen, mir nicht näher bekannten Umstande. Von vornherein ist es unwahrscheinlich, daß wir innerhalb der Trichocysten kapsel irgendwelche größeren Teile isoliert von der Wand wahrnehmen können, denn die Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskopes, d. h. das Vermögen, zwei Strukturen getrennt voneinander abzubilden, liegt bei etwa $0,25 \mu$. Nun ist die Trichocysten kapsel nur etwa $0,6 \mu$ breit. Vergleicht man die Breite des Trichocystenfadens, die uns von den ausgestülpten Stadien her bekannt ist, mit der Breite der Kapsel, so erkennt man, daß der Abstand des in der Kapsel befindlichen Fadens von der Kapselwandung beträchtlich geringer sein muß als $0,25 \mu$. Man kann infolgedessen auch nicht erwarten, daß in allen Fällen der Faden noch getrennt hiervon abgebildet wird.

Der Umstand, daß innerhalb der Kapsel der Trichocysten faden nicht mehr als solcher, sondern nur noch als eine die ganze Kapselbreite einnehmende, stärker lichtabbeugende Substanz auffällt, setzt leider auch unserer rechnerischen Analyse des Explosionsvorganges eine Grenze. Wenn nämlich — wie es nahezu in Fig. 7 e der Fall ist — die Länge des aus der Kapsel ausgetretenen Fadenstückes etwa gleich einem Viertel der gesamten Fadenlänge oder, auf die Kapsel bezogen, gleich der halben Kapsellänge ist, stößt — rechnerisch wie praktisch — der leuchtende Kapselinhalt an das hintere Ende der Kapsel an, deren Innenraum vollkommen ausfüllend. Bei

allen pathologischen Explosionsstadien, deren ausgeschleuderter Faden kürzer ist als die halbe Kapsellänge, haben wir keinerlei Anhaltspunkte mehr über den Verlauf der Explosion. Bei allen diesen Stadien leuchten Faden und Kapsel in allen Teilen vollkommen gleichmäßig auf, wie Fig. 7f an einem Beispiel zeigt.

Wie sollen wir uns die Struktur dieser nicht analysierbaren Stadien vorstellen?

Die Tatsache, daß sich alle von uns beobachteten Trichocystenbilder, gleichgültig, ob es sich um normale oder pathologische Stadien handelt, zwanglos in das Nesselkapselschema einfügen lassen, spricht eindeutig dafür, daß wir uns nicht nur den Bau gleichartig, sondern auch den Explosionsprozeß in der gleichen Weise ablaufend vorstellen müssen wie bei den Nesselkapseln, d. h. durch einen Umstülpungsprozeß.

Wir hatten diesen Umstülpungsprozeß rechnerisch verfolgen können von Stadien, die einen nahezu vollkommen ausgebildeten Faden besaßen, bis zurück zu Stadien, bei denen nur etwa ein Viertel der gesamten Fadenzlänge ausgestülpt, der Rest noch eingestülpt war. Die letzten Stadien, die wir rechnerisch erfassen konnten, waren die, bei denen nach unserer Annahme das Hinterende des eingestülpten Fadens an der hinteren Kapselwandung angelangt war. Es dürfte wohl widersinnig sein, anzunehmen, daß in diesem Augenblick ein anderer Explosionsmodus einsetzt, nur weil wir mit den angewandten optischen Hilfsmitteln nicht alle Einzelheiten der jüngsten Explosionsstadien erkennen können. Konsequenterweise müssen wir daher in Gedanken den Umstülpungsprozeß des Trichocystenfadens weiter rückwärts verlaufen lassen. Wir kommen dann zu der Vorstellung, daß das Fadenende, das an die hintere Kapselwandung anstößt, hier umkehrt und zum vorderen Kapselende strebt. In der ruhenden Trichocyste müssen wir uns demnach den Trichocystenfaden so angeordnet vorstellen, wie es ganz grob schematisch die Fig. 9b zeigt.

So haben wir auf dem Umweg über eine rechnerische Analyse des Explosionsvorganges unserer Trichocyste auch einen wichtigen Hinweis auf ihren Bau im Ruhezustand erhalten. In der Fig. 9a habe ich — etwas abgeändert — das Schema, das PÉNARD seiner-

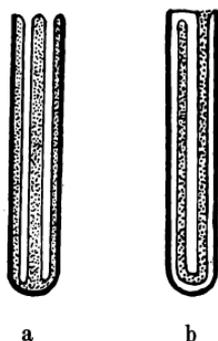


Fig. 9. Schema der Lage des Trichocystenfadens in der ruhenden Trichocyste. a Im Anschluß an PÉNARD; b auf Grund der unvollständig explodierten Explosionsstadien.

zeit für die ruhenden Trichocysten von *Legendrea* gegeben hatte, neben das neue Schema gestellt. Ich selbst war zu Anfang meiner Untersuchungen unabhängig von PÉNARD zu einer ähnlichen Anschauung über den Bau der ruhenden Trichocyste gekommen, und zwar aus dem Grunde, weil dieses Schema die Tatsache am leichtesten verständlich macht, daß der Trichocystenfaden in keinem der von mir beobachteten Fälle die doppelte Kapsellänge um ein Nennenswertes überschreitet. Ich darf es mir wohl schenken, zu zeigen, daß die Anschauung von PÉNARD sich nicht in einfacher Weise mit den oben beschriebenen und gedeuteten pathologischen Explosionsstadien vereinbaren läßt. Auch die bei den ruhenden Trichocysten von *Pr. margaritifera* und anderen Trichocysten gefundene Fadenwellung wäre in diesem Schema sinnlos.

b) Explosion der Trichocysten von *Prorodon teres*.

Nachdem in dem verhältnismäßig einfachen Fall der Explosion der Trichocysten von *Pr. edentatus* die Wege und Möglichkeiten für eine Analyse dieses Vorganges gezeigt waren, trat ich an die Untersuchung der pathologischen Explosionsstadien der Trichocysten von *Pr. teres* heran. Für eventuelle Nachuntersucher möchte ich noch einmal wiederholen, daß nicht jedes Material für diese Untersuchungen geeignet ist und daß man eventuell zu Tieren von anderer Herkunft greifen muß, wenn die Gewinnung von geeigneten, pathologischen Explosionsstadien nicht glückt.

