Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kleinere Mitteilungen.

Zur Kenntnis der Encystierung des Ciliaten *Ophrydium versatile.*

Von

Lothar Geitler (Wien).

Mit 1 Abbildung im Text.

Da über die Bildung von Dauercysten bei Ciliaten im allgemeinen und bei *Ophrydium* im besonderen nicht allzuviel bekannt ist (vgl. Rhumbler, Kahl), seien die folgenden Beobachtungen kurz mitgeteilt; *Ophrydium versatile* beansprucht auch deshalb Interesse, weil es sich um eine Zoochlorellen enthaltende Form handelt.

Ich beobachtete die Cystenbildung in einem Freilandbecken der Biologischen Station Lunz Ende Oktober und Anfang November nach einer längeren Schönwetterperiode. Das Becken war dicht von *Elodea canadensis* und reichlich von Algen durchwuchert. Fast alle Organismen zeigten ± starke Niederschläge von Eisenoxydhydrat. Auch die auf *Elodea* sitzenden Gallertkolonien von *Ophrydium* waren durch Eisen braun gefärbt. Die Auslösung der Cystenbildung erfolgte nicht infolge von Austrocknung oder exzessiven Temperaturen (kein Frost!), sondern offenbar durch allgemeine Erschöpfung der Nährstoffe; dafür spricht auch der Zustand, in dem sich die Algen befanden.

Alle Gallertkolonien enthielten neben vegetativen Individuen in wechselnder Zahl in Bildung begriffene und fertige Cysten; manche Kolonien bestanden fast im ganzen aus Cysten. Die Cysten besaßen außer ihrer stark lichtbrechenden, dem Körper anliegenden

festen Wand eine weite, sehr weiche und durchsichtige Gallerthülle, in der vom vorderen Pol der Cyste ausgehend eine lange Reihe

