

Neuere Beiträge zum Bau und zu der Funktion des Exkretionssystems vom *Paramecium*.

Von

Gábor v. Gelei.

Mit Tafel 24—25.

Mit dem Bau der kontraktilen Vakuole von *Paramecium* haben sich in letzterer Zeit NASSONOV (1924, 1925) und J. v. GELEI (1924, 1925, 1928, 1935, 1937, 1939) eingehend beschäftigt. Wenn ich trotzdem dieses Objekt wieder behandle, so rührt dies nicht daher, daß ich morphologisch viel Neues zu sagen habe, sondern vielmehr daher, daß ich mit einer neuen und, wie es scheint, besseren und leichter durchführbaren Methode die bekannten Resultate bestätigen, in mancher Hinsicht ergänzen und die morphologischen Bilder auch physiologisch verwerten kann. Über die Methode habe ich kurz 1937 und ausführlich 1939 berichtet. Es handelt sich in der Methode einerseits um die Verwendung von organischen Komplexsilberverbindungen, andererseits um das Einführen eines neuen Reduktionsmittels: Pyrogallol-Carbonsäure(4) und um Fixierung mit Trichloressigsäuremischungen (besonders Sublimat-Trichloressigsäure) wie ersichtlich um spezifische Mittel. Ohne näher auf die Methode einzugehen, sei kurz bemerkt, daß fixiert wird in wässriger Sublimat-Trichloressigsäure (7 Proz.: 5 Proz.) 1 bis höchstens 5 Minuten lang; Auswaschen in destilliertem Wasser zweimal; konzentrierte wässrige Pyrogallol-Carbonsäure(4) bei 50° C 5—15 Minuten; einmaliges kurzes Auswaschen mit destilliertem Wasser; 1 proz. ammoniakalische Silberazetat- oder -zitratlösung ganz kurz; Einschluß in Glycerinalkohol (näheres: G. v. GELEI 1939).

Morphologie.

Auf Grund der Untersuchungen von NASSONOV (1924) und J. v. GELEI (1925, 1928) können wir im Exkretionssystem von *Paramecium* die ständige Pulsationsblase und die mit ständiger Wand versehenen Radialkanäle unterscheiden. Taf. 24 Fig. 1 zeigt nach meiner Methode im optischen Tangentialschnitt die Form der Blase und die exzentrische, distale Lagerung der Radialkanäle an derselben. In Taf. 24 Fig. 2 sehen wir einerseits dasselbe und andererseits den vollständigen mikrotechnischen Effekt meiner Methode. In Taf. 24 Fig. 3 sind nur die Radialkanäle angefärbt (die in Entleerung begriffene Zentralblase nur mehr angedeutet), mit der bekannten Gliederung derselben in Einspritzkanal (Schaltstück), Ampulle (Ersatzblase) und Endstück (der lange exkretorische Abschnitt mit dem Hüllplasma). In den beiden letzten Abbildungen ist die spongiöse Hülle der langen Endstücke das eigentliche Exkretionsplasma, das sog. Spongiom von J. v. GELEI (1928) klar zu sehen.

An der Pulsationsblase bringt die Methode folgende Details heraus. J. v. GELEI (1936—37) hat daran eine innere, schwer färbbare hellgraue und eine äußere, braune bis kohlschwarze Wand-schicht unterschieden. Die äußere Wand ist einwärts von der Ansatzstelle der Radialkanäle homogen bzw. fein durchlöchert, krustenartig. Nach außen entstehen aber aus demselben Material bandartige Verdickungen (J. v. GELEI 1928, 1933), die in die Fortsetzung der Radialkanäle fallen und spiralgig nach links geschraubt sind (Taf. 24 Fig. 4—6). Diese Bänder sind auch im Leben sichtbar (s. J. v. GELEI 1933), sie sind also keine künstlichen Erzeugnisse der Fixation. Meist läuft von jedem Radialkanal je ein Band zum Canalis excretorius hin, selten auch zwei. Wenn in manchen Fällen einem Radialkanal kein Band entspricht, so kann das auch daher kommen, daß im Falle der Schrägstellung der Radialkanäle (Taf. 25 Fig. 26—27) nicht leicht die entsprechenden Bänder aufzufinden sind. Ich will noch bemerken, daß die Bänder nicht scharf abgegrenzt, sondern nach Taf. 24 Fig. 5 seitlich mit Fortsätzen besetzt sind; die Fortsätze der Nachbarbänder können flechtenartig ineinander übergehen und an manchen Exemplaren so massenhaft auftreten, daß man deswegen die Bänder kaum unterscheiden kann (s. Taf. 24—25 Fig. 6, 21). In diesem Falle sieht die distale (äußere) Wand der Blase ähnlich der proximalen aus. — An der Stelle, wo die Blasenwand mit dem Canalis excretorius in Berührung steht, tritt laut Taf. 24 Fig. 6 ein heller Ring auf als ein Zeichen dafür, daß nur die Innenwand der Blase mit dem Kanal

in Verbindung steht. Einwärts von diesem hellen Ring, also unter dem Lumen des Kanals erscheint wieder ein brauner ellipsoider Fleck der Außenwand, dessen Saum ringartig verdickt sein kann (s. Taf. 24 Fig. 4). Dieser ellipsoide Fleck, welcher in Taf. 24 Fig. 6 gut sichtbar ist, steht mit seiner Längsachse immer quer zur Längsrichtung des Tieres. Der Fleck wird bei jeder Pulsation geöffnet. Ein ähnlicher, aber kleiner heller Fleck ist auch am Basalteil jedes Bandes anzutreffen und zwar an der Stelle, wo die Radialkanäle in die Blase einmünden. An diesem winzigen Fleck wird die Kommunikation der Blase mit den Radialkanälen bewerkstelligt.

Die Radialkanäle sind nach meiner Methode sehr gut in ihre Abschnitte zu gliedern, indem die Ampullen ähnlich der Pulsationsblase immer starkgrau bis schwarz angefärbt werden, wogegen die Einspritzkanäle meist blaß oder sogar ungefärbt bleiben und die Endstücke in der Stärke der Färbung mit ihrer braunen Farbe eine Mittelstellung einnehmen (s. Taf. 24 Fig. 3, 12; Taf. 25 Fig. 18, 21, 38). Der Einspritzkanal (KING: injector 1933) ist in den Bildern sowohl geschlossen als geöffnet aufzufinden (dicht vor und während der Systole). Die Farbe der Endstücke nimmt in ihrer Stärke distal ab, der Endabschnitt ist oft ungefärbt (s. besonders Taf. 24 Fig. 17). Die Schaltstücke sind sowohl gegenüber der Blase als auch der Ampulle scharf abgeschnitten. Die Ampullen gehen dagegen gewöhnlich unmerklich in die exkretorischen Stücke über. Nur färberisch kann man selten eine Grenze finden, indem sich nach Taf. 25 Fig. 28 die Farbe an der Grenze des Hüllplasmas scharf ändert. Man könnte erwarten, daß die Membran der Kanäle ähnlich doppelt gebaut ist wie die der Pulsationsblase. Doch habe ich dies mit meiner Methode nicht feststellen können; im Gegenteil scheint es, daß die innere Wand der Radialkanäle argyrophil ist. Das Kanallumen nimmt distal ständig ab und der Kanal endigt schließlich spitz. Das Exkretionsplasma folgt aber gewöhnlich nicht dieser Abnahme des Kanals, im Gegenteil kann man laut Taf. 24 Fig. 7 distal sehr oft eine leichte Zunahme des Exkretionsplasmas und sogar eine endständige Verdickung desselben feststellen. Der spongiöse Bau des Exkretionsplasmas ist an meinen Präparaten sehr schön sichtbar (s. besonders Taf. 24 Fig. 2, 7, 12, 17 b; Taf. 25 Fig. 18, 26, 27 u. 31). Wir können auf Grund der Deutlichkeit der Bilder genau feststellen, daß das Plasma nach außen nicht scharf abgeschnitten, keineswegs mit einer Membran begrenzt ist, sondern mit kurzen, feinen Fortsätzen in die Umgebung einwurzelt. Wir sehen zugleich, daß dieses gefärbte Plasma den Raum wenig ausfüllt.