Wie ich schon weiter oben erwähnte, liegt die besondere Schwierigkeit, die die Trichocyste von *Pr. teres* bietet, darin, daß hier das Fadenendstück vorhanden ist. Schon sehr früh im Verlaufe meiner Untersuchungen fiel mir auf, daß das Fadenendstück nicht zum eigentlichen Trichocystenfaden gehört, sondern einen Bestandteil eigener Art bildet. Man findet nämlich relativ häufig — auch das hängt vom Tiermaterial ab — Trichocysten, die im ganzen genommen ziemlich normal aussehen — ihre Kapselwandungen sind bläulich, ihr Trichocystenfaden ist gleich der doppelten Kapsellänge —, aber es fehlt ihnen das Fadenendstück. In solchen Fällen sieht man regelmäßig, daß im Trichocystenfaden ein Stück sich durch seine stärkere Lichtabbeugung hervorhebt, das in seiner Länge etwa dem fehlenden Fadenendstück entspricht (Fig. 10a). Dieses Stück hat keine bestimmte Lage im Faden, sondern kann an allen möglichen Stellen liegen. Es kann auch offensichtlich zu einem größeren oder geringeren Teil sich bis in die Kapsel erstrecken, in der es als ein verdickter Wandabschnitt erscheint, bei dem man das bläuliche Auf-

leuchten vermißt (Fig. 10 b). Schließlich ist dieses Stück gelegentlich auch in zwei oder mehr Stücke zersprengt, wie die Fig. 10 c zeigt, wo das eine Teil in der Kapsel, das andere getrennt davon im Faden liegt. Diese Bilder beweisen eindeutig, daß wir es bei dem Fadenendstück mit einem Bestandteil der Trichocyste zu tun haben, der innerhalb des Fadens eine unabhängige Beweglichkeit besitzt und mit dessen Vorhandensein wir bei der Untersuchung pathologischer Explosionsstadien an allen Orten rechnen können. Vergleichsweise müssen hierdurch natürlich die zu erwartenden Bilder komplizierter sein als bei *Pr. edentatus*. Recht häufig trifft man daher auch auf Bilder, die eine auch nur wahrscheinliche Deutung unmöglich machen.

Aus der übergroßen Zahl verschiedenartiger, pathologischer Explosionsstadien habe ich in Fig. 11 a—i einige mir charakteristisch erscheinende Bilder herausgegriffen, um an ihnen zu erläutern, wie man sich das Zustandekommen solcher Stadien erklären kann.

Die Fig. 11 a schließt sich an die in Fig. 10 gegebenen Bildern an. Auch bei dieser Trichocyste ist der Trichocystenfaden vollkommen ausgeschleudert¹⁾. Es fehlt das Fadenendstück. Auffallenderweise ist aber die Kapselwandung in ihrer ganzen Ausdehnung dicker als normal, auch vermissen wir an ihr die bläuliche Färbung, sie leuchtet vielmehr weißlich auf. Schon die in Fig. 10 b und c dargestellten Stadien ließen vermuten, daß bei der ruhenden

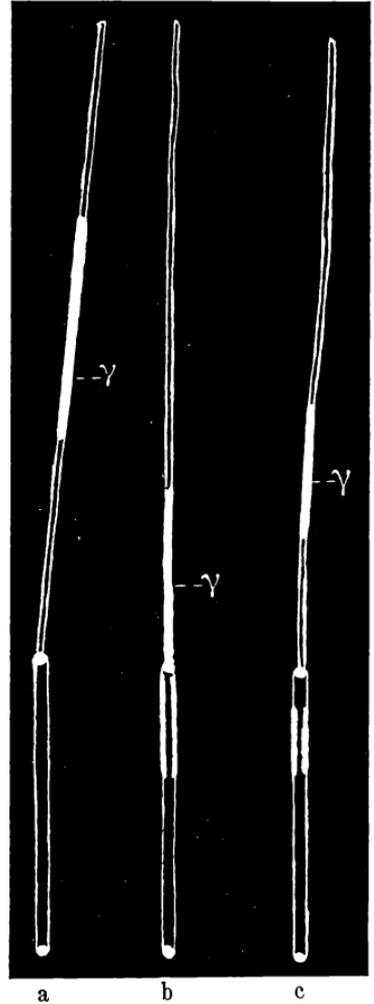


Fig. 10. *Prorodon teres*. Verschiedene Stadien mit abnormer Lage des Fadenendstückes. (Man vergleiche die normale Trichocyste Fig. 3 b.)

¹⁾ Bei dem hier untersuchten Material war der Trichocystenfaden regelmäßig etwas mehr als doppelt so lang wie die Kapsel. Außerdem war in der Fadenspitze häufig eine kurze, etwas stärker leuchtende Strecke zu erkennen, die aber nicht als ein noch eingestülpter Fadenteil gedeutet werden muß, da sie sich kaum und nur unregelmäßig gegen den übrigen Teil des Fadens abhob.

Trichocyste das Fadenendstück der Kapselwandung anliegt. Durch dieses Bild, bei dem der Endfaden vollkommen fehlt und nur die Kapselwandung verdickt erscheint, erhält man eine Bestätigung für diese Vermutung. Auffallend ist bei dieser Trichocyste, daß dem vorderen Teil der verdickten Kapselwandung Granula aufgelagert sind, die im hinteren Abschnitt fehlen. Die Lage der Grenze zwischen dem Teil mit den Granulis und dem Teil ohne Granula ist keine zufällige, scheint vielmehr irgendwie mit der feineren Struktur der Trichocyste zusammenzuhängen. Immer wieder begegnen einem Stadien, bei denen der vor dieser Linie gelegene Teil der Kapsel sich anders verhält, als der hinter ihr gelegene Teil. So will ich aufmerksam darauf machen, daß etwa bis zu der gleichen Höhe in Fig. 5 (S. 294) die Wellung des Fadens im hinteren Teile der Trichocyste sichtbar ist.

Ich habe diese Trichocyste (Fig. 11 a) hier besprochen, um zu zeigen, daß dann, wenn die gesamte Kapselwandung pathologischer Explosionstypen verdickt erscheint und ihre bläuliche Farbe vermissen läßt¹⁾, wir annehmen müssen, daß das Fadenendstück noch in der Kapsel liegt, wir also mit diesem nicht mehr rechnen dürfen bzw. brauchen. Es ist verständlich, daß hierdurch eine wesentliche Vereinfachung der Bilder eintritt. In der Tat sind solche Stadien in der Regel den bei *Pr. edentatus* besprochenen gleich. Die Länge der Kapsel betrug bei dem in Fig. 11 a dargestellten Fall 12,4 μ , die Länge des Fadens 25,5 μ . Letzterer war also mehr als doppelt so lang wie die Kapsel. Die Länge des mit den Granulis belegten Abschnittes der Kapselwandung betrug etwa 8 μ .

