Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel.)

Die Struktur des Stieles bei den *Sessilia.*

Von

Herbert Precht.

(Hierzu 5 Textfiguren.)

Bei der Bearbeitung der „Epizoen der Kieler Bucht“ [1]) gestattete mir das reichlich zur Verfügung stehende Material, auch über dies schon so oft untersuchte und umstrittene Objekt einige Aufschlüsse zu geben. In dieser Arbeit sind auch die hier genannten Arten genauer beschrieben.

Bei der Gattung *Scyphidia* finden wir die verschiedensten Anheftungsmechanismen, die man wohl kaum auf einen Typ zurückführen kann. (Vgl. *S. hydrobiae* mit verbreitertem hinterem Körperpol, *S. physarum* Fauré-Fremiet, 1905, p. 211, *S. gasterostei*, *S. spionicola* und *terebellidis*, ferner *Paravorticella terebellae*).

Die Gattung *Rhabdostyla* hat schon einen echten Stiel, der gelegentlich noch sehr kurz sein kann (z. B. bei *R. variabilis* und *nereicola.*) Die Gattung *Epistylis* unterscheidet sich nur durch Koloniebildung von ihr, sonst ist die Struktur des Stieles dieselbe. Der Stiel besteht aus einer starren gallertigen Grundsubstanz (Marksubstanz von Bütschli, 1887—89, p. 1307). Bei Schnitten färbt sich die äußere Schicht und nach Schröder (1906 a, p. 92) auch die den inneren Hohlraum von *Campanella umbellaria* begrenzende Schicht dunkler. Fauré-Fremiet nennt sie „enveloppe externe mince cuticule chitineuse“ (1905, p. 207). Die äußere Schicht ist jedenfalls von resistenterer Beschaffenheit und gibt dem Stiel seine feste Gestalt. Obgleich der Kragen bei der Gattung *Craspedomyoschiston* nur aus

---

[1]) Diss. unter Anleitung von Prof. Remane.

dieser Grundsubstanz besteht, bewahrt er stets seine typische Gestalt. Der Stiel erscheint äußerlich längsgestreift. Diese Längsstreifung wird aber durch elastische Fibrillen hervorgerufen, die das ganze Innere des Stieles durchziehen. Sie beginnen stets mit einer Verdickung, und in einigen Fällen konnte ich auch beobachten, daß sie an der Ansatzstelle des Stieles etwas verdickt endigten. Oftmals ist die Oberfläche des Stieles nicht glatt, sondern durch unregelmäßige Querfalten wellig vorgebuchtet. Die Fibrillen können nun direkt bis an die äußere Hülle grenzen und die Vorbuchtungen mitmachen, oder sie verlaufen gerade nach unten, und die Vorbuchtungen bleiben ausgespart (z. B. bei *Epistylis carcini*, *E. gammari*, ferner bei einigen Contractilia). Diese Vorbuchtungen bestehen dann nur aus Grundsubstanz, im Innern liegen die Fibrillen in Grundsubstanz eingebettet.

Bei der Gattung *Craspedomyoschiston* wird ein direkter Kragen von beträchtlicher Dimension vorgebuchtet, in den ebenfalls die Fibrillen nicht hineinreichen. Im Prinzip gleicht dieser Kragen den vielen kleinen Vorbuchtungen in anderen Stielen. Wir finden dieselben elastischen Fibrillen bei den Contractilia wieder, nur füllen sie hier nicht das ganze Lumen des Stieles aus. Dieser eben beschriebene Bau des Stieles tritt sehr einheitlich bei den Acontractilia auf. Es kommen aber doch wohl gelegentliche Abweichungen vor. Z. B. wird berichtet, daß bei *Epistylis nympharum* Engelm. der Stiel homogen ist und wahrscheinlich nur aus Grundsubstanz besteht ohne Fibrillen. *Campanella umbellaria* Ehrbg. hat einen Hohlraum im Innern, und das Tier soll mit einem Stielpfropf in diesen hineinragen (Schroeder, 1906 a, p. 94). Aber auch bei dieser letzteren Art ist dieser zylindrische Stiel von Fibrillen erfüllt, die nur hier in regelmäßigen konzentrischen Kreisen angeordnet sind, während sie bei anderen (z. B. *Epistylis plicatilis*) unregelmäßiger angeordnet sind. Schon Engelmann, 1862 (an *Opercularis Lichtensteini*) und Plate, 1888 (an *Epistylis simulans*) vertraten die Ansicht, daß die Grundsubstanz des Stieles durchaus fibrillär ist.

Zu einem anderen Ergebnis kamen jedoch Fauré-Fremiet (1905) und Schroeder (1906 a, b). Nach dem ersteren soll es sich nicht um Fibrillen handeln, sondern um Röhrchen. Der Stiel besteht nach ihm aus zwei wesentlichen Teilen „une enveloppe externe, mince cuticule chitineuse, et un faisceau central constitué par des tiges tubulaires également chitineuses“ (1905, p. 212). Diese Röhrchen sollen von einer „Scopula“ am hinteren Körperteil ausgeschieden werden. Diese Stiftchen sind bei losgerissenen Köpfchen in der Tat