Meine Präparate zeigten nun auch eine morphologische Neuheit, indem in den Radialkanälen Längsfibrillen nachweisbar waren. Diese Längsfibrillen gehen proximal auch auf die Ampullen über. Ihre Zahl nimmt im verengten distalen Abschnitt der Kanäle ab. Diese Fibrillen sind nach der oben angegebenen Methode selten sichtbar. In Taf. 24 Fig. 8, 12; Taf. 25 Fig. 18 zeige ich Aufnahmen, wo einige von diesen Fibrillen sichtbar sind. Verwendet man aber zur Färbung meine sog. Grundmethode (s. 1939), bei der zur Fixierung Sublimat-Kaliumbichromat-Kalialaun und zur Färbung BIELSCHOWSKYS ammoniakalisches Silbernitrat verwendet wird, dann treten diese Fibrillen wie Taf. 24 Fig. 9 zeigt, sehr oft (also auch hier nicht immer) scharf hervor.

Färbungseffekte.

Schon J. v. GELEI (1928, 1933, 1936) hat darauf hingewiesen, daß mit seiner Sublimat-Ascorbinsäure-Silbermethode die Abschnitte des Exkretionssystems nicht immer gleich gefärbt werden können. Dieser Umstand ist auch für meine Silbermethode bezeichnend. Der Färbungseffekt ändert sich auch von Zucht zu Zucht. Man kann Proben in die Hände bekommen, wo sehr wenige Tiere und auch diese blaß und mangelhaft gefärbt werden und wieder solche, wo nahezu 90 Proz. der Tiere und diese stark angefärbt werden. Das Färbungsergebnis verändert sich auch nach dem verwendeten Fixierungsgemisch und selbstverständlich nach dem Alter der Zucht. Damit ich nun gegenüber diesen Veränderlichkeiten meine Beobachtungen unter gleichen Bedingungen ausführen konnte, habe ich mir vor allem eine reine Linie vom *Paramecium caudatum* (mit einem Micronucleus) gezüchtet und zu der Zeit, wo ich mit der Methode schon gute Präparate erhielt, sämtliche Beobachtungen und Aufnahmen mit Ausnahme einer einzigen Probe (von Taf. 24 Fig. 9 u. Taf. 25 Fig. 24) auf Grund eines einzigen Deckglaspräparates ausgeführt. Die Temperatur des Arbeitszimmers betrug 22° C, die verwendeten Lösungen standen bei gleicher Temperatur und nur das Reduktionsbad stand auf 50° C. Es waren in der genannten Probe 74 Proz. der Tiere bezüglich ihres Exkretionsapparates gut gefärbt.

Funktion und morphologisch-quantitative Verhältnisse. Das erste, was an den Präparaten in physiologischer Beziehung auffällt, ist die kleine Zahl und große Länge der Kanäle. Hierzu bemerke ich, daß in Taf. 25 Fig. 19 sich an beide Blasen je sechs Kanäle anschließen. Im Durchschnitt finden wir sieben Kanäle; doch variiert die Zahl zwischen sechs und zehn, obwohl das Material,

wie erwähnt, eine einheitliche reine Linie (ein Klon) ist: eine Mahnung, daß man für Artbestimmung die Zahl der Kanäle um so weniger benutzen kann, als auch an einem und demselben Tier die Kanäle der beiden Blasen an Zahl verschieden sein können, wie das besonders Taf. 24 Fig. 11 zeigt, wo sechs gegenüber neun steht. Die kleine Zahl der Kanäle ist nun durch die Länge derselben ersetzt. Die Blase liegt bekanntlich dorsal — etwas rechtsständig, und doch greifen die Kanäle bis zur Mulde nahe zum Cytostom herunter und hinten umgreifen sie das Hinterende (Taf. 24 Fig. 10, 14). Es ist hieraus ersichtlich, daß ein Tier befähigt ist, die zur Exkretion nötige Oberfläche im Falle weniger Kanäle durch Längenwachstum der Kanäle zu ersetzen.

Taf. 24 Fig. 11 u. 13 zeigen nun den weiteren merkwürdigen Fall, daß die hintere Blase kleiner und die zugehörigen Kanäle kürzer sind, als die des vorderen Organs. Wenn wir nun bedenken, daß vom vorderen Organ nach jeder Teilung im vorderen Tochttertier ein hinteres Organ wird, so sehen wir gleich, daß die Kanäle der vorderen Blase nach jeder Teilung sich verkürzen und sich an die besonderen Verhältnisse des Hinterkörpers anpassen. Diese Veränderung ist nun um so auffallender, da bekanntlich die hintere Blase schneller pulsiert als die vordere. In meinem gegebenen Fall war am Tag der Fixierung die durchschnittliche Frequenz, für die hintere Blase 9 und für die vordere 14 Sekunden. Man könnte nun hieraus das Gegenteil im morphologischen Aufbau erwarten, nämlich daß der Blase, welche schneller pulsiert, längere und an Zahl größere Kanäle zur Verfügung stehen. Und an den Abbildungen sehen wir doch das Gegenteil, da bei Taf. 24 Fig. 11 z. B. hinten sechs kurze und vorne neun lange Kanäle vorhanden sind. Hieraus können wir nur den einzigen berechtigten Schluß ziehen, daß die hintere Blase unter günstigeren Bedingungen arbeitet als die vordere. Und das ist darin gegeben, daß hinten in der Nähe des Cytopharynx das Entoplasma wässriger ist als vorn. Hierzu ist nun auch darauf hinzuweisen, daß die Blasen nicht symmetrisch verteilt, d. h. von den zugehörigen Körperenden nicht gleich entfernt sind, sondern die hintere mehr nach hinten gerückt steht. Es gibt selten auch Fälle, wo die hintere Blase beinahe endständig liegt. Auch diese asymmetrische Lage steht mit der asymmetrischen Verteilung des Entoplasmas bzw. seines Wasserinhaltes in Verbindung, indem hinten sich mehr und wasserreicheres Entoplasma befindet als vorn.

Ich erwähne noch, daß es auch eine andere Quelle der Variabilität gibt, indem nach der Erfahrung J. v. GELEIS (1928) die

Radialkanäle nach der Teilung nicht auf einmal hervorwachsen, sondern einzelne auch später entstehen (s. Taf. 24 Fig. 12 rechts) und diese gewöhnlich dünner und kürzer sind. Schließlich will ich darauf hinweisen, daß die Kanäle eines und desselben Tieres verschieden lang sind, was gewissermaßen damit im Zusammenhang steht, daß sie den Raum möglichst gleichmäßig besetzen. Dahersind die diagonalen Kanäle gewöhnlich lang, die mit den Körperachsen parallelen dagegen (besonders die längsgerichteten) kurz. Solche gewissermaßen ordnungslosen Fälle, wie in Taf. 25 Fig. 22 verwirklicht (ungleiche Verteilung, Überkreuzung), sind im allgemeinen selten.

