



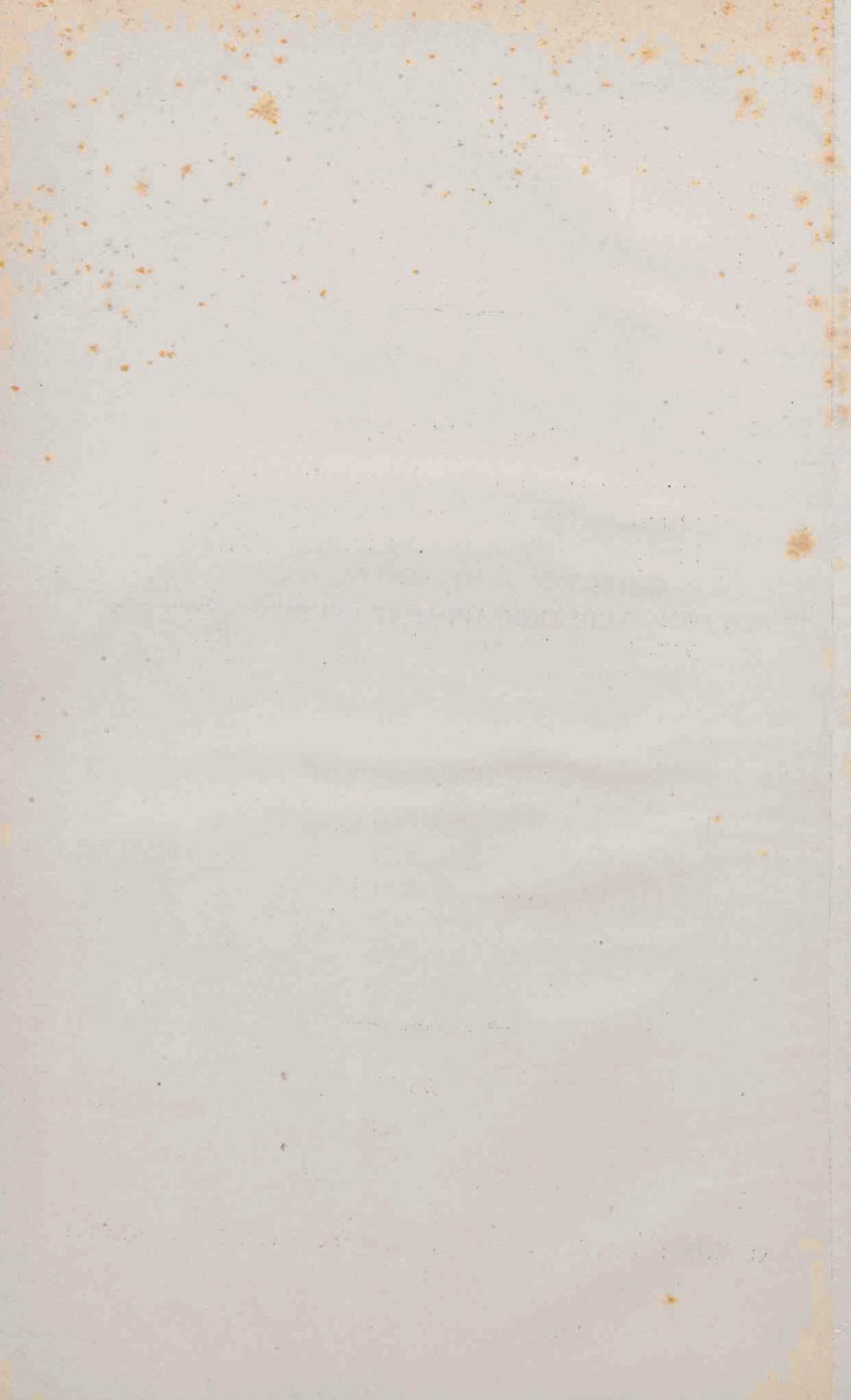
Über den Exkretionsapparat bei den Protisten

<https://hdl.handle.net/1874/297168>

UEBER DEN
EXKRETIOSAPPARAT
BEI DEN PROTISTEN

es.
eicht

UEBER DEN EXKRETIOSAPPARAT BEI DEN PROTISTEN



UEBER DEN EXKRETIONSAPPARAT BEI DEN PROTISTEN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE AAN
DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT OP GE-
ZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS Dr. A. A.
PULLE, HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER
WIS- EN NATUURKUNDE, VOLGENS BESLUIT
VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TE-
GEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT
DER WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN

O P M A A N D A G 10 M A A R T 1930
DES NAMIDDAGS TEN VIER URE DOOR

ANNA BERNARDINA MARIA HAYE
GEBOREN TE OENGARANG

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

AAN MIJN OUDERS

Al lag de kring mijner werkzaamheden reeds sedert eenige jaren grootendeels buiten de sfeer der Utrechtsche Laboratoria, toch kan ik eerst nu mijn studietijd aldaar als volkomen geëindigd beschouwen. En gaarne maak ik dan ook van de gelegenheid gebruik om een woord van dank te richten aan allen, die aan mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Hooggeleerde RUTTEN, met groote belangstelling heb ik steeds Uw colleges in de Geologie en Palaeontologie gevolgd, en de excursie, die ik onder Uw leiding mocht meemaken, zal me steeds in aangename herinnering blijven.

Hooggeleerde WENT, al bracht mijn studierichting mee, dat ik alleen de eerste jaren onder Uw leiding kon werken, toch zijn Uw klare, kritische geest en Uw hulpvaardigheid mij steeds tot steun geweest.

Hooggeleerde PULLE, Gij wijdde mij in, in de geheimen der Floristiek, en de vele excursies, die ik met U meemaakte, verschaften mij waardevolle kennis, die mij in mijn latere schoolpraktijk van groot nut was.

Hooggeleerde WESTERDIJK, met groote dankbaarheid denk ik terug aan den tijd, dat ik onder Uw leiding werkzaam was aan de Willie Commelin Scholte-Stichting te Baarn en Gij mijn aandacht richtte op de belangrijke problemen der Phytopathologie.

Hooggeleerde JORDAN, Uw synthetische denkwijze en filosofie hebben mij steeds de grootste belangstelling ingeboezemd. Ook Uw opmerkingen omtrent de paedagogische waarde van physiologische proeven bij het onderwijs zijn mij van groot nut geweest.

Hooggeleerde NIERSTRASZ, Hooggeachte Promotor, grooten dank ben ik U verschuldigd, dat Gij U, niettegenstaande het onderwerp, dat ik koos, niet op Uw terrein lag, toch direct bereid verklaarde als mijn Promotor op te treden. Met groote belangstelling heb ik steeds Uw origineele, kritische colleges gevolgd.

Zeergeleerde ENTZ, het is moeilijk in woorden uit te drukken hoeveel ik U te danken heb. Onder Uw leiding werd dit onderzoek begonnen, en ook na Uw betreurd vertrek naar Hongarije

bleeft Gij mij steeds met raad en daad bijstaan. Uw hulpvaardigheid en uitgebreide kennis zijn mij steeds van onschatbare waarde geweest.

Zeergeleerde DE LANGE, met genoegen zal ik het jaar herdenken, dat ik Uw assistente was op het Hubrecht-Laboratorium voor Embryologisch Onderzoek.

Ook U, Hooggeachte BRETSCHNEIDER, waarde vriend, heb ik veel te danken. Met de grootste bereidwilligheid hebt ge steeds Uw kennis en talenten ter mijner beschikking gesteld. De tekeningen en de vertaling van dit proefschrift in het Duitsch heb ik aan U te danken.

Ook U mevrouw RUTTEN, WENT en JORDAN zeg ik dank voor alle hartelijkheid, waarmee Ge me steeds zijt tegemoet getreden.

Ten slotte rest mij nog een woord van dank aan U, waarde JAN KREUGEL voor de groote hulpvaardigheid, welke Gij mij steeds betoond hebt.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Aus dem Zoologischen Institut der Ryks-Universität, Utrecht, Holland.
Vorstand: Prof. Dr. H. F. NIERSTRASZ.

Über den Exkretionsapparat¹⁾ bei den Protisten, nebst Bemerkungen über einige andere feinere Strukturverhältnisse der untersuchten Arten.

Von

Ans Haye.

(Hierzu 56 Textfiguren.)

	Seite
I. Einleitung	3
II. Literaturübersicht	5
1. Allgemeine Besprechungen	5
Form	5
Wand	6
Umgebendes Plasma	8
2. GOLGI-Apparat	9
Vergleich mit anderen Organellen der Protisten	9
3. Zusammenfassung	11

¹⁾ Bei der Wahl dieses Ausdruckes habe ich mich an die Definition NASSANOW's (1925) gehalten, welcher auf S. 447 schreibt: „In meiner weiteren Ausführung werde ich dieses Organ Exkretionsapparat nennen, ohne übrigens diesen Ausdruck im engeren Sinne zu gebrauchen, ohne diesem Organ die Ausscheidung der Stoffwechselprodukte allein zuzuschreiben und ihm unbedingt Funktionen beizumessen, welche den Funktionen der Exkretionsorgane der Metazoa entsprechen. Wir wissen es nicht genau, was eigentlich dieses Organ ausscheidet, doch unterliegt es keinem Zweifel, daß wir es hier mit der Exkretion verschiedener im Wasser gelösten Stoffe zu tun haben, und von diesem Standpunkte aus können wir dieses Organ „Exkretionsapparat“ nennen“.

	Seite
III. Eigene Untersuchungen	13
1. Technik	13
2. Beschreibung der Befunde	14
Untersuchte Arten:	
Plasmodromia: Rhizopoda: <i>Amoeba respertilio</i> PENARD	14
Kern	17
Flagellata: <i>Phacus pleuronectes</i> DUJ.	18
Geißel	18
Geißelspalte	19
Photoceptor	21
Stigma	22
Reservekörper	24
<i>Euglena pisciformis</i> KLEBS	26
Chromatophoren	26
Geißelwurzel	27
Reservoir	28
<i>Trachelomonas hispida</i> PERTY	29
Dinoflagellata: <i>Peridinium Steinii</i> JÖRG.	30
<i>Peridinium divergens</i> EHRBG.	33
<i>Phalocroma</i> spec.	34
<i>Gonyodoma</i> spec.	35
<i>Ceratium hirundinella</i>	37
Ciliophora: <i>Opalina dimidiata</i> STEIN	37
Ektoplasmaalveolen	39
<i>Paramaecium caudatum</i> EHRBG.	41
Pellikulastruktur	45
<i>Lionotus fasciola</i> EHRBG.	45
<i>Isotricha prostoma</i> STEIN	47
<i>Spirostomum ambiguum</i> EHRBG.	48
Pellikularstruktur	49
Myoneme	50
Neuroneme	52
<i>Stentor polymorphus</i> EHRBG.	55
<i>Blepharisma undulans</i> STEIN	56
Pellikulastruktur	56
Peristomapparat	57
<i>Balantidium entozoon</i> CLAP. et LACHM.	58
<i>Nyctotherus cordiformis</i> EHRBG.	59
<i>Polyplastron multivesiculatum</i> DOG. et FED.	61
<i>Ostracodinium gracile gracile</i> DOG.	63
<i>Epistylis plicatilis</i> EHRBG.	65
<i>Ophridium versatile</i> EHRBG.	66
IV. Theoretisches. Zusammenfassung der Ergebnisse	68
Allgemeine Form	68
Wand der kontraktilen Vakuole	71
Reservoirwand von <i>Euglena</i>	75
Exkretionskörper	75

	Seite
Exkretionsplasma	76
Funktion der Vakuole bezüglich ihrer Füllung	76
Homologie mit dem GOLGI-Apparat	78
Terminologie	78
V. Resultate	79
VI. Literaturverzeichnis	82

I. Einleitung.

Als ich 1926 die Ciliogenese bei *Paramaecium caudatum* untersuchte, fand ich in meinen Präparaten außerordentlich klare Bilder des Exkretionsapparates, so daß meine Aufmerksamkeit auf die diesbezüglichen Arbeiten von NASSANOW (1924, 1925) und GELEI (1925) gelenkt wurde. Diese Untersucher fanden an *Paramaecium caudatum* (NASSANOW) und *P. nephridiatum* (GELEI) um den zuführenden Kanälen eine Plasmalage von besonderer Struktur, welche von NASSANOW wegen seiner Färbbarkeit mit Osmium als „osmiophile Hülle“, von GELEI wegen seiner vermeintlichen physiologischen Funktion als „Nephridialplasma“ genannt wurde. Beide Autoren hatten für ihre Untersuchungen sehr umständliche Fixations- und Färbemethoden gebraucht. NASSANOW bediente sich der KOLATSCHEW'schen Osmierungsmethode, welche erst eine Fixierung mit einem Gemenge von Osmiumsäure Kalumbichromat und Chromsäure vorschreibt, hernach schließt sich ein Imprägnieren mit Osmiumsäure bei 35° C, innerhalb 3 bis 4 Tage an.

GELEI fixierte mit Osmium, beizte mit Alaun-Kalumbichromat und Ammoniummolybdän und färbte mit den Doppelfärbungen Säurefuchsin-Toluidin oder Säurefuchsin-Lichtgrün. Meine, speziell auf Cilieneinbau angefertigten Präparate waren mit Osmiumformol nach GELEI (1925) fixiert und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin gefärbt. Da trotz dieser einfachen Technik beinahe alle von den genannten Untersuchern entdeckten Besonderheiten an meinen Präparaten zu sehen waren, kam ich auf den Gedanken, diese Methode auf andere Ciliaten anzuwenden, welche mit zuführenden Kanälen versehene Exkretionsapparate besitzen. Ich wollte untersuchen wie unter anderem bei *Frontonia leucas*, bei *Stentor*- und *Spirostomum*-

Arten die feinere Differenzierung von Wand und Plasma der Kanäle aussieht.

Trotz zweijährigen Bemühens *Frontonia* zu erreichen, gelang mir dies nicht, dahingegen stieß ich auf eine Reihe von beachtenswerten Protisten, so daß sich im Laufe der Untersuchung Material und Ergebnisse häuften und der ursprüngliche Plan der Untersuchung ausgedehnter wurde. Neben Vertretern verschiedener Ciliatenordnungen untersuchte ich auch einige Arten aus der Gruppe der Eugleniden und Peridinien, sowie *Amoeba vespertilio* in der Absicht, aus den einzelnen Resultaten über Strukturbesonderheiten des Exkretionsapparates verschiedener Protisten durch Vergleich zu allgemeinen Schlüssen zu kommen.

Bei dieser morphologischen Untersuchung ging es also um die folgenden Fragen:

1. Wie sieht der allgemeine Bau dieses Apparates aus?
2. Welchen Feinbau besitzen Membranen (wenn solche vorhanden sind) und das den Exkretionsapparat umgebende Plasma?

Im zweiten, theoretischen Teil will ich trachten, an der Hand der hierüber erschienenen Literatur einige Betrachtungen über die Funktion der verschiedenen zum Exkretionsapparat gehörenden Elemente zu geben.

Meine Untersuchung beschränkte sich auf die morphologische Analyse des Exkretionsapparates, da es mir an Zeit fehlte, auch die Physiologie dieses Apparates zu untersuchen. Überdies bildet die Frage, ob dieses Organ nur für einen Wassertransport aus den Körper dient oder ob es ein echtes Exkretionsorgan für die Abfuhr von Kohlensäure und Harnsäure ist, oder ob es auch der Sekretion dient, die Aufgabe einer eigenen Arbeit.

Daneben ergaben sich im Laufe der Untersuchung verschiedene Strukturbesonderheiten, welche eine kurze Beschreibung und einen Vergleich an der Hand der diesbezüglichen Literatur nötig machten.

In der Liste der behandelten Arten sind ebenfalls alle jene Organellen eingetragen, welche neben dem Exkretionsapparat näher untersucht wurden.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, den Herrn Prof. H. Fr. NIERSTRASZ, Dr. G. ENTZ und H. L. BRETSCHNEIDER sowohl für das Interesse, mit welcher sie meine Arbeit in ihrer Entstehung verfolgten, als auch für ihre vielfache Hilfe an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

II. Literaturübersicht.

Die Literatur über den kontraktilen Vakuolenapparat der Protozoen lässt sich prinzipiell in drei Kategorien einteilen.

Zur ersten gehören jene Arbeiten, welche die Form des Apparates, das Vorhandensein oder Fehlen einer Wand, die Konsistenz dieser Wand und des umgebenden Plasmas beschrieben.

Zur zweiten Kategorie zählen Abhandlungen, welche einen Vergleich zwischen dem kontraktilen Vakuolenapparat der Protisten und dem GOLGI-Apparat der Metazoenzellen zu ziehen versuchen.

Einer letzten Gruppe gehören schließlich die physiologischen Untersuchungen an, welche sich nur mit der Funktion des kontraktilen Vakuolenapparates befassen (untersuchen ob es ein Organ für osmotische Druckregulation, Respiration oder Exkretion ist, und welche Stoffe in der Vakuole vorhanden sind). Da ich selbst keine physiologischen Untersuchungen hierüber ausführte, will ich von einer Literaturbesprechung dieser letzten Gruppe absehen, um so mehr als man beinahe in allen neueren Abhandlungen darüber eine gute, historische Übersicht findet.