zu sehen, ebenso wie an den noch am Stiel haftenden Köpfchen. Es steht also eine neuere „Röhrentheorie“ der älteren „Fibrillentheorie“ gegenüber. Meine Untersuchungen haben zunächst klar gezeigt, daß die Scopulae nur die verdickten Enden der Fibrillen sind, die folglich an Stielstümpfen auch fehlen, so daß dann die Fibrillen dünn endigen. Die Scopulastiftchen am hinteren Körperpol stehen also nicht zwischen den Fibrillen, sondern sind die direkte Fortsetzung derselben. Bei einer normalen kurzen Scopula möchte man so glauben, daß beim Losreißen der Köpfchen die verdickten Enden der Fibrillen am Köpfchen verbleiben und bei der Neubildung des Stieles ev. dann von neuem die elastischen Fibrillen ausscheiden. Eine Tatsache ist dagegen sehr auffällig. *Campanella umbellaria* hat, wie Fauré-Fremiet berichtet (1905, p. 214), (dies wird von Kahl bestätigt), eine wimperartige Scopula. Die einzelnen Fädchen dieser Scopula können sogar schlagende Bewegungen ausführen. Dies muß entweder so gedeutet werden, daß die Wimpern direkt in die Fibrillen übergehen oder so, daß man die Fibrillen tatsächlich als enge Röhrchen auffaßt, deren Lumen zunächst etwas weiter ist und die Scopulastiftchen umfaßt (dies sind dann die verdickten Enden). Das Lumen schmilzt dann zusammen, ist sehr gering oder fehlt dann im weiteren Verlauf der Fibrillen (Kahl neigt zu der letzteren Ansicht). Beim Losreißen der Köpfchen werden dann die Scopulastiftchen wieder aus dem oberen kleinen Trichter herausgezogen. Dar Name Scopula für diesen Stiftchensaum am unteren Körperpol abgerissener Köpfchen soll weiter gebraucht, aber stets in dem eben erklärten Sinne verstanden werden. Bei Arten mit kräftiger Stielstreifung sieht man den direkten Übergang der verdickten Enden in die Fibrillen sehr deutlich, bei Arten mit sehr schwacher Streifung sind klar nur die verdickten Enden zu erkennen, und so kann leicht der Eindruck entstehen, als ob diese Stiftchen in den Zwischenräumen der Längsstreifen (Fibrillen) ständen. Collin hat diese Auffassung von der Scopula von Faurè-Fremiet übernommen und will sie dann auch bei Acineten gesehen haben (1912, p. 108). — Die Fig. 4 von Fauré-Fremiet (1905, p. 213) zeigt einen Querschnitt durch einen Epistylisstiel. Auch hier ist die äußere Grundsubstanz frei von Fibrillen.

Herr Dr. Schroeder stellte mir freundlicherweise seine sämtlichen noch gut erhaltenen Präparate zur Verfügung. Als er mir den Schnitt durch den Stiel von *Campanella umbellaria* (1900 a, Taf. II, 30) mit seinem Mikroskop einstellte, sah man durchaus ein Bild, wie es in der Figur wiedergegeben ist. Allerdings fand ich, daß die Ecken dieser Röhrchen (die nach ihm noch wieder quergeteilt sind, also

auch eine Alveolen- oder Wabenstruktur aufweisen) besonders hervortreten, aber man konnte optische Verbindungen dieser Ecken nicht leugnen. Bei Benutzung eines stärkeren binokularen Mikroskops mit 2 mm-Apochromatlinse sah man gelegentlich nur die runden Querschnitte der Fibrillen und im übrigen die „Verbindungslinien" jedenfalls viel schwächer. Schon die Tatsache, daß die Fibrillen jetzt deutlicher waren, daß also das bessere Auflösungsvermögen des Mikroskops die wahre Struktur mehr unterstrich, spricht für die Fibrillentheorie. Ähnliche nur optisch bedingte „Scheinverbindungen" kann man ja auch an anderen Objekten feststellen. Bei Rotatorien sind die Insertionsstellen der Wimpern ähnlich regelmäßig angeordnet, und obgleich man genau weiß, daß es sich hier um einzelne Punkte handelt, erscheinen sie doch bei ungenügender Auflösung untereinander verbunden und haben das Bild einer Schaumstruktur (mündliche Mitteilung von A. Remane). Auch an die Tafel geschriebene in Quincunx dichtstehende Punkte erscheinen einem Kurzsichtigen schon in einiger Entfernung untereinander verbunden. Da ich bei eigenen Schnitten durch den Stiel von *Zoothamnium duplicatum* auch einzelne isolierte Fibrillen fand, und außerdem das Fibrillenbündel, welches unten an den Stielmuskel faßt, auch aus denselben Fibrillen besteht, so gab dies für mich den Anlaß, mich eindeutig für die Fibrillen zu entscheiden. Auch auf dem Querschnitt durch den Stiel von *Epistylis plicatilis* (1906 b, Taf. 6) konnte man mit dem besseren Mikroskop die Fibrillen noch deutlicher sehen, als bei *Campanella umbellaria.* Auch den Längsschnitt durch den Stiel (1906 b, Taf. 6) habe ich untersucht. Die Querstreifung der Röhrchen konnte man an einigen Stellen höchstens ahnen, aber auch wenn sie vorhanden ist, ist sie eben eine Struktur der Grundsubstanz zwischen den Fibrillen, die eventuell nur durch die Fixierung bedingt ist. Auch hier beobachtete man deutlich, daß die Fibrillen mit verdicktem Ende am Köpfchen beginnen. Sollte der Stiel aus Röhrchen bestehen, so müßten diese ja mit verdünntem Lumen beginnen, was doch schon sehr unwahrscheinlich ist. Die Grundsubstanz scheint eine große Resistenz zu haben, so daß durch Chemikalien und Verwesung sie nicht vor den Fibrillen aufgelöst wird, die dann ihre regelmäßige Anordnung verlieren würden. Ungeklärt bleibt nur noch die Beobachtung von Fauré-Fremiet, der einzelne dieser Röhrchen isoliert haben will (1905, p. 214, Fig. 5). Schroeder ist dieses jedoch nie gelungen.

Der Stiel der Cothurnien entspricht in seinem Aufbau durchaus dem von Rhabdostyla und Epistylis, nur kommt hier die knopfartige Verdickung im doppelten Boden des Gehäuses hinzu.