Die arhythmische Pulsation der Blasen und der Ampullen, Variabilität der Pulsation. Aus der ungleichen Entleerungsfrequenz beider Pulsationsblasen folgt, daß eine zeitlich gleichmäßige Verteilung der Entleerungen unmöglich ist, vielmehr werden alle Möglichkeiten der Systole-Diastolestellung verwirklicht.

Wenn wir Taf. 24 Fig. 17a genau betrachten, so wird uns bald klar, daß man eine Entleerungsblase leicht von der Anfüllungsblase unterscheiden kann, auch in dem Falle, daß die Blasen gleich groß sind, indem die Systole (s. in Taf. 24 Fig. 17a rechts) durch angefüllte, die Diastole (links) durch dünne Radialkanäle ausgezeichnet ist. Wenn wir mit dieser Kenntnis ausgerüstet die Abbildungen betrachten, so sehen wir, daß in Taf. 24 Fig. 10, 11 u. 13 beide Blasen in verschiedenen Stadien der Diastole sind, also beide Blasen gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig entleert werden. In Taf. 24 Fig. 14 dagegen stehen beide in verschiedenen Stadien der Systole. In Taf. 24 Fig. 15 wird die vordere Blase angefüllt, die hintere entleert, in Taf. 24 Fig. 16 umgekehrt.

Aber auch die Radialkanäle eines und desselben Organs leisten ihre dynamische Arbeit nicht gleichzeitig und nicht gleichmäßig. Bei der Anfüllung der entleerten Blase können wir sogar im Leben beobachten, daß die Ampullen ihren Inhalt nicht gleichzeitig entleeren. So sieht man in Taf. 25 Fig. 18, daß der linke Kanal nahe vollständig, der gegenüberstehende rechte Kanal mäßig entleert ist und zwei weitere Kanäle mit erweitertem Schaltstück in Entleerung begriffen, drei Kanäle endlich mit noch geschlossenem Einspritzkanal vor der Entleerung stehen. In Taf. 25 Fig. 19 stehen die zwei oberen Kanäle ganz entleert, eine rechte bis zur Hälfte und drei sind noch voll. In Taf. 25 Fig. 20 sehen wir um die vordere Blase links zwei verspätete Kanäle. In Taf. 25 Fig. 21 sehen wir das Gegenteil, nämlich daß das Einleiten der Diastole für die Radialkanäle bzw. die Am-

pullen ebenfalls in ungleicher Zeit erfolgt, indem hier zwei Kanäle schon angefüllt, die Diastole an zwei unteren eingeleitet ist, wogegen die anderen vier Kanäle sich noch in Systole befinden.

Zur Erklärung dieser nicht genau abgestimmten Funktion der Kanäle will ich einerseits erwähnen, daß dies einmal aus ihrem ungleichen Alter und ungleichen Größe, das andere Mal aber aus dem primitiven Verschlußapparat folgt. Die Radialkanäle besitzen nämlich gegenüber der Hauptblase einen sicheren Verschluß, indem am Ende der Diastole sowohl die Hauptblase als die Ampullen gegenüber der Schaltstücke abgeschmolzen werden und auch das Lumen der Schaltstücke zusammenfällt. Der Verschluß ist also auf die Klebrigkeit der Wand begründet, woraus folgt, daß ein Öffnen desselben nicht rhythmisch erfolgen kann.

Die verschiedene Leistungskraft der einzelnen Radialkanäle.

Eine weitere Variabilität besteht in der Arbeit der Ampullen insofern, als sie am Höhepunkt der Diastole verschieden stark angefüllt sind. Wenn wir Taf. 24 Fig. 14 u. Taf. 25 Fig. 22 genau betrachten, so sehen wir eine allgemeine Erscheinung, daß nämlich die Ampullen des vorderen Organs viel mehr erweitert sind als die des hinteren. Wenn wir uns daran erinnern, daß dementsprechend die vorderen Radialkanäle im allgemeinen länger und größer sind als die hinteren, dann ist auch verständlich, daß ihre Ampullen mehr angefüllt werden. Damit steht ja auch in Parallele, daß die vordere Blase — wie erwähnt — größer ist als die hintere. Aber auch die Größe der Ampullen kann in derselben Ampullengruppe stark variieren. So sehen wir in Taf. 24 Fig. 3, 14, 17a u. Taf. 25 Fig. 28 Unterschiede nahe um 50 Proz. in der Ampullengröße. Diese überall bestehenden Größenunterschiede folgen einerseits aus der verschiedenen Länge der Kanäle in der Gruppe und andererseits auch aus seinen verschiedenen Alter. Besonders auffällig ist aber jene Variabilität, die in der Anfüllung bzw. Erweiterung von gleichen Kanalgruppen feststellbar ist. So sehen wir in Taf. 24 Fig. 17a rechts stark angeschwollene, wogegen in Taf. 24 Fig. 10 u. 16 vorn weniger angeschwollene Kanäle sichtbar sind. Hieraus ist abzulesen, daß die Arbeit entsprechender Kanäle individueller Variabilität unterworfen ist. Parallel damit variiert die Pulsation entsprechender Kanäle stark. In dem Falle z. B., als wir in meinem Material an dem Versuchstag für die vordere Blase 14 Sekunden als Mittelfrequenz feststellten, betrug die Frequenzvariabilität im Material zwischen 10 und 18 Sekunden. Es ist nun möglich, daß

die großen Ampullen bzw. größeren Blasen die langsam arbeitenden sind und umgekehrt.

Die passive Bewegung der Radialkanäle. Die Radialkanäle werden während der Systole mittels der zusammenfallenden Blasenwand zum Porus excretorius mitgeschleppt und dadurch entstehen sowohl während der Systole als der Diastole Entfernungsunterschiede zwischen Ampullen und Porus excretorius. Auch dies ist in den Präparaten schön festzustellen. Hierzu vergleiche man die Entfernung der Ampullen der Taf. 24 Fig. 8 (Anfang der Systole) mit der in Taf. 24 Fig. 12 und 13 (Abschluß der Systole), wovon wir die passive Bewegung derselben ablesen können.

Färbungsverschiedenheiten der gleichen Abschnitte und Funktionsunterschiede.

Durch die größte Affinität zum Silber wird im Exkretionssystem die Blase bezeichnet, auch hier natürlich die äußere argyrophile Schicht derselben. Es gibt Modifikationen meiner Methode, wo nur überhaupt die Blase angefärbt wird und von den Radialkanälen nichts zum Vorschein kommt. Auch J. v. GELER hat nach seiner Kaliumbichromat-Silber- (1928) und Silber-Ascorbinsäure-Methode ähnliches erfahren (1933, 1936). Die Stärke der Färbung variiert in meinen Präparaten zwischen hellgelb und kohlschwarz, und dazwischen finden wir gelblichbraun, braun, tiefbraun und graubraun. Diese Übergangsreihe ist nun durch die verschiedene Teilchengröße des Silberkolloids bezeichnet. Die feinsten Teilchen wirken gelb, und zeigen als unsichtbare Elemente eine feine Tinktion, wogegen die Körnchen in graubraun schon in durchfallendem Licht bei Immersionsvergrößerung sichtbar sind. In vitro kann man feststellen, daß die Farbe und Teilchengröße des Silberkolloids von der Geschwindigkeit der Reaktion abhängig ist. Wenn wir z. B. Silbersalzyilat oder -benzoat mit Pyrogallol-Carbonsäure (4) mischen, dann wird das Silber langsam und nur bis zur gelben Farbe reduziert. Damit steht in Zusammenhang, daß mit diesen beiden Silberverbindungen keine gute Färbung zu erhalten ist. Demgegenüber reduziert sich im Glasrohr ammoniakalisches Silbernitrat und Silberazetat schnell und in dunkelbraun bis graurötlicher Farbe und so erhalten wir mit diesen Lösungen auch in den Tieren schöne starke Färbungen. Wenn wir nun im Verein mit diesen Erfahrungen feststellen, daß die Blase am stärksten tiefbraun oder schwarz gefärbt

wird, so können wir ruhig aussprechen, daß dies alles mit seiner hervorragenden Affinität zum Silber in Verbindung steht.

