

Der schraubige Körperbau in der Ciliatenwelt im Vergleich zu den Symmetrieverhältnissen der vielzelligen Tiere.

Von

J. v. Gelei (Szeged).

Mit 46 Einzelbildern an 22 Abbildungen im Text.

A. Mögliche Symmetrieverhältnisse.

Die Ciliatengestalt, weder sphärisch noch axial oder gar bilateral, hat bei den vielzelligen Tieren ihresgleichen nicht. Man hat sie daher als asymmetrisch bezeichnet. Diese Bezeichnung ist rein negativ und daher unbefriedigend.

Betrachten wir jedoch die drei genannten Symmetriearten nicht einfach als statisch-geometrische Gegebenheiten, sondern suchen sie als dynamisch bedingt zu verstehen, dann wird es möglich, auch den Bau der Ciliaten in Zusammenhang mit den Gestaltverhältnissen der vielzelligen Tiere zu bringen.

Zu diesem Ziel fassen wir die drei Bewegungsarten: das Schweben, das Gleiten und das Bohren etwas näher ins Auge.

Die sphärische, punktsymmetrische Körpergestalt entspricht, bewegungsmechanisch betrachtet, der Bewegungslosigkeit bzw. einem Schweben, das keine Bewegungsrichtung in bezug auf Körperachsen bevorzugt; die gestaltenden Wirkungsfaktoren, das Medium und die Schwerkraft haben sich nicht in einseitig gerichteter Formgebung ausgewirkt, die gestaltenden Kräfte wirken in allen Richtungen gleichartig (Heliozoen, Radiolarien). Der sphärische, homaxiale Körperbau entspricht einem ungerichteten, sog. Rotationssschweben.

Bei anderen, vor allem größeren Schwebformen dagegen gibt es unter Einwirkung der Schwerkraft bereits ein gerichtetes Schweben,

genauer ein Schweben in einer Normallage, in die der Organismus nach Ablenkung wieder hineinpendelt (Medusen). Die Hauptachse steht senkrecht im Raum und wird durch die Wirkung der Schwerkraft oder der Unterlage heteropol. Senkrecht dazu, also in der Ebene der Nebenachsen ist keine Bewegungsrichtung bevorzugt, und auch die Schwerkraft wirkt auf alle Punkte der Nebenachsen gleich ein. So bringen die gestaltenden Kräfte der homogenen Umgebung eine radiärsymmetrische Gestalt hervor, wie sie auch die niederen festsitzenden Formen kennzeichnet. Bei der Disymmetrie der pelagischen Rippenquallen und der fünfstrahligen Symmetrie der kriechenden Echinodermen sprechen entwicklungsphysiologische Bedingungen mit.

Gesellt sich zur einseitig angreifenden Schwerkraftswirkung, die die Hauptachse herausarbeitet, noch eine dynamisch einseitige Einwirkung der Umgebung, so primär beim Kriechen auf der Unterlage in einer bestimmten Richtung, nämlich der früheren Hauptachse, so kommen wir zur Bilateralsymmetrie. Alle drei Achsen behalten auch während der Bewegung auf ebener Fläche ihre Raumlage bei. Die Transversalachse, auf welche allein Schwerkraft und Medium beiderseits gleichsinnig einwirken, bleibt allein homopol. Die bilaterale Symmetrie ist ursprünglich den gleitenden Formen zugeordnet, bei denen Schwerkraft und einseitig gerichtete Bewegung zwei heteropole Achsen ausgebildet haben. Sie haben demnach (heteronom) eine Bauch- und Rückenseite, ebenso eine Vorder- und Hinterseite, jedoch homonom (spiegelbildlich symmetrisch) eine rechte und linke Seite.

Die Ciliaten endlich bewegen sich auch in einer einzigen relativ zum Körperbau festgelegten Richtung, besitzen Rücken- und Bauch-, rechte und linke Seite, und doch sind sie nicht bilateralsymmetrisch, deshalb nämlich, weil sie sich nicht gleitend, sondern bohrend bewegen. Nur die Hauptachse kann dabei ihre Raumorientierung im großen und ganzen beibehalten — oft nicht einmal sie — die beiden Nebenachsen aber werden vermöge der dauernden Rotation der Schwerkraftswirkung entzogen, wie die Pflanze auf dem Klinostat, und allein durch die Rotationskräfte gestaltet. Bestünde die Bewegung allein in Translation unter Rotation um die Längsachse, so ließe sich wohl die Gestalt eines Torpedos oder Hühnereies ableiten, nicht jedoch die Ausbildung einer Bauch- und Rückenseite.

In Wahrheit findet die Bohrbewegung statt, indem der Zellkörper eine einem Zylindermantel aufgeschriebene Schraubenbahn durchläuft, wobei Rotation und Körperumlauf um die Zylinderachse gleiche Phase haben wie beim Mond; wie dieser der Erde, so wendet

die Zelle der Schraubenachse dauernd die gleiche Seite zu, nämlich die Bauchseite. Hier also haben die Zentrifugalkräfte die Dorsoventralachse heteropol gemacht. Die vergleichende Betrachtung der ganzen Formenmannigfaltigkeit der Ciliatengruppe stützt diese Deutung: je kürzer der Radius des Zylinders, dem die Schraubenbahn aufgeschrieben ist, je schwächer also die zentrifugalen Beschleunigungen wirken, um so geringer ist der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite, um so mehr nähert sich die Körperform einem einfach radiärsymmetrischen Rotationskörper. Ein Beispiel dafür sind die fast eiförmigen meisten Prostomata; als Gegenbeispiel (großer Zylinderradius) mögen höhere Tricho- und Hymenostomata mit stark differenzierter Bauchseite dienen. Sehen wir andererseits etwa die Hypotrichen sich vorwiegend kriechend bewegen, so muß bei solcher Lebensweise selbstverständlich die Schwerkraftwirkung die Bildung der Bauch- und Rückendifferenzierung begünstigen; das Fehlen der bilateralen Symmetrie aber deutet bestimmt darauf hin, daß auch hier die Schwerkraft nicht allein am Werke war; auch hier müssen die Wirkungen der Bohrbewegung mitgesprochen haben; und tatsächlich durchschwimmen auch die meist kriechenden Ciliaten Schraubenbahnen und wenden ihre Bauchseite dauernd der Schraubenachse genau so zu, wie die dauernd frei schwimmenden Formen.

Sicherlich ist auch die heteropole Ausbildung der perlateralen Achse eine Folge der Schraubebewegung. So schneidet bei links-schraubiger Bewegung infolge der Translation die Vorderseite, vermöge der Rotation die linke Körperseite das Wasser, hat also den größeren Druck zu überwinden. Man könnte hier in übertragenem Sinne das eigentliche Vorderende ebensowohl, wie auch die linke Körperseite als „Vorderseiten“, das Hinterende und die rechte Körperseite als „Hinterseiten“ bezeichnen.

So wird bei schraubiger Bewegung die Längsachse infolge der vorwärts gerichteten Translation, die perlaterale gemäß der Rotation, die dorsoventrale vermöge der zentrifugalen Beschleunigungen heteropol gestaltet. So stehen die drei Achsen auch nicht genau senkrecht aufeinander, sondern im Sinne der Schraubebewegung etwas schief (Triklinzustand im Sinne der triklinen Kristallsysteme). Auch können die Achsen selbst tordiert sein; gewöhnlich ist die vordere Hälfte der Längsachse stärker schraubig als die hintere; umgekehrt verhalten sich nur *Stichotricha* und *Spirofilum*.

Das Ansprechen der drei triklinen Achsen ist bei manchen Formen sehr leicht, bei anderen macht es viel Kopfzerbrechen.

So ergibt sich bei *Euplotes* (Abb. 1) der beschriebene Triklinzustand ohne weiteres, wenn wir als Längs- und Perlateralachsen die Verbindungslinien der weitest abständigen Punkte der Körperoberfläche wählen und die Dorsoventralachse durch den Zellmund und den Mittelpunkt der Rückenseite legen. Wie ersichtlich, stehen die drei Achsen nicht senkrecht aufeinander.

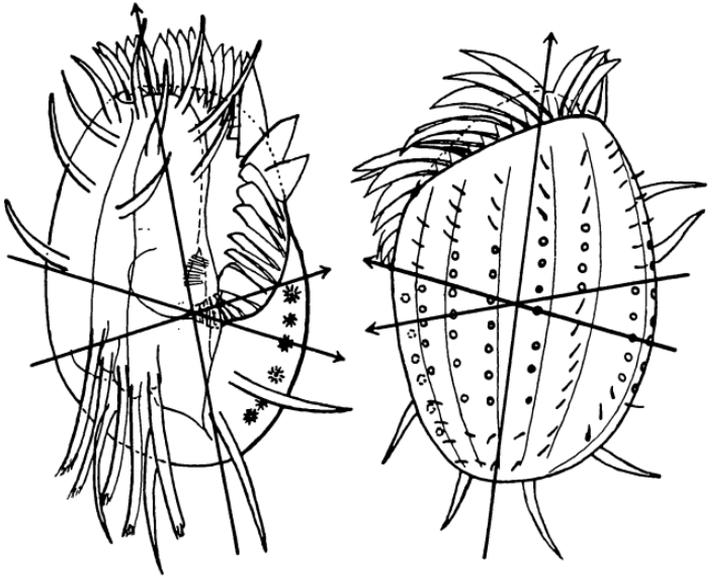


Abb. 1. Die Lage der Achsen in *Euplotes charon*.

Auch bei *Uronema* (Abbildung. 2) erleichtert die Schiefelage der Frontalplatte (links dorsal) die Achsenbestimmung: die Längsachse ist vorn nach links, die Perlateralachse links nach vorn, die dorsoventrale dorsal, nach vorn verschoben.