Um die Stielverhältnisse bei den Contractilia zu prüfen, untersuchte ich besonders *Zoothamnium duplicatum*, *alternans* und *Haplocaulus furcellariae* (s. Precht, 1935, systematischer Teil). Von dem letzteren fand ich nur Einzeltiere auf *Furcellaria*. Es ist eine Form, die vielleicht ihre Koloniebildung aufgegeben hat, in ihren Stielverhältnissen aber durchaus noch *Zoothamnium* entspricht. Die hier zylindrische, das Myonem und die Muskelscheide umschließende Grundsubstanz ist durchaus mit der der nichtkontraktilen Arten identisch. Die in ihr eingebetteten Fibrillen beginnen mit verdicktem Ende und reichen entweder dicht bis an die äußere Hülle heran oder lassen noch einen äußeren fibrillenfreien Zylinder frei (z. B. *Myoschiston duplicatum*, *Carchesium steinii*, ferner der Kragen von *Craspedomyoschiston*). Wir finden also dieselben Verhältnisse wie bei den Acontractilia wieder, nur die Fibrillen erfüllen hier nicht das ganze Lumen des Stieles, sondern bilden einen nicht allseits gleich dicken Zylinder um den Stielmuskel. Zunächst sei letzterer besprochen. Die Myoneme des Köpfchens setzen sich trichterförmig in den Stielmuskel fort, wo sie dann zu einem einheitlichen Stielmuskel verschmelzen. Die Vereinigung zum Faden tritt erst im Stiel selbst ein (vgl. Bütschli, 1887—1889, p. 1309). Sicherlich hat das Myonem auch im unteren Teil noch fibrillären Aufbau. Viele Autoren haben dies direkt beobachtet (vgl. Bütschli, p. 1320, Wesenberg-Lund, 1925—1926, Taf. XX, 6 u. 7, Kahl, 1930, p. 20). Koltzoff fordert unbedingt einen flüssigen Aggregatzustand für das „Kinoplasma". In hypotonischer Lösung läßt es sich vakuolisieren, in hypertonischer Lösung löst es sich in Tröpfchen auf. Sicherlich wird das Plasma der Myonemfibrillen des Muskels durch den Wasserentzug so verändert, daß es zur Tropfenauflösung kommt. An der Grenze von Kino- und Thekoplasma (= Muskelscheide) verlaufen nach Koltzoff starke Fibrillen, die ich jedoch nie beobachten konnte.

Um den Muskel herum befindet sich eine Muskelscheide (Thekoplasma nach Koltzoff), die bis zum unteren Ende des Muskels reicht und diesen wohl auch hier umschließt, oben aber direkt mit dem Körperplasma (Corticalplasma) in Verbindung steht, wie ich bei einem günstigen Objekt auf das deutlichste gesehen habe (Fig. 1). Die kleinen Einschlüsse des Plasmas setzen sich direkt in die Muskelscheide fort. Schon lange war der körnige Inhalt der Muskelscheide bekannt, und Bütschli vermutete schon die eben erwähnte Tatsache (1887—1889, p. 1308). Später wurde die Muskelscheide wieder anders aufgefaßt (Fauré-Fremiet (1905, p. 217), Schroeder (1906 c), Entz (1891—1892)). Wesenberg-Lund schreibt folgendes: „then comes

the muscle sheath which really seems to consist of two strings, an outer thicker one, with granular structur and transversal furrows, and an inner, more inconspicuous, much thinner, longitudinal one striped like the muscle etc.“ (1925—1926, p. 23). Koltzoff zeigte eindeutig (1912, p. 352), daß die Muskelscheide den Stielmuskel stets allseitig umgibt, verlängerte sie dann aber nach unten in einen Teil ohne Körnchen, was aber sicherlich nicht den Tatsachen entspricht, wie im weiteren gezeigt wird. Bemerkenswert ist noch die Tatsache, daß die Fadenscheide isotop ist, während die Stielfäden im polarisierten Licht doppelbrechend sind (Spek, 1925, p. 35). Die Grundsubstanz des äußeren Stieles grenzt für gewöhnlich direkt an die Muskelscheide. Bei dem untersuchten Präparat (Fig. 1) war die Muskelscheide etwas geschrumpft und ließ so einen Hohlraum (R) zwischen sich und der Grundsubstanz frei. Ähnliches scheint Wesenberg-Lund beobachtet zu haben (1925 bis 1926, Taf. XII bis XIII 3). Dies zeigt besonders die starre Beschaffenheit dieser Grundsubstanz, da durchaus die scharfe Grenze gegenüber dem Hohlraum gewahrt blieb. Die Muskelscheide reicht meist noch etwas über den Ansatz des unten an den Muskel angreifenden Fibrillenbündels hinaus (Fig. 1). Wahrscheinlich bildet sie aber nicht einen unten offenen Schlauch, sondern nur der Rand ist etwas über das Fibrillenbündel hinausgestülpt. An das untere Ende der geschlossenen Muskelscheide greift direkt das Fibrillenbündel an, während das Myonem ebenfalls mit seinem unteren Pol an ihr befestigt ist.

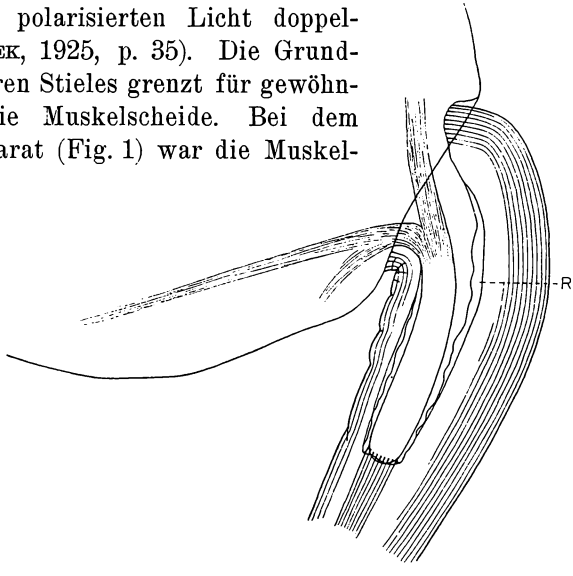

Fig. 1. *Haplocaulus furcellariae.* R = Hohlraum zwischen Muskelscheide und Grundsubstanz. Weitere Figurenerklärungen im Text.

Die Muskelscheide wird bei den Kontraktionen in Mitleidenschaft gezogen, so daß diese Aussackung vielleicht einen kleinen Spielraum gewährt. Bei einem anderen Objekt (*Zoothamnium dupli-*