Das nächste, in Fig. 11 b dargestellte Stadium zeigt einen unvollständig ausgeschleuderten Faden. Die Kapsel war hier 12,1 μ lang, der Faden dagegen nur 22,8 μ . Dieser Wert ist offensichtlich zu gering, wenn man berücksichtigt, daß, wie schon erwähnt, bei dem vorliegenden Material der Trichocystenfadens in der Mehrzahl der Fälle mehr als doppelt so lang war wie die Kapsel. In der Tat sehen wir nun auch am Ende des Trichocystenfadens einen stärker aufleuchtenden Abschnitt, der aber in seiner ganzen Ausdehnung zu lang ist, um als nicht ausgestülpter Fadenteil gedeutet zu werden. Wir müssen daher annehmen, daß in diesem aufleuchtenden Teil auch noch das Fadenendstück enthalten ist. Wir sind zu dieser Vermutung besonders dadurch berechtigt, daß die Kapsel ein

¹⁾ Da bei Anwendung von Glycerin als Einschlußmittel die blaue Färbung der Kapselwandung verloren geht, empfiehlt es sich im allgemeinen, bei dem Stadium pathologischer Explosionsstadien von seiner Verwendung abzusehen.

normales Aussehen zeigt, das Fadenendstück also nicht mehr in ihr zu suchen ist. Nun läßt sich tatsächlich an dem leuchtenden Endstück des Fadens eine Trennung in zwei Abschnitte zeigen, die sich durch ihre Breite und Lichtaussendung unterscheiden. Das am Fadenende gelegene kürzere Stück ist etwas breiter und heller und muß als nicht ausgestülpter Fadenteil gedeutet werden. Seine Länge

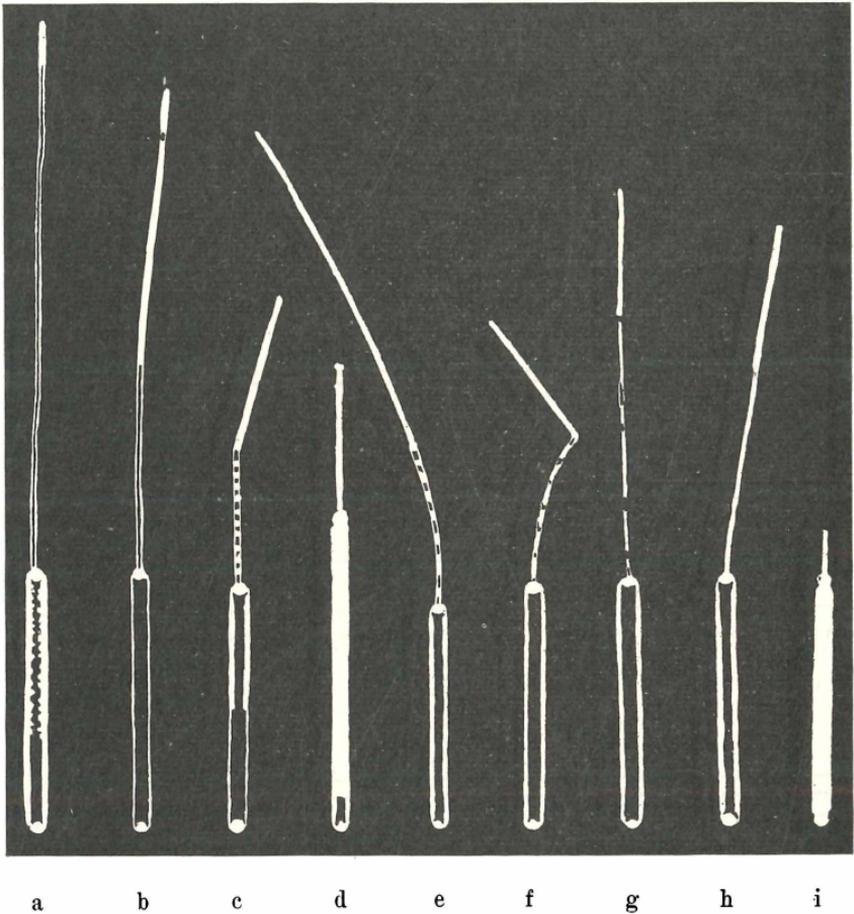


Fig. 11. *Prorodon teres*. Verschiedene pathologische Explosionsstadien. Vergr. 2500.

beträgt etwa 2μ , es stimmt dieser Wert bestens mit unserer Erwartung überein. Der restliche, schwächer aufleuchtende Teil, dessen Länge 11μ beträgt, ist also als das Fadenendstück anzusehen. Ich habe in der Fig. 11b die Grenze zwischen den beiden Teilen deutlicher hervorgehoben, als dieses im Präparat der Fall war. Trotzdem konnte aber kein Zweifel über ihre Lage sein.

Die Fig. 11 c zeigt ebenfalls einen sehr klaren Fall. Hier ist ein Teil des Fadenendstückes noch in der Kapsel enthalten, wie der verdickte Bereich am Vorderende der Kapselwandung zeigt. Das Hinterende der Kapsel ist dagegen normal. Das aus der Kapsel ausgetretene Fadenstück ist bedeutend kürzer als in dem vorbeschriebenen Fall. Sein Ende ist mit einer zusammenhängenden leuchtenden Masse gefüllt, während der an die Kapsel anschließende Teil des Fadens mit einer Reihe von getrennt liegenden Granulis erfüllt erscheint. Die Länge der Trichocystenkapsel beträgt im vorliegenden Fall $11,5 \mu$, die Länge des ausgetretenen Fadens $13,5 \mu$. Das am Fadenende liegende, zusammenhängende, leuchtende Stück ist $7,6 \mu$ lang, ergänzt also den Faden zu $21,1 \mu$, einem Wert, der dem zu erwartenden — 23μ — recht nahekommt. Wir dürfen also wohl in dem leuchtenden Fadenende den nicht ausgestülpten Teil des Fadens sehen. Seine Sonderstellung ist noch dadurch hervorgehoben, daß es gegen den restlichen Faden abgeknickt ist. Die leuchtenden Granula im Faden zwischen dem zusammenhängenden Endstück und der Kapsel darf man wohl für zersprengte Teile des Fadenendstückes ansprechen, das ja nur noch zu einem Teile in der Kapsel enthalten ist.

Die Fig. 11 d stammt nicht aus dem gleichen Präparat wie die übrigen Stadien. Dieses zeigt den Fall, daß das eingestülpte Fadenstück in die Kapsel hineinreicht. Die Kapsellänge war im vorliegenden Fall 15μ , die Länge des ausgetretenen Fadenstückes $7,5 \mu$, die Länge des leuchtenden Abschnittes von der Fadenspitze bis zum hinteren Ende in der Kapsel betrug $20,5 \mu$. Aus den beiden letzteren Werten berechnet sich die Fadenlänge zu 28μ ; nach der Kapsellänge war 30μ zu erwarten. Wie man sieht, lassen sich auch diese früheren Explosionsstadien bei *Pr. teres* befriedigend deuten. Im allgemeinen ist dies hier sogar leichter als bei den späteren Stadien, weil in diesen Fällen nämlich noch das Fadenendstück der Wandung anliegt und nicht stört.