So gibt WEATHERBY (im Biol. Bull. 1927 p. 208) eine Zusammenfassung verschiedener Meinungen, welche über die Funktion dieses Organes bestehen, R. HOWLAND (im Journ. of Exp. Zool. 1924 p. 231) eine Zusammenfassung der Untersuchungen, welche sich mit der Art der ausgeschiedenen Stoffe befaßten. Ich werde mich hier auf die Besprechung der ersten zwei Gruppen beschränken.

1. Allgemeine Besprechungen.

Form.

STEIN 1859 unterscheidet bei den Ciliaten nach dem allgemeinen Bau des „Wassergefäßsystems“ vier Gruppen:

1. Keine zuführenden Kanäle: *Chilodon*, *Vorticelliden*.
2. Longitudinal zuführendes System: *Stentor*, *Spirostomum*, *Stylonychia mytilus*.
3. Sternförmig zuführendes System: *Paramaecium*, *Frontonia*.
4. Rosettenförmig zuführendes System: *Prorodon niveus*, *Acidophorus ornatus*.

Die späteren Untersucher haben kein allgemeines System mehr aufgestellt, sondern sich auf die Einzelbeschreibung der verschiedenen Apparate beschränkt. Da ich diese Spezialliteratur in meinem

morphologischen Kapitel einbezogen habe, ist es überflüssig, sie hier anzuführen.

W a n d .

SCHWALBE 1866 gab (auf p. 353) eine gute Literaturübersicht von Publikationen vor 1866, da jedoch diese Arbeiten alle längst veraltet sind, können wir uns mit einem Hinweis darauf begnügen.

Er war, wie die meisten älteren Untersucher, der Meinung, daß die kontraktile Vakuole aus Flüssigkeitsbläschen entsteht, welche sich im Plasma aushöhlen.

Auch WRZESNIEWSKY (1869), MAUPAS (1883) und ZUELZER (1910) verneinten die Anwesenheit einer persistierenden Wand und waren der Meinung, daß sie jedesmal *de novo* durch Gelatinisierung des umgebenden Plasmas gebildet würde, weil sie nach der Systole den Exkretionsporus verschließen helfen soll. In der neueren Zeit vertreten KHAINSKY, 1911, TAYLOR, 1923, HOWLAND und POLLACK, 1924 und 1927, ADOLPH, 1926, DAY, 1927, FORTNER, 1926 und DIMITROWA, 1928 dieselbe Meinung. Weil die meisten Untersuchungen am lebenden Objekt gemacht wurden, stützte KHAINSKY seine Meinung auf Präparate nach Bromfixation und Silberfärbung und FORTNER auf Präparate nach Brom oder $HgCl_2$ -Fixierung und nachfolgender Methylenblau-Ammoniakfärbung.

FORTNER gab auch noch an, daß bei *Paramaecium* die Vakuolenwand durch Verflüssigung sog. „membranogener“ Granula entstünde, welche an der Mündung der zuführenden Kanäle liegen.

HANCE, 1917 und DIMITROWA, 1928 geben an, daß bei Neubildung überzähliger Vakuolen bei *Paramaecium* diese *de nova* aus dem Plasma gebildet werden, also jeder Plasmabezirk ein membranogenes Vermögen hat. Eine andere Ansicht, nämlich, daß wohl eine persistierende Membran vorhanden sei, wird vertreten durch folgende Untersucher:

ROSSBACH (1872) fand bei *Stylonychia pustulata* auch nach der Systole einen Membranrest zurück, der jedoch nach dem Tode des Tieres wieder vom Plasma resorbiert wurde.

DEGEN, 1905 kommt aus theoretischen Gründen (da er den Füllungsprozeß für einen osmotischen hält) zur Annahme eines auch

¹⁾ „Lipoid“ ist ein zur Zeit chemisch noch gar nicht definierbarer Sammelbegriff für alle Verbindungen mit Löslichkeitsverhältnissen, die denen der Fette mehr oder weniger entsprechen. „Lipoide“ fallen aus Osmium und Silberverbindungen Metall-oxid und reines Metall aus. Im Gegensatz zu den echten Fetten sind Lipoide anisotrop. Ich gebrauche das Wort Lipoid auch nur in dieser „nicht chemischen“ Definition.

nach der Systole persistierenden Membranrestes, an welchem die für die folgende Füllung notwendigen hypertonischen Stoffe adhärieren.

AWERINZEW und MUTAFOWA, 1914 konstatierten nach Färbung mit DELAFIELD'schen Hämatoxylin eine dicke Vakuolenwand bei *Metadinium medium*.

NASSANOW, 1924 und 1925 fand nach KOLATSCHEW's Osmierungsmethode bei einer Anzahl von Ciliaten (*Campanella*, *Lionotus*, *Nassula*, *Paramaecium*, *Chilodon* und *Dogielella*) und Flagellaten (*Chilomonas*) eine dicke, auch nach der Systole persistierende Membran, die er seiner Imprägnation mit Osmium wegen für „lipoid“¹⁾artig hält.

Bei *Campanella*, *Chilodon* und *Dogielella* entstehen die ersten Flüssigkeitsbläschen innerhalb dieser Wand.

FAURÉ FREMIET, 1925 schließt sich NASSANOW's Befunden an, meint jedoch, daß die Vakuolenwand nicht allein aus „Lipoid“ besteht (bei *Campanella* löst sie sich nach BOUIN'scher Fixation nicht ganz auf).

GELEI gibt 1925 (nach Osmium-Formolfixation und nachheriger Fuchsin-Toluidinfärbung) und 1928 (nach einer Osmierungs-Chromsilbermethode) eine ähnliche Beschreibung des kontraktilen Vakuolenapparates von Paramäcien wie NASSANOW. Nach der letztgenannten Behandlung fand er überdies in der Wand kleine, schwarzgefärbte Körner.

KING, 1928 stellte an Trockenpräparaten (mit Azurblau, Nigrosin oder Opalblau gefärbt) von *Paramaecium trichium* eine dicke Membran um die beiden kontraktilen Vakuolen und deren langen Ausführungsgang fest.

LEPSI, 1926 nimmt für *Holophrya* eine für Wasser undurchdringliche Membran an (weil die Vakuole ins Wasser gedrückt einige Zeit ohne zu bersten verbleibt).

KRASCHENNIKOW, 1929 findet nach NASSANOW's Osmierungsmethode bei Ophryoscoleciden eine dicke Vakuolenwand, in welcher das Lipoid nicht immer gleichmäßig verteilt ist; so kommen oft lichte Felder auf dunklerem Untergrund vor (*Eudiplodinium maggi*).

Aus allen diesen Untersuchungen ersieht man, zu welchen verschiedenen Meinungen man kommen kann, je nachdem man von der Lebendbetrachtung oder von gefärbten Präparaten ausging. Allein bei *Paramaecium* widersprechen sich die Meinungen schon erheblich, denn wo MAUPAS und FORTNER das Vorhandensein einer dauernden Membrane entschieden verneinen, zeigen NASSANOW und GELEI nach einer Osmierung einen sehr komplizierten dauernden Apparat und eine dicke Vakuolenwand. Außerdem beweist die Arbeit KHAINSKY's,

daß nicht jede Färbemethode zur Darstellung einer Vakuolenwand verwendet werden darf und daß man sehr vorsichtig sein muß und nicht aus etwaigen negativen Resultaten auf ein Vorhandensein oder Fehlen einer Membran schließen darf.

Über das die Vakuolen umgebende Plasma.

Auch hierüber finden wir in der Literatur zweierlei Auffassungen. Die erste Meinung spricht sowohl dem umgebenden Plasma als auch den Bestandteilen des Vakuolenapparates besonderen Bau oder Funktion als exkretorisches Organ ab. Nur soll das umgebende Plasma in der Systole mehr zusammengedrückt sein als in der Diastole. Die andere Gruppe schreibt entweder vereinzelten Plasmabestandteilen (Exkretionskörner) oder der ganzen, die kontraktile Vakuole umgebenden Plasmazone (Nephridialplasma) eine Funktion in der Vakuolenbildung zu.

SCHEWIAKOFF, 1894 beschreibt für *Paramaecium* in der Nachbarschaft der kontraktilen Vakuole gelb-braune „Exkretkörner“, die dort allmählich aufgelöst werden. Er denkt sich das Lösungsprodukt der kontraktilen Vakuole zugeführt und von derselben nach außen geschaffen. Auch bei vielen anderen Protisten sind gleiche kristallinische Körperchen aufgefunden worden.

MELCALF, 1907, 1910 und 1926 fand um das Exkretionsorgan von *Opalina* spec., *Amoeba proteus* und *Protopalina*, stäbchenförmige Gebilde, welche er mit der Exkretion in Verbindung bringt. Bei *Opalina* und *Protopalina* sind sie größer und anders gefärbt wie die Entosomen und sind oft im Lumen der Exkretionshöhlen nachgewiesen worden. Bei *Amoeba* zitiert er p. 306 selbst eine Untersuchung von BUDDINGTON, welcher sich die Anhäufung der Mikrosomen um der Vakuole einer mechanischen Ursache entstanden denkt, weil sie bei Neuentstehung einer kontraktilen Vakuole erst allmählich dort auftreten, welcher Befund von MAST, 1925 bestätigt wurde. TAYLOR, 1923 und HOWLAND, 1924 denken sich die kleinsten Plasmavakuolen, die zur Füllung der kontraktilen Vakuole beitragen, durch Verflüssigung kleiner Granula entstanden.

NASSANOW, 1924 bemerkte, daß bei *Campanella* die Wand immer von einer Lage „Mitochondrien“ umgeben ist und bringt diese mit der Exkretion in Verbindung. Bei *Paramaecium* fand er um den Endstücken der Kanäle (mit Ausnahme der Spitzen) eine dunklere Lage Plasmas, welche er wegen ihrer Färbbarkeit mit Osmium „osmophile Hülsen“ nannte und schreibt diesen die Funktion zu, osmotisch aktive Stoffe ins Lumen abzusondern, wodurch Wasser ange-

zogen wird. Die Wand dieses Abschnittes soll also semipermeabel sein. Extravakuolen entstehen aus einer Erweiterung der zuführenden Kanäle, diese lösen sich ab und entleeren sich selbstständig. Diese Art der Vakuolenvermehrung durch Abspaltung und nicht durch Neubildung spricht auch für den selbständigen Charakter von Wand und Hülse.

GELEI, 1925 und 1928 bestätigt diesen Befund NASSANOW's, nur findet er die von ihm „Nephridialplasma“ genannte Zone bis an die Spitze der Kanäle durchlaufen. Diese Zone enthält nach Osmierung entweder ein radiäres System geknöpfter Stäbchen oder aber ein Balkensystem. Er denkt sich ersteres durch Auswachsen kleiner Lipoidkörper in der Wand entstanden; letzteres durch Verbindung der Stäbchen untereinander. Dieser osmophile Teil des Nephridialplasmas soll also eine Art Oberflächervergrößerung der Wand darstellen; und vor allem für die Exkretion in Betracht kommen.

FORTNER, 1926 sprach in seiner Arbeit über *Gastrostyla* ebenfalls von einem „Nephridialplasma“, das nach jeder Systole ringförmig unter dem Porus zusammenfließen sollte. Dieses Plasma soll in seinem Centrum eine membranogene Zone besitzen, welche nach jeder Systole eine neue Vakuolenwand schafft.

HOWLAND, 1927 und HOWLAND and POLLACK, 1927 behaupten, daß das Plasma um den kontraktilen Vakuolen bei Amöben gelatinisiert wäre.

BRETSCHNEIDER und HIRSCH sprechen von einem „Exkretionsplasma“ um den Vakuolen bei *Balantidium giganteum*.

2. GOLGI-Apparat und Vergleich mit verschiedenen Organellen der Protisten.

Ohne weiter auf die diesbezügliche Literatur des GOLGI-Apparates einzugehen, will ich hier nur verweisen nach der ausgezeichneten Übersicht WERNER JAKOB's, 1927. Wie bekannt, ist der GOLGI-Apparat ein, in fast allen tierischen Zellen vorkommendes Organ von sekretorischer Funktion. In Vertebratenzellen hat es meist die Form eines Netzwerkes, in Evertebratenzellen dagegen kommt es oft vor als isolierte Drähte oder Kugeln. Es läßt eine „imprägnierbare“ Apparathülle und einen „nichtimprägnierbaren“ Apparathinhalt (HIRSCHLER¹)) erkennen. Seiner Färbbarkeit nach Versilberung oder Osmierung nach hält man die Wandsubstanz für „lipoid“artig. Von den Mitochondrien unterscheidet sich der GOLGI-

¹) „Osmiophiler“ und „Osmiophober“ Substanz von SOKOLOW.

Apparat oft nicht durch sein färberisches Verhalten (die lipoidlöslichen Mitochondrienfarbstoffe färben oft auch den GOLGI-Apparat), sondern durch seine Lokalisation (der GOLGI-Apparat in der Zellmitte oder zumindest lokal angehäuft, während die Mitochondrien zerstreut liegen).

In der letzteren Zeit hat eine Reihe von Untersuchern eine Homologie der verschiedenartigsten Protistenbestandteile mit dem GOLGI-Apparat herbeizuführen versucht.

HIRSCHLER, 1914 und 1924 hält die bei *Monocystis*-Arten im Plasma spärlich vorhandenen „ring- und halbringförmigen Gebilde“ für einen GOLGI-Apparat, den er sich aus einer noch undifferenzierten Art von Mitochondrien entstanden denkt.

NASSANOW, 1924 und 1925 homologisiert in einer Reihe von Fällen (*Chilomonas*, *Paramaecium*, *Chilodon*, *Dogielella*) die kontraktile Vakuole mit dem GOLGI-Apparat der Metazoenzellen. Er meint die Urform beider in marinem Protisten suchen zu müssen. Von hier aus soll sich einerseits diese Urform zum Exkretionsapparat der Zelle (kontraktile Vakuole) entwickelt haben, andererseits zum GOLGI-Apparat der Metazoenzellen, wobei die Ausscheidung des Organs erst später den ganzen Organismus zum Nutzen wird (als spezialisiertes Sekret).

Bei *Dogielella* vergleicht er sogar die ersten Tröpfchen, die in der Wand des (um der zentralen Vakuole gelegenen) Ringes auftreten mit dem „gebundenen Sekret“ — die zentrale Vakuole selbst, in welche die Wandvakuolen ihre Flüssigkeit entleeren mit dem „freien Sekret“ des GOLGI-Apparates.

GRASSÉ, 1925 und 1926 vergleicht sowohl das Stigma von *Euglena* und *Astasia*, sowie das Parabasale der Protomastiginen mit dem GOLGI-Apparat, verneint aber die Identität der kontraktilen Vakuole mit dem GOLGI-Apparat.

MANGENOT, 1926 widerspricht der Homologie des Stigmas mit dem GOLGI-Apparat auf Grund der nichtspezifischen Färbemethode. Das Stigma soll nach ihm aus einem Chromatophor entstehen.

KING und GATENBY, 1926 beschrieben an *Opalina* eine Art Cilienfortsätze im Plasma, die sich an „osmiophile Körperchen“ festheften sollten und halten auf Grund ihrer Beobachtungen diese Körperchen für homolog mit dem Parabasale und dem GOLGI-Apparat¹⁾.

¹⁾ Wenn wir die beigelegte Figur dieser Autoren aber gut beobachten, stellt sich heraus, daß die von ihnen für Zilienwurzeln gehaltenen Streifen eine der v. OVERBEECK beschriebenen „Dorsalventralfibrillen“ ist (siehe seine Abb. 28 Deutsche

ALEXEIEFF, 1928 hält Centrosom, Blepharoplast, Stigma und GOLGI-Apparat für homologe Organe, welche alle aus Mitochondrien ihren Ursprung nehmen sollen. Durch ihren Gehalt an Enzymen, die sowohl einen Abbau als auch einen Aufbau von Eiweiß, resp. Fett ermöglichen, kommen die verschiedenen Funktionen dieser Organe zustande.

GELEI, 1928 spricht sich auf p. 493 bestimmt gegen eine jede Homologisierung der kontraktilen Vakuole mit dem GOLGI-Apparat aus.

KRASCHENNIKOW, 1929 dagegen spricht sich (im Anschluß mit NASSANOW's Theorie) wieder für eine Homologisierung, diesmal der kontraktilen Vakuole der Ophryoscoleciden mit dem GOLGI-Apparat aus.

3. Zusammenfassung.

Es sei nun noch kurz zusammengefaßt, was bisher über die kontraktile Vakuole bekannt wurde.

Vorkommen. Kontraktile Vakuolen kommen bei den meisten Gruppen der Protisten vor, sowohl an freilebenden wie an parasitischen Formen. So kommt unter den Parasiten *Balantidium* und *Nyctotherus* eine kontraktile Blase zu, *Opalina*-Arten nicht. Also nicht Parasitismus, sondern ein gewisser Organisationsplan bestimmt das Vorkommen. Auch bei marinischen Formen können kontraktile Vakuolen oder deren Homologa(?) (Pusulen der Peridineen) und zwar in diesem Falle sehr hochentwickelt vorhanden sein. Bei Tintinniden und Amöben dagegen ist nachgewiesen, daß identische Arten in Süß- und Salzwasser vorkommen; diese ohne, jene mit kontraktilen Vakuolen, je nach dem sie sich an Süßwasser oder Salzwasser angepaßt haben (ZUELZER).

Der **Bau** ist derjenige einer einfachen Flüssigkeitsblase, entweder mit oder ohne einer permanenten Wand.