catum Fig. 2 a, b) beobachtete ich Auslösung des Stielmuskels mit der Muskelscheide von dem Fibrillenbündel. Der Kanal, aus dem sich der Muskel zurückgezogen hatte, war deutlich sichtbar. Er wurde etwas verschmälert durch den Druck der ihn allseits umgebenden Grundsubstanz. Durch den entstandenen Zug war unten im Hohlraum nichts mehr von der Aussackung der Muskelscheide zu sehen. Man sah nur die unverdickten Fibrillenenden, die in einem geschlossenen Bündel angriffen. Der Muskel hatte sich sehr weit zurückgezogen und durch das Zusammenziehen verdickt. Er hatte sich schneller zurückgezogen als die ihn umgebende Muskelscheide, die jetzt unten vorgewölbt wurde. Auch hier hatte ich deutlich den Eindruck, daß, während unten die Muskelscheide das Myonem noch abschloß, sie vom Rand sackartig vorgewölbt wurde (Fig. 2 b). Unten am Muskel (bzw. an der Muskelscheide) bemerkte man eine starke Punktierung, die Scopula des Fibrillenbündels. Bei *Carchesium abrae* wurde schon berichtet (PRECHT, 1935 systematischer Teil), daß hier der Muskel mit Muskelscheide ganz aus dem Kanal herausgezogen wurde und seinen Zusammenhang mit dem Köpfchen nicht verlor. Oben am Körper greifen die Fibrillen der äußeren Grundsubstanz an (wie bei den Acontractilia), wie später geschildert wird. Die Muskelscheide ist nur eine Ausstülpung des Körpers, in der sich die Körpermyoneme zu einem Strang vereinigen. Sie ist die direkte Verlängerung der Körperpellicula. Unten an diese Ausstülpung greifen im Fibrillenbündel dieselben Fibrillen wie oben an und können sich in den eben beschriebenen Fällen genau so von dem Körperfortsatz trennen, wie dies bei der gewöhnlichen Losreißung der Köpfchen mit den oberen geschieht. Gewöhnlich reißt nur der Körperfortsatz ab und verbleibt im Stiel. Durch diese Auffassung wird auch der Unterschied zwischen Contractilia und Acontractilia gemildert. Schon bei *Rhabdostyla* und *Epistylis* kann der untere Körperpol etwas in den Stiel vorgewölbt sein. Vereinigen sich nun hier die Körpermyoneme und wird der untere Körperpol noch etwas weiter vorgestülpt, so gelangen wir zu Formen, wie sie z. B. durch

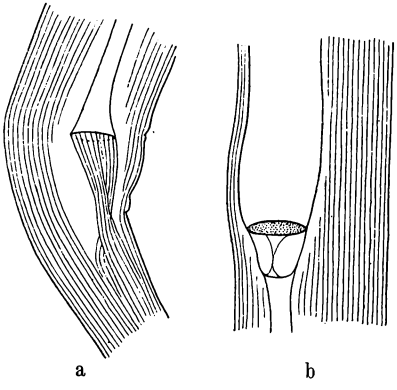

Fig. 2. *Zoothamnium duplicatum.*

Intranstylum coniferum repräsentiert werden. Die Fibrillen, die unten an diesen Auswuchs ansetzen, bilden jetzt das Fibrillenbündel. Der Auswuchs ist nicht axial gelegen, sondern einer Seite genähert. Beim Weiterwachsen verschiebt sich die Wachstumszone am hinteren Körperpol des Tieres. Bei manchen *Intranstylum*-Arten sind diese Körperauswüchse schon ziemlich lang (z. B. *Intranstylum duplicatum*). Werden sie noch länger, so gelangen wir schließlich zu einem Verzweigungstyp wie die Gattung *Carchesium* ihn zeigt. Jedes Köpfchen hat aber noch einen isolierten Körperfortsatz. Verschmelzen diese nun, so haben wir Formen vor uns, wie sie die Gattungen *Zoothamnium* und *Myoschiston* aufweisen. Hier sind alle Tiere durch das Körperplasma der Muskelscheide miteinander verbunden. Solche Formen können dann allein, wie bei einigen *Zoothamnium*-Arten, Makronten ausbilden, die frühzeitig die Eigenernährung einstellen und trotzdem wachsen, da sie von den anderen Köpfchen Nahrungszufuhr erhalten können (vgl. Wesenberg-Lund, 1925—1926, p. 44, Furssenko, 1929, p. 381, 422, 495). Der ganze übrige Stiel (Grundsubstanz mit Fibrillen), bei den Acontractilia also der ganze Stiel, ist als Sekretionsprodukt des hinteren Körperpols anzusehen. Interessant sind dann die Reduktionsformen dieser Gattungen. Einige Arten bilden kontraktile und nicht kontraktile Varianten aus (z. B. *Carchesium steinii*). Bei der nicht kontraktilen war der Stielmuskel vielleicht etwas dünner und wurde bei älteren reichverzweigten Kolonien eher unsichtbar als bei der anderen. Bei anderen Arten, die wahrscheinlich nicht mehr kontraktil vorkommen, ist die Reduktion weitergegangen. Das Myonem wird auffallend dünn und ist schwächer sichtbar als ein normal kontraktiles (z. B. *Carchesium abrae*, *Craspedomyoschiston sphaeromae*). Ein unten an den Muskel angreifendes Fibrillenbündel und eine Muskelscheide (an den Gabelungen) ist in allen Fällen noch deutlich wahrnehmbar. Bei *Myoschiston cypridicola* hebt sich das Myonem optisch kaum mehr von der umgebenden Grundsubstanz hervor. Muskelscheide und Fibrillenbündel konnte ich nicht mehr feststellen, und auch an den Verzweigungsstellen zeigte das „Myonem“ eigenartiges Verhalten (vgl. Precht, 1935, systematischer Teil). Bei dieser Art und bei *Myoschiston balanorum* schien es, als ob keine Differenzierung in Muskel und Muskelscheide mehr eingetreten ist, so also der Stielmuskel lediglich als Körperauswuchs zu werten ist.

Hierher gehört wohl auch das Starrwerden reichverzweigter Kolonien einiger Arten in den unteren Teilen der Kolonien. Hier wird dann der Stielmuskel unschärfer und ist oft kaum noch zu

erkennen. Nur die oberen Seitenzweige können dann meist nur noch nickende Bewegungen ausführen (z. B. bei *Zoothamnium rigidum*, *Myoschiston duplicatum* u. a.). Junge, wenig verzweigte Kolonien sind völlig kontraktil. Andere Arten bewahren die völlige Kontraktilität auch bei sehr reicher Verzweigung (z. B. *Zoothamnium duplicatum*). Meistens kontrahiert sich bei Reizen die ganze Kolonie, gelegentlich aber auch einige Seitenzweige allein.