Schwerer schon ist die Deutung bei *Paramecium* (Abbildung. 3). Hier ist das Tier vorn rechts dorsal etwas mehr erhaben, nicht aus bewegungsmechanischen Gründen, sondern dem Nahrungsstrom zuliebe: links liegt die prästomale Mulde. So läuft die Längsachse schief zur rechten Vorderspitze hin. Auch perlaterally ist das Tier ungleich gebaut, die Mulde

Schwerer schon ist die Deutung bei *Paramecium* (Abbildung. 3). Hier ist das Tier vorn rechts dorsal etwas mehr erhaben, nicht aus bewegungsmechanischen Gründen, sondern dem Nahrungsstrom zuliebe: links liegt die prästomale Mulde. So läuft die Längsachse schief zur rechten Vorderspitze hin. Auch perlaterally ist das Tier ungleich gebaut, die Mulde

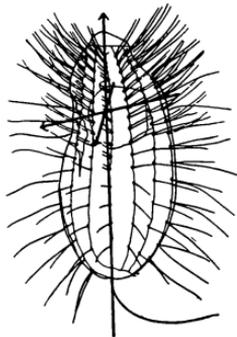


Abb. 2. Die Lage der Achsen in *Uronema marinum*, das Tier nach PÁRDUCZ. 550×.

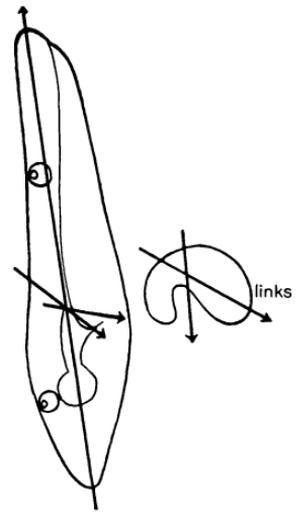


Abb. 3. *Paramecium caudatum* nach der Triklinstellung der Achsen. 200×.

So läuft die Längsachse schief zur rechten Vorderspitze hin. Auch perlaterally ist das Tier ungleich gebaut, die Mulde

liegt links vor dem Mund, die Pulsationsblasen liegen rechts. Meine Bestimmung der Perlateralachse, nach rechts und nach hinten ventralwärts streichend, entsprang folgenden Motiven: so gezogen verläuft sie parallel der Bauchfläche, geht durch den distalsten Punkt der linken Körperseite und trennt dorsal und ventral gleiche Körperinhalte voneinander. Die dorsoventrale Achse soll durch Vestibulum und Cytopharynx gehen, diese aber liegen sehr schief; soll die Achse aber rechts und links nahezu gleichgroße Körperinhalte trennen, so muß ihr Dorsalende mehr nach links verschoben werden (vgl. den Querschnitt); trotzdem bleibt ihre Schiefelage immer noch erhalten. — Eigentlich sollten ja alle Achsen durch den Schwerpunkt des Zellkörpers gehen. Da dieser aber kaum exakt bestimmbar ist, so habe ich, was etwa dem Augenmaß entspricht, den höchsten Punkt des Zellmundumfanges statt seiner benützt.

Die äußere Körperform der Ciliaten ist zweifellos erheblich vielgestaltiger als die der bilateralsymmetrischen Vielzelligen. Das entspricht der viel verwickelteren Bewegungsweise der Ciliaten und der Ausnützung aller Möglichkeiten, die die Heteropolie der perlateralen Achse bietet.

Aber nicht nur im äußeren Körperumriß gibt sich der Schraubenaufbau kund; die Heteronomie der beiden Körperhälften spricht sich gleichzeitig in einer entsprechenden Schraubenlage der meisten Organellen aus. Schon HAECKEL bezeichnete demgemäß die Asymmetrie der Ciliaten und spiraligen Schnecken als hypozygoid. LUDWIG (1932) leitete alles, was sich am Ciliatenkörper im Schraubengang ausbildet, ursächlich als Wirkung der schraubigen Fortbewegung ab, „die vor allen konstanten körperlichen Asymmetrien vorhanden war“.

Das gilt, wie ich nun zeigen will, nicht nur für den Verlauf der Cilienreihen, die Oberflächenkämme und die prästomale Mulde (LUDWIG), sondern fast alles liegt in der Ciliatenzelle im Schraubengang. Ich vergesse bei diesem rein konstruktiven Versuch, der alles Gestaltliche von einem einzigen Faktor, eben der Bewegungsform ableitet, keineswegs, daß in Wahrheit stets zahlreiche Faktoren bei der Formgebung des sich entwickelnden Organismus zusammenwirken.

B. Der Schraubenaufbau des Ciliatenkörpers.

Nach LUDWIG schwammen die Urciliaten, die Prostomata, links herum und bildeten demgemäß ursprünglich eine Linkstorsion des Körpers aus. Rechtsdrehung soll als Inversion entstanden sein. Tatsächlich findet man immer wieder Prostomata-Arten, die dauernd

oder vorübergehend (neben Linksdrehung) rechts drehen, so daß die Frage nach der Ursprünglichkeit des Drehungssinnes der Körperbewegung einer Nachprüfung bedarf. Davon unabhängig soll jedoch vorerst die Morphologie, der Schraubenbau des Körpers und seiner Organellen behandelt werden.

I. Der geschraubte Körper.

1. Statische Schraubenform. Abb. 4 zeigt links eine *Colpoda*-Art, deren Körper leicht links-, und rechts einen *Metopus*, der stark rechtsgedreht ist; beide schwimmen meistens ihrem Bau entsprechend: jener rotiert links-, dieser rechtsherum. Auch *Paramecium* (Abb. 10) ist im Bereich des Vorderendes leicht rechtsgedreht.

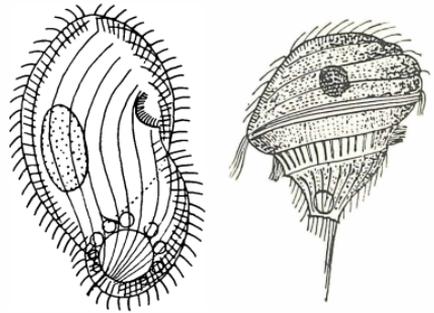


Abb. 4. Links *Colpoda* (Orig.-Zeichn.) 500 \times , rechts *Caenomorpha* nach KAHL, erstere mit nach links, letztere mit nach rechts geschraubtem Körper.

2. Plastische Schraubenform. Im Gegensatz zu dieser auch im fixierten Präparat stets erkennbaren Schraubigkeit, die also morphologisch festgelegt ist, nehmen manche weiche Ciliaten nur während des freien Schwimmens eine schraubige Körperhaltung an,

so *Lionotus*, *Loxodes* und *Bryophyllum* (Abbild. 5 a), ebenso stark metabole Hypotriche (Abb. 5 b). Als die schönsten Beispiele für solche vorübergehende Schraubenhaltung

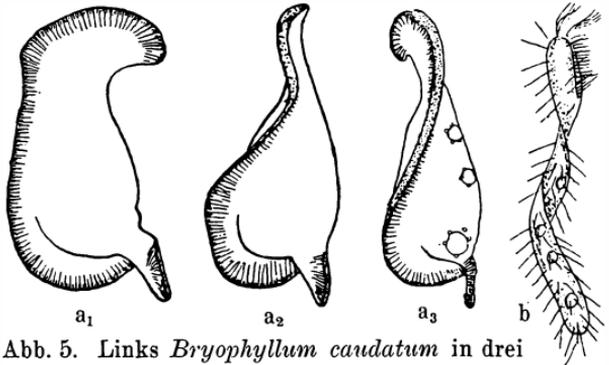


Abb. 5. Links *Bryophyllum caudatum* in drei (a_1 – a_3) Exemplaren, das erste in Kriechbewegung, die beiden rechtsständigen in Propellerstellung (nach GELEI, 1923). 150 \times . Rechts (b) *Cladotricha koltzowii* mit spiralgedrehtem Weichkörper.

während des freien Schwimmens möchte ich auf Grund langjähriger Beobachtungen *Stichotricha aculeata*, *Amphileptus car-*

chesii und *Lacrymaria olor* nennen. Die letztgenannte Form führt manchmal ihr Vorderende wie eine weit vorgestreckte Bohrspitze in der Achse der Schraubenbahn voran, während der Körper einer verhältnismäßig weiten Zylinderfläche entlangstreift. Im allgemeinen

sind diese rein physiologisch, also vorübergehend auftretenden Schraubenformen seltener als die morphologisch, unabhängig vom Bewegungszustand festgelegten.

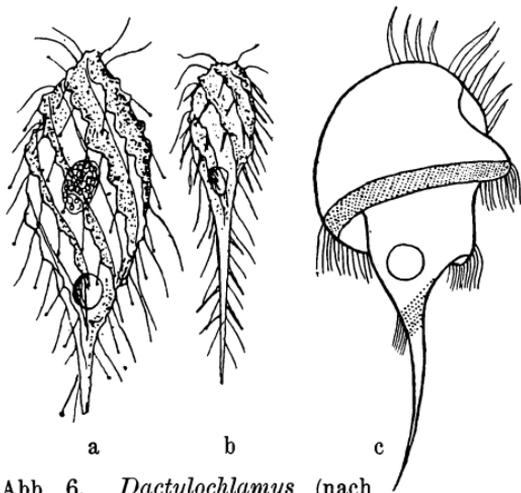


Abb. 6. *Dactylochlamys* (nach KAHL, 1935) mit links- und *Caenomorpha* (Original) mit rechtsgewundenen Kämmen.