Um so auffallender ist nun, daß die Blase nicht an jedem Abschnitt seiner Funktion gleich stark gefärbt werden kann. So sehen wir z. B. in Taf. 24 Fig. 10 und 17, daß die hintere angefüllte Blase im selben Tier stark schwarz angefärbt wird, wogegen die vordere kaum oder gar nicht nach der Färbung hervortritt. Desgleichen sehen wir, daß in Taf. 24 Fig. 11 und 13, Taf. 25 Fig. 19 und 20 beide Blasen an verschiedenem Grad der Diastole stark angefärbt werden, wogegen in Taf. 24 Fig. 14 und Taf. 25 Fig. 22 beide Blasen im Systolezustand wenig oder gar nicht gefärbt werden. Dieser Unterschied fällt uns auch an den Einzelfiguren auf, wo wir in Taf. 24 Fig. 1, 2 und 4—6 und Taf. 25 Fig. 21 stark gefärbte diastolische Blasen vor uns haben, wogegen in Taf. 24 Fig. 3 und 8 die systolischen Blasen überhaupt keine Farbe annehmen. Besonders Figuren wie Taf. 24 Fig. 8 sind sehr dafür geeignet, daß sie die alte Auffassung, wonach die Pulsationsblase nach jeder Systole verschwinden und daher in Diastole seitens der Ampullen neugebildet werden, zu unterstützen scheinen. Derartiges hat neuerdings noch auch KING 1933 angenommen. Betrachten wir dagegen die schönen und sehr überzeugenden Taf. 25 Fig. 26 und 27, so überzeugen wir uns, daß die Blase auch im letzten Zustand der Entleerung erhalten bleibt, und auf dem Zustand der Taf. 24 Fig. 12 und Taf. 25 Fig. 18 wirklich als restliche Blase angefüllt wird.

Wie erklären wir nun, daß die Blase, sobald sie die allererste Anfüllung bekommt, wie wir das z. B. in Taf. 24 Fig. 12 und Taf. 25 Fig. 18 sehen, bis zum Maximum ihrer Diastole (Taf. 24 Fig. 5 und 13) die Färbbarkeit erhält und sobald die Kontraktion angeht (Taf. 24 Fig. 8), sofort sie verliert? Warum ist also die sezernierende Blase argyrophil und die sich entleerende argyrophob? Hierzu müssen wir einerseits auf die Erfahrungen von TAYLOR (1920) und J. v. GELEI (1935, 1937 b) und auf die Erfahrungen der Kolloidchemie uns berufen. Zuerst hat TAYLOR und ihm folgend J. v. GELEI festgestellt, daß die Anfüllung der Blase und die Entleerung mit Veränderung des kolloidalen Zustandes der Blasenwand in Verbindung steht. J. v. GELEI (1937b) hat versucht sogar eine Parallele zwischen diesen Veränderungen und denen, die in der Pellicula der kriechenden Amöbe verlaufen, zu sehen. Beide Forscher haben festgestellt, daß die Blasenwand während der Diastole weich, wässerig, plastisch und daher im Solzustand sich befindet, wogegen die Kontraktionsblase mit einer Wand im Gelzustand versehen ist. Wir wissen nun aus der

Kolloidphysik, daß der Gelzustand am isoelektrischen Punkt der teilnehmenden Eiweißkolloide entsteht, also an einem Punkt, wo die elektrische Ladung der Teilchen gleich Null ist, oder doch nahe dem Nullpunkt steht. Und wenn nun keine Ladung in den Teilchen vorhanden ist, so ist leicht zu verstehen, warum hier Silberionen an der Kontraktionsblasenwand nicht kondensiert werden. Wenn wir an der Taf. 25 Fig. 26 und 27 eine schwache Färbung der Entleerungsblase doch konstatieren können, so kann das daher kommen, daß die Entladung der Teilchen nicht total durchgeführt worden ist, sondern nur nahe zum isoelektrischen Punkt gesunken ist, wo noch eine schwache Anziehung an Silberionen ausgeübt werden kann, was ja biologischen Geschehnissen, wo nie Einheitliches geleistet wird, sondern alles unter dem Gesetze der Variabilität durchgeführt ist, auch entspricht. — Demgegenüber steht nun die Materie im Solzustand vom isoelektrischen Punkt weit entfernt, die Teilchen sind elektrisch stark geladen, um den Solzustand aufrecht zu erhalten können. Die elektrisch geladene diastolische Blase absorbiert also die Silberionen stark und sie wird nach der Reduktion stark braun bis schwarz gefärbt.

Ich will nun nicht verschweigen, daß hier die von TAYLOR und J. v. GELEI unter dem Mikroskop beobachtete Zustandsänderung mit der Färbbarkeit vom Silber nur eben in Parallele gestellt werden konnten, indem die sichtbaren Geschehnisse sich gegenseitig erklären, ergänzen und gewissermaßen beweisen; das Vorgetragene deckt aber den eigentlichen Grund der Umwandlungen nicht auf. Wir können keinen Grund dafür angeben, wie und warum in der Wand die elektrische Ladung verändert wird. Ich versuche hierfür folgende Arbeitshypothese aufzustellen. Die Eiweißkolloide der Blasenwand sollen eine negative Ladung haben, damit sie die positiven Silberionen binden können. Negative Ladung entsteht im Falle basischer Reaktion des Mediums, wo dann die Eiweißampholithe sauer spalten. Dieses stimulierende Medium kann von innen her stammen und zwar vom ersten Moment an, wo etwas in die Blase eingespritzt wird. Und das können wir um so mehr annehmen, als die Blase in den ersten Momenten der Diastole nur auf jener Seite gefärbt wird, wohin die erste Flüssigkeit einläuft. Das sehen wir gewissermaßen auch in Taf. 25 Fig. 18, wo links die Blase eine stärkere Färbung hat als rechts. Die Ladung der Wand kann nur mit eigener Kraft verändert werden. Da nun dies während der sekretorischen Tätigkeit verloren geht, so können wir meinen, daß dies auch als Folge der Sekretion erfolgt! Es sollen also demgemäß

die anfangs entstandenen Hydrogenionen irgendwie aufgebraucht, z. B. oxydiert werden.

Nach der vorgetragenen Hypothese würde also dieser Mechanismus automatisch zwei Dinge lösen. Einerseits die Sekretions-tätigkeit rhythmisch regulieren und andererseits in der Endphase der Sekretion durch Hervorrufen des Gelzustandes die Wand in den kontraktilen Zustand überführen.