Wie ist nun der Verlauf des Stielmuskels? In der Literatur findet man allgemein die Ansicht, daß das Myonem bei *Vorticella* und *Carchesium* spiralig im Stiel verläuft, während bei *Zoothamnium* sich die Befunde widersprechen. Die meisten Beobachter behaupten, daß das Myonem einen nahezu axialen Verlauf habe. Andere geben ihm denselben Verlauf wie bei den erstgenannten Gattungen. Wieder andere behaupten, daß der Faden nur in der Muskelscheide spiralig verläuft (BÜTSCHLI, p. 1308). KOLTZOFF entgeht dieser Schwierigkeit, indem er (1912, p. 350) dem Muskel freie Beweglichkeit in einer dünnen äußeren Hülle, die wahrscheinlich mit Seewasser gefüllt ist, zuerkennt. WESENBERG-LUND berichtet über den unteren gemeinsamen Stiel der Kolonien von *Zoothamnium geniculatum* AYRTON (1925—1926, p. 20), daß der Muskel gerade nach unten verläuft, während sich Muskelscheide und Grundsubstanz einmal um ihn herumwinden. Der Muskel liegt also nicht axial im Stiel. Schon früh hatte man beobachtet, daß bei Kontraktionen der Stiel sich nicht aufrollt wie bei *Vorticella*, sondern sich zickzackförmig knickt. (Andere wollen gesehen haben, daß doch gelegentlich eine Aufrollung stattfindet, ENTZ an *Zoothamnium mucedo*.) Schon EHRENBERG hatte zickzackförmige Knickung beobachtet, und BÜTSCHLI meint hierzu (1887—1889, p. 1314), daß entweder der Verlauf des Muskelfadens tatsächlich zickzackförmig ist, oder wahrscheinlicher die Kontraktion des Fadens nur lokal auf kurze Strecken und in gewissen Entfernungen eintritt. WESENBERG-LUND behauptet, daß sich bei der Kontraktion die ganze Krone einmal dreht. „But at the same moment when the crown is swept round, and the two lower parts of the pedicle are bent, the last part is bent in the knee. The two lower bendings are a combination of a spiral and a zigzag-bending; the more basal one only a zigzag bending“ (1925—1926, p. 22).

Diese Frage konnte durch Schnitte und auch durch Lebenduntersuchung eindeutig gelöst werden. Geschnitten wurde *Zoothamnium duplicatum*, welches in reichverzweigten Kolonien an den Hafenbrücken Kiels überaus häufig ist. Fixiert wurde mit schwachem Flemminggemisch, das auf 70° C erwärmt wurde. Die Schnittserien

wurden in einer Dicke von 5 μ hergestellt. Gefärbt wurde mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Hauptsächlich wurde der Muskelverlauf im geraden unteren Hauptstiel der Kolonien geprüft. Fig. 3n zeigt einen Schnitt durch den unteren, myonemlosen Stiel, 3m einen solchen durch das Fibrillenbündel. In Fig. 3l ist die Stelle geschnitten, wo der Stielmuskel (Mitte) am Fibrillenbündel befestigt ist. Die nächsten Fig. k—a zeigen nacheinander folgende Schnitte durch den Muskel. Fig. 3o zeigt einen Schnitt durch eine Verzweigungsstelle. Der Muskel mit Muskelscheide ist geschrumpft, jedoch ist die Grenze des Hohlraumes deutlich wahrnehmbar und durch eine scharfe Linie wiedergegeben. Der Fibrillenbereich ist

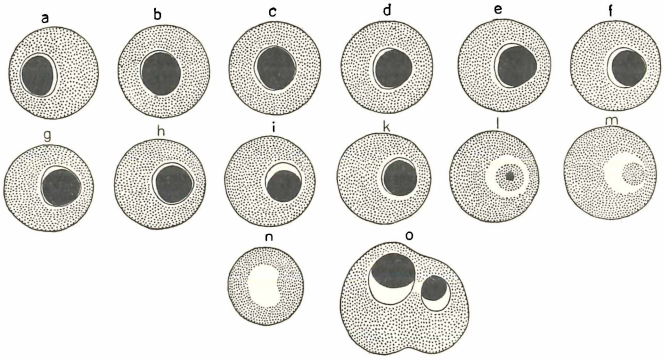

Fig. 3. Schnittserie durch den Stiel von *Zoothamnium duplicatum*.

punktiert. Aus dieser Figur geht eindeutig hervor, daß der Stielmuskel tatsächlich zickzackförmig im Stiel verläuft, daß also die sanften Windungen in einer Ebene durch die Stielmitte liegen. Wird also der Stiel senkrecht zu dieser Ebene gesehen, so wurde spiraliger Verlauf vorgetäuscht, parallel zu dieser Ebene ein axialer. Auch an lebenden Kolonien konnte dies eindeutig festgestellt werden. Der Stiel ist gelegentlich etwas gedreht und durch die Verzweigungen liegen diese Ebenen nicht alle parallel, so daß man in einigen Teilen der Kolonien einen axialen, in anderen einen gewundenen Verlauf des Myonems wahrnimmt. Im Hauptstiel sieht man meist gewundenen Verlauf, weil durch den Druck des Deckglases die Kolonie sich natürlich so einstellt, daß die Knickungen parallel zu diesem ausgeführt werden. Fig. 4a stellt eine Kolonie von *Zoothamnium intermedium* dar, die senkrecht zu der Ebene der Knickungen gesehen wird, also die Windungen des Myonems zeigt. Fig. 4b stellt dieselbe Kolonie eben nach einer Kontraktion dar, wo sie im Begriff

ist, sich wieder zu strecken. Man sieht also, daß an den Stellen, wo das Myonem der äußeren Hülle stark genähert ist, die stärksten Umknickungsstellen sind. Die Umknickung geschieht also an ganz bestimmten Stellen und nicht dort, wo nach Koltzoff das lose in der Hülle aufgehängte Myonem sich zufällig kontrahiert. Es liegt vollkommen fest eingebettet in die Marksubstanz, wie durch den Kanal in Fig. 2 a und b gezeigt wird, der ebenfalls die Windungen mitmacht. Nach Koltzoff (1912, p. 350) verändert das Myonem innerhalb der Höhlung der äußeren Hülle bei der Kontraktion ungehindert seine Stellung und liegt an der Biegung der Oberfläche beinahe ganz an.