3. Spiralkämme. Oft stehen auf einem selbst nicht spiraligen Zellkörper spiralige Kämmе, die die

Drehbewegung entsprechend richten (Abb. 6, *Dactylochlamys* und *Caenomorpha*). Bei letzterer sah ich meist rechtsdrehendes Schwimmen.

4. Hinten schraubige Zellkörper. Als besonders bezeichnendes Beispiel für diese nicht häufige Formgebung sei *Spirofilum tisiae* (Abb. 7) ge-

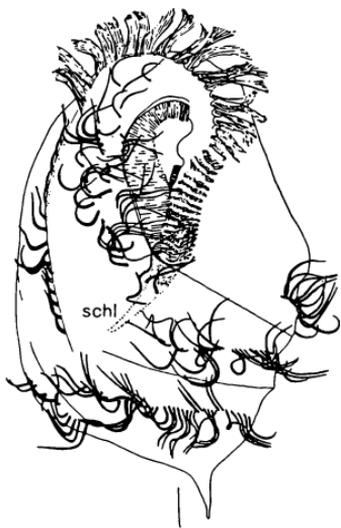


Abb. 7. *Hypotrichidium* (*Spirofilum*) *tisiae* nach Formolosmium (s. GELEI, 1929 a). schl Ösophagus.



Abb. 8. *Stichotricha aculeata* (?) nach Formolosmium. In hinterer Körperhälfte Spiralstellung der Cirren und Sinnesstiftchen. 450 ×.

nannt, das gemäß seiner Lebensweise im freien Wasser die sonst der Gruppe eignende Abplattung vermissen läßt. Der Körper ist vielmehr dick eiförmig und hinten schraubig (Linksdrehung nach vorn

hin); dementsprechend sind die Cirrenreihen linksgedreht. So führt das Tier seine Drehbewegungen unvergleichlich schneller und geschickter aus als die übrigen, stark abgeplatteten Hypotrichen.

5. Spiralstellung der Cilien und Sinnesstiftchen. Wie bereits ersichtlich wurde, folgen die Cilienreihen und ebenso, wenn sie ausgebildet sind, auch die Sinnesstiftchen (Abb. 8) der Spiraldrehung des Körperbaues. Die Sinnesstiftchen sind besonders bei Hypotrichen, so bei verschiedenen *Euplotes*- und *Aspidisca*-Arten den pellikulären Kämmen zugeordnet.

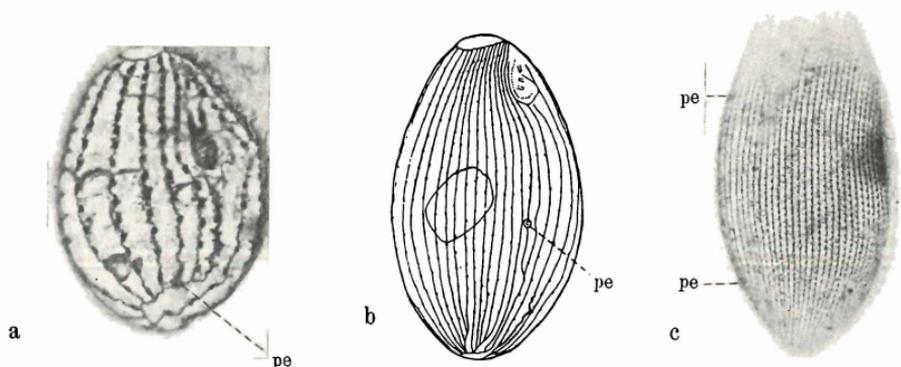


Abb. 9. Meridionale Cilienreihen bei *Uronema marinum* (a), *Loxocephalus* (b) und *Paramecium caudatum* (c) durch meridionale Neuronemen miteinander verbunden (a nach PÁRDUCZ, 1934). a 600×; b 350×; c 200×. pe Porus excretorius.

6a. Glatte Körperoberfläche und „physiologischer“ Spiralverlauf der Cilienreihen. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Ciliaten hat sich der Drehsinn ihrer Bewegung morphologisch nicht ausgeprägt, weder in der Gestaltung der Körperoberfläche noch im Verlauf der Cilienreihen. Die Körperoberfläche ist also ungedreht glatt, die Cilienreihen streichen, besonders dorsal, rein meridional (Abb. 9, 14, 16). Die Schlagfolge der Wimpern während der Bewegung jedoch schreitet spiralig vorwärts. Schon LUDWIG (1932) wies darauf hin, daß der Drehsinn allein durch den Wimperschlag entschieden wird. Jedoch können selbst bei morphologisch rein meridionalen Längsverlauf der Cilienreihen die Basalkörperchen Spiralstellung aufweisen. Am Vorderende von *Loxocephalus* (Abb. 9 b) ist die spirale Anordnung rechts-, bei *Paramecium* (Abb. 10) links-läufig; in beiden Fällen entspricht sie dem häufiger geübten Drehsinn bei der Körperbewegung (GELEI, 1926).

6b. Neutrale Cilienstellung und glatte Körperoberfläche. Je länger man sich mit der Beobachtung lebender Ciliaten

beschäftigt, desto mehr überzeugt man sich davon, daß es obligatorische Rechts- bzw. Linksdreher überhaupt nicht gibt; sehr oft zwar wird einer der beiden Drehsinne mehr oder weniger stark bevorzugt, aber grundsätzlich kann jede Art sowohl rechts wie links drehen. Außerdem können sie wohl alle auf Unterlagen gleiten und dieses Gleiten mit den Verhaltensweisen des freien Schwimmens kombinieren, derart, daß vom Kreiseln am Ort (*Urocentrum*) bis zur reinen

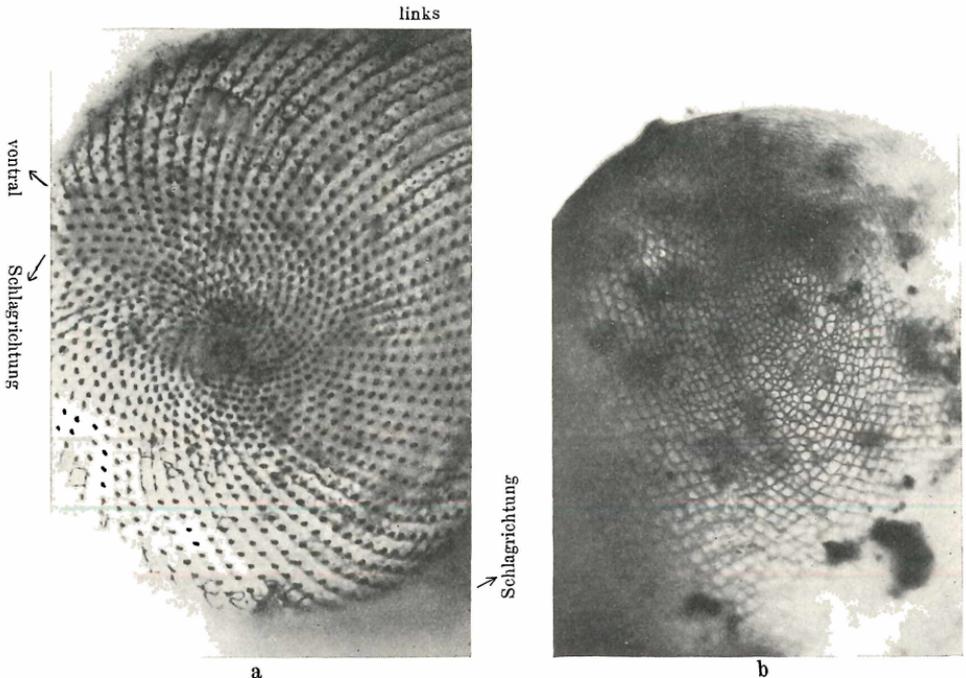


Abb. 10 a u. b. Das Hinterende vom *Paramecium caudatum*. a Nach einem nassen Silberpräparat, fixiert mit Sublimat-Golgi. Ventralseite links oben, wo auch das Ende der Cytopygelinie sichtbar. 1500 \times . b Sublimat-Kalibichromat-Kalialaun, gebeizt in Pyrogallolcarbonsäure, gefärbt mit Silberoxydammoniak nach BIELSCHOWSKY (präpariert und photographiert von GÁBOR v. GELEI).

Gleitbewegung (*Glaucoma*) alle erdenklichen Übergänge tatsächlich verwirklicht sind. Dies ist wohl der Grund dafür, daß sich so oft vorwiegend neutrale eiartige Körperformen erhalten haben, und daß die morphologische Cilienanordnung so oft rein meridional blieb.

7. Die verschiedenen Streichrichtungen der Cilienreihen. Verlaufen die morphologischen Cilienreihen, unbekümmert um die vorherrschende Bewegungsform, rein meridional, so will ich von mesostatischer Cilienanordnung sprechen. Morphologische

Cilienverläufe, die der Körpertorsion folgen, seien als orthostatisch (Abb. 4 rechts, Abb. 6), solche endlich, die dem vorzugsweise geübten Drehsinn der Körperbewegung morphologisch entgegengesetzt sind, als diastatisch oder apostatisch bezeichnet.

So stehen in Abb. 4 vorn auf dem linksgedrehten *Colpoda*-Zellkörper die durch Linien wiedergegebenen Cilienreihen gewissermaßen quer zur Richtung der Körperschraube, also diastatisch. Bei *Perispira ovum* (Abb. 11 b) sind die Cilienreihen linksschraubig, das Tier bevorzugt beim Schwimmen den Schraubengang rechtsherum; umgekehrt verlaufen die Cilienreihen von

Urocentrum turbo (Abb. 11 a) rechtsspiralig, während die Bewegung meist linksschraubig ist.