Das nächste in Fig. 11 e dargestellte, pathologische Explosionsbild können wir mit den bisher angewandten Elementen: nicht ausgestülpter Fadenteil und Fadenendstück — nicht erklären. Der Faden maß in diesem Falle 22μ , ein Wert, den wir bei der Länge der Kapsel — $10,8 \mu$ — ungefähr erwarten mußten. Das sehr lange, leuchtende Stück im Faden können wir also von vornherein nicht mit einem ausgestülpten Fadenteil identifizieren, aber auch nicht mit dem Fadenendstück; denn dafür ist seine Länge zu groß und außerdem lassen die dicken, weiß aufleuchtenden Wandungen der

Kapsel erkennen, daß das Fadenendstück noch in der Kapsel liegt. Hier muß ich zur Erklärung auf eine Beobachtung zurückgreifen, die man gelegentlich an explodierenden Trichocysten macht. Es eignen sich hierfür weniger die Trichocysten von *Prorodon*, besonders gut dagegen die Trichocysten von *Pseudoprorodon* oder *Enchylidium*. Bei diesen beobachtet man, daß der Trichocystenfaden im Verlaufe der ganzen Explosion bis zu dem Augenblick, wo er seine endgültige Länge erreicht hat, intensivst aufleuchtet und, erst nachdem er ganz ausgeschleudert ist, plötzlich in seiner ganzen Ausdehnung verblaßt und sein normales Aussehen gewinnt. Ich bezeichne diese leuchtende Substanz, die hier im Faden sichtbar wird, als Quellkörper, ohne allerdings mit diesem Wort eine bestimmte Funktion bezeichnen zu wollen. Es begegnen einem sehr häufig bei den pathologischen Stadien der Trichocysten aller Ciliaten ähnliche Bilder, bei denen noch der ganze Faden angefüllt ist mit der leuchtenden Quellsubstanz, die in diesen Fällen offensichtlich nicht die Verwandlung zu der schwach lichtbrechenden Substanz durchgemacht hat. Augenscheinlich kommt auch bei den Trichocysten von *Prorodon* das Ausbleiben dieser Umwandlung der Quellsubstanz vor, und tritt als eine zweite Störung auf, die uns bei der Analyse pathologischer Trichocystenbilder begegnet, die deshalb unangenehm ist, weil es unmöglich ist, sie durch sichere Kriterien — Länge oder dergleichen — als solche zu erkennen. Die im folgenden beschriebenen Stadien zeigen Bilder, bei denen man wohl mit der Störung durch die Quellsubstanz rechnen muß.

Die Fig. 11f zeigt eine Trichocyste, die stark an die in Fig. 11c besprochene erinnert. Der wesentliche Unterschied ist aber, daß bei Fig. 11f die ganze Kapselwandung verdickt erscheint, das Fadenendstück also noch in der Kapsel zu suchen ist. Die in dem gekrümmten Fadenabschnitt liegenden Granula können also nicht als Bruchstücke des Fadenendstückes aufgefaßt werden. Das gerade, gegen das gebogene Fadenendstück etwas eingebogene Fadenende leuchtet in seiner ganzen Ausdehnung gleichmäßig auf und ist $6,8 \mu$ lang. Es ergänzt den $13,5 \mu$ langen Faden zu $20,3 \mu$, einem Wert, der dem zu erwartenden von $22,5 \mu$ nahekommt. Es muß dieser Abschnitt, der sich hier, wie auch in vielen anderen Fällen durch seine Abknickung gegen den übrigen Faden abhebt, als nicht ausgestülptes Fadenstück gedeutet werden. Die leuchtenden Stücke im Anfangsteil des Trichocystenfadens ist man daher wohl gezwungen, als Quellsubstanzreste anzusehen.

Einen ähnlichen, aber weniger deutlichen Fall haben wir in Fig. 11g vor uns. Das letzte, durch sein stärkeres Aufleuchten sich

von den übrigen im Faden liegenden Teilen abhebende Fadenstück deutet man wohl am besten als den nicht ausgestülpten Fadenteil. Jedenfalls ergänzt er mit 6μ Länge sehr gut den 18μ langen Faden zu dem erwarteten Wert von 24μ . Die übrigen im Faden zersprengt liegenden Teile können nicht als Fadenendstück gedeutet werden, da die Kapselwandungen verdickt sind. Sie stellen also Querkörperreste dar. Sehr unsicher ist dagegen die Deutung der Fig. 11 h. Bei dieser Trichocyste leuchtete der ganze Faden vollkommen gleichmäßig auf, nur erschien der vordere Fadenabschnitt etwas breiter als der an die Kapsel anschließende Teil. Doch war eine feste Grenze zwischen den beiden Zonen nicht anzugeben. Die Lücke, die ich in Fig. 11 h an der Stelle, wo ich etwa die Grenze zwischen den beiden Teilen suchte, eingezeichnet habe, war in dem Präparat nicht vorhanden; ich habe sie nur eingezeichnet, um das Bild verständlicher zu machen. Nehmen wir die durch die Lücke gekennzeichnete, im Präparat sehr viel schwächer auffallende Stelle als Grenze für das noch eingestülpte Fadenteil an, so kommen wir zu einer Fadenlänge von 23μ , was recht gut dem erwarteten Wert von $24,5 \mu$ entspricht. Das Fadenendstück können wir auch in diesem Falle nicht als die im Fadenanfang liegende Substanz ansehen, da — wie ein Blick auf die Kapsel zeigt — deren Wandungen verdickt waren.

Den Beschluß der hier besprochenen Reihe pathologischer Trichocysten bildet wieder ein nicht analysierbares Stadium, dessen Faden noch nicht bis zur halben Kapsellänge ausgetreten ist und das vollkommen dem in Fig. 7 f für *Pr. edentatus* dargestellten Stadium gleicht.