Auch die Radialkanäle, bzw. ihre Ampullen zeigen ähnliche Färbungsveränderungen wie die Hauptblasen. Wenn wir Taf. 24 Fig. 4, 5 und auch Fig. 1 näher betrachten, so sehen wir, daß es auch für die Radialkanäle Zustände gibt, wo sie gar nicht oder nur blaß gefärbt werden können. Im allgemeinen steht es fest, daß die Ampulle ähnlich der Hauptblase eine große Silberaffinität besitzt, wogegen die Schaltstücke, wie wir an Taf. 24 Fig. 3 und 8 und Taf. 25 Fig. 26 und 27 deutlich sehen, schwach oder gar nicht gefärbt werden. Die exkretorischen Stücke der Radialkanäle nehmen dagegen bezüglich ihrer Färbbarkeit eine Mittelstellung ein. An Taf. 24 Fig. 2, 3, 7, 8, 12 und Taf. 25 Fig. 19, 26 und 27 sehen wir zugleich, daß die Färbbarkeit der Kanalwand auch im exkretorischen Stück abnimmt. Das spitze Endstückchen ist überhaupt schwer färbbar. Wir können also nicht nur für die Ampulle, sondern im allgemeinen sagen, daß so weit der Radialkanal nicht nur zur Exkretion, sondern auch zur Anhäufung der Sekrete dient, also so lange er die Rolle der Blase spielt, auch stärker (s. Taf. 24 Fig. 8 und 12) färbbar ist. Die Färbbarkeit ist auch hier veränderlich und die Veränderungen hängen auch hier mit der Weite der Kanäle zusammen. Einen klaren Zustand führt uns Taf. 25 Fig. 23 vor. Wir sehen nun in einem und selben Tier oben eine Blase im Zustand der Diastole ohne gefärbte Radialkanäle, unten dagegen einen farblosen Systolezustand der Hauptblase mit einem Kranz der braunen diastolischen Ampullen umgezogen. Derartige Bilder treten gewöhnlich und traten auch in den aufgearbeiteten Präparaten verhältnismäßig selten auf, vielmehr solche wie in Taf. 24 Fig. 13 und Taf. 25 Fig. 25, wo also im Systolezustand der Hauptblase die Radialkanäle schwach gefärbt worden sind. Wenn wir aber Farbsalze nehmen, die im allgemeinen eine blasse Färbung des ganzen Apparates herausbringen, wie es ammoniakalisches Silber-salzyilat ist, so bekommen wir bald massenhaft diese Bilder. Wir erfahren also auch bezüglich der Ampullen, daß sie während der Anfüllung, also im Verlaufe der Diastole stark, im Zustande der Systole dagegen schwach oder gar nicht färbbar sind.

Es fragt sich nun, ob wir diese Färbungsunterschiede im Verein mit den Anfüllungsunterschiede auch hier durch Zustandsänderung der Blasenwand erklären können. Ähnliche Beobachtungen, wie TAYLOR und J. v. GELEI bezüglich der Plastizität der diastolischen Blase gemacht haben, können wir an den Ampullen nicht machen. Die Erfahrung J. v. GELEIS, nach der die Blase in ihrem weichen Zustand gegenüber dem Schaltstück abschmelzen kann, ist auch für die Ampullen bezeichnend. Besonders an Taf. 25 Fig. 31, aber auch an Taf. 24 Fig. 8 sehen wir gut, daß die Ampullen im Höhepunkt der Diastole ganz rundlich gegenüber den Schaltstücken abgeschmolzen sind. An einzelnen Ampullen ist gerade eine Verdickung der Einschmelzungsstelle feststellbar. Nun deutet sowohl das Nachgeben der Wand bei der Anfüllung als die Neigung der Ampullen zum Abrunden (s. Taf. 25 Fig. 26 die obere Ampulle) als auch das Einschmelzen von Öffnungen klar darauf hin, daß hier in diesem Zustand die Wand aufgeweicht und gewissermaßen verflüssigt wird. Demzufolge hängt die stärkere Färbbarkeit der Ampullenwand mit den gleichen Umständen zusammen, die wir für die Hauptblase ausgeführt haben.

Bezüglich der Schaltstücke will ich nur soviel erwähnen, daß dieselben auf ganz kurze Zeit, nämlich während die Ampullen ihren Inhalt in die Blasen einspritzen und dabei die Schaltstücke aufblähen, ebenfalls stark gefärbt werden können. So sehen wir z. B. in Taf. 24 Fig. 12, daß vor der rechten Ampulle das stark aufgeblasene Schaltstück ganz schwarz gefärbt wird. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht Taf. 25 Fig. 24, wo unter den oberen Ampullen die Schaltstücke als weite Trichter stark aufgeblasen und ebenfalls sehr stark angefärbt sind. Man möchte gerne das Gegenteil meinen, nämlich, daß die erweiterte und dünn gewordene Membranwand besonders schwach färbbar wäre. Nun wenn wir oben meinten, daß die Färbbarkeit der Hauptblase unter Wirkung der eingespritzten Sekrete eintritt, so ist auch hier aus genau diesem Grunde die Färbbarkeit des Schaltstückes verständlich.

Die Kontraktion der Blase bzw. der Ampullen.

Mit dieser Frage hat sich wiederholt J. v. GELEI (1935 und 1937) und zuletzt eingehend KITCHING (1938) beschäftigt. J. v. GELEI nimmt vor allem die eigene Kontraktion der Blasenwand an, rechnet aber bei der Blasenentleerung auch mit der Rolle der Körperturgescenz. MAST (1926) weiterhin HOWLAND et POLLACK (1927) behaupten,

daß die Blase während der Entleerung in einer gelatinösen Protoplasmaumgebung eingebettet ist. Nun hat J. v. GELEI seither nachgewiesen, daß die Blase der Protisten mit einem eigenartigen Exkretionsplasma umgeben ist, eigentlich sollten sich die Beobachtungen der Autoren auf diesen Umstand beziehen. Da aber dies noch aussteht, können wir die Angaben von MAST, weiterhin von HOWLAND et POLLACK nicht näher berücksichtigen. Obwohl uns unbekannt ist, welche Art von Plasma von den genannten Autoren gemeint ist, können wir folgende Meinung zum Ausdruck bringen: Wir sehen unter dem Mikroskop die ständige rhythmische Aufeinanderfolge der Systole und Diastole, damit geht aber keine rhythmische Veränderung im mikroskopischen Präparat der Silberreaktion in dem umgebenden Plasma parallel; uns geben also unsere Silberpräparate kein Recht zur Annahme der Mitwirkung des Plasmas bei der Entleerung. Wenn wir dagegen feststellen, daß parallel mit dem Diastole-Systolerhythmus eine rhythmische Veränderung der Silberfarbe in der Blasenwand einhergeht, so ist es berechtigt, darauf zu schließen, daß die Ursache der Kontraktion in der Blasenwand selbst zu suchen ist.