Füllung. Sie empfängt ihre Flüssigkeit entweder direkt aus dem sie umgebenden Plasma oder sekundär aus zuführenden Kanälen. In einigen Fällen wurde, wenn nur eine einfache Vakuole vorhanden war (also ohne Zuführkanäle), diese von einem besonders differenziertem „Exkretionsplasma“ umgeben beobachtet, wenn jedoch zuführende Kanäle vorhanden sind, dann können diese manchmal von einem „Exkretionsplasma“ umhüllt sein.

Pulsation. In der Regel hat bei den Süßwasserformen die Vakuole einen raschen Pulsationsrhythmus, wodurch ihr Inhalt nach

Ausgabe), weil das obengenannte „Parabasale“ übereinstimmt mit dem „Macro-nucleusapparat“ von METCALF.

außen befördert wird. An der Pusule der Peridineen sind nur schwache oder gar keine Kontraktionen bemerkt worden¹⁾.

Die Frequenz der Pulsation hängt ab von der Wasserzufuhr nach der Zelle (bei Überführung von Süßwasserformen in größere Salzkonzentrationen wird die Pulsation langsamer) und von Oxydationserscheinungen (die Optimumkurve geht parallel mit der Temperaturkurve einher).

Funktion: Allgemein nimmt man an, daß die kontraktile Vakuole zur Entfernung des überflüssigen, unaufhaltsam in den Körper strömenden Wassers dient. Daneben hat man aber auch eine Exkretion der Stoffwechselprodukte vermutet, jedoch war man nur in einigen Fällen imstande, Exkrete als chemische Bestandteile der kontraktilen Vakuolenflüssigkeit nachzuweisen (Harnsäure bei *Paramaecium*). Aus der Literatur lassen sich ebenfalls zwei Theorien in bezug auf die Füllung hervorheben:

a) Die von FORTNER (1926), welcher meint, daß alle Membranen in der Zelle (also auch die von der kontraktilen Vakuole) impermeabel sein müssen, da die Innenkonzentration nicht größer sein kann als der osmotische Druck des Plasmas, durch eine semi-permeable Membran sollte Wasser also ins Plasma zurückgesogen werden. Er denkt sich die Füllung durch Ultrafiltration zustande zu kommen.

b) Die Theorie von GELEI schließt sich an die Lipoidtheorie von OVERTON an. Er unterscheidet zwei Arten von Wänden; die, welche Lipoide enthalten und die, welche sie nicht enthalten. Die ersten nur sollen die echten Exkretionsmembranen (permeabel, aber mit Wahlvermögen) sein, die zweiten nur osmotische, semi-permeable Membranen vorstellen (in diesem Falle muß also doch die Innenkonzentration eine größere sein als die Konzentration des Plasmas²⁾).

Homologie: Einerseits wird die kontraktile Vakuole verglichen

¹⁾ In einer noch unter der Presse befindlichen Arbeit von Dr. GÉZA ENZ (Über gehemmte Lebens- und Absterbeerscheinungen einiger Dinoflagellaten, Archivum Balatonicum) erwähnt er *Peridinium Borgei* 8 Tage lang am Leben gehalten zu haben, wobei während dieser Zeit die Pusule sich nach 24 Stunden ausdehnte und sich dann langsam wieder zusammenzog, 8 mal in 8 Tagen.

²⁾ Vergleiche auch die „HARTOG-DEGEN-Theorie“, welche später von ZUELZER, STEMPPELL und NASSANOW bestätigt wurde. Diese nimmt an, daß nach jeder Systole hypertonische Stoffe an einem Membranrest gebunden im Vakuolenlumen zurückbleiben müssen, um eine spätere Füllung wieder möglich zu machen.

mit den „Nephridien“ oder überhaupt dem Exkretionsapparat des Metazoenorganismus (GELEI), andererseits mit dem GOLGI-Apparat der Metazoenzellen (NASSANOW, ALEXEIEFF, KRASCHENINNIKOW).

III. Eigene Untersuchungen.

1. Technik.

Von allen untersuchten Arten (mit Ausnahme der Dinoflagellaten) wurden sowohl Schnitt- als auch Totopräparate verfertigt.

Die letztgenannten wurden entweder nach Hinzufügen von Tusche oder Cyanochin getrocknet, oder hingetrocknet, nachher 15 Minuten in absolutem Alkohol fixiert, darauf 20 Minuten nachbehandelt mit dem SCHAUDINN'schen Gemisch (zwei Teile ges. wäss. Sublimat, ein Teil abs. Alk.) im Thermostat bei 50° C, schließlich nach der GIEMSA-Trockenfärbung gefärbt.

Im großen und ganzen gaben die Tusche- und Cyanochinpräparate für den kontraktilen Vakuolenapparat ungünstige Bilder. Die Resultate der GIEMSA-Präparate werden, wo sie Erfolg hatten, bei den betreffenden Arten behandelt.

Das zu Schnitten verarbeitete Material wurde wie folgt behandelt:

Das Material wurde aus dem Wasser auszentrifugiert, zum Teil mit Osmiumformol nach GELEI (ein Teil 40 proz. Formalin, zehn Teile 2 proz. Osmiumsäure im Kühlschrank 2 Stunden lang), zum anderen Teil mit starkem FLEMMING'schen Gemisch ebenfalls 2 Stunden lang fixiert. Hieran schloß sich eine Totofärbung im HEIDENHAIN-schen Eisenhämatoxylin (12 h in Eisenalaun, 24 h in Hämatoxylin), worauf in Paraffin eingebettet und auf 2 μ geschnitten wurde. Diese Totofärbung hat den Vorteil, daß sich kein Differenzieren anschließen muß, was meistens zur Folge hat, daß feinere Strukturen (Membranen) wieder unsichtbar werden. Nur einige Präparate (*Spirostomum*, *Stentor*) mußten auf Schnitten überfärbt werden und nachher differenziert, da der Farbstoff beim Totofärben nicht genügend eindrang.

Die Abbildungen hatte Herr L. H. BRETSCHNEIDER nach den Präparaten (ZEISS Homog. Immers. $1/12$ Appert. T. 3 Comp. Oc. 12:1) mit freier Hand angefertigt.

2. Beschreibung der Befunde.

Amoeba respertilio PENARD.

(Fig. 1—4.)

Diese Art fand ich in alten; mehrere Male überimpften Heuinfusionen im hiesigen Laboratorium. In den Kulturen waren sie sehr zahlreich und in gutem Zustande. Während das Plasma nach Cyanochinfärbung das Bild einer feinen Emulsion zeigte, ergaben die Sublimatalkohol-GIEMSA-Präparate eine feine Alveolarstruktur. Die Osmium-Formolpräparate zeigten andererseits ein homogenes Plasma mit nur einigen großen Vakuolen. Diese drei verschiedenen

Plasmabilder liefern wieder den Beweis, wie sehr die Struktur fixierten Materials von der Vorbehandlung abhängt. Nach der GIEMSA-ROMANOWSKY-Färbung zeigen die Alveolen einen lichtblauen

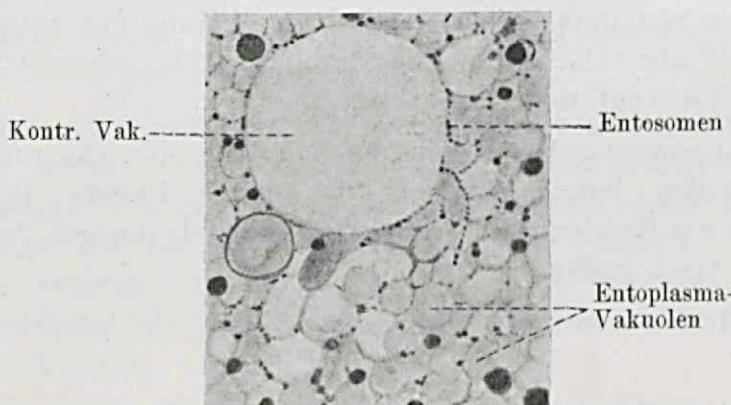


Fig. 1. *Amoeba respertilio* PEN. GIEMSA-ROMANOWSKY-Färbung an Trockenpräparaten.

Inhalt (Fig. 1) und es besteht die Möglichkeit, daß sie identisch sind mit den von GREEFF beschriebenen „Elementargranula“, welche von keinem späteren Autor mehr beobachtet wurden. Sie sollen unsichtbar und äußerst schwer färbbar sein. Wahrscheinlich sind sie die einzelnen Tröpfchen der Plasmaemulsion, deren Inhalt erst später eine Färbung annimmt. Die Wand dieser Tröpfchen (Alveolen) besteht aus einer feinen Plasmalage, in welcher zahlreiche feine Granula liegen. Es sind dies die gleichen Granula, welche man als regelmäßigen Belag der kontraktilen Vakuole findet.

METCALF (1910) gab für *Amoeba proteus* an, daß die vollkommen gespannte Vakuole von einer Reihe dieser „entosomen“ umgeben ist. Befindet sich die Vakuole in Systole oder ist sie vollkommen verschwunden, dann deutet ihren Platz eine Anhäufung dieser Granula

an (siehe METCALF, Fig. 1—23). Dasselbe Bild erhielt ich bei meinen *Amoeba vespertilio*-Präparaten. Nach der Eisenhämatoxylinfärbung sind die Körner¹⁾ tief schwarz gefärbt, etwas größer als nach GIEMSA-Färbung und rund bis stabförmig. In Fig. 2 sieht man die Vakuole in Systole, ferner den Porus und die Papilla pulsatoria als äußere Ausstülpung. Nach Behandlung mit Osmium-Formoleisenhämatoxylin sieht man die kontraktile Vakuole von einer dünnen Membran umgeben, welche sich aber nicht von den anderen Vakuolenmembranen des Plasmas unterscheidet. Eine besondere Struktur konnte ich nicht unterscheiden.

Auf Grund dieser Resultate nach Färbung (in Abweichung meiner späteren Befunde an anderen Protisten) bin ich zur selben Meinung gelangt wie die Untersucher am lebenden

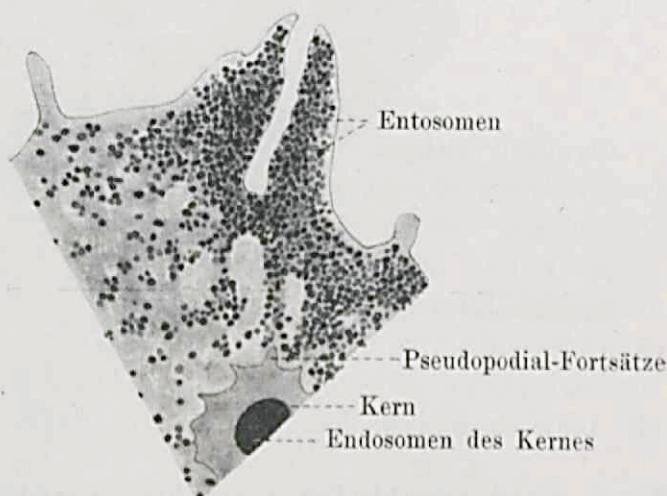


Fig. 2. *Amoeba vespertilio* PEN.

Objekt (HOWLAND, DAY, ZUELZER), nämlich, daß die Vakuolenwand bei Amöba kein persistierendes Gebilde ist, sondern nach jeder Systole durch einen Gelatinierungsprozeß seitens des Plasmas wieder neugebildet wird (Sol-Gel Reversibilitätsgesetz von TAYLOR).

Dieser fortwährende Umsatz von Phasen im Plasma der Amöben ist überdies in (mit GIEMSA gefärbten) Präparaten sehr gut am Ecto-Entoplasmawechsel zu sehen. Das Ectoplasma (Gel) ist in ihnen mehr rotviolett gefärbt, das Entoplasma (Sol) mehr blauviolett, während die Entosomen ebenfalls eine rotviolette Farbe annehmen.

¹⁾ Ich werde im folgenden für alle diejenigen körnerförmigen Entoplasmaeinschlüsse das neutrale Wort „Entosomen“ gebrauchen, auch dort, wo diese vielleicht schon als Mitochondrien (siehe eine Definition derselben in General Cytology, p. 311) identifiziert sind, da ich mich im Laufe dieser Untersuchung nicht mit der Spezialliteratur über die als „Mitochondrien, Chondriosomen usw.“ genannten Plasmabestandteile befassen konnte und schon zu viel Verwirrung durch einen nachlässigen Gebrauch dieser Wörter gestiftet worden ist.

Unter den verschiedenen Exemplaren eines Präparates tritt nun ein sehr wechselndes Bild auf — so ist bei manchen nur eine sehr schmale Ectoplasmazone zu finden, bei anderen wieder eine sehr breite, während eine Großzahl der Amöben das in Fig. 3 wieder-

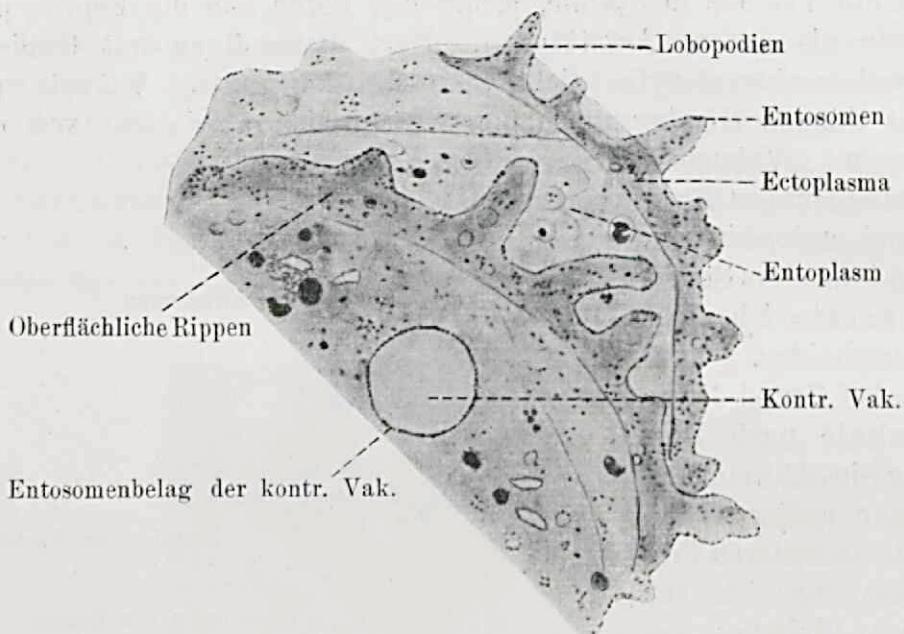


Fig. 3. *Amoeba vespertilio* PEN. GIEMSA-ROMANOVSKY-Färbung an Trockenpräparaten.

gegebene Bild zeigen. An der Oberfläche verlaufen verschiedene Rippen von augenscheinlich festerer Konsistenz; sie formen die Basis für die zahlreichen (zähflüssigen) Pseudopodien, welche sich nach

allen Richtungen ausstrecken. Entosomen, welche mit in die Pseudopodien fließen, ordnen sich an der Oberfläche an und formen hiermit eine festere umgebende Lage. Eine gleiche Form beschrieb ZUELZER als Folge eines zu hohen Salzgehaltes des Wassers. In

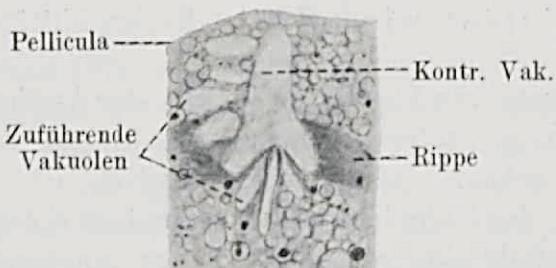


Fig. 4. *Amoeba vespertilio* PEN. GIEMSA-ROMANOVSKY-Färbung an Trockenpräparaten.

unserem Falle wird die gleiche Form dem Verdunsten des Wassers während des Hintrocknens der Präparate zuzuschreiben sein. Auch die von GROSSE-ALLERMANN bei *Amoeba terricola* gefundene Gelatinisierung des Plasmas um den Nahrungsvakuolen und der Invaginations-

linien der kurz vorher aufgenommenen Nahrung fand ich an meinen, nach GIEMSA gefärbten Präparaten zurück. Unsere Fig. 4 gibt schließlich noch eine kontraktile Vakuole wieder, mit einem sie umgebenden Kranz zuführender Vakuolen.

Schließlich noch eine Bemerkung über den Kern. In verschiedenen Präparaten sah ich, daß der Kern „amöboide“ Form annahm (Fig. 2). Das den Kern umgebende Plasma zeigt keine Schrumpfungszone, weshalb ich annehme, daß es sich nicht um ein Artefakt handelt, doch müssen diesbezüglich noch Lebenduntersuchungen angestellt werden.

Euglenoidina.

Im März 1928 entnahm ich den Warmwasserbecken des Utrechter botanischen Laboratoriums Wasserproben, welche eine sehr reiche Gemeinschaft von Flagellaten verschiedener Größen und Arten in sehr gutem Zustande enthielten. Später entnommene Wasserproben zeigten mir, daß die dominierenden Arten einigermaßen Schwankungen unterworfen waren, auch traten Arten auf, welche ich vorher nicht im Plankton fand. Im allgemeinen waren es wohl die folgenden Arten:

Euglena terricola, *Ehrenbergii*, *acus*, *pisciformis*; *Phacus longicauda*, *pleuronectes*, *ecaudata*; *Trachelomonas hispida*, *Astasia spec.*, *Peranema trichosphaerum*, *Heteronema nebulosum*.