Ein weiteres vorzügliches Beispiel für diastatischen Cilienverlauf ist *Stichotricha*, z. B. *acuminata*: die Cilienreihen verlaufen linksspiralig (Abb. 8), das Tier rotiert gewöhnlich rechtsherum.

Die orthostatische Cilienstellung (Abb. 6) ist sozusagen als Zwangslage zu bezeichnen; die Spiralrippen der Körperoberfläche zwingen den Cilienreihen die gleiche Verlaufsrichtung auf. Bei diastatischer Cilienstellung dagegen, quer zur physiologischen Drehungsrichtung streichend, schlagen die durch ein Neuroema verbundenen Cilien synchron.

8. Diastatische Cilienstellung an beschränkten Körperstellen. Oft findet sich die diastatische Cilienanordnung nur örtlich begrenzt, vor allem in Körperbezirken, die zur Nahrungsaufnahme spezialisiert sind, d. h. im prästomalen Zellbezirk (Abb. 12). Bei *Paramecium* liegt die Mulde ventral links, bei *Colpidium colpoda*, wie bei den meisten Pleurostomata, ventral rechts. In beiden Fällen

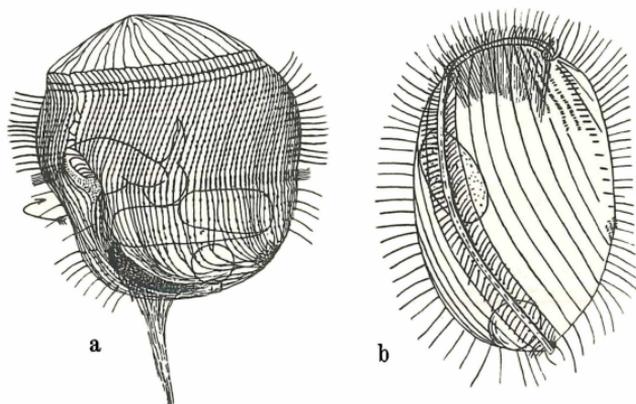


Abb. 11. *Urocentrum turbo* (a) dreht sich nach links (s. den Pfeil), morphologische Cilienreihen laufen nach rechts, 250 \times ; *Perispira ovum* (b) dreht sich nach rechts und ist mit nach links geschraubten Cilienreihen ausgerüstet. Die Linien zeichnen das Neuronensystem der Tiere. 150 \times . Bei *Urocentrum* sind auch Cytopharynx, darunter Kern und Pulsationsblase unter dem Munde die Cytopyge (cyp), bei *Perispira* der spirale Mundwulst, Kern und hinten die Pulsationsblase sichtbar. Bei *Perispira* vorn rechts vier Sinnesstiftchenreihen.

sind die Cilienreihen in der Mulde diastatisch quergestellt, also in der linksständigen, rechtsgedrehten Mulde von *Paramecium* streichen die Cilienreihen linksspiralig; bei *Colpidium* in der rechtsständigen, linksgewundenen Mulde verlaufen die Cilienreihen rechtsspiralig, deshalb, weil auch hier die quergelagerten Cilienreihen die Wellen am sichersten der Muldentiefe zutreiben können. Offenbar entspricht der diastatischen Anordnung ein besonders großer physiologischer Wirkungsgrad. Auch die Membranellen eines Wirbelorgans, das



Abb. 12 a und b. *Paramecium caudatum* mit linksgestellter Mulde, in der die morphologischen Cilienreihen quer (siehe b) verlaufen. a (Formolosminium, Gentianaviolett) Wellenmuster des Cilienkleides. 500 \times . b (Sublimat-Golgi-Silber) morphologische Cilienreihen. 500 \times . c *Colpidium colpoda* (beschleunigte Silbermethode von KLEIN-GELEI). Mulde rechts (am Bilde links) vom Mund. 1500 \times .

selbst immer spiral verläuft, sind immer quer gestellt: diastatisch angereicht (s. Abb. 10 b).

In meinem Institut entdeckte unlängst GÁBOR V. GELEI ein inneres Stützfasersystem bei *Paramecium*. „Dieses steht nicht in direkter Berührung mit der Pellicula, sondern entfaltet sich tiefer in der Höhe der Basalkörperchen oder noch etwas tiefer. Es steht weder mit den Cilien (Basalkörperchen) noch mit den Trichocysten in direkter Verbindung. Die Lagerung und die Verlaufsrichtung entspricht vorn fast der des pelliculären Stützfasersystems. Auf der

mittleren und hinteren Körperregion ist dagegen die Anordnung eine völlig andere als die des pelliculären Fasersystems. Mitten ist es nämlich unregelmäßig, hinten dagegen regelrecht links- und rechts-spiralig, also in beiden Drehungsrichtungen des Tieres den mechanischen Ansprüchen entsprechend eingestellt“ (mündl. Mitteilung von GÁBOR V. GELEI). Wenn wir nun die beiden Abb. 10 a und 10 b vergleichen, so stellen wir einerseits fest, daß die natürlichen Cilienreihen gegen den hinteren Pol meridional verlaufen (s. besonders den oberen Teil an Abb. 10 a, wo auch die Neuroneme hervortreten; auch die pelliculären Gitterfasern verfolgen genau diesen meridio-



Abb. 13. a₁—a₂ *Glaucoma scintillans* (beschleunigte Silbermethode von KLEIN-GELEI) und b₁—b₂ *Colpidium campyllum*, vorn die spiral gelagerten Kommissuralbahnen. 675 ×.

nen Verlauf), außerdem tritt aber auch eine spirale Anordnung der Cilien (bzw. der Basalkörperchen) hervor.

Und nun in Abb. 10 b, einer Aufnahme von GÁBOR V. GELEI, tritt in den inneren Skelettfasern eine vollständige Parallele in der Doppelspirale hervor. Ein klarer Beweis für die Richtigkeit unserer Prinzipien bezüglich eines kochlioiden Baues des Ciliatenkörpers.

9. Die erregungsleitenden Elemente. a) die Neuroneme. Da die Neuroneme die Cilienreihen entlanglaufen und ihre Basalkörperchen miteinander verbinden, so müssen sie ebenso verlaufen wie die Cilienreihen, also meist meridional, d. h. mesostatisch (Abb. 9, 12, 13, 14), und ortho- bzw. diastatisch ebenso selten, wie die Cilienreihen selbst.

b) Das Wellenmuster des schlagenden Cilienkleides sollte der Neuronemenanordnung folgen. Dem Längsneuronema, dem Konnektiv, entspricht physiologisch die Metachronie, den Querkommissuren die Synchronie gleichphasiger Cilien benachbarter Längsreihen. Besonders im vorderen Zellanteil sind die Querkommissuren reich entwickelt und zwar oft durchaus spiralgig (Abb. 13). Vor allem kann ganz vorn eine Spiralschleife die vorangehenden Cilien miteinander verbinden. So besitzt *Glaucoma scintillans* (Abb. 13 a, frontal gesehen) die apicale Schleife, die hier links weiter herabreicht. a_2 zeigt die apicale Seite von rechts mit zwei seitlichen leicht spiralgigen Kommissuren. Auch bei *Colpidium campylum* ist apical die spiralgige quere endständige Kommissur sichtbar (Abb. 13 b₁), man sieht links zwei schwach divergierende Spiralkommissuren zum Mund laufen; rechts (b₂) in der Mulde treten 4—5 Spiraltreppen hervor. Auch in der linksständigen Mulde von *Paramecium* ist eine sehr reiche Querfaltenlage entwickelt (GELEI, 1934, Taf. VII Fig. 20).

c) Auch in der Lageanordnung weiterer Organellen drückt sich der Spiralbau des Neuronemensystems deutlich aus. So liegen KLEINS Nebenkörner immer links vorwärts vom zugehörigen Basalkorn (Abb. 9, 10), also in linksspiraliger Anordnung und immer dem vorherrschenden Schlagsinne entgegengerichtet. Diese Lage der Nebenkörner ist im Sinne LUDWIGS als ursprünglich zu bezeichnen.

d) Die Protrichocystenkörner, selten auch die Trichocystenkörner selbst und damit der sekretorische Meridian, liegen immer rechts schräg vor dem Cilienmeridian (Abb. 14; ferner GELEI, 1935, Abb. 11, 15, 16).

10. Das äußere Stützfasersystem scheint bei den Organismen, bei denen es bekannt ist, in seiner Gestaltung der des Neuronemensystems zu folgen. Besonders bei *Uronema marinum* (Abb. 15) verlaufen Skelettfasern und Neuroneme einander völlig parallel; am engsten ist der Abstand beider in der Schneckenspirale des Hinterpols. Das äußere Stützgitter von *Paramecium* (Abb. 16) zeigt gewisse Ähnlichkeit mit dem Neuronemensystem (Abb. 12 b); wegen der genauen Beziehung beider vgl. GELEI, 1934 d, S. 174, Abb. 7. Ja der Gitterbau und damit der Spiralverlauf kann im Skelettsystem ganz deutlich zur Geltung kommen, weil sich ja um jede Cilie herum ein Stützpolygon ausbildet. Also muß der Cilienspirale die Skelettspirale entsprechen. Wir sehen sie in der Mulde bei *Paramecium* (Abb. 16 a) und bei *Stentor* am Peristom (Abb. 16 b, 12). Der Spiralbau des inneren Gitters bei *Paramecium* an der hinteren Körperhälfte wurde schon erwähnt (S. 325). Dasselbe gilt gemäß meiner Analyse dieser Struk-

turen (1925) auch für die Stützelemente 2, 6, 8, 11 bei *Stentor*. Die übrigen Teilelemente wie 3, 4, 7, 9 und 10 (s. Abb. 16 b) stellen Querverbindungen dar (auch sie ähnlich in Spirallage geordnet, wie es oben für die Querkommissuren von *Paramecium* beschrieben wurde).