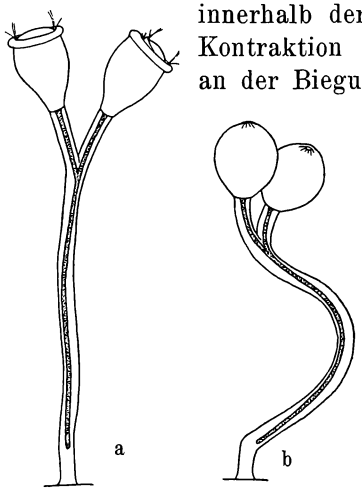

Fig. 4. *Zoothamnium intermedium.*

Ersteres dürfte wohl widerlegt sein. An den Biegungsstellen ist nun die Grundsubstanz an der inneren Seite äußerst dünn, so daß sie in Falten geschlagen wird (s. Fig. 5). Schon Fortner weist darauf hin (1926, p. 126), daß so Kontraktionen nie entstehen könnten. Der Stiel biegt sich einfach zickzackförmig und zwar so weit, daß sich die einzelnen Windungen berühren. Gelegentlich ist der Stiel etwas tordiert, so daß die Knickungen nicht ganz genau in einer Ebene liegen. Durch die Verzweigungen werden die Knickungsebenen gegeneinander verschoben, so daß die Seitenzweige in einer anderen Ebene knicken als der Hauptstiel. Daß bei den Kontraktionen eine Drehung der ganzen Kolonie stattfindet, habe ich nie beobachtet. Beim Wachstum des Stieles muß also die Bildungsstelle des Muskels auf einem Durchmesser durch den hinteren Körperpol immer hin und her wandern, so daß gelegentlich auch der Muskel in der Mitte des Stieles entspringt. Kahl vertrat die Ansicht, daß ein spiraliges Myonem, welches durch Drehung des Köpfchens entsteht, leichter vorstellbar ist. Die Fibrillen der umhüllenden Grundsubstanz inserieren mit verdicktem Ende am Köpfchen und verlaufen im ganzen Stiel gerade nach unten, ohne die Windungen des Myonems mitzumachen. Eine Drehung ist aus diesem Grunde hier schon unvorstellbar.

Bei *Vorticella* ist der Myonemverlauf spiralig. Fauré-Fremiet berichtet über diese Gattung (1905, p. 220): „En examinant avec soin les stades ultérieurs de ce développement, on constate que

l'orientation du corps de l'Infusoire ne varie pas dans l'espace, mais que le point d'attache du cordon central subit un lent mouvement de rotation autour du centre du disque basal."

Wie ist nun der Myonemverlauf bei den übrigen Gattungen? Bei *Myoschiston* ist der Verlauf sicherlich der gleiche, der Querschnitt durch Stiel und Muskel ist rund. Der kurze Stielmuskel der Intranstylumarten verläuft sicherlich ebenso. Auch die von mir untersuchten epizoischen Carchesiumarten schienen ähnlich gebaut zu sein. Sie führen alle nur nickende Bewegungen aus, niemals beobachtete ich die geringste spiralige Aufrollung. Auch die Gattung *Haplocaulus* ist hierher zu stellen. Bei *Vorticella* ist der Querschnitt des Myonems elliptisch und durchzieht in Spiralwindungen den Stiel. Dasselbe wird für hochgestielte Carchesiumarten berichtet (*Carchesium polypinum*; Kahl, Fortner 1926). Diese habe ich nie untersucht.

Bisher wurde nur über den Muskel mit Muskelscheide berichtet. Es bleibt noch die als Sekretionsprodukt aufzufassende Grundsubstanz mit den in ihr eingebetteten Fibrillen. Wie schon angedeutet wurde, greifen an dem Hinterende des Köpfchens dieselben Fibrillen an wie bei den Acontractilia. Sie beginnen ebenfalls mit verdicktem Ende. Bei den drei genauer untersuchten Arten *Zoothamnium duplicatum*, *Zoothamnium alternans* und *Haplocaulus furcellariae* reichen sie bis dicht an die Außenwand. Die äußersten Fibrillen verlaufen gerade durch bis nach unten. Auch dort, wo das Myonem der äußeren Hülle genähert ist, verläuft doch noch mindestens eine Schicht von Fibrillen außerhalb, die dann bei Kontraktionen mit in Falten geschlagen wird. Die Fibrillen grenzen nun innen nicht direkt an die Muskelscheide, sondern ein bei den einzelnen Arten variierender innerer Mantel der Grundsubstanz ist frei davon. Bei *Zoothamnium duplicatum* ist dieser Zwischenraum sehr klein, wird aber am unteren Myonemende auch breiter (Fig. 4). Bei *Zoothamnium alternans* und *Haplocaulus furcellariae* ist er etwas größer. Besonders am unteren Teil des Muskels ist dieser Raum breit und setzt sich fort in den inneren Raum des myonemlosen Stielendes, welcher ebenfalls frei von Fibrillen ist. Die inneren Fibrillen in der Ebene der Windungen können also nicht direkt gerade durchlaufen, sondern müssen den Windungen des Stielmuskels nach beiden Seiten ausweichen, so daß, wenn man senkrecht zu dieser Ebene sieht, der Fibrillenraum zu beiden Seiten des Muskels abwechselnd dick und dünn wird. Beim Beobachten mit der Mikrometerschraube kann man feststellen, daß die inneren Fibrillen der äußeren Schicht

nicht ganau parallel sind, sondern bald nach dieser, bald nach der anderen Seite etwas abweichen. Die elastischen Fibrillen sind im Stiel also so angeordnet, daß stets der Stelle der größten Biegung die größte Breite der Fibrillenschicht gegenüberliegt, welche dann durchaus geeignet ist, als antagonistische Komponente zu wirken. Eigenartig ist, daß man nie sieht, ob bei den Verzweigungen die Fibrillen sich auch verzweigen oder frei endigen. Da sie im unteren Stiel nicht wesentlich enger gelagert sind, muß man eine Vermehrung annehmen.