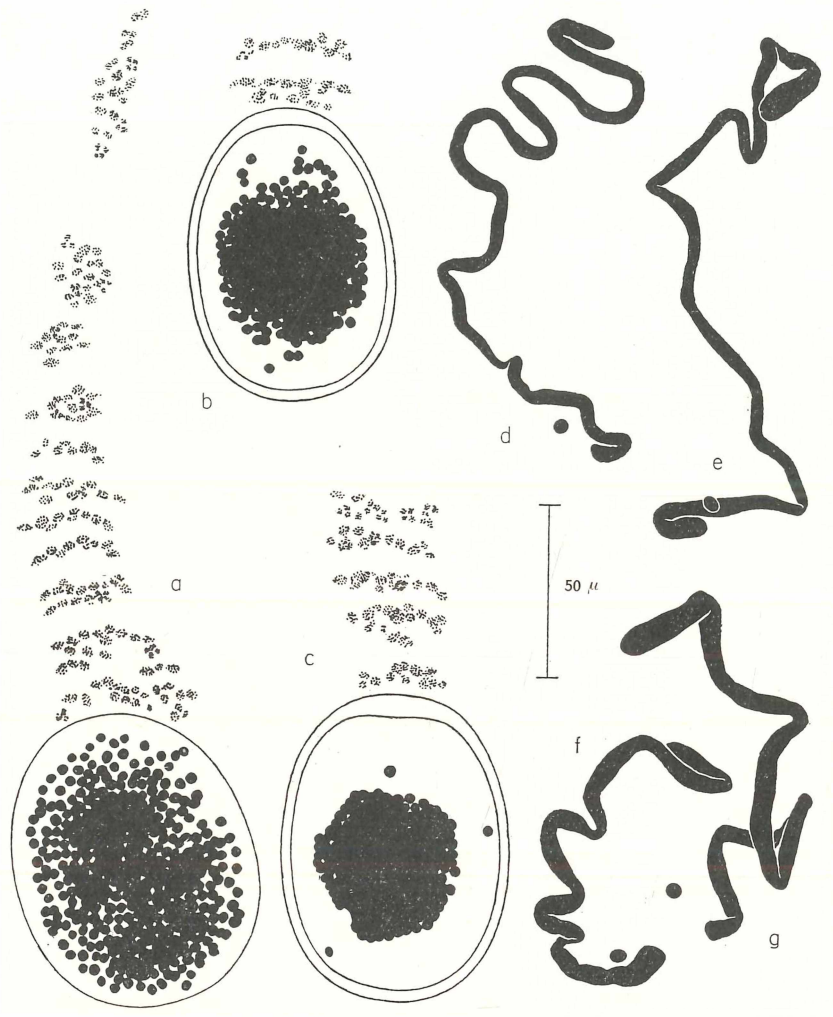

Abb. 1 a—g. *Ophrydium versatile.* a—c junge, ältere und fertige Cyste nach dem Leben; die ausgestoßenen Reste der verdauten Zoochlorellen sind in ihrer Gesamtheit nur in a dargestellt. d, e Macro- und Micronuclei aus vegetativen Individuen, f, g aus Cysten (Sublimatalkohol, Essigkarmin).

brauner körniger Körper sichtbar war (Abb. 1 a). Wie die nähere Untersuchung zeigte, handelt es sich hierbei um die ausgestoßenen Reste verdauter Zoochlorellen.

Die Cystenbildung von *Ophrydium versatile* wurde bisher nur ein einziges Mal genauer beschrieben, nämlich von PENARD (1922, p. 282 283, Fig. 265, *12*, *13*). Meine Beobachtungen stimmen mit diesen Angaben im großen und ganzen überein; doch erkannte PENARD nicht die Natur der braunen Körper und schenkte den damit im Zusammenhang stehenden Erscheinungen, die für das Symbioseproblem von Interesse sind, keine Beachtung.

Die Gestalt der von mir untersuchten Cysten gleicht der von PENARD abgebildeten. Sie ergibt sich aus der allgemeinen Körperform der vegetativen Individuen; kontrahierte Tiere sehen nicht viel anders als fertige Cysten aus. Am Vorderpol ist die Wand deutlich verdickt; es ist dies die Stelle, wo nach PENARDS Beobachtungen die Cyste am längsten offen bleibt und unter Gallertschichtenbildung die Defäkation der braunen Körper stattfindet (der After liegt in unmittelbarer Nähe von der Mundöffnung).

Die dicke, sehr dünngelige, außerhalb der Cystenwand befindliche Gallerte ist vielfach konzentrisch geschichtet, doch konnte ich die Schichten nicht wie PENARD unmittelbar erkennen (seine Fig. 13). Das Vorhandensein der Schichtung ergibt sich aber eindeutig aus der zonenweisen Ablagerung der braunen Körper (Abb. 1 a) und aus der gelegentlichen Besiedlung der Gallerte durch Kriechfäden einer kleinen *Oscillatoria*: diese liegen in konzentrischen Zonen und zwar an der Grenze zweier Gallertschichten. Die Zahl der Schichten bzw. der aufeinanderfolgenden Defäkationsakte war höher als die aus PENARDS Mitteilungen ersichtliche und betrug 11—14. Im Gegensatz zu PENARDS Angaben ließ sich feststellen, daß die braunen Körper ausnahmslos an allen intakten, von ihrer Gallerthülle umgebenen Cysten vorhanden waren; Cysten ohne Defäkationsreste sind durch die Präparation aus der Gallerte ausgedrückt. Die Defäkation ist also ein völlig regelmäßig mit der Cystenbildung verbundener Vorgang.

Die Natur der ausgestoßenen braunen Körper läßt sich durch die Untersuchung des Inhalts von Tieren, die im Beginn der Encystierung stehen, sicher erkennen. Man sieht dann zahlreiche grüne Algenzellen in Verdauungsvakuolen eingeschlossen und in verschiedenen Stadien der Verdauung befindlich. Die charakteristische Morphologie der Alge schließt die Möglichkeit aus, daß es sich um ähnlich aussehende von außen aufgenommene Zellen handelt. Die Alge ist im systematischen Sinn eine typische *Chlorella* mit parietalem, muldenförmigem Chromatophor und deutlichem Pyrenoid; die Fortpflanzung erfolgt durch Bildung von meist vier, seltener zwei

oder ausnahmsweise acht Autosporen. Zwischen noch unveränderten, eben in die Verdauungsvakuolen aufgenommenen bis zu weitgehend verdauten Algenzellen findet man alle Übergänge. Im Endstadium der Verdauung, in dem die Algen ausgestoßen werden, ist die Zellwand noch deutlich erkennbar, innerhalb von ihr befinden sich kleine braune Körnchen in lebhafter Brownscher Molekularbewegung; diese Körnchen sind Reste des Chromatophors bzw. des Chlorophylls (Chlorophyllanbildung infolge der sauren Reaktion der Nahrungsvakuolen!).