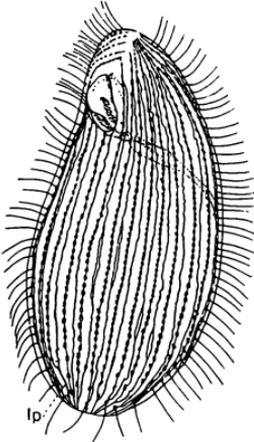


Abb. 14. *Colpidium campylum* mit meridionalen Neuronemen. An der Interciliarfaser (Meridiane I. O. KLEIN) Basalkörperchen und Nebenkörner nach links gelagert, die ungekörneltten sekretorischen Fasern spalten sich rechts ab. 1000 ×.

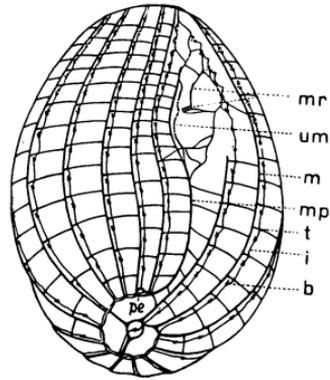


Abb. 15. *Uronema marinum* (Silberbild nach KLEINS trockener Methode, ergänzt auf Grund von mehreren Präparaten, nach PÁRDUCZ, 1934). Die dicken glatten Faserquadrate sind das Stütssystem, die ihnen parallelen gekörneltten Fasern (i) das leitende System. pe Porus excretorius, b Basalkörperchen, mr Membranellen der Mundgrube, t Trichocystenkorner, um Segel membranelle des Mundes, mp Meridianus primus. 1500 ×.

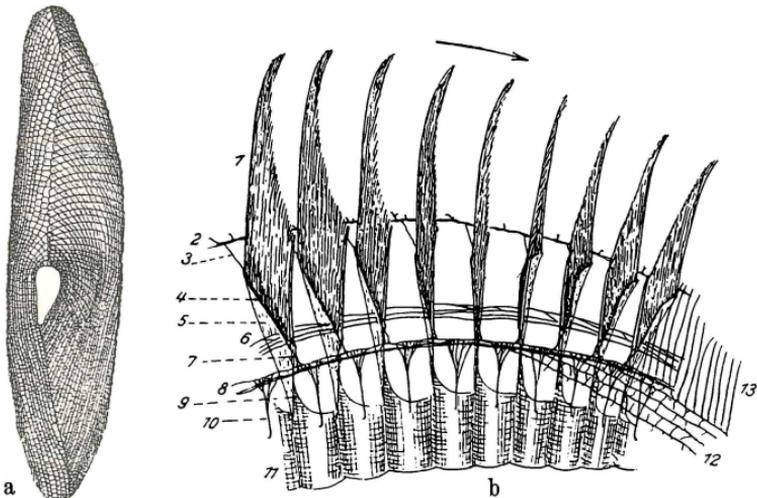


Abb. 16 a. Das Gittersystem eines *Parameciums* (ZENKER-Toluidinblau). 150 ×. b Membranellen (1), Cilien (13) und Skelettelemente des Wirbelorgans (2—11) und des Peristoms (12) bei *Stentor coerulesus* (GELEI, 1925).

11. Auch die Myoneme verlaufen meist spiralig. Die schönsten Beispiele sind *Spirostomum*¹⁾ und die Peritrichenstiele mit links-gewundenen Myonemen; dasselbe gilt vorn ventral in genügendem Ausmaß für *Stentor*, während im Mundfeld und Cytopharynx Rechts-windung (Abb. 17) vorliegt. Die starke Erhöhung des physiologischen Wirkungsgrades durch den gewundenen Verlauf dieser Myoneme betonte ich schon früher (1926 b). Im Gegensatz zu den Stützelementen sei betont, daß diese Myoneme keineswegs zwangsläufig an die morphologischen Cilienreihen gebunden sind. Physiologisch besteht die Beziehung zwischen Myonemkontraktion und Cilienbewegung, daß beide



Abb. 17. Die Myoneme des Peristomiums von *Stentor coeruleus* von innen her betrachtet. Seitlich punktiert die Basalfläche des Wirbelorgans (nach GELEI, 1925).

einander ausschließen: wo sich das Myonem kontrahiert, dort stehen die Cilien still; wo die Cilien schlagen, sind die Myoneme schlaff.

12. Das Ektoplasma. In der subpellicularen Schicht können Pigment- und Tektinkörner sich in Längsreihen einstellen, die dem spiraligen Bauplan folgen. Besonders die feinen Farbkörner der Spirotrichen zeigen es an, wobei die spiralen Körnerreihen der Pigmentbänder mit der Wimperspirale einen kleinen Winkel bilden.

13. Die Trichocysten folgen ebenfalls gern den gleichen dynamischen Bedingungen, so wie es ihrer Aufgabe entspricht. Ihre Längsachsen stehen keineswegs überall senkrecht zur Körperoberfläche, sondern sind vorn schief vorwärts und hinten schief rückwärts gerichtet, und auch in der Körpermitte stehen die cytopharyngealen Trichocysten schief auswärts, d. h. überall so, daß ihre Explosionskraft im Sinne der Körperbewegung gerichtet und durch diese unterstützt wird. Bei den sich am schnellsten bewegendenden und rotierenden *Ophryoglena*-Arten stehen sie im Querschnitt der Körpermitte nicht radiär, sondern etwas tangential, die Spitzen weisen vorwärts in der Richtung der Körperrotation. Auch hier schießt also die Trichocyste in der Drehungsrichtung.

¹⁾ BÜTSCHLIS Angabe links verlaufender Myoneme (Taf. 67), die mit meinen sämtlichen Szegeder Beobachtungen übereinstimmt, bestreitet LUDWIG, 1932, der wie KAHL rechtsgewundene Myoneme sah.

14. Der Exkretionsporus liegt bei den Prostomata, in urtümlicher Lage, hinten. Bei den abgeleiteten Arten aber, die sich in ausgesprochenen Spiralbahnen bewegen, gerät das Organ, der erhöhten zentrifugalen Beschleunigung entsprechend, auf die Dorsal-seite und mündet nicht mehr im Mittelfeld, sondern mehr rechts oder links (Abb. 9 b, 15, 19 b), und zwar merkwürdigerweise meistens rechts. Wenn wir also vorher auch die linke Körperseite als „Vorderseite“ bezeichneten, so ist im Falle der urtümlichen Linksdrehung die rechts dorsal gelegene Pulsationsblase an der Spirale rückwärts gewandert, so bei den meisten Hymenostomata.

15. Der Mundapparat hat seine Lage und seinen Bau ebenfalls der Spiralbewegung angepaßt, verständlicherweise, da Bewegung und Nahrungsaufnahme bei den Ciliaten untrennbar miteinander verknüpft sind. Am klarsten tritt das bei den frei schwimmenden Formen zutage.

Bei den höheren Tieren pflegt der Mundspalt quer zur Längsrichtung des Tieres zu stehen, vor allem dann, wenn sie während ihrer Bewegung Nahrung erbeuten, wie z. B. die Fische es tun. Je schneller die Bewegung, um so breiter pflegt der Mund zu sein, wenn wir von Sonderanpassungen an bestimmte Ernährungsarten absehen.

Der Ciliatenmund liegt nur bei der primitivsten Gruppe, den Prostomata, vorn, sonst ist er zumeist ventralwärts verschoben, wie es auch LUDWIG (1929, 1932) betont. Aber schon bei den Prostomata liegt er nur selten genau apical; meist steht er auch hier ein klein wenig seitlich, d. h. ventralwärts verlagert. Das erscheint seinen Aufgaben gemäß, da ein exzentrisch gelegener Mund beim Kreisen eine größere Fläche bestreicht als ein genau achsialer. Je mehr er sich zudem öffnet, d. h. ventralwärts ausgezogen wird, desto größer die Fangwahrscheinlichkeit. So versteht man die bandförmigen Mundöffnungen der größten Gymnostomengruppe, der Pleurostomata; er wird (*Spathidium*) bei der Bewegung nie tangential, sondern immer quer, gewissermaßen radial herumgeführt. Gerade diese pleuraartige Mundform zeigt uns schönste Beispiele für die Anpassung eines Organs an den Spiralbau und seine Fähigkeit, aus der Spiralbewegung des Körpers Vorteil zu ziehen. Bei *Perispira* und *Bryophyllum* (Abb. 5 und 11 b) laufen die Mundlippen als Fang- und Greiforgane spiralig um das ganze Tier herum; bei *Perispira* wird der Mund, bei zumeist rechtsdrehender Körperbewegung, gewöhnlich in Querlage herumgeführt. Daher kann das Tier während der Rechtsdrehung seiner ganzen Körperlänge, *Bryophyllum* (Abb. 5)

sogar besonders gut auch das Hinterende zur Ernährung nützen. So sehe ich in diesen beiden Fällen nichts Widersinniges (LUDWIG 1932), sondern vielmehr eine äußerst nützliche Anpassung.

Der ventralwärts verschobene Mund der höheren Ciliaten liegt nur äußerst selten genau in der Mittellinie, meist ist er, genau wie der Exkretionsporus, mehr oder weniger nach links oder rechts verschoben, so bei fast allen Hypotrichen nach links.

Gerade die Lage des Mundes kann sicher nicht auf eine einzige Ursache zurückgeführt werden; so möge das folgende nur als vorläufig betrachtet werden.