Die *Euglena* spec., mit Ausnahme von *Euglena acus*, waren hierin beinahe alle geißellos, d. d. sie hatten ihre Geißeln abgeworfen und bewegten sich mehr oder weniger schnell (von der Temperatur abhängig) durch metabolische Körperbewegung fort. In den gleichen Wasserproben fanden sich einige Exemplare folgender Ciliaten vor: *Loxophyllum*, *Enchelys*, *Didinium nasutum*, *Stentor Roeselii*. Auch *Stentor polymorphus* trat plötzlich in großer Menge auf; die diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse werden an anderer Stelle behandelt werden. Vorläufig sollen uns hier nur die Flagellaten beschäftigen, von denen ich mich wieder auf drei dominierende Arten beschränkte.

Die Population aus dem Botanischen Institut konnte längere Zeit in gutem Zustande erhalten werden, wenn die Kulturgläser in einem Thermostat von 19° C bewahrt wurden.

Die Cyanochinpräparate zeigten neben Chromatophoren und Poramylumkörnern sehr gut die Pellikula. In anderen Euglenenpräparaten des Institutes nach Cyanochinfärbung war auch deutlich der Kern zu sehen. Die kontraktile Vakuole war bei den meisten

Arten nur als ein lichterer Fleck im Plasma zu sehen, während eine deutlich wahrnehmbare Wand in diesen Präparaten fehlt. Geißel und Geißelspalte konnte ich bei *Euglena Ehrenbergii*, *Phacus pleuronectes* sowie bei *Heteronema* und *Peranema* beobachten; auch war bei den beiden letztgenannten der Mundapparat sehr deutlich.

***Phacus pleuronectes* DUJ.**

(Fig. 5—10.)

Da ich bei dieser Art die meisten Strukturbesonderheiten am klarsten vorfand, habe ich sie zum Vergleich mit den anderen Euglenaceen als erstes Objekt gewählt. Bei all diesen Arten habe ich mich hauptsächlich auf die Untersuchung von kontraktiler Vakuole, Geißel und Geißelspalte verlegt und nur nebenbei auch einige Besonderheiten über die allgemeine Struktur behandelt. Bekanntlich endigt bei all diesen Arten der Geißelspalt im sog. „Reservoir“. In dieses münden eine oder mehrere kontraktile Vakuolen, welche ihrerseits oft wieder von sekundären Vakuolen umgeben werden. Dem Reservoir liegt das Stigma an. Durch die Geißelspalte läuft die Geißel, setzt sich auch noch durch das gesamte Reservoir fort und inseriert im Reservoirboden. Auf der Höhe des Stigma zeigt die Geißel eine Verdickung. Im Gegensatz zu den Befunden bei *Euglena* und *Astasia* fand BRETSCHNEIDER 1925, daß bei *Phacus costata* die Geißel bis zu ihrer Basis ungeteilt war und auch ich kam aus meinen Präparaten von *Phacus pleuronectes* zu demselben Schluß. Die Geißelspalte endigt hier mit einer breiten, trichterförmigen Erweiterung an der Oberfläche und geht in die Rückenspalte über. Man erhält oft Bilder wie Fig. 5, auf welchen scheinbar die Enden der einigermaßen in die Breite gezogenen Mündung in einen Kanal übergehen, der sich einerseits in die Geißelspalte fortsetzt, andererseits weiter am Körper als Rinne verläuft. Im freien Ende der Geißel sieht man deutlich feine Körner liegen, welche schon GELEI 1926 bei verschiedenen Ciliaten und Flagellaten (z. B. an Euglenoiden) beobachtete. Er fand nämlich nach Osmium-Formolfixierung und darauffolgender Toluidinblaufärbung an Cilien und Flagellen von verschiedenen Protisten im periplasmatischen Mantel feine Tröpfchen, welche er, wegen ihrer Färbbarkeit mit Osmium und ihrem Verschwinden bei Anwendung festlöslicher Reagentien, für „Lipoide“¹⁾ in äußerst labilem Zustande hält. Diese

¹⁾ Siehe Fußnote auf S. 6.

Tröpfchen würden dann eine Art Reservenahrung eine Energiequelle für das Schlagen von Geißeln oder Cilien vorstellen. Auch KLEIN bekam mit seiner Versilberungsmethode dergleiche Bilder für Cilien (1929, p. 221 u. 225). Unsere Fig. 5 stellt einen Schnitt dar, welcher eine mir unerklärliche Besonderheit zeigt. Man sieht, wie sich die Geißel zu einem kleinen Korn verdickt, welches mit einem feinen Draht mit einem anderen Korn auf der gegenüberliegenden Seite der Geißelpalte verbunden ist.

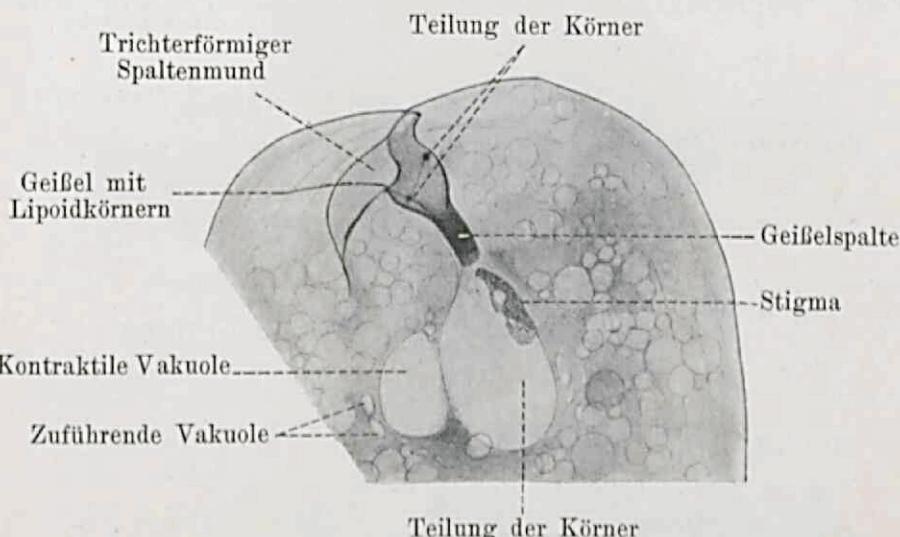


Fig. 5. *Phacus pleuronectes* Duj.

Das Ganze erinnert an ein Teilungsstadium, aber wovon? Das Basalkörperchen der Geißel liegt bei *Phacus pleuronectes* an der Basis des Reservoirs (Fig. 6). Man sieht schließlich auch, daß die Geißel unter den sich teilenden Körnern in der Geißelpalte weiter durchläuft. Mit welchen der uns bisher bekannten Bestandteilen des Geißelapparates wir es hier zutun haben, ist noch eine offene Frage. Die Wand der Geißelpalte ist ziemlich dick (eine Ectoplasmabildung); sie zeigt knapp oberhalb des Überganges von Reservoir in die Geißelpalte eine ringförmige Verdickung (Fig. 6 u. 7). Ein gleicher Ring als „Sphinkter“ bezeichnet, wird von HAMBURGER für *Euglena Ehrenbergi* angegeben (Taf. 1, s), welchem sie eine Funktion beim Öffnen und Schließen des Trichters zuschreibt. Leider kann ich die letztnannte Behauptung für *Phacus pleuronectes* nicht bestätigen, da ich beim Betrachten der lebenden Tiere diesen Sphinkter nicht sah, doch scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß dieser Ring durch Kontraktion auf eine gewisse Zeit die Geißelpalte schließt, was

auch andererseits wieder erklärlich macht, warum die Systole des Reservoirs in so langen Zwischenräumen stattfindet. Überhaupt er-

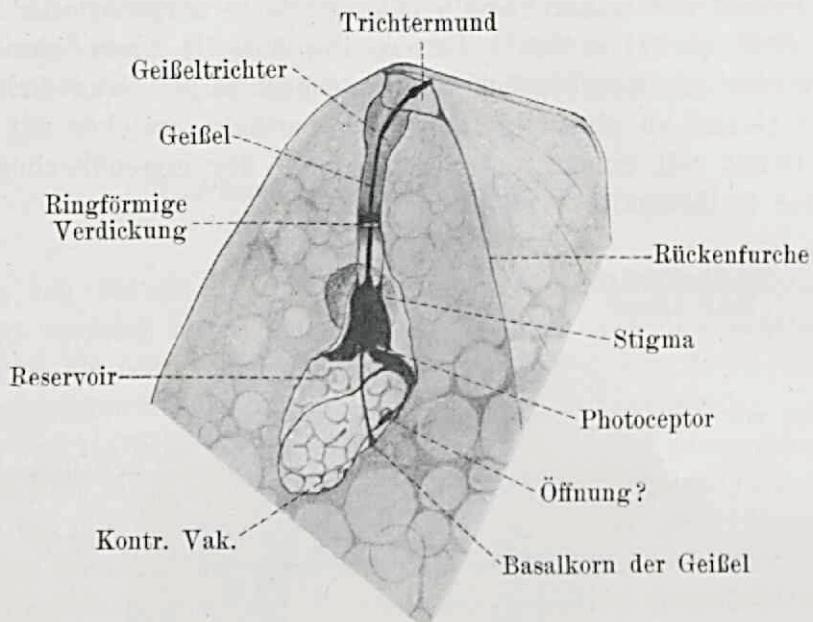


Fig. 6. *Phacus pleuronectes* Duj.

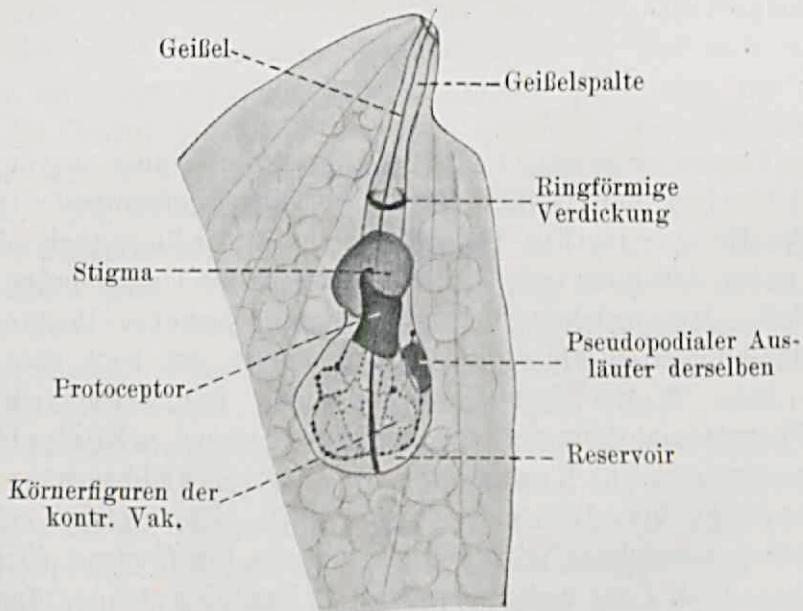


Fig. 7. *Phacus pleuronectes* Duj.

klären die meisten Autoren, daß sie gar keine Systole des Reservoirs bemerken konnten und KLEBS meint selbst, daß vielleicht das Reservoir mit einer Wand gegen die Geißelpalte abgeschlossen sei

und ihren Inhalt nur durch Diffusion (?) entleeren könnte. Allerdings kann man auf manchen Präparaten einen zweiten Ring auf der Grenze zwischen Geißelalte und Reservoir (Fig. 8) beobachten, doch scheinen wir es hier mit einem optischen Effekt zu tun zu haben, da gerade an dieser Stelle die ziemlich enge Röhre der Geißelalte plötzlich in das breite Reservoir übergeht. Von einer „Verschlußmembran“ ist meines Erachtens nach hier keine Rede. Die Geißel trägt in der Geißelalte einen sehr dicken Teil, welcher sich an meinen Präparaten tief schwarz färbte (Fig. 6—8). Auch in

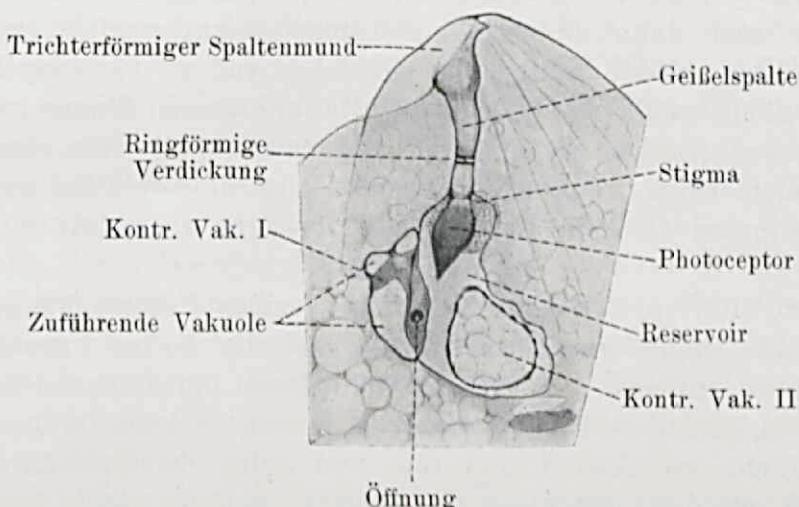


Fig. 8. *Phacus pleuronectes* Duj.

Cyanochinpräparaten ist dieser Teil als eine verschwommen blaue Verbreiterung zu sehen. Darunter setzt sich die Geißel fort, durchläuft das Reservoir und inseriert mit seinem Basalkorn im Reservoirboden. Dieser breitere Geißelteil ist identisch mit der sog. „Geißelverdickung“, welche verschiedene Untersucher bei artgleichen Flagellaten fanden (HAASE bei *Euglena sanguinea*, HAMBURGER bei *Euglena granulata* und *Ehrenbergii* WAGER, bei *Euglena viridis* und STEUER bei *Eutreptia*). Daß diese Verdickung aber nicht ein Teil der Geißel ist, sondern nur ein ihr lose anliegendes Stück Plasma, ist aus Fig. 7 sehr deutlich zu sehen. Man sieht da, wie es sich rinnenförmig um die Geißel legt und diese in dem so gebildeten Kanal durchläuft. Eine gleiche seitliche Lage dieses Organes fand ich auch bei verschiedenen Euglenen- und *Trachelomonas*-Arten wieder. Auch HAMBURGER kam auf Grund ihrer Untersuchung an *Euglena Ehrenbergii* zu der Überzeugung, daß wir es hier mit einem aparten Organ zu tun haben, da sie selbst einige Male diese Ver-

breiterung ganz selbständige von der Geißel sah. Wie aus den Fig. 6—8 hervorgeht, legt sich dieses Organ in der Regel dem Stigma an, obwohl auch eine andere Lage möglich zu sein scheint. HAMBURGER und WAGER waren der Meinung, daß die Lage vom Schlagen oder Ruhen der Geißel abhängig ist, aber daß es bei schwimmenden Tieren stets dem Stigma anliegt und im allgemeinen wird auch ein Zusammenhang beider angenommen. So meinte WAGER, daß entweder das Stigma lichtempfindlich ist und dann die Lichtreize auf die Geißelverdickung übertragen soll oder daß es gerade die reizenden Strahlen absorbiert (blaues Licht wird zurückgehalten) und dann dadurch ein Intensitätsunterschied entsteht zwischen den beiden Seiten der Geißel. Auf p. 47 schreibt er weiter: „This would result in a definite unequal illumination of the sensitive portion of the cell; and consequently the organism would tend to move into such a position that it would be more or less illuminated all round and would be brought ultimately into the light-ray“.

MAST, 1927 (p. 216) kam auf Grund seiner Untersuchungen an *Volvox* und *Gonium* zur Überzeugung, daß die höchst entwickelte Form eines Stigmas aus zwei verschiedenen Substanzen besteht. Aus einem, meistens rot gefärbtem Pigment, welches blaues und grünes Licht zurückwirft und rote und gelbe Strahlen durchläßt (identisch mit der Pigmentosa von FRANZÉ), und aus einem hyalinen Stoff, welcher infolge der Absorption blau-grünen Lichtes, lichtempfindlich ist.

Solch ein Stigma kommt vor bei den *Volvocales*. Da nun aber bei *Euglenen* dieser hyaline Teil im Stigma fehlt, während die Geißel knapp neben dem Augenfleck eine hyaline Verdickung trägt, kam er darum zur Annahme, daß sich bei *Euglenen* der Augenfleck in zwei Teile gespalten haben muß. Das Stigma enthält in diesen Fällen nur das beschattende Pigment, während die Geißel den lichtempfindlichen Teil trägt. Auch MAINX war auf Grund seiner Befunde, daß abgestoßene, aber noch mit dieser Verdickung versehene Geißeln sich noch selbsttätig weiterbewegen können, der Ansicht zugetan, daß diese Verdickung ein lichtrezipierendes, motorisches Organ sei.