Infolge der wenig weitgehenden Verdauung läßt sich an den ausgestoßenen Algenzellen feststellen, in welchem Lebenszustand sie sich zu Beginn des Eingeschlossenwerdens in die Verdauungsvakulen befanden. Hieraus wie aus der unmittelbaren Beobachtung im Tierkörper ergibt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß die Algenzellen in allen Entwicklungsstadien angegriffen werden. Man findet in den Nahrungsvakuolen sowohl große, ausgewachsene Zellen, die vor der Autosporenbildung stehen, wie auch solche, die sich in Autosporenbildung befinden und schließlich eben entstandene Autosporen. Es ergibt sich daraus weiter, daß zu Beginn der Encystierung im Plasma des Wirtes noch jene günstigen Bedingungen herrschen, die eine Teilung der Algenzellen ermöglichen. Die Verdauung tritt also nicht infolge einer Depression der Algenzellen, die mit einer geringeren Widerstandsfähigkeit verbunden wäre, ein. Außerdem lassen sich auch keine Unterschiede im Stärkegehalt der verdauten Chlorellen gegenüber den normalen feststellen (die Chlorellen enthalten normalerweise Pyrenoid- und Stromastärke).

In vegetativen Individuen werden die Symbionten im allgemeinen nicht angegriffen; nur selten sieht man vereinzelt verdaute Chlorellen [1]). Es ist also gewiß, daß während der Cystenbildung eine Änderung im Plasma des Wirtes eintritt, die eine erhöhte „Virulenz“ für die Alge bedeutet. Die Außenbedingungen, welche Encystierung hervorrufen, wirken somit nicht primär auf die Algen, sondern auf das Tier ein. Darüber hinaus läßt sich allerdings ohne Vornahme gründlicher Experimente, wie sie in letzter Zeit für *Paramaecium bursaria* Pringsheim durchgeführt hat, über die ursächlichen Zusammenhänge nichts aussagen [2]).

---

[1]) Für diese Fälle gilt wohl die von Pringsheim (p. 409) vertretene Auffassung, daß es sich um zufällig abgestorbene Chlorellen handelt und die Verdauung der sekundäre Vorgang ist.

[2]) Für ein tieferes Verständnis wäre es nötig klarzustellen, wie sich *Ophrydium versatile* ernährt. Wahrscheinlich werden Bakterien gefressen; wenigstens sieht man regelmäßig in der Anschwellung des Hinterendes mit Neutralrot sich rot fär-

Der Encystierung geht, wie geschildert, die Verdauung zahlreicher Symbionten voraus. Eine genaue statistische Feststellung der Zahl der verdauten Zellen ist infolge der großen Zahl der Symbionten je Zelle ausgeschlossen; außerdem finden während der Verdauung, die sich über einen längeren Zeitraum erstreckt, Teilungen von Algenzellen statt, welche eine teilweise Ergänzung der verlorengegangenen Chlorellen bewirken. Der Größenordnung nach beträgt die Anzahl der verdauten Algen etwa $^1/_{10}$ der Gesamtmenge. Die sich encystierenden Tiere sehen dementsprechend etwas lichter als vegetative aus, die Algen liegen in ihnen schütterer.

Die verdauten Algenzellen werden, wie erwähnt, in einzelnen Rucken ausgestoßen. Dies stimmt mit den an anderen Fällen von Encystierung gewonnenen Erfahrungen überein; für die Ciliaten gilt wohl allgemein, daß zu Beginn der Encystierung Defäkation stattfindet.

Die Encystierung ist, wie auch sonst, mit einer Wasserabgabe und demnach mit einer Verfestigung des Plasmas verbunden; diese tut sich darin kund, daß die in vegetativen Individuen in Bewegung befindlichen Chlorellen zur Ruhe kommen; kleine mikrosomenartige Körnchen, die im Plasma vegetativer Individuen lebhafte Bewegung zeigen, besitzen in fertigen Cysten nur mehr sehr langsame Bewegung. Die Rückbildung der Organellen erfolgt in der von PENARD geschilderten Weise; die kontraktile Vakuole sah ich entgegen PENARDS Angaben meist im dilatierten Zustand verharren.