Ich halte es nicht für sicher, daß jeder Strudlermund stammesgeschichtlich unmittelbar von einem Schlingermund abzuleiten sei. Wie sich vielmehr aus der Gestaltung des Silberliniensystems schließen läßt, dürfte bei den niederen Hymenostomata wie *Cyclidium*, *Uronema*, *Glaucoma*, *Colpidium*, *Loxocephalus* u. a. der apicale Mund sich an Ort und Stelle geschlossen haben, wo jedoch das vordere Stirnfeld oder Kahlfeld nebst der ihm zugehörigen alten erregungsleitenden Saumfaser seine frühere Lage noch anzeigt. Statt dessen ist ventral ein neuer Mund unabhängig vom alten, nur bei den *Pleurostomata* in einer gewissen Abhängigkeit von ihm entstanden. Im Schlingermund laufen nämlich Cilienreihen und Interciliarfasern zusammen, beim Strudlermund dagegen laufen sie an ihm vorbei zum Vorderpol hin, dorthin also, wo früher der alte Mund lag. Auch entwickelt sich der Mund in beiden Gruppen verschieden: der Schlingermund entsteht im Schnittpunkt der konvergierenden Cilienreihen, der Strudlermund dagegen aus einer einzigen Cilienreihe (CHATTON, 1931; GELEI, 1934 a).

Ein Strudlermund kann nur mit einer Zubringervorrichtung arbeiten; es muß der Nährstrom erzeugt und mundwärts gerichtet werden. Dies geschieht im prästomalen Felde, und deshalb kann ein Strudlermund nie vorn liegen, ja er kann bei kleinen Formen sogar hinter die Körpermitte geraten.

Meist liegt die Mulde schräg links vor dem Munde und ist selbst rechtsgewunden, um LUDWIGS Ausdruck zu benutzen (*Paramecium*, Abb. 12, 16). Nur selten und zwar bei *Colpidium* und *Glaucoma* liegt die Mulde invers, ist also rechtsständig und linksgewunden (vgl. die Abb. 18 a und b, weiterhin 12 a, b mit 12 c).

Den Normalfall der rechtsgewundenen Mulde will LUDWIG (1932) von einer einstigen Rechtsdrehung des ganzen Tierkörpers herleiten; allein die Mundmulde habe bei der folgenden Körperinversion die ursprüngliche Beschaffenheit gewahrt. Zum Beleg führt er Modellversuche an, denen zufolge ein *Paramecium*-Körper

sich rechtsherum mit geringstem Widerstand bewege. Dem widerspricht jedoch der Verlauf der Cilienreihen (Abb. 12): sie folgen in der Mulde nicht deren rechtsgerichteter Torsion, sondern sind linksgewunden, dürften also die ürtümliche Verlaufsrichtung bewahrt haben. Auch die Strudler stammen meiner Meinung nach von sich linksdrehenden Ahnen ab; die Entstehung der Mulde aber könnte wohl ähnlich verstanden werden, wie LUDWIG (1932, S. 51) es aussprach: „Bei einer dem Windungssinn des Peristomfeldes entgegengerichteten Bewegung aber schaufelt sich das *Paramecium* gewissermaßen seinem Nahrungsstrudel entgegen durchs Wasser und kontrolliert bei gleichem Weg viel größere Wassermengen.“ Wie im Verfolg dieser Gedanken mein Schüler B. PÁRDUCZ (1935 a) auf breiter Grundlage feststellte, muß die prästomale Mulde quer zur normalen Bewegungsrichtung stehen, also diastatisch, um erstens eine möglichst große Fangfläche zu erfassen und zweitens wie ein Löffel Wasser schöpfen und durch eigene Strudelbewegung dem Munde zuführen zu können.

So liegt also der Mund gewöhnlich zur Seite der vorherrschend geübten Rotation verschoben, bei *Paramecium* z. B., das sich linksherum durchs Wasser

bohrt, auf die rechte Bauchseite verlagert (Abb. 16), um Platz für die nach links vorn ausgezogene rechtsgewundene Mulde zu schaffen. Auch der Mundtrichter selbst ist in Richtung der Mulde ausgezogen: vorn geht er unmerklich in seine Umgebung, in den Muldengrund, über, hinten dagegen ist er scharf abgekantet. Bei den *Spirotrichen* dagegen ist der Mund ventral nach links verschoben und inmitten des Wirbelorgans ist ein neues selbständiges, von den Körpercilien unabhängiges Peristom entstanden (*Stentor*, *Climacostomum*, *Hypotrichen*). So bedingt das Wirbelorgan und besonders das Peristom die Linkslage des Mundes.

Auch die Lage und Verlaufsrichtung des Cytopharynx und des Ösophagus ist durch die prästomale Mulde genau festgelegt: sie ver-

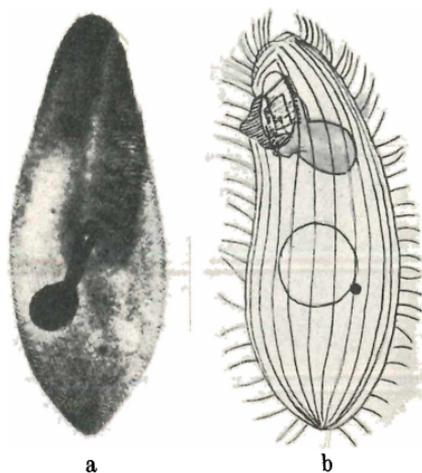


Abb. 18. Links *Paramecium caudatum* mit nach rechts gedrehter Verlaufsrichtung der Linie Cytopharynx—Mulde, 100 \times , rechts *Colpidium campylum* mit entgegengesetztem Verlauf dieser Organe, 750 \times .

längern die Streichrichtung der Mulde. So setzt sich bei *Paramecium* (Abb. 18 links) die linksständige prästomale Mulde in einen nach rechts rückwärts ausgezogenen Trichter fort. Die Cilienwellen der Mulde, im Bilde deutlich erkennbar, leiten den Nährstrom gradlinig unmittelbar ins Vestibulum hinein. *Colpidium* dagegen (Abb. 18 rechts) hat eine kleine rechtsständige Mulde und in ihrer Verlängerung einen nach links rückwärts ausgezogenen Ösophagus. Denselben

Gegensatz sehen wir in Abb. 19 zwischen *Paramecium bursaria* und *Loxocoephalus* ausgeprägt.

Der Winkel, den die Hauptrichtung der Mulde und der Ösophagus mit der Hauptachse der Translation des Zellkörpers bildet, ist groß bei manchen gleitenden und nur wenig rotierenden Formen. Bei Tieren wie *Urocentrum*, die fast auf dem Fleck rotieren, also fast

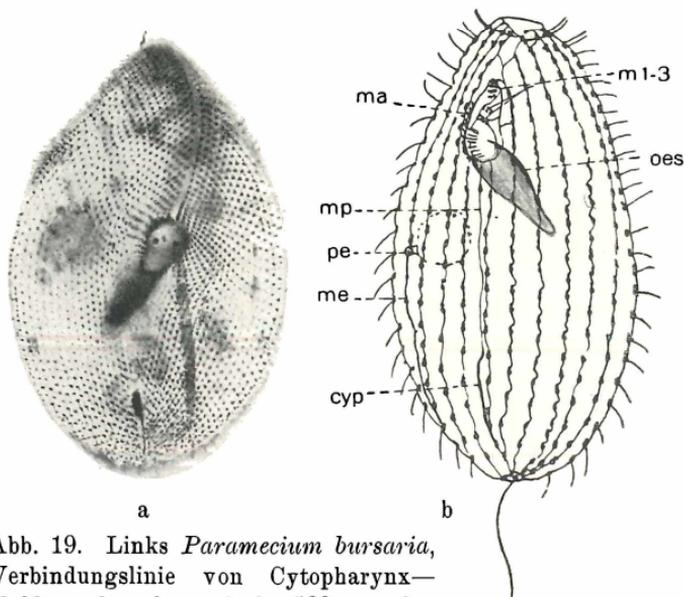


Abb. 19. Links *Paramecium bursaria*, Verbindungslinie von Cytopharynx—Mulde nach rechts gedreht, 500 \times , rechts *Loxocoephalus*, Neigungslinie des Cytopharynx nach links gedreht. cyp Cytophyge, m1—3 die drei Membranen der Mundgrube, ma Adoral- oder Segelmembranen der rechten Mundlippe. me Meridianus excretorius, mp Meridianus primus, oes Ösophagus, pe Porus excretorius. 1200 \times .

überhaupt nicht vorwärts kommen, beträgt er 90°. Der Cytopharynx ist genau quergestellt (Abb. 11 u. 20) und die Mulde läuft wie eine enge rechtsgewundene, flachspirale Einschnürung ringsherum, also tangential im Sinne der Drehung am Ort, ein schönes Beispiel für die dynamisch bestimmte Lagerung des Mundapparates. Je größer die Geschwindigkeit der Translation, desto spitzer jener Winkel.

Demnach gilt allgemein der Satz: Die Bohrbewegung stellt den Zellmund der Ciliaten in schiefe diastatische Richtung ein; das Prästomium und der Cytopharynx richten ihre Lage zur Körperachse und ihren Bau nach dem Verlauf des Nährstroms, wie er sich aus der Spiralbewegung des ganzen Tieres in größterreichbarer Stärke ergibt.