Nachdem wir nun gesehen haben, daß wir es hier mit einem selbständigen Organ zu tun haben, will ich vorstellen den Namen „Geißelverdickung“, in Anschluß an die Theorie von MAST, in **Photoreceptor** zu verändern. Nachdem es also in phylogenetischem Zusammenhange mit dem Stigma stehen soll, wäre zu erwarten, daß es sich während der Teilung ebenso wie das Stigma einfach in zwei

Teile schnürt und sich also unabhängig von der Geißelteilung oder -neubildung verhält. Die Fig. 11 von STEUER über die Teilung von *Eutreptia* weist auch in dieser Richtung. Nach STEUER haben sich die ursprünglichen Geißeln der Länge nach gespalten — auf der Abbildung sehen wir also vier Geißeln, wovon aber nur zwei (die alten?) die Verbreiterung tragen. Augenscheinlich hat sich der Photoceptor noch nicht geteilt — es geschieht dies wahrscheinlich nicht gleichzeitig mit der Geißelteilung. Auf den verschiedenen Abbildungen ist weiterhin deutlich ersichtlich, daß dieser Photoceptor Formveränderungen unterworfen ist; das gleiche soll auch für das Stigma gelten. In der Regel sah ich die in Fig. 7 wiedergegebene Form, nämlich eine breite, etwas gebogene Platte, welche distal breiter wird und dem Geißelverlaufe folgt. Unsere Abbildung zeigt zugleich, daß es verschiedene Ausstülpungen besitzen kann, was vielleicht auf eine sog. „amöboide“ Bewegung zurückzuführen ist. Diese Form leitet zu einer anderen, oft beobachteten Form über (Fig. 6), deren Basis viel breiter als das Vorderstück ist, wodurch das Ganze mehr einem gestützten Kegel gleicht. Nur einmal fand ich die in Fig. 8 wiedergegebene Form mit einem spitz zulaufendem Hinterende und mit breiterem Vorderende. Welche Ursachen der Formveränderung dieses Photoceptors zugrunde liegen, konnte ich nicht ermitteln.

Das Stigma liegt meistens etwas höher als das eben behandelte Organ und ist auf Schnitten meistens rund. Auf Fig. 5 sehen wir aber wie es auch um das Reservoir herumgeklappt sein kann, also eine schildförmig gebogene Form annehmen kann. Im Gegensatz zu den *Euglenen* hat sich das Stigma in meinen *Phacus*-Präparaten mit Eisenhämatoxylin nicht gefärbt, sondern seine ursprüngliche braunrote Farbe bewahrt. Diese Farbe wird von kleinen Körnern verursacht, welche entweder regelmäßig in der plasmatischen Grundsubstanz eingebettet oder nur am Rande angeordnet sind (Fig. 6). Einige Male sah ich im Stigma eingebettet stärker lichtbrechende Tropfen (Fig. 5). Wahrscheinlich veranlaßten ähnliche Bilder FRANZÉ zur Aufstellung seiner „Linsentheorie“. Er interpretierte die von ihm in Stigmen gefundenen „Kristallkörper“ für lichtkonzentrierende Organellen. Jedoch glaube ich WAGER beipflichten zu müssen, welcher in diesen Strukturteilen nicht „Linsen“, sondern Lichtbrechungseffekte des dazwischen liegenden Plasmas sieht. Eine Linse würde nur dann von Nutzen sein, wenn es die wirksamen blaugrünen Strahlen bricht und konzentriert, um eine stärkere Absorption dieser Strahlen durch das recipierende Organ herbei-

zuführen; sowie es MAST für *Gonium* und *Volvoa* wahrscheinlich machte. Wo sich aber, wie in unserem Falle, der recipierende Teil vom Stigma frei gemacht hat, ist eine Linsenbildung im Stigma überflüssig geworden.

Die Wand des Reservoirs ist dick und schwarz gefärbt. Der Reservoirwand liegen eng an die kontraktile Vakuolen (Fig. 5—8), welche von zahlreichen ihnen anliegenden Plasmavakuolen gespeist werden. Das einfachste Bild gibt die Fig. 5. Auf der Fig. 9 sieht man seitlich vom Reservoir eine kontraktile Vakuole, deren Wand durch das Reservoir gummiballförmig eingedrückt wurde und welche nun hufeisenförmig das Reservoir umgibt. Drei zuführende Vakuolen, jede mit einer deutlich differenzierten Wand umgeben die kontraktile Vakuole. Auf dem Reservoir liegt noch eine zweite kontraktile Vakuole, in diesem Stadium aber ohne zuführenden Plasmavakuolen. Die Fig. 6 zeigt das gleiche Bild. Vergleichen wir nun aber die kontraktile Vakuolen von Fig. 5 und 8^I mit jenen von Fig. 6 und 8^{II}, dann erweckt es stark den Eindruck, als ob die ersten zwei noch an Volumen zunehmen würden (die abgeplattete Seite dem Reservoir noch zugekehrt), dadurch, daß die zuführenden Vakuolen ihren Inhalt in sie ergießen. Bei den beiden letzten Vakuolen ist die Diastole beendet, die zuführenden Vakuolen sind entleert und darum unsichtbar und die Systole steht bevor. Im Zusammenhang hiermit muß man in den Fig. 8 und 6 auf die kleinen dunklen Kreise achten, welche an der Berührungsstelle der Vakuolen- und Reservoirwand liegen. Scheinbar haben wir es hier mit einer Öffnung zu tun, durch welche die kontraktile Vakuolen ihren Inhalt ins Reservoir entleeren können, und welche zeitweise entsteht infolge Zusammenfließens beider Wände sobald sie miteinander in Berührung kommen. Auf Fig. 6 und 8^{II} sehen wir wieder die Wand der kontraktile Vakuole mit einer Menge ziemlich großer, schwarz gefärbter Körner besetzt, während Fig. 7 uns ein Übersichtsbild gibt von der Oberfläche dieser Vakuolenwand mit der Anordnung dieser Körner in netzförmigen Reihen wie wir es bei den *Ophryoscoleciden* (S. 64) noch sehen werden. An lebenden *Phacus* ist noch folgendes zu konstatieren: Dicht hinter dem Reservoir liegt ein großer runder Körper mit dunkel gefärbter Wand, um den nach außen zu oft noch ein zweiter Ring zu sehen ist. Unter dem binokulären Mikroskop sieht man deutlich, daß dieser Körper eine aus konzentrierten Lagen aufgebaute Kugel ist, deren innere Lagen heller erscheinen als die, zwischen den beiden obengenannten „Wänden“ liegenden. Unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nichols

erweisen sich diese Kugeln als aus doppelbrechendem Stoff bestehend; es setzt sich das lichte Kreuz noch in diffuser Form über die doppelte Wand fort. Wir haben es hier jedenfalls nicht, wie PASCHER (in seiner Flora) angibt, mit „Paramylum“ zu tun, da dies einfach brechend ist, sondern mit einer anderen Art von „Reservestoff“ vielleicht Amylum. Nun ist bekannt, daß Paramylum in Amylum übergehen kann. Es ist also möglich, daß die „Innenwand“ des Spheroid durch die Grenzlage beider Stoffe entsteht. Wir können

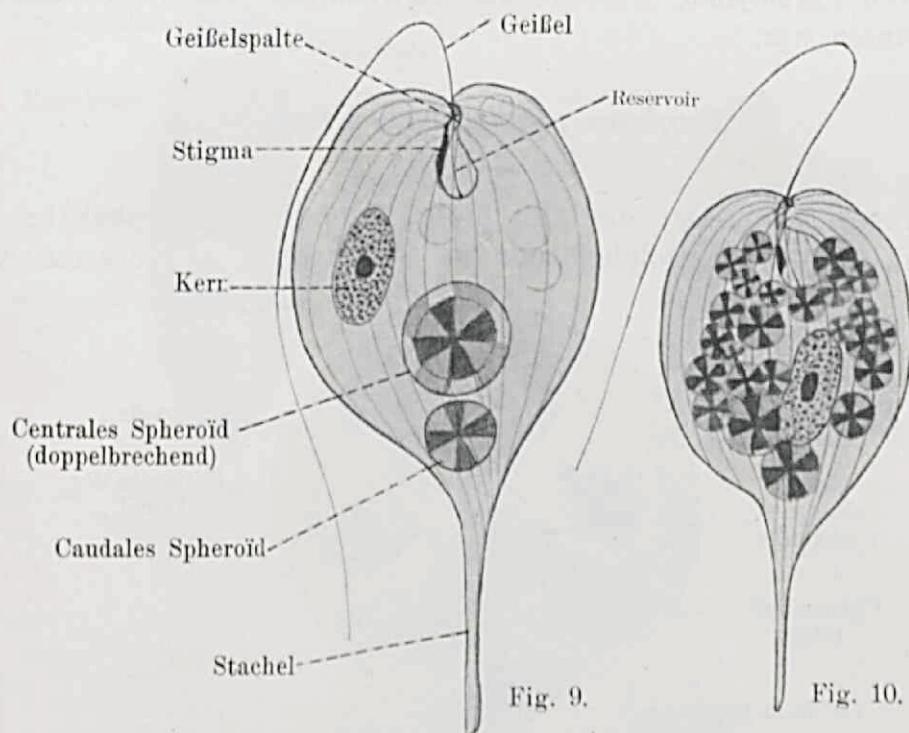


Fig. 9, 10. *Phacus pleuronectes*. Gesehen durch's Polarisationsmikroskop. Fig. 9, nur zwei große Spheroide sind anwesend, das zentrale mit doppelter Wand. Die Zone zwischen den beiden Wänden zeigt ein diffuses Kreuz. Fig. 10, nach reicher Assimilation ist das Individuum erfüllt mit Paramylum-Spheroiden.

uns dann vorstellen, daß das Centrum als ältester Teil bereits ganz in Amylum umgesetzt ist, während in der äußeren, jüngsten Lage der Umwandlungsprozeß noch in vollem Gange ist. In ihr befinden sich wahrscheinlich neben Amylum auch noch Paramylumteilchen, wodurch das diffuse Bild entsteht. Denselben Umwandlungsprozeß kann man auch an Exemplaren wahrnehmen, welche reichlich assimilierten. Meistens ist hinter dem großen, im Centrum gelegenen Sphäroid noch ein kleineres, vor dem Stachel liegen-

des zu beobachten (Fig. 9), welches keine doppelte Kontur zeigt. Außerdem gibt es Exemplare, deren ganzer Körper bei gewöhnlichem Lichte grob vakuolisiert erscheint, bei gekreuzten Nichols zeigen alle diese Vakuolen das bekannte Kreuz (Fig. 10). Es sind also alle Amylumsphäroide. Bei einem anderen Exemplar, deren Plasma ähnlich vakuolisiert war, erschien unter den Nichols nur an den bekannten zwei Sphäroiden Centrum und vor dem Stachel das Kreuz. In diesem Falle enthielten also die Sphäroiden wahrscheinlich noch Paramylum, während der Umwandlungsprozeß noch nicht eingetreten war.

Euglena pisciformis KLEBS.

(Fig. 11—16.)

KLEBS beschreibt, daß für diese Art zwei Chlorophylträger normal, vier wahrscheinlich nur im Teilungszustand vorkommen.

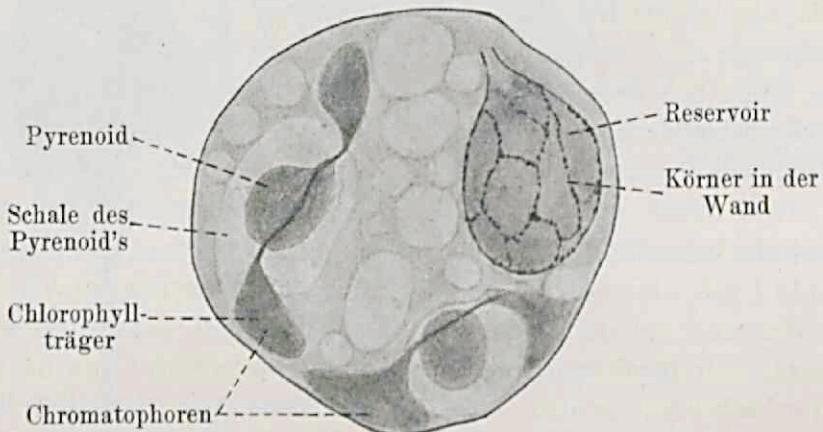
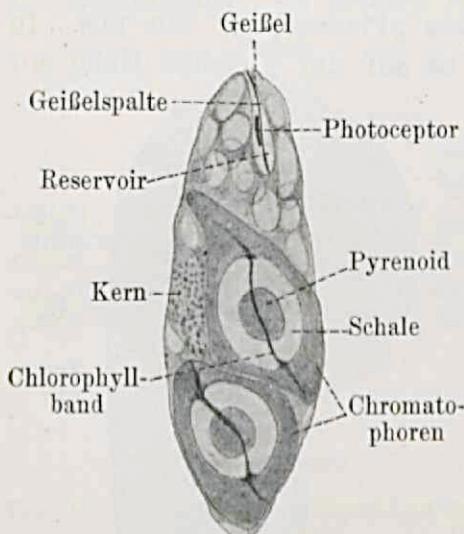
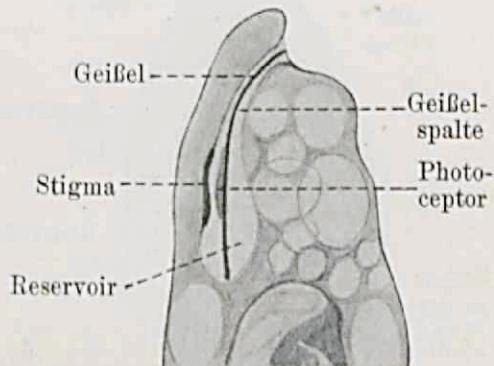
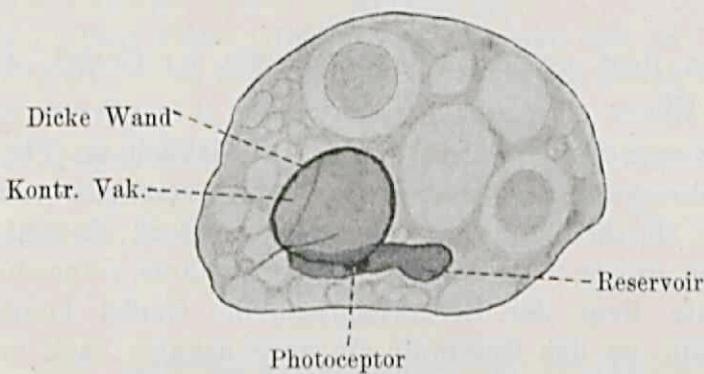


Fig. 11. *Euglena pisciformis* KLEBS.

Auch ich fand in der großen Menge Material, die mir zur Verfügung stand, stets nur zwei Chlorophylbänder, welche je ein beschaltetes Pyrenoid enthielten.

Die Formen der Chloroplastpyrenoide ähnelt einigermaßen denjenigen von HAASE für *Euglena sanguinea* beschriebenen (Taf. 5 Fig. 1). Auch dort besteht das Pyrenoid aus zwei Halbkugeln, welche mit ihren platten Seiten aneinanderliegen, aber sich nicht vollkommen decken. Im Gegensatz zu *Euglena sanguinea* sehen wir bei unserer Art um jede Pyrenoidhälfte einen hyalinen, uhrglasförmigen Teil, die Schale. Die Chromatophoren sind platte Bänder, in der Aufsicht ziemlich breit, in der Seitenansicht stets gebogen (Fig. 11). In der dadurch entstehenden Höhlung liegt das Pyrenoid

durch ein schmales Chlorophylband unterstützt (Fig. 11 u. 12). Auf Schnitten kann man, wie die Fig. 11 u. 12 zeigen, verschiedene Bilder erhalten. Zwischen den Chromatophoren liegt der Kern. Er ist ein echter Endosomkern. Der Vorderteil des Euglenenkörpers enthält hyalines Plasma mit ziemlich großen Vakuolen. Die Öffnung der Geißelrspalte liegt einigermaßen seitlich. Der Spalt selbst dringt

Fig. 12. *Euglena pisciformis* KLEBS.Fig. 13. *Euglena pisciformis* KLEBS.Fig. 14. *Euglena pisciformis* KLEBS.

ins Plasma ein und geht schließlich ins Reservoir über. Deutlich sieht man durch diesen Spalt die Geißel laufen (Fig. 12, 13, 16). Sie trägt knapp unterhalb des Überganges ins Reservoir eine ovale Verdickung (Fig. 13, 16), durchläuft das Reservoir und inseriert im Reservoirboden. In allen meinen hunderten untersuchten Exemplaren fand ich stets nur eine Geißelwurzel, so daß wir annehmen können, daß sie hier im Gegen-

satz zu anderen Euglenenarten (*Euglena Ehrenbergii*, *sanguinea*, *viridis*) nicht gegabelt ist.

Die Geißelverdickung liegt ihr seitwärts an (Fig. 12 u. 13), oft weist sie auch einen Farbunterschied auf, dann sieht man die Geißel als einen schwarz gefärbten Strang neben der lichter gefärbten Geißelverdickung verlaufen.

Auch hier haben wir wieder einen „Photozeptor“ vor uns. In derselben Abbildung sieht man, wie er auf der gleichen Höhe mit

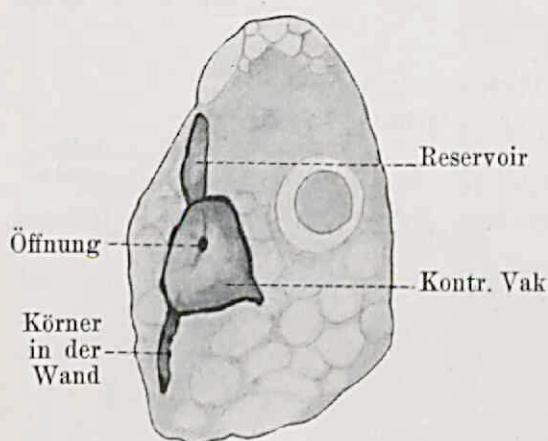


Fig. 15. *Euglena pisciformis* KLEBS.