Wenn ich hier versucht habe, einige von den pathologischen Explosionstypen, die mir in meinen Präparaten von *Pr. teres* begegneten, zu analysieren, so war es nicht meine Absicht, hierdurch im einzelnen den Ablauf der Explosion dieser Trichocysten darzustellen. Bei den recht komplizierten Verhältnissen, die wir hier vor uns haben, ist dieser Weg zur Aufklärung des Explosionsvorganges höchstens mit größter Vorsicht zu beschreiten und reicht das von mir untersuchte Material bei weitem nicht aus. Ich habe mich der Mühe einer genaueren Analyse nur deshalb unterzogen, um zu zeigen, daß man prinzipiell in der Lage ist, auf Grund der von mir gewonnenen Anschauung über die Bauelemente und den Explosionsvorgang der Trichocysten ohne Zuhilfenahme von ad hoc gemachten Hypothesen zahlreiche — im ersten Augenblick vielleicht systemlos erscheinende — Formen verständlich zu machen. Es sollte also diese Analyse als Prüfstein für meine Anschauungen dienen. Als das

vielleicht wesentlichste Moment betrachte ich, daß auch bei *Pr. teres* am Ende nicht vollkommen ausgestülpter Trichocystenfäden sich regelmäßig ein stärker aufleuchtender Abschnitt — hier besser, dort schlechter — nachweisen läßt, der der für *Pr. edentatus* gezeigten Gesetzmäßigkeit folgt. Wir müssen also annehmen, daß auch bei *Pr. teres* die Ausschnellung des eigentlichen Trichocystenfadens durch einen Umstülprozeß erfolgt.

Das Fadenendstück, das wir als einen dem Nesselkapselschema fremden Bestandteil in unsere Betrachtungen einfügen mußten, ist eine Eigentümlichkeit der Nesselkapseltrichocysten, die wir bei ihnen fast ausnahmslos, allerdings nicht immer in der gleichen Gestalt antreffen, wie ich demnächst im einzelnen zeigen werde.

Hypothetisches Schema der ruhenden Trichocyste von *Prorodon teres*.

Wenn ich auch zu Beschluß dieser Arbeit ein Schema der untersuchten Trichocysten zu geben versuche, ähnlich wie ich es bei meinen früheren Untersuchungen an den Trichocysten von *Paramaecium* und *Frontonia* getan habe, so muß ich gestehen, daß ich zunächst zögerte, ein solches Schema schon heute vorzulegen. Schließlich bin ich aber doch zu der Überzeugung gekommen, daß es besser als viele Worte geeignet ist, deutlich zu machen, wie etwa ich mir auf Grund meiner Untersuchungen den Bau der nesselkapselähnlichen Trichocysten vorstelle. Daß das hier aufgestellte Schema in den wesentlichen Punkten zutreffend ist, glaube ich daraus schließen zu dürfen, daß es sich bei der Deutung zahlreicher pathologischer Explosionsstadien in kaum zu erwartendem Maße bewährt hat.

Ein Schema von dem Bau der ausgeschleuderten Trichocyste zu geben, erübrigt sich, da ich in ein solches keine wesentlichen Einzelheiten einzeichnen könnte, die nicht schon das normale Dunkelfeldbild zeigt (Fig. 3 b u. 4 b S. 287 u. 291). Die einzigen Änderungen, die ich anbringen könnte, wären einmal, daß ich den ganzen Innenraum der Trichocyste mit irgendeiner Substanz gefüllt zeichne, deren Existenz ich aber nur vermuten und nicht nachweisen kann. Und zweitens könnte ich das vordere Kapselgranulum, das im Dunkelfeld als Kügelchen erscheint, als Ring zeichnen; denn wie man sich im einzelnen auch immer zur Deutung des Explosionsvorganges stellt, durch dieses Granulum hindurch muß der Faden ausgeschleudert werden. Dieser Forderung wird natürlich nur eine Ringgestalt des Granulum

gerecht. Seine scheinbare Kugelgestalt beruht auf einer Täuschung und kann nicht zutreffend sein.

Sehr viel ungünstiger liegen aber die Verhältnisse, wenn wir ein Schema vom Bau der ruhenden Trichocysten zeichnen wollen. Die ruhende Trichocyste von *Pr. margaritifer* läßt wenigstens noch den geschlängelten Faden in ihrem Innern erkennen, die normale ruhende Trichocyste von *Pr. teres* dagegen überhaupt keine Einzelheit. Man darf daraus nicht auf einen grundlegenden Unterschied zwischen den beiden Trichocysten schließen. Ich glaube vielmehr, daß beide Trichocysten prinzipiell nach dem gleichen Typus gebaut sind und sich nur durch das Fehlen bzw. Vorhandensein des Fadenendstückes unterscheiden. Das veranlaßt mich, auch dem Schema die Verhältnisse bei den Trichocysten von *Pr. teres* zugrunde zu legen, da ich hier Gelegenheit finde, das Fadenendstück einzuzichnen, welches ein Bestandteil ist, der sich fast ausnahmslos bei den Trichocysten gymnostomer Ciliaten — wenn auch häufig in etwas anderer Gestalt — nachweisen läßt. Das Schema für die ruhende Trichocyste von *Pr. margaritifer* und ebenso natürlich von *Pr. edentatus* erhalten wir, wenn wir aus dem Schema das Fadenendstück fortdenken. Selbstverständlich werden auch sonst noch weitere, feinere Unterschiede im Bau der verschiedenen Trichocystenformen im ruhenden Zustande bestehen, aber solche können wir natürlich mit den zur Zeit zur Verfügung stehenden Mitteln nicht nachweisen, bereitet doch schon die eindeutige Klärung der gröberen Strukturen erhebliche Schwierigkeiten.

Es ist mit den minimalen Dimensionen, mit denen wir es bei unserem Objekt zu tun haben, verknüpft, daß wir die zweifellos vorhandenen Strukturen stets nur angedeutet, in keinem Falle aber in vollem Umfange wahrnehmen können. Zum Beispiel denke ich in diesem Augenblick an den gewellten Faden, den wir in der ruhenden Trichocyste von *Pr. margaritifer* sehen. Wir sehen zwar, daß in ihr der Faden spiralig aufgewunden liegt, aber es reicht das Stück, das wir sehen, bei weitem nicht aus, die gesamte Länge des ausgeschleuderten Fadens zu erklären. Die spiralige Aufrollung des Fadens kann höchstens mit einem Bruchteil der Kapsellänge für die Verlängerung des ausgeschleuderten Fadens verantwortlich gemacht werden, wie mir die Messung an Modellen zeigte, sie kann aber nicht die doppelte Kapsellänge des Fadens erläutern.

Gedanklich stünde natürlich die Möglichkeit offen, daß tatsächlich das im Dunkelfeld sichtbare Fadenstück in der ruhenden Trichocyste dem ganzen vorhandenen Stück entspricht und die definitive Faden-

länge erst durch einen Streckungsprozeß zustande kommt, der vor oder während der Ausschleuderung des Fadens sich abspielt. Letztere Annahme ist dadurch zum mindesten unwahrscheinlich, daß dann die in den vorhergehenden Abschnitten gezeigte, rechnerische Beziehung unverständlich wird.