Endlich zeigt auch der Bau des Cytopharynx Spiralstruktur. Dies ist am ausführlichsten bei *Paramecium* studiert worden (GELEI, 1934). Wie Abb. 21 a und b zeigen, beginnen im pharyngealen Abschnitt zwei Membranellen außen links bzw. dorsal und winden sich in einer Spiraltour nach hinten bauchwärts vor der Empfangsvakuole vorbei zur rechten Seite hinüber. Die Membranellen sind also rechtsgedreht! Auch bei *Urocentrum* ist der Cytopharynx spiralsinnig aus-

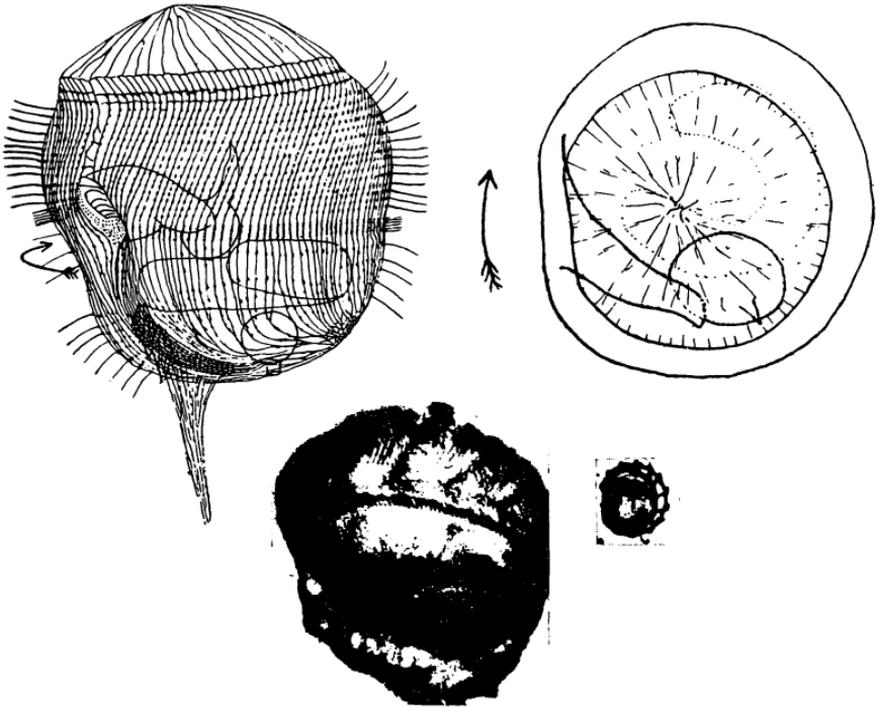


Abb. 20. *Urocentrum turbo*, oben die Querlage des Cytopharynx in Seiten- bzw. Obenansicht: die Pfeile zeigen die normale Drehrichtung. 350 \times . Unten die Wellenmuster des in Rotation begriffenen Tieres ebenfalls in Seiten- bzw. Obenansicht. Obere Bilder nach Silber-, untere nach Osmium-Toluidinblaupräparaten.

gestattet. Bei den Hymenostomata sind die Membranellen kurz, doch liegen sie stets schief, was genügt, um die Spirallage anzudeuten.

16. Der Zellafter, die Cytopyge, ist in seiner Lage durch den Zelmund fest determiniert. Liegt aber der Zelmund außerhalb des zentralen Mittelfeldes, gewöhnlich nach rechts verschoben, so ist der Zellafter noch weiter nach rechts gedrängt; denn zumeist liegt er an derjenigen Cilienreihe, die von der rechten Mundecke rückwärts läuft, d. h. am Richtungsmeridian (GELEI, 1934 a; CHATTON, 1931). Dieser, d. h. eine schrägspiralig verlaufende Linie, verbindet den Zelmund mit dem Zellafter.

17. Die gegenseitige Lage verschiedener Organellen. Nicht nur die einzelnen Organellen selbst sind schraubig gestellt, sondern es kommt diese Erscheinung auch in der gegenseitigen Lage verschiedener Organellen zum Ausdruck. Auf diese Weise ist im Sinne

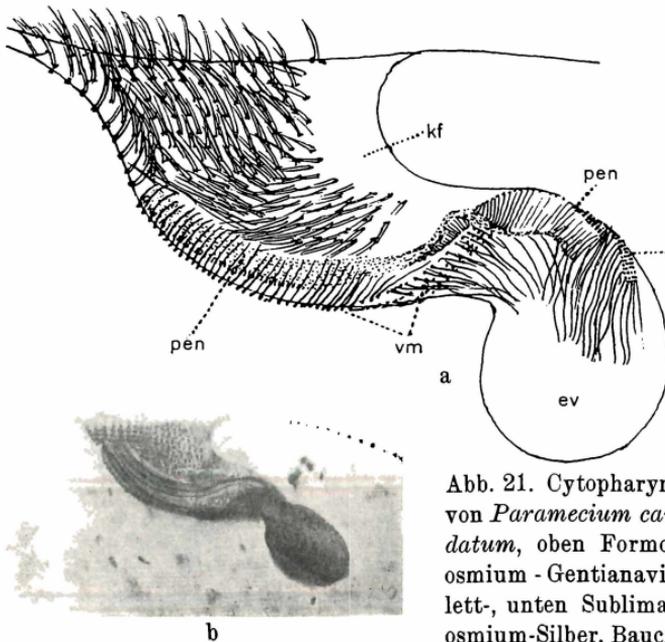


Abb. 21. Cytopharynx von *Paramecium caudatum*, oben Formol-osmium - Gentianaviolett-, unten Sublimat-osmium-Silber, Bauch-

seite des Tieres nach oben, ev. Empfangsvakuole, kf die hintere Kahlfläche des Vestibulums, pen Peniculus, vm Vierermembran. 1800 \times , und 400 \times .

der linksschraubigen Bewegung das Nebenkorn gegenüber dem Basalkorn, jede einzelne Cilie gegenüber dem Mittelpunkt des Gitterpolygons, das innere Gitter gegenüber dem äußeren, die interciliare und sekretorische Neuroneme gegenüber der Mittellinie der meridionalen Zwischenstreifen nach links vorn verschoben.

C. Physiologische Schraubenverläufe.

18. Schraubenbewegung. Als Grundtatsache, von der aus wir alle besprochenen morphologischen Verhältnisse zu verstehen suchten, galt uns die Fortbewegung der Ciliaten in einer Schraubenbahn, die bei jeder Art rechts- oder linksherum, vorwärts wie rückwärts durchlaufen werden kann. Sie kommt in dieser Vielgestaltigkeit dadurch zustande, daß die Körpercilien ihre Metachronie in den entsprechenden vier Schraubenrichtungen koordinieren können. Auch die ganze Körpergestalt kann im Dienste der Fortbewegung metabolisch verschoben werden (Abb. 5), wobei ein und dasselbe Tier den Drehsinn umzukehren und die Steilheit der Schraube zu verändern vermag.

19. Entoplasmastrome. Dies Gebiet muß noch besser durchforscht werden. Doch habe ich spirale Zirkulationsströmungen im Entoplasma hier und da sicher beobachtet.

20. Teilungsebene. Wohl die merkwürdigste Erscheinung, die mir bei der Untersuchung des schraubigen Baues auffiel, ist die Entstehung der Teilungsebene bzw. der Ablauf der Teilungsvorgänge im Ektoplasma. Die Teilung hebt nämlich nicht etwa gleichzeitig rundherum im Äquator an, sondern beginnt immer rechts vom Munde und schreitet in einer flachen linksgerichteten Spiralwindung über das Ektoplasma fort, um links vom Mund etwas vorwärts von ihrem Ausgangspunkt zu endigen. Diesen rechtsseitigen Beginn der Teilung und ihr Fortschreiten in einer Linksspirale sah ich bisher bei *Paramecium*, *Glaucomen*, bei sämtlichen *Euplotes*-Arten und zwei *Lembadion*-Arten. Daraus ergibt sich die in Abb. 22 rechts ersichtliche linksgerichtete Schiefelage der Teilungsfurche, und ebenso zeigt sie jeder sich teilende *Euplotes*. Diese schiefliegende Teilungsebene fällt mit der geometrischen Querebene der Dorsoventral- und Perilateralachse des triklinen Achsensystems zusammen.

21. Schraubenlage der Konjuganten. Bei der Konjugation liegen die beiden Partner nie genau parallel, sondern stets spiralgig, wie die Beobachtung frei schwimmender Konjugationspärchen von *Paramecium*, *Urocentrum*, *Colpidium* und *Loxocephalus* ohne weiteres lehrt. So lehrt der Augenschein zugleich, daß allein durch solche Spiralstellung die harmonisch koordinierte Bewegung der beiden zusammengewachsenen Partner möglich wird.

Zusammenfassung.

Wie wir darzustellen versuchten, dürfen die bekannten Symmetriearten tierischer Lebewesen nicht rein statisch geometrisch, sondern müssen dynamisch erfaßt werden. Dann lassen sich folgende vier Symmetriearten vier verschiedenen Bewegungsweisen eindeutig zuordnen:

a) Keine Achse wird bei der Bewegung bevorzugt, weder durch die Schwerkraft, noch bei der Ortsveränderung: Schwebende sphärische Tiere; drei gleichlange homopole Achsen. Punktsymmetrie.