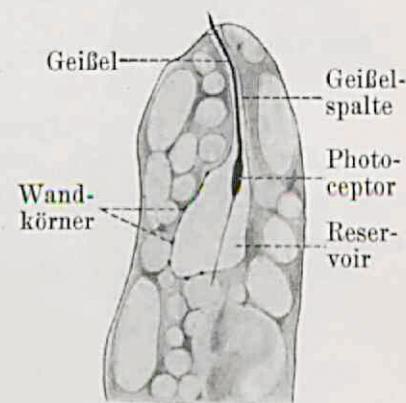


Fig. 16. *Euglena pisciformis* KLEBS.

dem Stigma liegt und zwar an der Seite der Geißel, welche ihm zugekehrt ist.

Dem Reservoir liegt eine kontraktile Vakuole an (Fig. 14 u. 15), welche wahrscheinlich wieder durch einen zeitweise entstehenden Porus (Fig. 15) ihren Inhalt ins Reservoir entleert. Sowohl Reservoir als Vakuole weisen eine Ab- und Zunahme ihres Volumens auf. Im ersten Falle liegt der Reservoirwand die Geißel knapp an; im zweiten Falle ist das Reservoir ein ausgedehnter Sack mit weitem Lumen. Die Wand, sowohl der kontraktilen Vakuole (Fig. 15) als auch des Reservoirs (Fig. 11 u. 16) trägt wieder feine Körner; in Fig. 11 kann man deutlich sehen, wie sie in netzförmigen Figuren auf der Oberfläche des Reservoirs angeordnet sind. Die verschiedene Färbbarkeit der Wände (in einem Individuum ist die Reservoirwand ungefärbt, im benachbarten dagegen hat die Wand eine sehr dunkle Tönung angenommen) muß einem allmählichen Eindringen von Farbstoffen seitens der Geißelspalte zugrunde liegen.

***Trachelomonas hispida* PERTY.**
(Fig. 17 u. 18.)

Die Umhüllung dieser Art färbt sich stark mit Eisenhämatoxylin, während die kleinen Stacheln den Panzer grob punktiert erscheinen lassen. Ein Kragen fehlt, ebenso größere Stacheln an der Mündung der Geißelrspalte. In meinen Präparaten fand ich 6—10 Chromato-

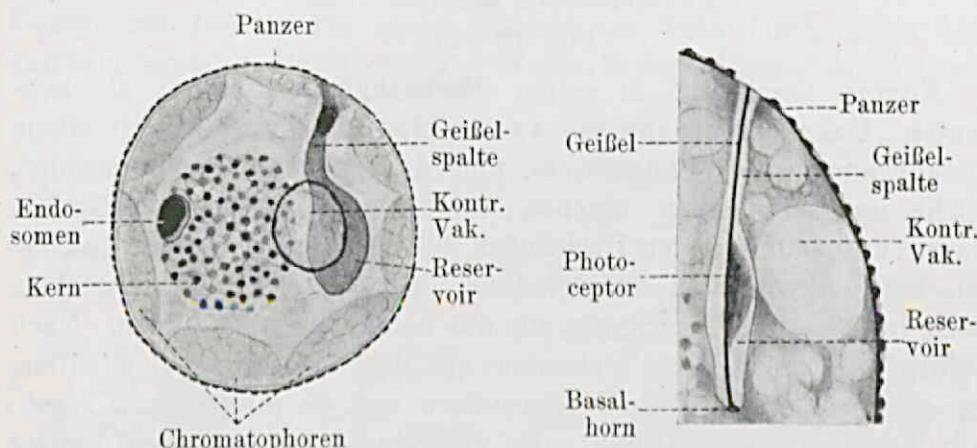


Fig. 17. *Trachelomonas hispida* DofL. Fig. 18. *Trachelomonas hispida* DofL.

phoren, welche alle dem Panzer anlagen. Pyrenoide konnte ich der Kleinheit des Objektes wegen nicht auffinden.

Der Kern füllt einen Großteil des Plasmas aus, er besitzt ein Endosom und ein feines Liniennetzwerk, in dessen Ecken Chromatin-körner liegen (Fig. 17). Der Vakuolenapparat ähnelt dem von *Euglena pisciformis*; er besteht aus einem Reservoir und aus einer kontraktilen Vakuole, welche dem Reservoir seitlich ansitzt. Die Geißel besitzt ein Basalkorn, ihr liegt ein „Photozeptor“ seitlich an (Fig. 18).

Peridineen.

Dr. G. ENTZ hatte die Freundlichkeit mir zwecks Untersuchung dieser Gruppe einige seiner Präparate zur Verfügung zu stellen, welche er anlässlich seiner Tintinnidenuntersuchung (1902—1904) in Neapel angefertigt hatte. Über die angewandte Technik dieser Präparate verweise ich auf seine Tintinnidenarbeit (1909). Maßgebend für mich war, daß die 2—5 μ dicken Schnittserien ebenfalls mit Osmiumsäure (FLEMMING'sche Flüssigkeit) fixiert und mit Eisenhämatoxylin in toto gefärbt und nicht differenziert waren.

Allerdings war die Färbung nach so vielen Jahren etwas verblaßt; jedoch kann ich hier einige Besonderheiten über Plasma-

struktur und Pusulenwand mitteilen. Es ist zu hoffen, daß über den sehr komplizierten Pusulenapparat dieser Gruppe bald eingehendere Untersuchungen folgen.

Die Ceratien waren aus dem Lunzer See (Österreich) nach der GELEI'schen Methode osmirt und auf $2\ \mu$ geschnitten.

***Peridinium steinii* JÖRG.**

(Fig. 19—21.)

KOFOID beschreibt in seiner diesbezüglichen Arbeit als konstantes „Exkretionsorgan“ die zweilappige „Sackpusule“ mit einem Ausfuhrgang zu der Längsfurche und der runden „Sammelpusule“, welche ihrerseits einen eigenen Ausfuhrgang besitzt. Außerdem können unter abnormalen Umständen¹⁾ im Plasma noch eine „akzessorische“ Vakuole und verschiedene „Tochtervakuolen“ entstehen, welch letztere in einem Kranz um die beiden Pusulen liegen. Nach KOFOID sollen sich diese Vakuolen aus den beiden Pusulen füllen, worauf sie nach der Peripherie wandern und da ihren Inhalt innerhalb des Panzers entleeren. Es entsteht dann zwischen Panzer und Plasma eine hyaline, im Leben rosa gefärbte Flüssigkeitszone von derselben Farbe wie die Flüssigkeit in der Pusule.

Er denkt sich also die Pusulen nicht als ein Exkretions-, sondern als ein Nahrungsaufnahmeorgan, weil das Wasser in den Geißelporus hineingestrudelt und durch die Panzerporien wieder entfernt werden soll. Wie äußerst schwer aber zu entscheiden ist, ob die „Tochtervakuolen“ sich peripherwärts bewegen oder gerade von der Peripherie auf die Pusule zu, zeigt eine Bemerkung von ihm auf p. 36: „While it is not possible to trace the movement of these daughter vacuoles, on account of their minuteness and the slowess of the process, the conditions of their appearance, distribution and disappearance are such to suggest²⁾ that they form on the walls of the main pusule apparatus and pass peripherally, discharging their contents, perhaps by osmosis, at the surface. They are thus in reality daughter pusules or vacuoles deriving their fluid from the main reservoirs, but are of ephemeral existence and no morphological significance“.

Bekanntlich tritt unter abnormalen Umständen immer eine Vakuolisation im Plasma auf. Wir können also mit KOFOID annehmen, daß die „akzessorischen“ und „Tochtervakuolen“ keine

¹⁾ Exemplare aus Laboratoriumsaquarien.

²⁾ Kursiv von mir.

konstanten Zellbestandteile sind, sondern nur unter abnormalen Umständen auftreten. In bezug auf alles über die Pusule bekannt gewordene glaube ich sie doch ihrer Funktion nach mit der kontraktilen Vakuole der übrigen Flagellaten homolog stellen zu müssen, die Pusule also als ein Ausscheidungsorgan ansehen. Die gleiche Farbe der Flüssigkeit unter dem Panzer und in der Pusule, welche Tatsache KOFOID als Beweis für seine Theorie ins Feld führt, kann kein durchschlagender Beweis sein. Wenn Wasser durch die Panzer-

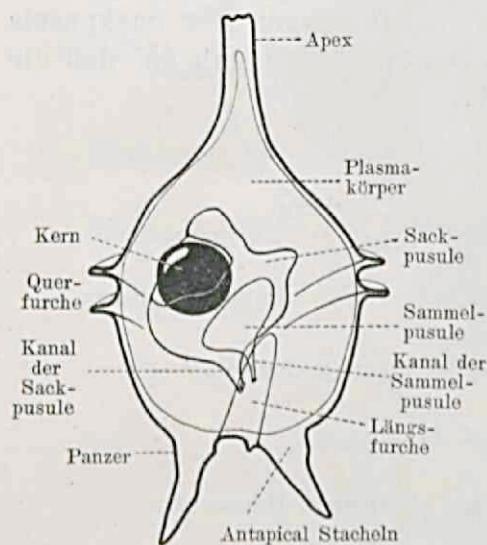


Fig. 19. *Peridinium Steinii* JÖRG.
Schema, ein longitudinaler Schnitt.

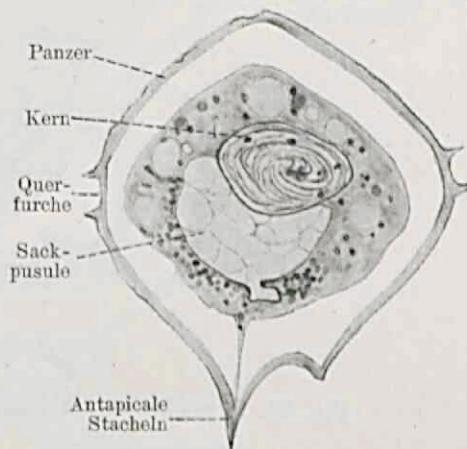


Fig. 20. *Peridinium Steinii* JÖRG.
FLEMMING, HEIDENHAIN.

porien in den Körper eindringt und dieses Wasser durch die Pusule entfernt wird, ist es sehr begreiflich, daß sowohl alle Flüssigkeitsbläschen im Plasma als auch der Pusuleninhalt die gleiche Farbe annehmen, welche die Flüssigkeitszone unter dem Panzer hatte. Die mir zur Verfügung gestandenen Exemplare waren ebenfalls aus Neapel; jedoch befanden sie sich als aufgenommene Nahrung im Plasma von Tintinniden. Darum ist es möglich, daß sich bereits abnormale Einflüsse in bezug auf den Pusulenapparat geltend gemacht haben. Ich konnte nämlich nur eine große Pusule auffinden, welche zwei Ausstülpungen besaß, wovon die eine mit dem zweiten Lobus der Sackpusule übereinstimmte (siehe KOFOID's Beschreibung), während die andere quer hierzu stand und in bezug auf die Lage mit der durch KOFOID beschriebenen „Sammelpusule“ übereinstimmte. Es ist also möglich, daß hier bereits ein Verschwinden der trennen-

den Wände zwischen Sack- und Sammelpusule stattfand, so daß das Lumen der „Sammelpusule“ das von der „Sackpusule“ um eine zweite Ausstülpung (senkrecht auf die erste stehend), vergrößerte. Eine Andeutung hiervon finden wir vielleicht noch in dem Rest eines Kanals der Sammelpusule zurück, welcher als ein Ausläufer des Quersackes zu sehen ist und ein kurzes Stück dem noch vollkommen vorhandenen Kanal der Sackpusule folgt. Der Kern liegt dem größten Lobus der Sackpusule an und wird von unten durch die quere Aussackung umfaßt (vgl. Fig. 19). Von einer „akzessorischen“ Vakuole habe ich nichts gesehen; wohl aber traf ich einige Tochtervakuolen an, welche Ausstülpungen der Sackpusule darstellten (siehe Fig. 20). Bereits SCHÜTT (1895) gab an, daß die

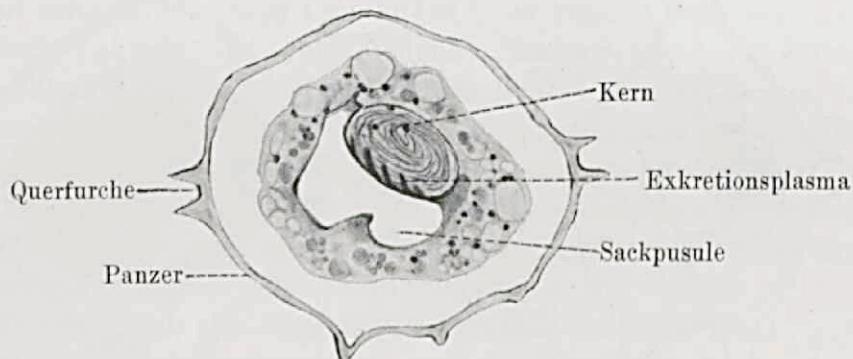


Fig. 21. *Peridinium Steinii* JÖRG. FLEMMING, HEIDENHAIN.

beiden Pusulen von einer eigenen Membrane umgeben werden, von welchen die Sackpusule die dickere, die Sammelpusule die dünnerne hat. Für die anderen Vakuolen beschrieb er keine eigene Wand.

In meinen Präparaten konstatierte ich die folgenden Strukturbesonderheiten; um der Wand der Pusule, welche ziemlich dick und schwarz gefärbt ist, liegt eine Plasmazone von dunklerer Färbung als die des übrigen Plasmas. Diese Zone häuft sich besonders in den Einbuchtungen an (Fig. 20). Auch dort, wo auf den Schnitten die dünne Plasmalage zwischen Querlobus der Pusule und dem Kern, getroffen ist, sieht man deutlich, daß dieses Plasma von dichterer Konsistenz ist als das übrige Plasma (Fig. 21).

Wir haben hier also ein Bild vor uns, welches dem „Exkretionsplasma“, daß sich um der kontraktilen Vakuole vorfindet, ähnelt; eine weitere Stütze dafür, daß auch die Pusule eine Art Exkretionsorgan vorstellt.

***Peridinium divergens* EHRENBURG.**
(Fig. 22 u. 23.)

SCHÜTT (1895) gab von dieser Art zwei Pusulen an, eine hakenförmig umgebogene „Sackpusule“ und eine runde „Sammelpusule“, welche von zahlreichen „Tochtervakuolen“ umgeben ist (Taf. 13

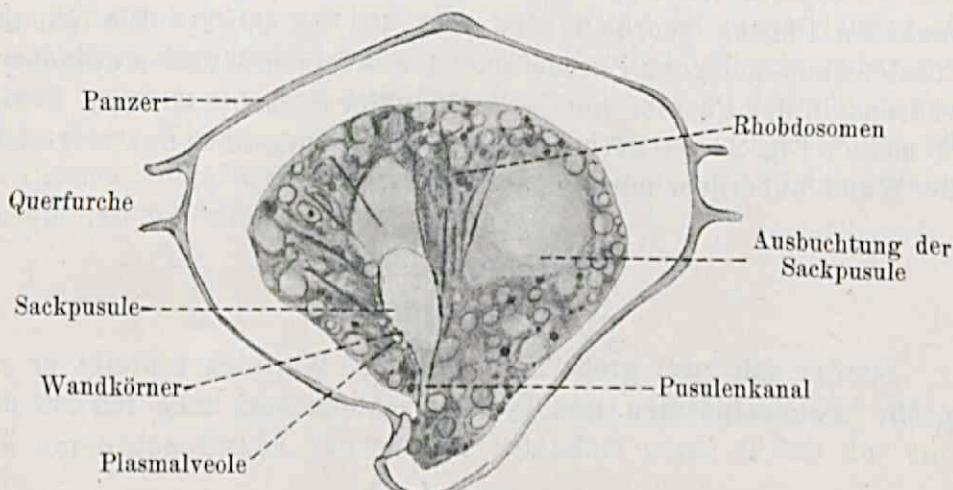


Fig. 22. *Peridinium divergens* EHRENBURG. FLEMMING, HEIDENHAIN.

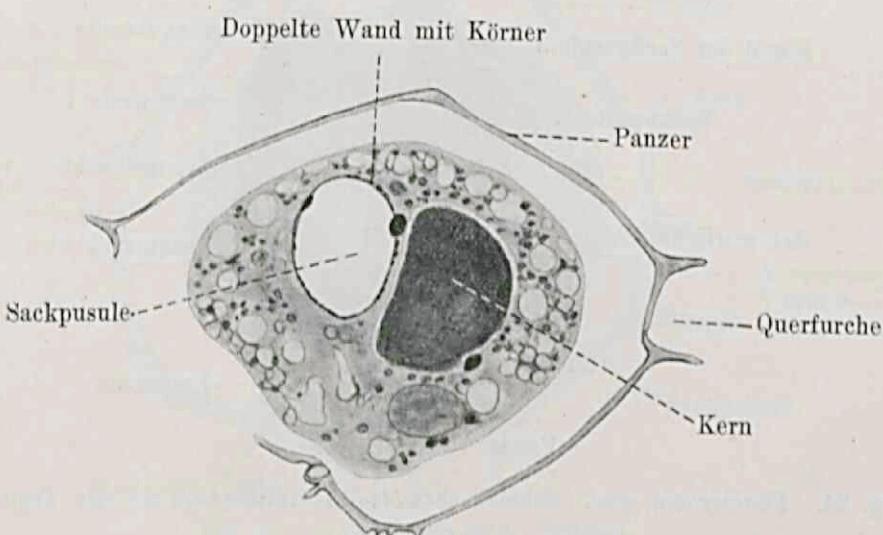


Fig. 23. *Peridinium divergens* EHRENBURG. FLEMMING, HEIDENHAIN.