Schwieriger zu widerlegen ist die Ansicht, daß der Streckungsprozeß im Beginn der Ausstülpung erfolgt, denn hier handelt es sich ja um Stadien, die keine Einzelheiten erkennen lassen, also auch schwer Argumente für oder gegen irgendwelche Anschauungen über Vorgänge während dieser Zeit zu finden gestatten. Doch sprechen solche Stadien, wie z. B. das in Fig. 5 wiedergegebene, gegen die Ansicht, daß eine Streckung des Fadens stattgefunden hat, denn im letzteren Falle sollte man erwarten, daß sich hierbei die Wellung des Fadens verflacht hat. Derartiges habe ich aber nie beobachten können. Selbstverständlich ließe sich durch die Annahme irgendwelcher Mechanismen auch diese Tatsache mit einem Streckungsprozeß in Einklang bringen, aber es gilt meines Ermessens hierfür, wie auch ganz allgemein für solche zweifelhaften Fälle, daß man von der Einführung nicht nachweisbarer Strukturen und Vorgänge absehen muß, so lange nicht ein zwingender Grund dazu vorliegt. Aus diesem Grunde halte ich es für richtiger, einstweilen anzunehmen, daß in der ruhenden Trichocyste der Faden schon in seiner ganzen Länge vorgebildet ist. Wenn uns das Dunkelfeld ihn nicht in seiner ganzen Ausdehnung und Anordnung zeigt, so glaube ich dies ohne Bedenken auf die submikroskopische Struktur des Objektes zurückführen zu dürfen. In dem Größenbereich der Trichocysten braucht das subjektiv wahrnehmbare Bild nicht in allen Einzelheiten mit den zugrunde liegenden Strukturen übereinzustimmen. Die Möglichkeit, daß eine weitgehende Vereinfachung des mikroskopischen Bildes stattfindet, ist bei Strukturen, die an der Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskopes liegen, sehr leicht gegeben.

Die Beobachtung der pathologischen Explosionsstadien hatte zu der Auffassung geführt, daß der Faden von doppelter Kapsellänge prinzipiell so angeordnet in der Kapsel liegt — wie die Fig 9b zeigt —, daß der Faden in der Mitte eingeknickt ist und Anfang und Ende des Fadens der ruhenden Trichocyste nebeneinander liegen. Zu dieser Vorstellung waren wir auf gedanklichem Wege gekommen und müssen nun noch berücksichtigen, daß wir — mindestens bei *Pr. margaritifera* — im Innern der ruhenden Trichocyste den Faden als gewellt erkennen können. Vereinigen wir beide Beobachtungen, so bleibt wohl die einfachste Deutung, die in dem Schema

Fig. 12 wiedergegebene, daß die beiden in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Fadenteile, wie die Fäden einer Schnur um einander gewunden sind. Denkbar wäre aber auch, daß der eine der beiden Stränge gerade verläuft und der andere um ihn herum gewunden ist.



Fig. 12. *Prorodon teres*. Hypothetisches Schema des Baues der ruhenden Trichocyste. a = Kapselwandung; b = vorderes Kapselgranulum mit Austrittsöffnung für den Faden; c = Trichocysten-faden; d = Fadenendstück.

Es fragt sich, ob wir auch in den ruhenden Trichocysten von *Pr. teres*, die, wie oben erwähnt, im normalen Zustande keine Andeutung eines gewellten Fadens in ihrem Innern zeigen, die gleiche Anordnung des Trichocystenfadens annehmen würden, oder ob wir uns vorstellen müssen, daß hier der Faden nicht spiralig aufgerollt, sondern gerade gestreckt in der Kapsel liegt.

Da es sich hierbei um Fragen handelt, die unserer direkten Beobachtung entzogen sind, müssen wir wieder unsere Auffassung auf die Befunde an pathologischen Trichocysten begründen. Hierbei ist, wie z. B. Fig. 5 zeigt, ein gewellter Faden sehr häufig im Innern der Trichocyste zu sehen, der zwar im allgemeinen sich nur auf einen kürzeren Abschnitt beschränkt, sich häufig aber auch in der ganzen Ausdehnung der Kapsel erstreckt. Es ergibt sich hierbei die Frage, ob die beobachtete Fadenwellung von vornherein vorhanden ist und erst durch die Schädigung bei der Isolierung sichtbar wird, oder ob die Schlängelung des Fadens eine Folgeerscheinung der abnormen Bedingungen ist, normalerweise also nicht der Trichocyste zukommt. Ich glaube aber kaum — beweisen kann ich es begreiflicherweise nicht —, daß wir einen so grundlegenden Unterschied zwischen den Trichocysten von *Pr. teres* und *Pr. margaritifera* annehmen dürfen und daß bei *Pr. teres* die spiralige Aufrollung des Fadens bei den normalen Bildern nur verdeckt ist. Wenn in solchen Fällen, in denen bei *Pr. teres* der gewellte Faden in seiner ganzen Ausdehnung erkennbar ist, fast immer Unregelmäßigkeiten in den Windungen auftreten, so mag das im ersten Augenblick für eine Neubildung der Wellung in den pathologischen Trichocysten sprechen, doch halte ich es für einfacher und richtiger, diese Unregelmäßigkeiten auf den hochgradig pathologischen Charakter der in Frage kommenden Stadien zurückzuführen, als daß man die Wellung selbst als ein Produkt der Schädigung ansieht.

Die Auffassung, daß in den ruhenden Trichocysten von *Pr. teres* der Trichocystenfaden spiralig angeordnet ist, halte ich auch aus dem Grunde für berechtigt, weil ich in der Lage bin zu sagen, was vermutlich bei ihnen den Faden im Innern der Kapsel unsichtbar macht. Es ist dies nämlich das Fadenendstück. *Pr. margaritifera* — und natürlich auch die anderen *Proroden*-Arten mit Trichocysten von demselben Typ — stellen dadurch, daß bei ihnen das Fadenendstück fehlt, einen von den wenigen Ausnahmefällen dar, wo ein solches, oder eine entsprechende andere Struktur sich nicht nachweisen läßt. Ebenso stellt aber auch die außerordentlich deutliche Sichtbarkeit des gewellten Fadens in der ruhenden Trichocyste eine Ausnahme dar, so daß man schon berechtigt ist, einen ursächlichen Zusammenhang zwischen den beiden Eigentümlichkeiten zu vermuten.