Eine auffallende Veränderung besteht in der Zusammenballung der Chlorellen in den Cysten (Abb. 1a—c); während sie in den vegetativen Individuen locker liegen und bis zur Peripherie reichen, bilden sie in den fertigen Cysten einen dichten zentralen Klumpen. Die Chromatophoren sehen etwas kontrahiert und dunkler gefärbt aus. Der Stärkegehalt bleibt unverändert. Teilungen finden nicht mehr statt; die Abkömmlinge der zuletzt abgelaufenen Teilungen wachsen zur Normalgröße heran, so daß im Gegensatz zu dem Verhalten vegetativer Individuen die Cystenalgen untereinander gleiche Größe besitzen. Diese Veränderungen in der fertigen Cyste stellen eine deutliche Reaktion auf die veränderten plasmatischen Milieubedingungen dar (sie treten

---

bende Vakuolen mit bakterienartigen Einschlüssen. Diese Vakuolen sind allerdings eigenartig spindelig zugespitzt und langgestreckt; es kommen auch anscheinend inhaltsleere solche Bildungen vor, so daß fast der Eindruck entsteht, als ob es sich um permanente Zellorganellen handeln würde (in der Literatur finde ich keine diesbezüglichen Angaben).

erst nach der Defäkation ein, sind also nicht die Ursache des Angriffs des Wirtes).

In dem algenfreien Raum zwischen Cystenwand und Algen liegt, zum Teil um den Algenklumpen herumgeschlungen, der Macronuclus (Abb. 1 f, g). Eine dichtere Zusammenrollung, wie sie PENARD angibt, habe ich nicht gesehen. Im Vergleich zu dem langgestreckten, dünnen Macronucleus vegetativer Individuen (Abb. 1 d, e) ist der Cystenkern verkürzt und dicker geworden. Seine innere Struktur (Chromatin, Nukleolen) bleibt anscheinend unverändert. Der sehr kleine Micronucleus, der sich mit Essigkarmin oder besser mit Essigkarmin nach Sublimat-Alkohol-Fixierung leicht nachweisen läßt, liegt konstant in der Nähe des hinteren Endes des Macronucleus (PENARD, der ihn nur an drei Individuen sah, gibt an, daß er nahe der Mitte des Macronucleus liegt). Die Lage bleibt in der Cyste unverändert.

Zusammenfassung.

Zu Beginn der Encystierung erfolgt regelmäßig Verdauung eines Teiles der Symbionten (Zoochlorellen). Die Algenzellen werden in allen Entwicklungszuständen (vor, während und nach der Autosporenbildung) verdaut. Die Verdauung beruht nicht auf einer Depression der Alge, sondern auf einer Umstimmung des Wirtsplasmas. Die vor Fertigstellung der Cysten ausgestoßenen „braunen Körper" sind Reste der verdauten Zoochlorellen.

Die Veränderungen der Cystenalgen bestehen in der Einstellung der Teilungen und einer leichten Kontraktion des Chromatophors. Der Stärkegehalt ist vor, während und nach der Encystierung gleich.

Der Micronucleus liegt — entgegen den Angaben PENARDS — nahe dem hinteren Ende des Macronucleus. Der Macronucleus ist in den Cysten etwas verkürzt und verdickt.

Biologische Station Lunz, im November 1937.

Literaturverzeichnis.

KAHL, A. (1935): Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). Die Tierwelt Deutschlands **18**.

PENARD, E. (1922): Études sur les Infusoires d'eau douce. Genf.

PRINGSHEIM, E. G. (1928): Physiologische Untersuchungen an Paramaecium bursaria. Ein Beitrag zur Symbioseforschung. Arch. Protistenkde **64**

RHUMBLER, L. (1923/25): Ciliophora, in: W. KÜKENTHAL, Handb. d. Zool. **1**.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: 90_1938

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Encystierung des Ciliaten Ophrydium versatile. 340-345