Die Aufgabe der Bänder an der Blasenwand. Es fragt sich nun, warum das argyrophile Plasma an der distalen Wand der Blase in Bänder organisiert ist. Wenn wir nun die beiden Fig. 29 und 30 auf Taf. 25 näher betrachten, so sehen wir, daß während der Kontraktion von den Bändern Spiralfalten entstehen, diese hat J. v. GELEI schon 1928 (Textabb. 3) gesehen. Diese Falten sind so gerichtet, daß die rechte Seite des Bandes einwärts, die linke nach außen steht. Wir sehen hieraus, daß diese Bänder ein geordnetes Zusammenfallen der Blase ermöglichen und dabei zugleich, daß sie das leichte Auffüllen bewirken. Auf Taf. 25 Fig. 26 und 27 sehen wir deutlich, daß auch die Radialkanäle gewissermaßen in Spiralstellung aufgereiht sind und daß sie demgemäß ihren Inhalt in die Spalten, die unter den Rippen entstehen, einspritzen. J. v. GELEI nimmt 1933 an, daß die Spiralarippen zur Befestigung der Radialkanäle dienen. Sei es, daß sie zur Befestigung dienen: sei es, daß sie das geordnete Zusammenfallen bzw. das leichte Anfüllen ermöglichen, das alles ist für die Bänder nur eine sekundäre Aufgabe, da sie primär immer der Sekretion dienen. Ich habe ja erwähnt, daß die proximale, d. h. dem strömenden Entoplasma zugekehrte Wand der Blase aus einer ähnlichen homogenen (fein porösen) Schicht besteht, wie die Bänder. Auch die Radialkanäle wachsen aus dieser Schicht hervor (s. Taf. 24 Fig. 12) und sie

beweisen eben hierdurch, daß diese Schicht zur Exkretion dient. An doppelt angefüllten Blasen ist diese Schicht nicht mehr kontinuierlich, sondern in Stücke zerrissen, was darauf hinweist, daß diese Plasmaart gewissermaßen starr ist (siehe das gleiche auch für die Radialkanäle!).

Die Rolle der Längsfibrillen. An den meisten Abbildungen können wir feststellen, daß die Radialkanäle wellig verlaufen. Das gilt besonders für die längsgerichteten Kanäle. Im Leben suchen wir aber umsonst diesen starkwelligen Verlauf, höchstens ist nur die schraubige Abbiegung der hinteren Kanäle (s. Taf. 24 Fig. 10, 14, 16, 17; Taf. 25 Fig. 18—20, 22, 26 und 27) feststellbar. Der Wellenverlauf der Längskanäle entsteht nun während der mikrotechnischen Behandlung infolge Schrumpfung des ganzen Tieres. Auf Grund von Messungen habe ich festgestellt, daß diese Schrumpfung des Tieres in Längsrichtung relativ größer ist als in Querrichtung. Wenn nun die Längskanäle dieser Schrumpfung nicht nachgeben, sondern statt dessen sich den kleineren räumlichen Verhältnissen durch Wellenwerfen anpassen, so heißt es, daß sie gewissermaßen starr sind und diese Starrheit den Längsfibrillen verdanken. Die Längsfibrillen der Kanäle sind also dazu berufen, daß sie denselben im Interesse der Funktion eine gewisse Steifheit verleihen.

Reduktionsplasma und Oxydationsplasma. Wir wissen, daß die Radialkanäle nach außen von den Ampullen von einem spongiosen Plasma umzogen sind, die von Silber immer schwächer gefärbt sind, als die Kanalwand. Man kann nun die Frage aufwerfen, warum auch das andere Körperplasma nicht gefärbt wird, weil auch dieses sonst kolloidal aufgebaut ist und weil Silber überall im ganzen Körper vorhanden ist. Hierzu kann ich nur soviel bemerken, daß die Färbung mit Silber im allgemeinen begünstigt wird, wenn Reduktionsmittel angehäuft vorhanden sind. Wir können daraus den Schluß ziehen, daß die Färbung des Hüllplasmas damit im Zusammenhang steht, daß dieses Plasma selbst nicht nur die Adsorption, sondern auch die Reduktion der Silberionen besonders begünstigt. Daher möchte ich diesen Teil der Hülle zugleich als Reduktionsplasma bezeichnen. Nun färbt sich der überwiegende Teil des Exkretionsplasmas mit Silber nicht. Dieser Teil kann eventuell ein Oxydationsplasma sein, das die nötige dynamische Energie zur Exkretion liefert, und dabei die Hydrogenionen der sauer gespaltenen Ampholithe bindet.

Zusammenfassung.

Der Exkretionsapparat kann mit Sublimat-Trichloressigsäure-Pyrogallol-Carbonsäure(4) — und organischen Komplexsilberverbindungen genau so gut gefärbt werden wie mit der Ascorbinsäure-Silbermethode von J. v. GELEI. Die einzelnen Abschnitte des Organs werden auch mit diesen Methoden klar unterschieden.

In den Radialkanälen konnten von den Ampullen an Längsfibrillen nachgewiesen werden, die als Tonofibrillen den Kanälen eine Steifheit verleihen.

Die Sol-Gelzustandsveränderung in der Blasen- und Ampullenwand konnte auch auf Grund der Färbbarkeit mit Silber bestätigt bzw. erklärt werden.

Literaturverzeichnis.

- GELEI, GÁBOR V. (1937): Ein neues Fibrillensystem im Ectoplasma von Paramecium usw. Arch. Protistenkde 89.
- (1939): Neue Silbermethoden im Dienste der Protistenforschung. Z. Mikrosk.
- GELEI, J. V. (1925): Uj Paramecium Szeged környékéről. (Paramecium nephridiatum. Állat. Közl.) Zool. Mitt. 22.
- (1925 a): Der Nephridialapparat bei den Protozoen. Biol. Zbl. 45.
- (1928): Nochmals über den Nephridialapparat bei den Protozoen. Arch. Protistenkde 64.
- (1932): Eine neue Goldmethode zur Ciliatenforschung usw. Ibid. 77.
- (1933): Neue Silberbilder vom Nephridialapparat des Parameciums. Arb. ung. biol. Forschinst. 6.
- (1934): Die amöboide Bewegung infolge Membranenkontraktion. Biol. Zbl. 54.
- (1935): Das Exkretionsorgan der Protozoen. Matem. és Term. tud. Közlemények. Mathem. Naturwiss. Mitt. 37.
- (1936): Ascorbinsäure (C-Vitamin) zur Darstellung des Nephridialapparates bei Ciliaten. Z. Mikrosk. 53.
- (1937 a): Die zusammengesetzte Pulsationsblase bei Paramecium. Mikrokosmos 30.
- (1937 b): Zustandsänderungen im Protoplasma der Amöben usw. Arch. Protistenkde 88.
- (1938): Das Exkretionsplasma von Didinium usw. Arb. ung. biol. Forschinst.
- (1939): Über die biologische Bedeutung der Pulsationsblase usw. Math. Naturwiss. Bericht. Budapest.
- GELEI, J. V. u. HORVÁTH (1931): Eine nasse Silber- bzw. Goldmethode usw. Z. Mikrosk. 48.
- HOWLAND and POLLACK (1927): J. of exper. Zool. 48.

KING (1933): Trans. amer. micr. Soc. **52**, 103.

KITSCHING (1938): Contractile vacuoles Biological Reviews **13**.

MAST (1926): H. Morph. **41**.

NASSONOV (1924): Der Exkretionsapparat (Contractile Vacuole) der Protozoen usw. Arch mikr. Anat. **103**.

— (1925): Zur Frage über den Bau usw. Z. Zellforschg **2**.

TAYLOR, C. V. (1920): Demonstration of the neuromotor apparatus in Euplotes Univ. Calif. Publ. in Zoology.

Tafelerklärung.

Tafel 24—25.