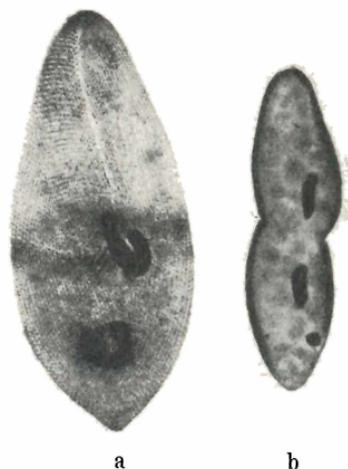


Abb. 22. Teilungsbilder von *Paramecium caudatum*. Links der Spiralverlauf der angegangenen Teilungszone, rechts die daraus resultierte Schrägstellung der Einschnürungsebene. 200 ×, 150 ×.

b) Eine Achse steht ständig gemäß der Schwerkraftwirkung senkrecht und wird zur heteropolen Hauptachse; von den auf ihr senkrecht stehenden Achsen wird keine bei der Ortsveränderung bevorzugt. Achsiale Tiere mit zwei bis acht auf der heteropolen Hauptachse senkrecht stehenden, homopolaren Nebenachsen. Radiärsymmetrie.

c) Bei erhaltenbleibender heteropoler Hauptachse wird eine weitere Achse durch die in ihr gerichtete translatorische Bewegung zur Vornhintenachse; damit wird die alte Hauptachse zur Dorsoventralachse. Homopol bleibt nur die Perilateralachse, da an ihr Schwerkraft und translatorische Bewegungskräfte beiderseits gleichsinnig angreifen. Bilateralsymmetrische Tiere.

d) Bohrbewegungen, Spiralbewegung auf einer Zylinderfläche. Infolge der Rotation um die Längsachse fällt die Schwerkraft als Gestalterin aus; dennoch entsteht eine Bauch- und eine Rücken- seite, die Dorsoventralachse wird auch heteropol, und zwar vermöge der Zentrifugalkraft. Dieselbe Kraft macht endlich auch die Per- lateralachse heteropol; auch an ihr ist bei der Spiralbewegung ein vorangehender „Vorderpol“ („Luvpol“) und ein nachfolgender „Hinter- pol“ („Lee“-pol) zu unterscheiden: Triklinzustand, schraubiger „k o c h- liooider“ Bau mit drei heteropolen Achsen von ungleicher Länge und unbeständigen Neigungswinkeln zueinander. Schraubiger Sym- metrietyp der Ciliaten. Er kann sich äußern a) morphologisch: 1. in ständig geschraubter Körperform, oder 2. in nur während des bohrenden Schwimmens metabolisch geschraubter Körpergestalt, 3. in Spiralrippen, die als Bewegungsstabilisatoren dienen („Züge“ der Geschoße), oder 4. in spiraler Drehung nur des Hinterendes, 5. am sonst glatten Körper in spiralg geordneten Cilien- und Tast- borstenreihen, fortschreitend im Sinne der Körperbewegung (ortho- statisch) oder im entgegengesetzten Sinne (diastatisch), 6. bei morpho- logisch nicht spiraler Anordnung der Cilienreihen in den Körper- meridianen (mesostatisch) in einer schräg spiralsinnigen Anordnung der Cilien, 7. in diastatischen Cilienreihen des Peristomfeldes, 8. in spiralg angeordneten Neuronemenkommissuren, die die zur Spiral- bewegung dienende Erregungskoordination fördern, 9. in der Spiral- lage der Nebenkörner und der sekretorischen Neuroneme, 10. im Spiralbau besonders des inneren Stützgitters, 11. im Spiralverlauf der Myoneme, 12. in der spiralgigen Lagerung der Pigmentkörnchen im Ektoplasma, das selbst einen Spiralbau aufweisen muß, 13. in der Lage der Trichocysten, 14. gewissermaßen auch in der des Porus excretorius, 15. in der zur Bewegungsrichtung diastatischen Lage

der prästomalen Mulde, des Zelmundes, des Cytopharynx und endlich des Zellafters, 16. im inneren Aufbau des Cytopharynx.

e) Physiologisch: 17. in der Schraubenbewegung, 18. (s. Nr. 2) im Aufschrauben des metabolischen Körpers, 19. im Spiralverlauf von Entoplasmaströmen, 20. in der Ausbildung der Teilungsebene, 21. in der Stellung der beiden Konjugationspartner zueinander.

Wie die 21 Tatschengruppen dartun, ist der kochliooide Symmetriotypus in erstaunlich weitgehendem Maße im Ciliatenkörper sowohl gestalt- wie leistungsmäßig verwirklicht.

Die Annahme, daß hier die Spiralbewegung als das wesentlich Primäre sich auch im Bauplan morphologisch gestaltend so weithin ausgewirkt habe, wurde gestützt durch mehrere Beispiele für nicht nur qualitative, sondern auch quantitative Anpassungen. So hängt der Grad der Schiefstellung des Cytopharynx und seines Zubringerapparats derart vom Ausmaß der Translationsgeschwindigkeit und -richtung ab, daß stets ein möglichst großer Ernährungsstrom gewährleistet ist.

LUDWIGS Gedanke, daß die Torsionen des Ciliatenkörpers infolge seiner Schraubenbewegung entstanden sind, kann wesentlich erweiterte Anwendung finden: die Schraubenbewegung hat zur kochlioiden, zur triklinen Symmetrie des Bau- und Leistungsplanes geführt. Dennoch liegt es uns fern, alles auf diesen einzigen gestaltenden Grundfaktor zurückzuführen. So sind die Verdrehungen nicht überall und auch nicht gleichsinnig verwirklicht. Körpertorsionen und Spiralkämme treten selten auf, meist ist der Ciliatenkörper glatt eiförmig. Auch die Cilienspiralen sind seltener als die Neutralstellung rein meridionaler Cilienreihen; die Spiralbewegung kommt dann durch spiraling fortschreitende Erregungsleitung entlang der „physiologischen“ Spirale zustande, die im übrigen jederzeit umschlagen kann und steuerbar ist (Links- bzw. Rechtsspiralen, Vorwärts- und Rückwärtsschwimmen, Wenden, Bogenfahren, Gleiten usw.). Wo aber doch morphologisch festgelegte Cilienspiralen vorkommen, da entspricht ihre Verlaufsrichtung nur selten dem physiologischen Drehsinne (orthostatisch). Häufiger finden sich diastatische, quer zur Bewegungsrichtung fortschreitende Cilienreihen, die physiologisch erhöhten Wirkungsgrad haben. Auch der Ernährungsapparat ist diastatisch zur normalen Schraubenbahn des Tieres eingestellt und kann demnach auch nicht eindeutig aus dem Bewegungstypus abgeleitet werden. Wir sehen die längs verlaufenden Stützfasern links, die Sekretoneme rechts von den Cilienreihen verlaufen, ohne einen

einfachen Erklärungsgrund dafür angeben zu können, warum sie nicht auch umgekehrt liegen können.

Wie überall, so wird auch hier das Erbgut und die Fülle der inneren Entwicklungsfaktoren stabilisierend mit am Werke und für die Vielgestaltigkeit verantwortlich sein. Dennoch aber ist die Fülle der Übereinstimmungen zwischen der artspezifischen Leistung der spiraligen Bewegung und den verschiedensten Baueigentümlichkeiten viel zu groß, um den Wirkungszusammenhang leugnen zu können.

Literaturverzeichnis.

- CHATTON (1931): La formation de l'ébauche postérieure etc. C. R. Soc. Biol. CVII.
- GELEI, J. (1925): Zur Kenntnis des Wimperapparates. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. Bd. 81.
- GELEI, J. (1926 a): Cilienstruktur und Cilienbewegung. Verh. d. Zool. Ges. 31. Jahresvers. Kiel.
- (1926 b): Sind die Neurophane von NERESHEIMER neuroide Elemente? Arch. f. Protistenk. Bd. 56.
- (1929 a): Ein neuer Typ . . . Spirofilum tisiae etc. Ibid. Bd. 65.
- (1929 b): Zum physiologischen Formproblem der Wasserorganismen. Arch. Balatonicum Bd. II.
- (1930): „Echte“ freie Nervenendigungen. Zeitschr. f. wiss. Biologie Bd. 18.
- (1932): Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in naß hergestellten Silber- bzw. Goldpräparaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 77.
- (1933): Beiträge zur Ciliatenfauna der Umgebung von Szeged. II. Vier Bryophyllum-Arten. Ibid. Bd. 81.
- (1934): Az Azalékállatkák (Paraméciumok) garatjának alkata. M. Tud. Akad. Math. Term. tud. Értesítő. Bd. 51.
- (1934 a): Die Differenzierung der Cilienmeridiane usw. Ibid. Bd. 51.
- (1934 b): Das Verhalten der ectoplasmatischen Elemente des Parameciums während der Teilung. Zool. Anz. Bd. 107.
- (1934 c): A csillósvéglények érzőszervecskéi. Állat. Közl. Bd. 31.
- (1934 d): Eine mikrotechnische Studie . . . der Ciliaten. Zeitschr. f. w. Mikr.-mikr. Techn. Bd. 51.
- (1935): Colpidium glaucomaeforme etc. Arch. f. Protistenk. Bd. 85.
- (1935): Der Richtungsmeridian und die Neubildung des Mundes etc. Biol. Zentr. Bd. 55.
- HAECKEL (1866): Generelle Morphologie.
- KAHL, A. (1935): Urtiere oder Protozoa. Dahl's Tierwelt. Jena.
- KLEIN, B. (1926): Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 56.
- (1927): Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Ibid. Bd. 58.
- (1929): Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. Ibid. Bd. 65.
- LUDWIG, W. (1929): Untersuchungen über die Schraubenbahnen niederer Organismen. Z. vgl. Physiol. Bd. 9.
- (1932): Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. Berlin.
- PÁRDU CZ, B. (1934): Egy kevésbé ismert Hymenostomata-Véglény alkata, különös tekintettel az ezüstvonalrendszerre. Acta Biol. Bd. 2.
- (1935): Az órvénylő életmód kialakulása a Hymenostomaták csoportjában. Ibid. Bd. 6.
- (1935 a): A csavarmenetes Ciliata alkat biológiai jelentősége. In lit.
- TURNER (1933): The External Fibrillar System of Euplotes. Biological Bulletin, Vol. 64.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1936

Band/Volume: [88_1936](#)

Autor(en)/Author(s): Gelei József von

Artikel/Article: [Der schraubige Körperbau in der Ciliatenwelt im Vergleich zu den Symmetrieverhältnissen der vielzelligen Tiere. 314-338](#)