Fig. 99, 5). In den wenigen mir zur Verfügung gestandenen Schnitten, habe ich die Sammelpusule mit den umgebenden Tochtervakuolen nicht angetroffen; wohl aber hatte ich Schnitte (5μ) durch die Sackpusule und deren Ausfuhrgang. Auf meiner Fig. 22 ist der untere Teil der Pusule mit dem Ausfuhrkanal getroffen, während man da-

neben noch eine Ausstülpung der Pusule sieht. Außerdem sieht man im Plasma deutlich schwarz gefärbte feine Nadeln, welche strahlenförmig nach dem Geißelporus gerichtet sind. Schon SCHÜTT fand diese Nadeln („Rhabdosomen“ genannt) bei *Peridinium globulus*, *divergens*, *ovatum* und *michaelis* (p. 90) und zwar hauptsächlich zur Zeit der Sporenformung, wobei sie oft um einen Strahlungsmittelpunkt im Plasma geordnet sind (Taf. 13 Fig. 99, 2). Die um der Pusulenwand gelegene Plasmalage ist aus feinen Alveolen aufgebaut, während in der Pusulenwand selbst dunkler gefärbte Granula liegen. In meiner Fig. 23 ist noch einmal dasselbe zu sehen, nur zeigt hier die Wand außerdem eine doppelte Kontur.

Phalacroma spec.

(Fig. 24.)

SCHÜTT sah zwei große Sackpusulen. Weiteres schreibt er auf p. 55: „Sammelpusulen mit Tochterpusulenkranz habe ich bei den

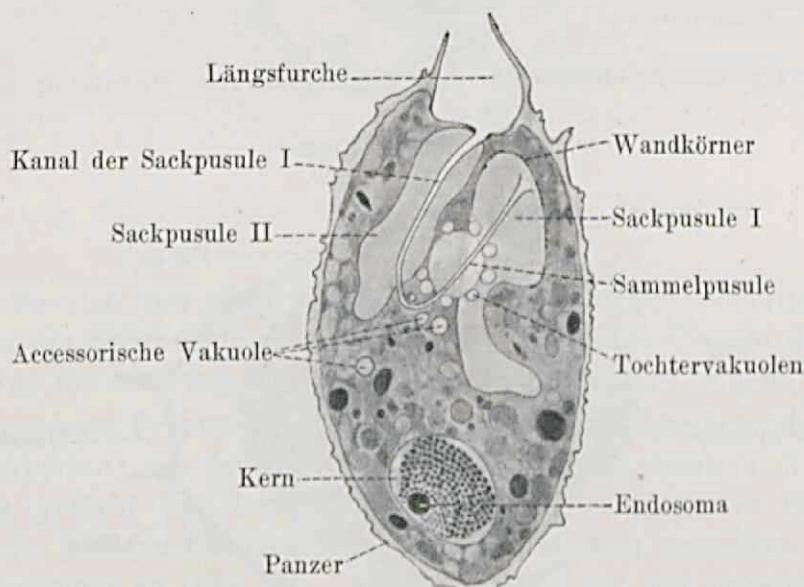


Fig. 24. *Phalacroma* spec. Schema nach drei Schnitten, ein schiefer Transversalschnitt.

Phalacromaceen bisher nicht gesehen, doch möchte ich nicht behaupten, daß sie nie vorhanden seien; vielmehr möchte ich als eigentlichen Typus das Verhältnis auffassen, wie es sich bei *Blepharocysta* gezeigt hat, d. h. im vollkommenen Typus: zwei Sackpusulen und zwei Sammelpusulen mit Tochterpusulen; im reduzierten Typus kommen aber nur die beiden Sackpusulen zur Ausbildung,

während die anderen Teile stetig oder zeitweise unterdrückt werden, und nur als Nebenpusulen auftreten. Diese habe ich nicht selten in geringerer oder größerer Zahl in der Zelle angetroffen.“

Im Zusammenhang mit SCHÜTT's Bemerkung muß ich hier aufmerksam machen, daß in meinen Exemplaren doch eine Sammelpusule mit Tochtervakuolen (siehe Fig. 24) vorkommen. Die eine Sackpusule ist etwas länger als die anderen und besitzt einen sehr langen, hakenförmig gebogenen Kanal, welcher sich erst von dem Porus abwendet, danach aber in einer jähnen Wendung wieder dem Porus zustrebt. Ferner sah ich im Plasma einige akzessorische Vakuolen. In der Wand der größten Pusule sah ich wieder Körner liegen.

***Goniodoma* spec.**

(Fig. 25 u. 26.)

SCHÜTT gab an, daß die Untersuchung der Pusule bei dieser Art durch den dicken Panzer sehr behindert wird; er sah nur eine

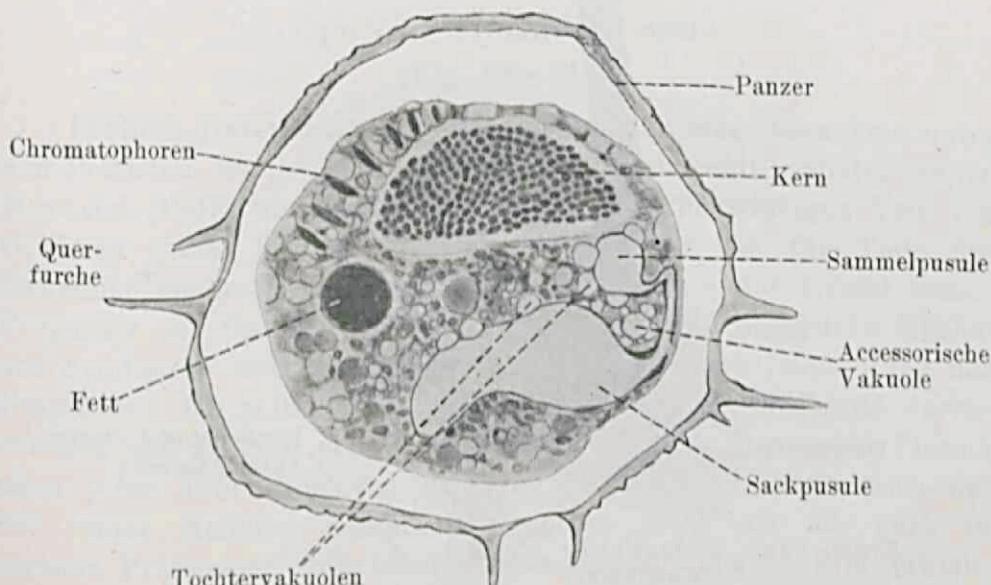


Fig. 25. *Goniodoma* spec. Schema.

Sackpusule und bei sich teilenden Individuen zwei (Taf. 8 Fig. 30). Aus meinen Präparaten ersah ich aber, daß der Pusulenapparat komplizierter ist (s. Fig. 25). Der ganze Apparat besteht aus einer hakenförmig umgebogenen Sackpusule mit vielen Tochtervakuolen und einem kurzen Kanal, mittels welchen diese Sackpusule im Geißelporus ausmündet, ferner aus einer Sammelpusule mit

zahlreichen Tochtervakuen und einem langen, rechtwinklig umgebogenen Kanal, welcher nahe dem

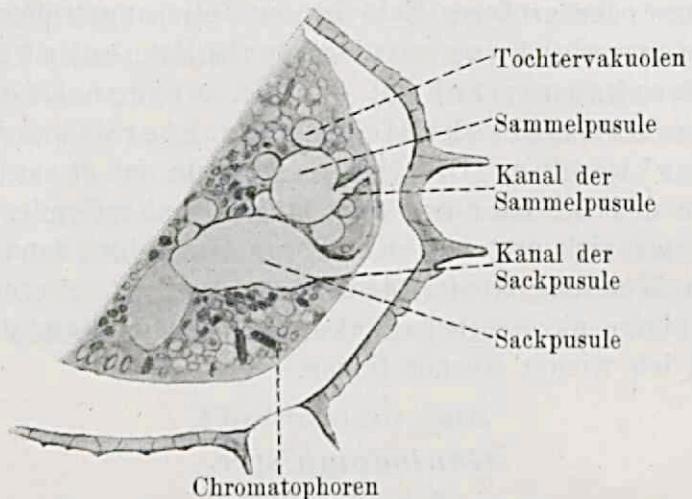


Fig. 26. *Goniodoma* spec. FLEMMING, HEIDENHAIN.

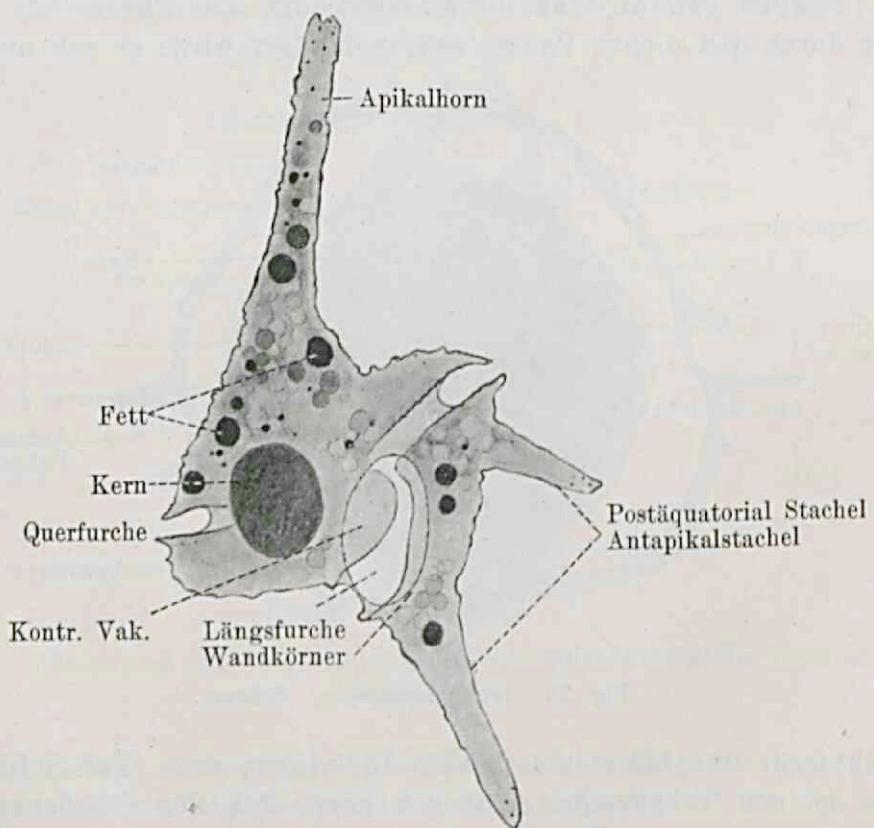


Fig. 27. *Ceratium hirundinella* O. FR. MÜLL. Osmierung nach NASSANOW.

anderen ausmündet. Außerdem liegt neben dem Ausführkanal der Sackpusule eine andere kleine Pusule

mit Tochtervakuolen, die ich für eine accessorische Vakuole halte. Die Wand beider Pusulen ist ebenfalls dick und mit schwarzen Körnern versehen (Fig. 26).

***Ceratium hirundinella* O. FR. MÜLL.**

(Fig. 27.)

G. ENTZ jun. (1909, p. 911) gab für diese Art eine Sackpusule an, welche unter der Längsfurche liegt und im Geißelporus ausmündet. Auch in meinen Präparaten fand ich stets nur eine große Pusule, welche ihre Mündung in der Geißelspalte hat. In der Pusulenwand sind wieder zahlreiche kleine, schwarz gefärbte Körner zu sehen (Fig. 27). Auch in der Wand der Geißelspalte sieht man eine körnige Struktur, jedoch sind hier die Körner größer und liegen weiter auseinander. Sie stimmen überein mit den auch von ENTZ (1927, p. 412) angegebenen „Tüpfel“, das sind Porien im Panzer, in welchen feine Ausstülpungen des Ectoplastes dringen.

***Opalina dimidiata* STEIN.**

(Fig. 28—31.)

Frühere Untersucher hielten *Opalina* für eine Ausnahme unter den Protisten, da ihr eine kontraktile Vakuole fehlt. Später fanden METCALF (1907) und KONSULOFF (1922) im rückwärtigen Teil von Opalinen große Höhlen oder Kanäle, welche sie für Teile des Exkretionsapparates hielten. v. OVERBEEK kam auf Grund seiner Präparate von *Opalina ranarum* zur Ansicht, daß dergleiche Höhlen auf Artefakten beruhen, entstanden durch falsche Behandlung der Präparate. Ich selbst hatte die Gelegenheit seine Präparate durchzusehen und fand in den Opalinen ausschließlich homogenes Plasma ohne jeder Andeutung von größeren Höhlen. Ich kann mich daher seiner Meinung anschließen, um so mehr als ich auch in eigenen Präparaten von *Opalina ranarum* das gleiche Bild erhielt. METCALF (1909) machte in seiner ausführlichen Abhandlung über *Opalina* auch für *Opalina ranarum* und *obtrigona* eine Ausnahme, indem er meint, daß diese Formen infolge ihres platten Baues kein „Exkretionsystem“ besitzen. Im Gegensatz hierzu meint KONSULOFF bei *Opalina ranarum* im candalen Ende ein Netzwerk von Kanälen gesehen zu haben. Was jedoch seine diesbezügliche Abbildung (Textfig. 9) betrifft, so ist diese nicht deutlich genug um aus ihr auf ein eventuelles Artefakt zu schließen. Der Taf. 4 Fig. 14 und p. 370, Fig. N

von METCALF kann ich mich vollkommen anschließen, da auch ich in meinen Präparaten von *Opalina dimidiata* oft diesen Bildern begegnete. Die Opalinen besaßen sehr viele Kerne in Teilungsstadien

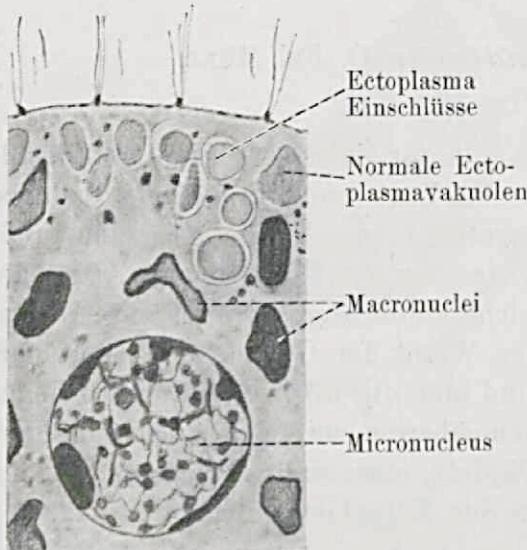


Fig. 28. *Opalina dimidiata* STEIN.

plasma abstachen (Fig. 29). Bereits LÉGER und DUBOSCQ beschrieben dergleiche abnorme Vergrößerungen (p. 398), welche sie für eine degenerative Alter-

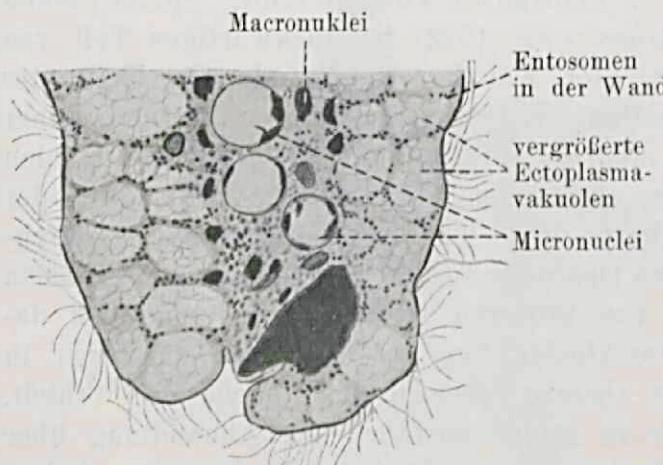


Fig. 29. *Opalina dimidiata* STEIN.

nuclei und Cilien bei diesen Tieren intakt. v. OVERBEEK'S Fig. 18 und 19 (deutsche Ausgabe) stellen den Beginn dieser abnormen Vakuolisierung dar (vgl. seine Abbildungen in bezug auf Zahl und relative Kerngröße mit meiner). Er schreibt aber (in Anschluß an

aber auch verschiedene kleine Individuen in den Präparaten wiesen auf ein intensives Aufteilungsstadium hin. Neben normalen Individuen mit homogenem Entoplasma und normal vakuolisiertem Ectoplasma (Fig. 28) fand ich auch Exemplare mit enorm vergrößerten Ectoplasmavakuolen, welche oft in zwei bis drei Reihen übereinander lagen und durch ihre lichtere Färbung von dem dunkleren, ins Körperinnere zurückgedrängtem Entoplasma abstachen (Fig. 29). Bereits LÉGER und DUBOSCQ beschrieben dergleiche abnorme Vergrößerungen (p. 398), welche sie für eine degenerative Alter-

tumserscheinung hielten. Auch in meinem Material kam die große abnorme Vakuolisierung in den größten Exemplaren vor. Ob aber dieser Zustand eine Degenerations- oder Absterbeerscheinung ist, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben. Jedenfalls waren Micro-

die Fütterungsversuche KONSULOFF'S) diese abnorme Vakuolation einer reichlichen Fütterung, nicht dem Alter, zu. Wenn wir aber die diesbezüglichen Abbildungen KONSULOFF'S untersuchen (Taf. 12 Fig. 10, 13, 14; Taf. 13 Fig. 1), dann sehen wir ein ganz anderes Bild vor uns. Die von ihm in seinen Fütterungsexperimenten untersuchten Ectoplasmaalveolen sind viel kleiner als die Kerne; sie liegen in einer schmalen, ein bis zwei Reihen dicken Lage direkt unter der Pellicula und enthalten alle gelb gefärbte Einschlüsse von verschiedener Form. Es sind dies die gleichen Alveolen worüber OVERBEEK auf p. 266 und im folgenden spricht und von welchen er die Fig. 39, 40 und 41 beifügte. Meines Erachtens hat VAN OVERBEEK übersehen, daß es eigentlich zwei Arten von Ectoplasma vakuolen gibt, welche ganz verschieden voneinander sind.