Das Fadenendstück hatten wir als einen vom eigentlichen Trichocystenfaden unabhängigen Fadenabschnitt kennen gelernt, der innerhalb des Trichocystenfadens beweglich ist und durch den Faden hindurch an seine normale Stelle am Fadenende wandert. Pathologische Stadien, bei denen das Fadenendstück nicht seinen normalen Platz erreicht hatte, sondern an allen möglichen Stellen liegen geblieben war, hatten uns dies gezeigt. Bilder, bei denen das Fadenendstück nur zu einem Teile innerhalb des Fadens, zum anderen Teile noch in der Kapsel lag, hatten ferner kargestellt, daß wir uns vorstellen müssen, daß in der ruhenden Trichocyste das Fadenendstück der Kapselwandung anliegt, sich also zwischen diese und den Trichocystenfaden einschiebt. In dem Schema Fig. 12 habe ich dementsprechend das Material des Trichocystenfadens als die punktierte Schicht unter der Trichocystenmembran eingezeichnet. Auch hier kann man natürlich wieder über die genauen Einzelheiten kein endgültiges Urteil fällen. Ich habe in dem Schema das Material des Fadenendstückes nach innen zu als glatt begrenzte Schicht dargestellt. Man könnte sich aber ebenso gut vorstellen, daß es den ganzen Raum zwischen Kapselwandung und Trichocystenfaden ausfüllt. Ich vermag auch nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob tatsächlich, so wie ich es dargestellt habe, das Fadenendstück der Kapselwandung in ihrer ganzen Ausdehnung anliegt, oder ob es nur einen Teil davon einnimmt. Insbesondere bin ich nicht sicher, ob das Fadenendstück bis in das hintere Drittel der Kapsel reicht, oder ob es hier durch andere Substanzen vertreten wird. Die außerordentliche Häufigkeit solcher Bilder, wie sie Fig. 5 zeigt, läßt vermuten, daß etwa an der Grenze des hinteren Drittels irgendwelche Differenzierungen vorhanden

sind. Bei einer Reihe von Fällen nimmt ja auch tatsächlich bei pathologischen Explosionsstadien das in der Kapsel liegen gebliebene Fadenendstück nur die beiden vorderen Drittel ein (Fig. 11 a S. 307) und läßt das hintere Drittel frei. Da sich aber solche Bilder nicht vollkommen regelmäßig fanden, habe ich es vorläufig für richtiger gehalten, das Fadenendstück als der ganzen seitlichen Kapselwandung anliegend wiederzugeben.

Es ist das Fadenendstück ein Bestandteil der Trichocysten, der meines Wissens bei den Nesselkapseln der Coelenteraten und der übrigen mit Nesselkapseln ausgestatteten Tiergruppen nicht bekannt ist. Es ist heute kaum möglich etwas Bestimmtes über seine Bedeutung zu sagen; doch möchte ich auf diese Frage an dieser Stelle noch nicht eingehen, da nur der Vergleich mit anderen Trichocysten irgendwelchen Aufschluß geben kann.

Aber auch auf die andere Frage, wie sich das Fadenendstück während der Explosion verhält, ist kaum eine Antwort zu geben. Das einzig Positive, das man hier feststellen kann, ist: daß sich das Fadenendstück während der Explosion durch den Trichocystenfaden hindurch an seine normale Stelle am Fadenende bewegt. Es hat dieses natürlich zur Voraussetzung, daß der Trichocystenfaden wenigstens teilweise ausgestülpt ist. Ob aber das Fadenendstück bis zum völligen Ablauf der Explosion wartet, um erst dann durch den ganzen Faden hindurch wie ein Geschöß im Gewehrlauf vorzustößen, oder ob es schon, ehe der Faden ganz ausgestülpt ist, in ihm vorwandert, bleibt fraglich. Direkte Beobachtung an explodierenden Trichocysten hatte wegen der Geschwindigkeit des Vorganges keinen Erfolg und durch pathologische Explosionsstadien lassen sich beide Ansichten belegen. Letztere sprechen allerdings nicht dafür, daß gleich in den Anfangsstadien der Fadenausstülpung die Vorwanderung des Fadenendstückes beginnt, denn dann wären wohl die ersten analysierbaren Explosionsstadien, bei denen der eingestülpte Teil des Fadens noch innerhalb der Kapsel liegt, wie ich sie weiter oben besprochen habe, nicht so leicht rechnerisch erfaßbar gewesen. Überdies zeigten alle diese Stadien, soweit etwas von der Kapselwandung zu sehen war, daß diese verdickt war und deutlich weiß aufleuchtete. Wie wir sahen, ist dies ein Kriterium dafür, daß das Fadenendstück seinen Platz noch nicht verlassen hat. Erst bei solchen Stadien, bei denen das noch eingestülpte Fadenende aus der Kapsel ausgetreten ist, die Länge des ausgeschleuderten Fadens also mehr als die halbe Kapsellänge beträgt, ließ sich der Austritt des Fadenendstückes aus der Kapsel nachweisen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen,

daß das Fadenendstück in dem Augenblick, wo das letzte Stück des Fadens durch das vordere Kapselgranulum hindurchtritt, vom Fadenende mitgenommen wird. Solange aber keine einwandfreien Befunde vorliegen, dürfte die theoretische Erörterung dieser Frage keine Klärung bringen. Aufmerksam möchte ich nur noch darauf machen, daß in der ruhenden Trichocyste das Fadenendstück ein Rohr vorstellt, in dessen Lumen der Trichocystenfaden liegt und daß erst bei dem Austritt durch die Kapselöffnung in das Fadenumen das Fadenendstück zu dem dünnen Stab wird, als den wir es bei der ausgeschleuderten Trichocyste sehen.

Zum Schluß der Besprechung des Schemas Fig. 12 muß ich noch auf die beiden Kapselgranula eingehen, die uns sowohl an der ruhenden, als auch ausgeschleuderten Trichocyste begegnen. Das vordere Kapselgranulum habe ich als einen Ring gezeichnet, was wohl kaum auf einen Widerspruch treffen dürfte. Das Granulum am Hinterende der Kapsel habe ich dagegen nicht in das Schema aufgenommen, da ich mir von seiner genauen Gestalt und Funktion keinerlei Vorstellung machen kann. Ich halte es für denkbar, daß das hintere Kapselgranulum keine besondere Struktur darstellt, sondern lediglich durch die Lichtbeugung an der hier scharf gebogenen Trichocystenwand vorgetäuscht wird. Möglicherweise findet sich hier aber vielleicht tatsächlich eine lokale Wandverdickung, deren Bedeutung nicht bekannt ist.