Unten am Muskel greift ein kräftiges, geschlossenes Fibrillenbündel ebenfalls mit verdickten Fibrillenenden an, welches sich verschmälert und schließlich wieder fächerartig aufgelockert wird und dann zusammen mit der dünnen Fibrillenschicht dieser Seite bis zur Stielbasis verläuft. Die Fibrillen verteilen sich unten so, daß in dem unteren myonemlosen Stielabschnitt ein überall gleichdicker Fibrillenmantel gebildet wird, der die innere fibrillenlose Grundsubstanz umschließt und so zum Grunde des Stieles verläuft (s. Fig. 5). Fig. 2 a zeigt die Auffächerung des Bündels von oben, hier liegt der untere Stiel etwas tiefer, so daß man in der Gesichtsebene nur den Fibrillenmantel, nicht die fibrillenlose Mitte des unteren Stieles sieht. Die Fibrillen des Bündels sind also dieselben Fibrillen des oberen Stieles und nach der Vereinigung zum unteren Fibrillenmantel nicht mehr von diesen zu unterscheiden. Die unterste Knickung der Kolonie bei Kontraktionen liegt im unteren Ende des Fibrillenbündels, das sich der von oben kommenden dünnen Fibrillenschicht dicht anlegt (Fig. 5 *Zoothamnium alternans*). Der fibrillenlose Raum im Innern des Stieles ist hier besonders groß. Diese Stelle ist bei dem Präparat Fig. 5 durch das Deckglas etwas plattgedrückt.

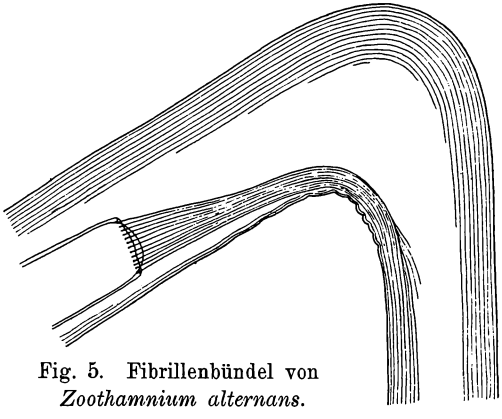

Fig. 5. Fibrillenbündel von *Zoothamnium alternans*.

Das Fibrillenbündel soll den Muskel im Stiel verankern und muß also bei den Kontraktionen einen kräftigen Zug aushalten. Die Fibrillen sind hier oft direkt verschlungen. Mit dieser Tat-

sache läßt sich im übrigen kaum die Röhrchen- oder Wabentheorie vereinen. Bei den Querschnitteu (Fig. 3), bei denen man in der Fibrillenschicht dasselbe Bild hatte, wie bei den Schnitten von Herrn Dr. SCHROEDER, war gelegentlich eine der Fibrillen etwas in den fibrillenlosen Teil um das Myonem vorgerückt und zeigte dann keine Verbindungen mehr zu den anderen. Ich glaube, auch dieses entscheidet eindeutig für meine Ansicht. KOLTZOFF sah ein ähnliches Fibrillenbündel, doch faßte er es als eine Verlängerung der nach ihm zwischen Kino- und Thekoplasma verlaufenden Fibrillen auf. Er ließ es an der inneren Wand des Thekoplasmas endigen (1912, Fig. 8). Aus dem Präparat Fig. 2 ging eindeutig hervor, daß es sich hier um ein geschlossenes Bündel handelt und nicht um einen innen hohlen Fibrillenmantel. WESENBERG-LUND sah auch eine derartige Sehne (tendon) und auch eine fächerartige Auflösung. Nach ihm teilt die Sehne sich in zwei Bänder und ist wahrscheinlich eine direkte Fortsetzung der Muskelscheide (1925—1926, p. 21). FURSSENKO, der annimmt, daß *Zoothamnium geniculatum* mit *Zoothamnium arbuscula* identisch ist, schreibt hierzu (1929, p. 432): „so beschreibt WESENBERG-LUND die kegelförmige Erweiterung der „Sehne" in seinem unteren Teile, anscheinend durch die Ansicht des optischen Schnittes getäuscht, als zwei Stränge. Ferner beschreibt er im Gebiete des „Scharniers" des Stieles gewisse Scheiben, welche tatsächlich nur als Falten des Stieles erscheinen." Nach ihm ist auch die Sehne ein Sekretionsprodukt. Im übrigen schließt sich dieser Autor ganz der Auffassung von FAURÉ-FREMIET an.

Bei vielen Arten ist die Stiellängsstreifung (Fibrillen) sehr schwer zu sehen. Deutlich sieht man dann nur die verdickten Enden. Die Fibrillen fehlten aber in allen von mir untersuchten Fällen nie. So ist es auch zu erklären, daß KOLTZOFF und auch WESENBERG-LUND von diesen Fibrillen nichts erwähnen. Bei dem Untersuchungsobjekt des letzteren Autors (*Zoothamnium geniculatum*) scheinen die Fibrillen so fein zu sein, daß das Fibrillenbündel sogar als plasmatisch (Verlängerung der Muskelscheide) aufgefaßt wurde. KOLTZOFF untersuchte ebenfalls *Zoothamnium alternans*, aber unter diesem Namen werden sicherlich mehrere Arten zusammengefaßt (s. KAHL, 1933, p. II c, 132), so daß er wohl ein anderes Untersuchungsobjekt hatte. Bei der von mir untersuchten Art (s. PRECHT, 1935, systematischer Teil) war die Stielstreifung besonders deutlich. Eine Querstreifung und besondere Struktur habe ich außer einer oberflächlichen Querfaltung an den Biegungsstellen nie beobachtet (WESENBERG-LUND, 1925—1926, p. 20, hier sollen die Querstreifen

auch im gestreckten Stiel verschwinden). Ebenfalls war nicht eine bestimmte Stelle als Scharnier ausgebildet (FURSSENKO, 1929, p. 431).