Die Figuren beider Tafeln führen uns Tiere eines Klons vor, ein einheitliches Material, das aus einer Zucht in einem Glasrohr bei 22° C gleichzeitig behandelt worden ist. Fixierung in Sublimat-Trichloressigsäure 1 Min. Zweimaliges Auswaschen in dest. Wasser. Konz. wäss. Pyrogallol-Carbonsäure(4) bei 50° C 5 Min. Kurzes Auswaschen in dest. Wasser. Dann ammoniakalisches Silberazetat 1 Min. Mehrmaliges Auswaschen in dest. Wasser. Einschluß in Glycerinalkohol. Fig. 9 u. 24 stammt dagegen vom anderen Material mit anderen Methoden, indem das Material für Fig. 9 mit Sublimat-Kaliumbichromat-Kalialaun fixiert und mit BIELSCHOWSKYS ammoniakalischem Silbernitrat gefärbt worden ist; bei Fig. 24 war die Beize und das Silberbad das gleiche, sonst auch das Fixiergemisch mit dem Unterschiede, daß sowohl zur Fixierlösung als zum Auswaschwasser etwas Formol beigemischt worden ist. Mit Ausnahme der Fig. 9 u. 17a sind sämtliche Bilder so gerichtet, daß das Kopfende des Tieres oben liegt.

Tafel 24.

Fig. 1 u. 2. Das Verhältnis zwischen Radialkanälen und Pulsationsblase. 750 ×.

Fig. 3. Radialkanäle an dem Höhepunkt der Diastole. Blase in der Systole kaum sichtbar. Einspritzkanäle schwach gefärbt. 750 ×.

Fig. 4—6. Die Spiralbänder an der äußeren Wand der Blase, im Zentrum mit Spur der Canalis excretorius. 750 ×.

Fig. 7a—c. Verschiedene Radialkanäle mit dem Hüllplasma: Spongiom.

Fig. 8 u. 9. Radialkanäle um die hintere Blase in der Diastole. Einspritzkanal wenig, Blase gar nicht gefärbt. An manchen Ampullen Längsfibrillen. Um die Kanäle Spongiom. 750 ×.

Fig. 9. Die Kanalwand mit den Längsfibrillen. Kein Spongiom. 600 ×.

Fig. 10, 11, 13—17a. Verschiedene Zustände der Systole-Diastole bezüglich der Pulsationsblase und der Radialkanäle. Verschiedene Zahl und Ausdehnung der Radialkanäle. 250 ×.

Fig. 12. Übergang von der Systole in die Diastole am hinteren Exkretionsorgan. Die zwei unteren Ampullen haben ihren Inhalt teils schon entleert. Längsfibrillen an den Ampullen. Die blasser Färbung der Endstücke der Radialkanäle, oben links ein blasses Endstück des vorderen Organs. Rechts Neubildung eines Kanals. 750 ×.

Fig. 17b. Die Endstücke (mit blassen Enden) der Radialkanäle. 750 ×.

Tafel 25.

Fig. 18. Hinteres Exkretionsorgan. Variabilität in der Erklärung der Radialkanäle. Stärkere Anfärbung der Blase an der Seite, wo das Einspritzen angegangen ist. Hinter der hinteren Ampulle Neubildung einer kleinen Pulsationsblase. 750 ×.

Fig. 19 u. 20. Um die vordere Blase das Ende der Systole der Radialkanäle. 250 ×.

Fig. 21. Früher Eintritt der Diastole zweier Radialkanäle. 750 ×.

Fig. 22. Ordnungslose Stellung der Radialkanäle.

Fig. 23. Wechsel der Diastole zwischen Blase und Radialkanälen?

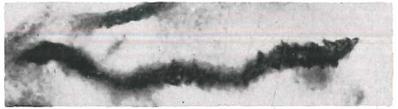
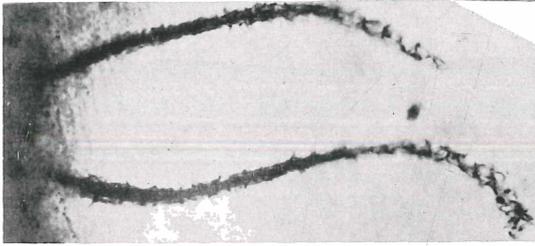
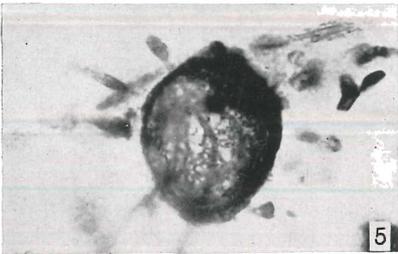
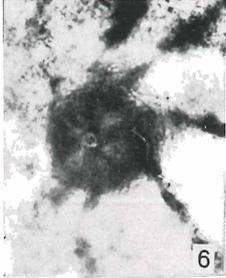
Fig. 24. Auffüllung der Blase seitens der prallen Radialkanäle. Man beachte die stark aufgeblasenen, konisch erweiterten Schaltstücke. 1000 ×.

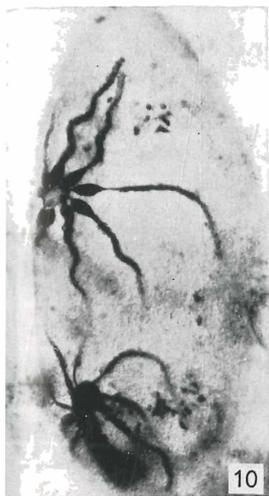
Fig. 25. Blasse Färbung der sekretorischen Endstücke der Radialkanäle um das hintere Organ. 250 ×.

Fig. 26—28. Systole der Blase (hinteres Organ) mit schwach gefärbter Wand. In Fig. 28 hinten eine deutliche Abgrenzung zwischen Ampulle und Endstück. 750 ×.

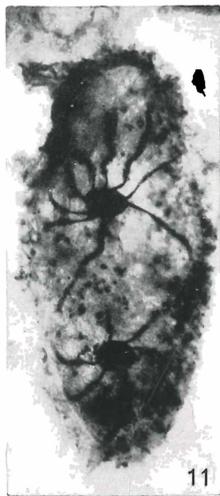
Fig. 29 u. 30. Spiralstellung der Falten an der entleerten Blase. 750 ×.

Fig. 31. Starke Ampullenfärbung, schwache Färbung der Endstücke. Die Ampullen sind gegenüber den Einspritzkanälen stark abgerundet.