Bei der Aufstellung des Schemas habe ich mich natürlich streng an das der Beobachtung wenigstens indirekt zugängliche Material gehalten. Die Einzelheiten der Funktion der Trichocysten können wir aus diesen Elementen nicht ableiten. Der wahrscheinlich recht komplizierte Explosionsmechanismus — man denke nur an die Komplikation, die durch die Anwesenheit des Fadenendstückes entstehen muß — fordert natürlich zahlreiche, weitere Feinstrukturen, deren Anwesenheit wir aber nur ahnen können, ohne irgendwelche Hinweise zu besitzen. So müssen wir wohl sicher annehmen, daß die Austrittsstelle des Fadens im vorderen Kapselgranulum bei der ruhenden Trichocyste durch irgendeinen Verschuß bedeckt ist. Ferner müssen im Innern irgendwelche Strukturen (Quellkörper?) vorhanden sein, die die bewegendenden Kräfte für die Explosion liefern. Im Augenblick müssen wir uns aber damit begnügen, die aufgezeigten prinzipiellen Einzelheiten des Baues nachgewiesen und erkannt zu haben. Ich möchte mich in der vorliegenden Arbeit auf die Lösung dieses Problem beschränken und komme auf die

allgemeineren Fragen, die sich aus dieser Erkenntnis ergeben, in einer folgenden Arbeit zurück, um mich dann auf ein größeres Beobachtungsmaterial stützen zu können.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei *Pr. teres* und anderen Arten dieser Gattung lassen sich zwei verschiedene Trichocystenformen unterscheiden; erstens die als „Protrichocysten“ bezeichneten Gebilde, die im ausgeschleuderten Zustande Torpedogestalt besitzen (Fig. 1 S. 285) und zweitens die im ausgeschleuderten Zustande fast fadenförmigen „nesselkapselähnlichen“ Trichocysten (Fig. 3 b und 4 b S. 287 und 291).

2. Die in verdünnter Essigsäure isolierten, ruhenden Protrichocysten lassen einen ovalen Körper von einem Fortsatz unterscheiden, mit welchem sie an der Pellicula befestigt sind (Fig. 2 S. 286).

3. Die ruhenden „nesselkapselähnlichen“ Trichocysten von *Pr. teres* stellen Stäbchen dar, an deren beiden Enden als einzige Differenzierung Granula zu erkennen sind (Fig. 3 a S. 287). Die ausgeschleuderten Trichocysten dieser Art lassen im Dunkelfeld drei Abschnitte unterscheiden: Die Kapsel, den Trichocystenfaden und das Fadenendstück (Fig. 3 b S. 287).

4. Die ruhenden „nesselkapselähnlichen“ Trichocysten von *Pr. margaritifera* und *Pr. edentatus* sind ebenfalls stäbchenförmig, lassen aber außer den beiden Granulis an den Enden in ihrem Innern noch einen gewellten Faden erkennen. Die ausgeschleuderten Trichocysten dieser Art lassen einen Kapselabschnitt und einen Trichocystenfaden unterscheiden, das Fadenendstück fehlt (Fig. 4 a und 6 S. 291 und 296).

5. Die Explosion der „nesselkapselähnlichen“ Trichocysten erfolgt dadurch, daß aus dem Vorderende der Kapsel der Trichocystenfaden ausgeschleudert wird. Die sogenannte Kapsel entspricht in Gestalt und Größe der ruhenden Trichocyste.

6. Auf Grund einer Reihe von Indizienbeweisen läßt sich zeigen, daß bei der Explosion ein in der ruhenden Trichocyste vorgebildeter Faden ausgeschleudert wird.

7. Unvollständig explodierte Trichocysten von *Pr. margaritifera* und *Pr. edentatus* lassen regelmäßig am Vorderende des Fadens einen mehr oder minder langen, stärker aufleuchtenden Abschnitt erkennen (Fig. 7 S. 297). Unter der Annahme, daß die Explosion der vorliegenden Trichocysten durch Umstülpung des Fadens erfolgt, läßt sich rechnerisch die Länge dieses Abschnittes zur Länge des schon

ausgestülpten Teiles in Beziehung setzen. Die weitgehende Übereinstimmung zwischen den errechneten und zu erwartenden Werten bestätigt, daß die Explosion der Trichocysten durch einen Umstülpungsprozeß des vorgebildeten Fadens erfolgt.

9. Auch bei pathologischen Explosionsstadien von *Pr. teres* läßt sich häufig am Fadenende ein stärker leuchtender Abschnitt erkennen, der den bei *Pr. edentatus* gezeigten zahlenmäßigen Beziehungen entspricht und daher auch hier dem nicht ausgestülpten Fadenende gleichzusetzen ist.

10. Das Fadenendstück der *Pr. teres*-Trichocysten ist ein vom Trichocystenfaden unabhängiger Abschnitt, der in der ruhenden Trichocyste der Kapselwandung anliegt und im Verlaufe der Explosion an seinen Platz am Vorderende des Fadens durch diesen hindurch wandert (Fig. 10 S. 305).

11. In dem Schema Fig. 12 S. 314 wird versucht ein hypothetisches Bild von dem Bau der ruhenden Trichocyste von *Pr. teres* zu geben.

Literaturverzeichnis.

- ALLMANN, G. I. (1855): On the occurrence among the infusoria of pelicular organs resembling threadcells. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 3.
- BRESSLAU, E. (1921): Die experimentelle Erzeugung von Hüllen bei Infusorien als Parallele zur Membranbildung bei der künstlichen Parthenogenese. Naturw. Bd. 9.
- BÜTSCHLI, O. (1889): Protozoa in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 1.
- CHATTON, I. (1914): Les Cnidocystes du Peridinien Polykrikos SCHWARTZII. Arch. de Zool. exper. et gen. Vol. 54.
- KAHL, A. (1930): Die Tierwelt Deutschlands. Liefer. Protozoa. 1. allgem. Teil u. Prostomata. Jena.
- KLEIN, B. M. (1929): Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 65.
- KRÜGER, FR. (1930): Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Trichocysten von *Paramaecium caudatum*. Arch. f. Protistenk. Bd. 72.
- (1931): Dunkelfelduntersuchungen über den Bau der Trichocysten von *Frontonia leucas*. Ibid. Bd. 74.
- (1931): Ultramikroskopische Untersuchungen über die nesselkapselähnliche Struktur einiger Trichocysten. Verh. d. D. Zool. Ges.
- LEPSI, I. (1927): Die Infusorien des Süßwassers und Meeres. Berlin.

- MAIER, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.
- MARTIN, C. H. (1914): A note on the occurrence of nematocysts and similiar structures in the various groups of the animal kingdom. Biol. Zentralbl. Bd. 34.
- PÉNARD, E. (1914): Un curieux Infusoire. Legendrea bellerophon. Rev. Suisse de Zool. Vol. 22.
- (1922): Etudes sur les Infusoires d'eau douce. Genf.
- SCHNEIDER, W. (1930): Die Verbreitung des Tektins bei den Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 72.
- SCHUBERG, A. (1905): Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
- TANNREUTHER (1926): Life history of Prorodon griseus. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 51.
- TÖNNIGES, C. (1913): Die Trichocysten von Frontonia. 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: 1934

Band/Volume: [83_1934](#)

Autor(en)/Author(s): Krüger Friedrich

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Trichocysten einiger Prorodon-Arten. 275-320](#)