Wie sind nun die Verhältnisse bei den anderen Contractilia? Bei den *Zoothamnium*-Arten, bei denen das Myonem fast bis zum Grunde des Stieles reicht, greift ebenfalls ein kurzes Fibrillenbündel an, welches dann aber zur Mitte der Ansatzfläche verläuft (z. B. bei *Zoothamnium rigidum*, *Zoothamnium hiketes*). Bei den von mir untersuchten epizoischen *Carchesium*-Arten scheint der Bau des Stieles sehr ähnlich zu sein. Die äußeren Fibrillen verlaufen gerade nach unten. Unten am Hauptmuskel greift ein Fibrillenbündel an, welches wie bei den eben erwähnten *Zoothamnium*-Arten zur Mitte der Fußplatte verläuft. Auch an jeden Nebenmuskel greifen Fribrillenbündel an, deren Weiterverlauf ich jedoch nicht verfolgen konnte. Bei der Gattung *Myoschiston* finden wir ebenfalls gerade nach unten laufende Fibrillen in der den Muskel umhüllenden Grundsubstanz (besonders deutlich bei *Myoschiston duplicatum*) und ebenfalls hebt sich ein Fibrillenbündel deutlich hervor, welches zunächst am einfachen Muskel, später an der unteren Gabelung inseriert. *Intranstylum* zeigt gleichfalls deutliche, gerade durchlaufende Fibrillen, und an jeden kleinen isolierten Muskel greifen Fibrillenbündel an, die dann scheinbar isoliert bis zur Mitte der Fußplatte verlaufen. Jedenfalls kann man ein Bündel von wohl nur enger gelagerten, vielleicht auch kräftigeren Fibrillen durch den ganzen Stiel hin verfolgen. Bei der Gattung *Vorticella* und auch bei hochgestielten *Carchesium*-Arten (*Carchesium polypinum*) soll nach KAHL u. a. der Fibrillenverlauf von dem von mir untersuchten abweichen (vgl. auch FAURÉ-FREMIET, 1905, p. 218). FORTNER findet in dem den Muskel umhüllenden Mantel noch andere Strukturen (1926, p. 123, Fig. 6). Wie schon erwähnt, wurden diese Arten nicht geprüft. Die von mir untersuchten *Vorticella*-Arten zeigten wohl eine sehr schwache Längsstreifung, deutlich waren stets nur die verdickten Enden der Fibrillen wahrzunehmen.

Zusammenfassung.

Der Stiel der Gattungen *Rhabdostyla* und *Epistylis* besteht aus einer gallertigen Grundsubstanz mit resistenterer Außenschicht, deren ganzes Lumen von elastischen Fibrillen erfüllt ist, die mit einer Verdickung am Körper des Infusors beginnen. Der Stiel der Gattung *Cothurnia* unterscheidet sich von diesen nur durch die knopfartige Verdickung im doppelten Boden des Gehäuses.

Bei der Gattung *Zoothamnium* verläuft der Stielmuskel in sanften Windungen in einer Ebene durch die Stielmitte, so daß bei Kontraktionen nur zickzackförmige Bewegungen resultieren können. Der Muskel ist von der mit dem Körperplasma kommunizierenden Muskelscheide umgeben, die unten mit einer kleinen Aussackung den Muskel sackartig umgibt. Direkt an die Muskelscheide grenzt die Grundsubstanz des äußeren Stieles, die ebenfalls wie bei den Acontractilia von elastischen Fibrillen erfüllt ist. In der Ebene der Muskelwindungen müssen die Fibrillen diesen nach beiden Seiten ausweichen. Die Knickung des Stieles geschieht nach der Seite, welcher der Muskel an der betreffenden Stelle genähert ist, und der deshalb auch die Hauptmasse der antagonistischen Fibrillen gegenüberliegt. Unten an das einer Seite des Stieles genäherte Ende des Muskels greift ein Fibrillenbündel an, bei dem die einzelnen Fibrillen wieder mit Verdickungen beginnen. Die Fibrillen des Bündels strahlen unten fächerartig auseinander und bilden mit den von oben kommenden einen geschlossenen Fibrillenzylinder um das nur aus Grundsubstanz bestehende Stielinnere des unteren myonemlosen Stielabschnittes. Die Fibrillen des Bündels sind also dieselben wie die zu beiden Seiten des Muskels, nur greifen sie weiter unten an einen als Körperauswuchs zu wertenden Muskel (mit Muskelscheide) an. Reicht der Stielmuskel fast bis zum Grunde des Stieles, so verläuft das kurze Fibrillenbündel direkt zur Mitte der unteren Ansatzfläche. Dasselbe trifft für das Fibrillenbündel des Hauptmyonems der Gattung *Carchesium* zu. Aber auch an jeden Nebenmuskel greift ein Fibrillenbündel an. Ebensowenig fehlt ein solches bei den Gattungen *Myoschiston*, *Intranstylum* und *Haplocaulus*.

Literaturverzeichnis.

Bütschli, O. (1887—1889): Infusoria in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Collin, B. (1912): Étude monographique sur les Acinétiens II (Morphologie, Physiologie, Systématique). Arch. de Zool. expérim. et générale T. 51.

Entz, G. (1891—1892): Die elastischen und contraktilen Elemente der Vorticellinen. Mathemat. u. naturw. Berichte aus Ungarn Bd. 10.

Fauré-Fremiet, E. (1905): La structure de l'appareil fixateur chex les Vorticellidae. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.

— (1910): La fixation chez les Infusoires ciliés. Bull. sc. de la Belgique et de la France T. 44.

Fortner, H. (1926): Zur Morphologie und Physiologie des Vorticellinenstieles. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 128.

Furssenko, A. (1929): Lebenscyclus und Morphologie von Zoothamnium arbuscula Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Bd. 67.

Kahl, A. (1930): Wimpertiere oder Ciliata, in: Fr. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands Bd. 1. Jena.

— (1933): Ciliata libera et ectocommensalia. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee Lief. 23.

Koltzoff, N. K. (1912): Studien über die Gestalt der Zelle (Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellenstieles.) Arch. f. Zellforschung Bd. 7.

Precht, H. (1935)[1]: Epizoen der Kieler Bucht. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein.

Schroeder, O. (1906 a): Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria. Arch. f. Protistenk. Bd. 7.

— (1906 b): Beiträge zur Kenntnis von Epistylis plicatilis. Ibid. Bd. 7.

— (1906 c): Beiträge zur Kenntnis von Vorticella monilata. Ibid. Bd. 7.

Spek, J. (1925): Die Myoide. Handbuch der normalen und pathol. Physiol. Bd. 8 H. 1.

Wesenberg-Lund, C. (1925—1926): Contributions to the biology of Zoothamnium geniculatum Ayrton. Dansk Vidensk. Selsk. Skrifter Bd. 10.

[1]) Erscheint ev. erst 1936.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1935

Band/Volume: 85_1935

Autor(en)/Author(s): Precht Herbert

Artikel/Article: Die Struktur des Stieles bei den Sessilia. 234-250