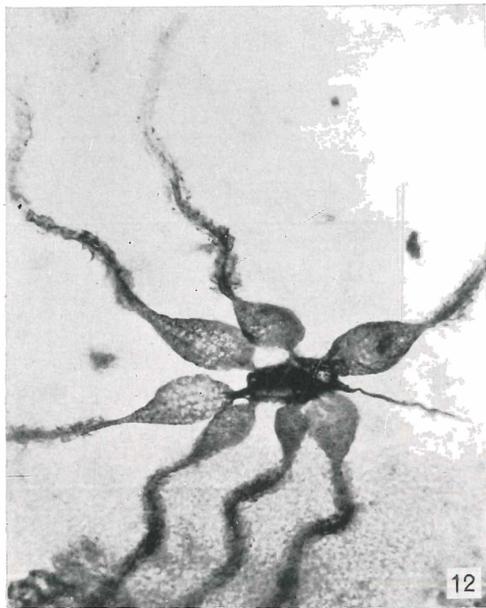




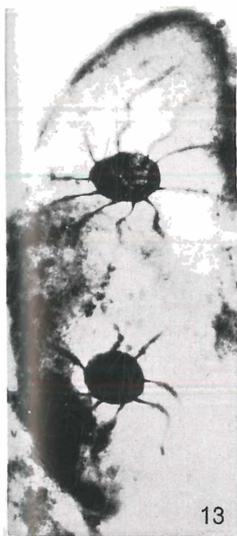
10



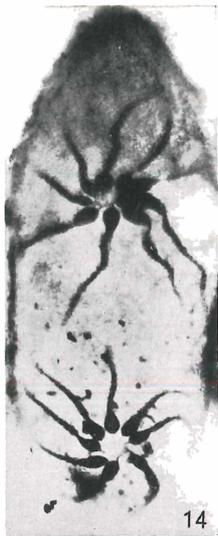
11



12



13



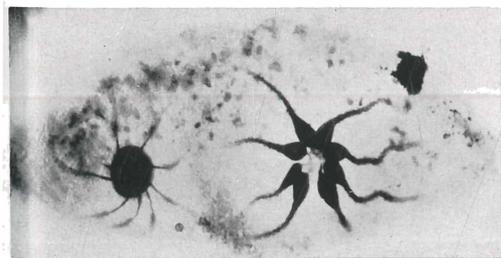
14



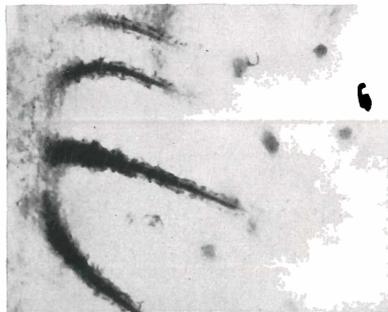
15



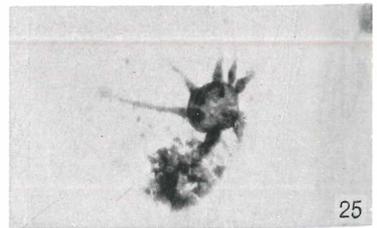
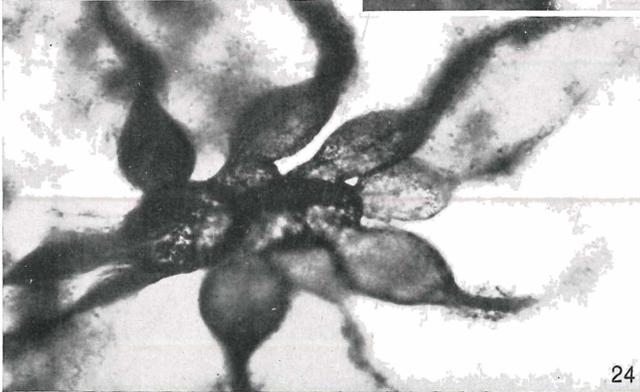
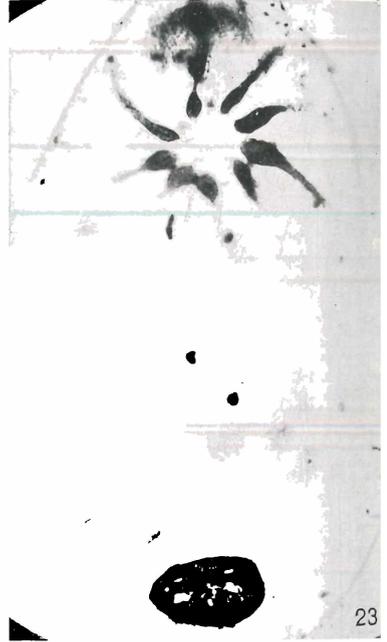
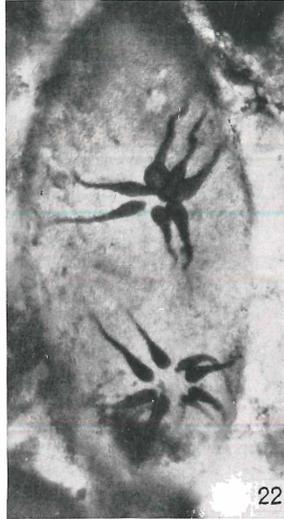
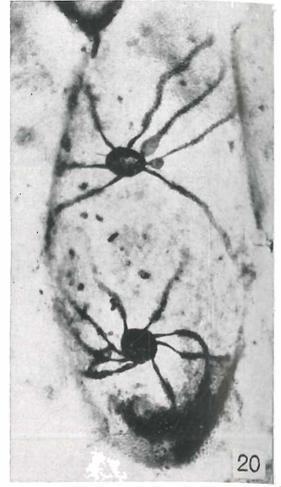
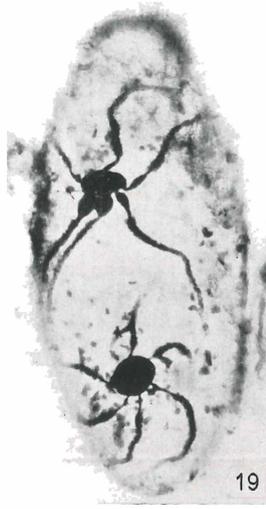
16

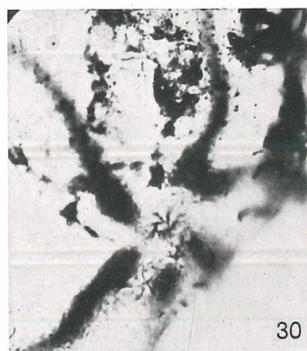
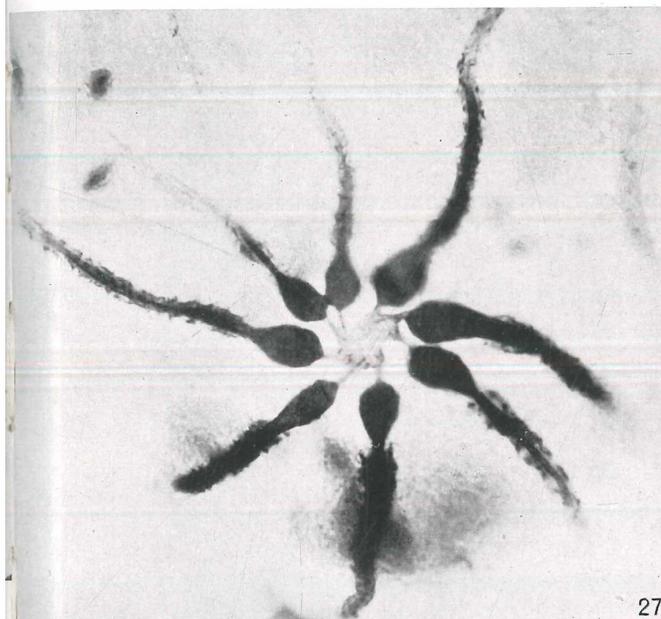
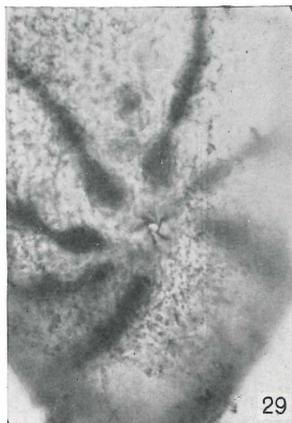


17a



17b





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1939

Band/Volume: [92 1939](#)

Autor(en)/Author(s): Gelei G. von

Artikel/Article: [Neuere Beiträge zum Bau und zu der Funktion des Exkretionssystems vom Paramecium . 384-400](#)