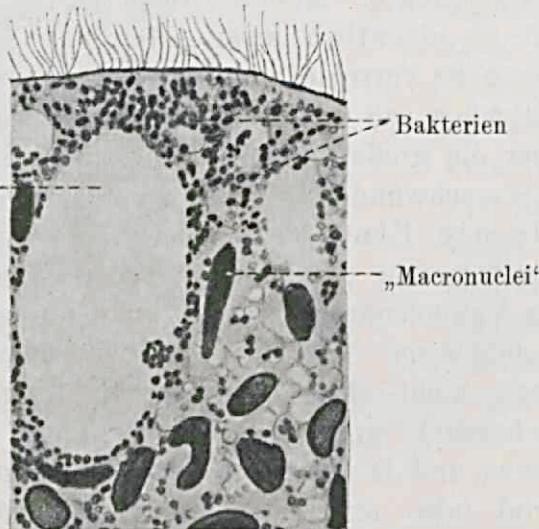
Die kleineren Vakuolen sah auch ich in allen normalen Tieren (Fig. 28). Sobald aber die große Vakuolisierung auftrat, waren die kleineren Vakuolen verschwunden. Die großen Vakuolen tragen jedenfalls nie Einschlüsse (vgl. die Fig. 18 u. 19 von VAN OVERBEEK mit meiner Fig. 29). Welcher Zusammenhang aber zwischen beiden Vakuolenarten besteht kann nur eine neu erliche Untersuchung aufklären. Ich glaube annehmen zu müssen, daß diese Erscheinung nicht allein mit der Nahrungsaufnahme, sondern auch wahrscheinlich mit dem Alter der Tiere zusammen hängt, wie schon LEGER und DUBOSCQ vermuteten. Man findet in dem gleichen Material (also unter den gleichen Ernährungsumständen) beide Arten vor; im Gegensatz zu den Experimenten KONSULOFF'S, bei welchen unter dem Einflusse der Ernährung, je nachdem entweder das ganze Material wenige oder viele kleine Ectoplasma vakuolen aufwies.

Was den sog. „Exkretionsapparat“ betrifft, bin ich auf Grund meiner Präparate zu folgender Überzeugung gekommen. Wir scheinen es hier mit einem Degenerationsprozeß zu tun zu haben, welcher entweder entstand infolge eines von eingedrungenen Bakterien aus geschiedenen Stoffes oder durch einen Stoff aus der *Opalina* selbst, welcher wohl das Plasma nicht aber die Endosomen auflöst, welche sich an bestimmten Stellen anhäufen. Die erstgenannte Vermutung scheint mir am meisten annehmbar, ich lasse hier eine kurze Beschreibung der Tatsachen folgen. Drei verschiedene Stadien bekam ich zu Gesicht: 1. Tiere mit eben begonnener Vakuolisierung, 2. solche mit serienweise aneinander gereihten Vakuolen und 3. Exemplare, in welchen die dazwischen gelegenen Plasmabrücken so gut wie verschwunden waren. In allen diesen Fällen war in und um den ent

standenen Höhlen eine Anhäufung von kleinen Stäbchen zu beobachten, welche größer und dunkler gefärbt waren, als die gewöhnlichen Endosomen und oft je vier zusammenlagen, was ihnen das Ansehen von Kokkentetraden gab. Bereits METCALF berichtet hier von. Er erklärt auf p. 185 (1907): „The membrane surrounding the excretory vacuoles is very delicate in *Opalina* being scarcely more evident than the ordinary cytoplasmic reticulum.“ Dies muß ich allerdings in Abrede stellen. Um die Höhle ist absolut keine Membran zu sehen, im Gegenteil erweckt es oft den Eindruck als ob an manchen Stellen das Plasma aufgelöst wäre. Oft umschließt

eine dergleiche Höhle unregelmäßig einen aus dem Endoplasma hervorragenden Kern. In der Regel sind die Vakuolen mit den erwähnten Stäbchen erfüllt, welche METCALF für „Microsomen“ hält, ich für eingedrungene Bakterien halte (Fig. 30 u. 31; vgl. auch

Kaverne —

Fig. 30. *Opalina dimidiata* STEIN.

METCALF, 1907 Fig. 14 auf Taf. 4). Meine Meinung basiert auf den folgenden Tatsachen:

1. die großen Vakuolen und Höhlen traten nur dort im Plasma auf, wo auch die stäbchenförmigen Körperchen vorhanden waren;
2. die Höhlen treten am ersten an der Grenze von Endo-ectoplasm auf, also dort, wo die eindringenden Bakterien ihre Wirkung am ersten fühlbar machen würden (Fig. 30);
3. sobald dieser Zerstörungsprozeß beendet ist, verschwinden damit auch die Vakuolen. Dann ist der caudale Teil des Opalinenkörpers erfüllt von einer Masse dieser Stäbchen; Plasma und Kerne fehlen dann in dieser Region ganz. Es ist die Menge dieser stäbchenförmigen Körperchen unvergleichlich größer als Endosomen vorhanden sein könnten (Fig. 31).

Aus all diesen Beobachtungen meine ich schließen zu müssen, daß wir es hier nicht mit einem „Exkre-

tionsapparat" zu tun haben, sondern mit einer langsam fortschreitenden Zerstörung des Plasmas durch einen von eingedrungenen Bakterien (?) erzeugten Stoff. Inwiefern sich diese von mir bei *Opalina dimidiata* aufge-

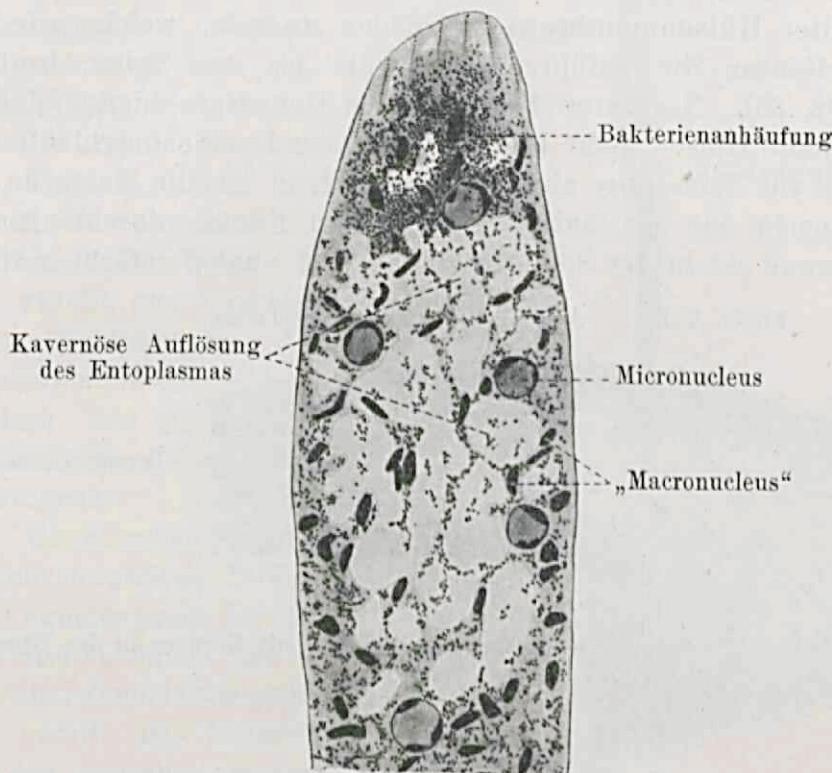


Fig. 31. *Opalina dimidiata* STEIN.

stellte Hypothese auch auf andere Opalinen übertragen läßt, bei welchen METCALF und KONSULOFF sog. Exkretionsapparate beschrieben, muß noch untersucht werden.

Das Fehlen eines Exkretionsapparates bei Opalinen weist vielleicht auf die Möglichkeit hin, daß die Opalinen überhaupt keine Ciliophoren sind, sondern eventuell vielgeißelligen Flagellaten nahe stehen.

Paramaecium caudatum EHRBG.

(Fig. 32—36.)

Als ich mein *Paramaecium*-Material untersuchte, war die neuere Abhandlung von GELEI über den „Nephridialapparat“ (1928) noch nicht erschienen. Bereits damals fielen mir einige Besonderheiten

auf, welche ich später von GELEI beschrieben fand, weshalb ich mich nun über diese Beobachtungen kurz fassen kann.

Alle zuführenden Kanäle sind deutlich von einer schmalen Hülse lichter gefärbten Plasmas umgeben. Diese Plasmahülse scheint vom übrigen Körperplasma durch eine feine Membran (wir nennen sie weiter **Hülsenmembran**) geschieden zu sein, welche wie eine feine Kontur die zuführenden Kanäle bis zur Spitze begleiten (Fig. 32, 33). NASSANOW behauptet im Gegensatz hierzu, daß die „osmiophile Hülse“ nicht bis zur Spitze der Kanäle durchläuft. Ein zweiter von NASSANOW abweichender Befund ist die Tatsache, daß das Lumen bis ins äußerste Ende der Kanäle durchläuft. Die Kanalwand ist in der Spitze sehr dick und dunkel gefärbt, während

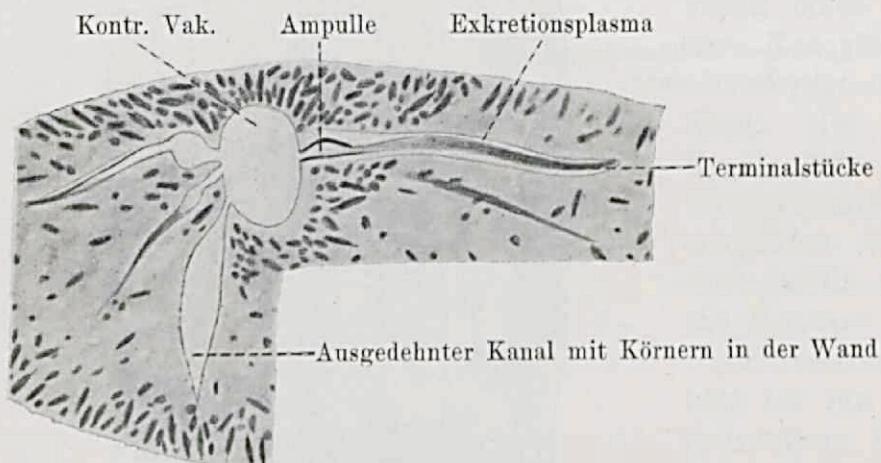


Fig. 32. *Paramecium caudatum* EHREB.

das Lumen sehr eng ist. Nur Schnitte, welche die Kanalmitte treffen, zeigen ein deutliches Lumen. Diese beiden von mir gefundenen Tatsachen werden in der neuen Arbeit von GELEI bestätigt. Die „Hülsenwand“ stimmt wahrscheinlich überein mit der äußeren Schicht des von GELEI in Fig. 5 angegebenen spongiösem Gewebe. Zwischen Kanal und Hülsenmembran sah ich oft die, von GELEI beschriebenen, radiären Stäbchen. Daneben fiel mir oft auf, daß die Kanalwand lichtere und dunklere Zonen aufweist (Fig. 33). Wahrscheinlich haben wir hier die von GELEI beschriebenen Lipoidkörner vor uns, welche in der Kanalwand entstehen und durch Auswachsen in radiärer Richtung eine Oberflächenvergrößerung erreichen. Wie wir auf Fig. 33 sehen, ist die äußerste Spitze der Kanäle von einer Wand umgeben, in welcher deutliche Körner wahrzunehmen sind. Außerdem muß ich noch einige Besonderheiten mitteilen, welche von den beiden obengenannten Autoren nicht er-

wähnt wurden. Die Wand der sogenannten „Ampulle“ zeigt sich auf Schnitten viel dicker als die übrige Kanalwand, wobei auffällt, daß sie sich auch viel intensiver färbt (Fig. 32). Die lichte Zone mit der „Hülsenwand“ verläuft auch noch über der „Ampulle“ und dem Schallstück bis zur Wand der kontraktilen Vakuole. Daß die kontraktile Vakuole selbst auch eine echte Wand besitzt, erhellt aus verschiedenen Abbildungen von NASSANOW und GELEI, welche sie dort, wo sie an die Zuführkanäle grenzt, mit ausgezogenem Membranende wiedergeben. Auch ich sah dergleiche Bilder. Die Vakuolenwand ist an jenen Stellen fixiert und so lange die Vakuole noch nicht ganz gefüllt ist, befindet sich das zwischen diesen fixierten Punkten liegende Stück in Entspannung, so daß die bekannte Sternfigur entsteht. Scheinbar erfolgt die Füllung auch nicht gleichzeitig in allen Kanälen, so daß der eine Kanal bereits seinen Inhalt in die Vakuole entleert hat, während sich der andere Kanal noch in Diastole befindet. Von einer „Diaphragmabildung“ um die Öffnung des Ausfuhrungsganges, wie GELEI für seine *Paramecium*-Art (*nephridiatum*)

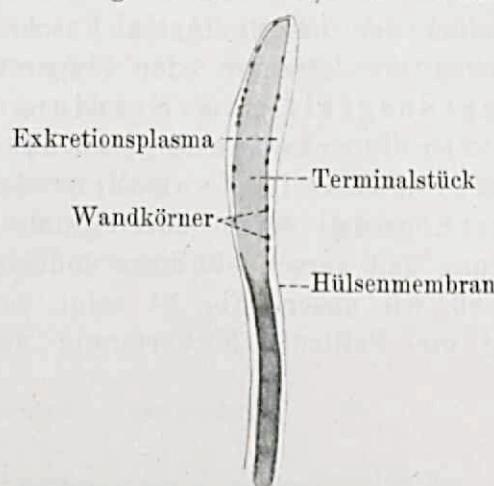


Fig. 33. *Paramecium caudatum* EHREB.
Ein Kanal der kontraktilen Vakuole.

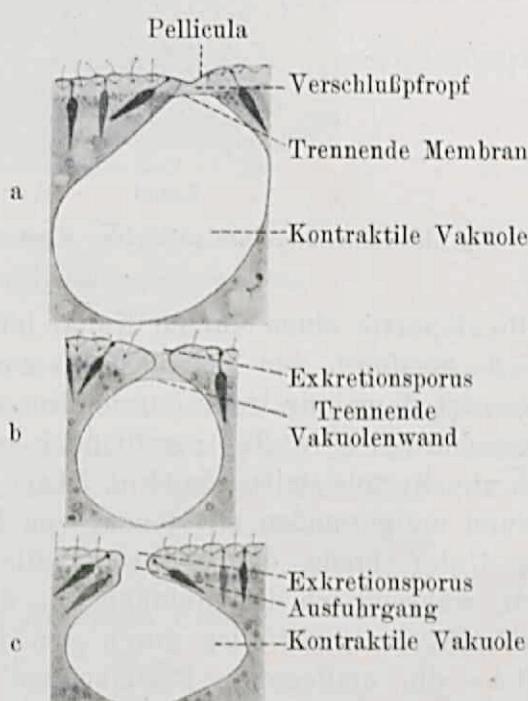


Fig. 34. *Paramecium caudatum* EHREB. a Kontraktile Vakuole in Diastole. Der Verschlußpfropf befindet sich noch vor dem Exkretionsporus. b Die Pelliculaeinsenkung hat sich der Vakuolenwand genähert. c Die Verschlußmembran zwischen Vakuole und Außenwelt ist zerriß. Die Systole steht bevor.

beschrieb, sah ich nichts. Wohl ist der Porus als ein deutlich umschriebener Fleck mit einer schwarz gefärbten Wand in einer der longitudinalen Furchen zu sehen (Fig. 35), unter welchen ein kürzerer oder längerer Ausfuhrgang vorhanden ist. Nach sorgfältigem Studium meiner Präparate kam ich zur Überzeugung, daß dieser „Ausfuhrkanal“ kein echter Kanal ist, sondern eine zeitliche Ectoplasmaeinstülpung. Nach jeder Systole fließt hyalines Plasma vor die Öffnung und verschließt diese dadurch. Wir müssen uns also diesen Prozeß, wie unsere Fig. 34 zeigt, vorstellen: eben vor der Systole wird die Pellicula höckerförmig nach innen gezogen, bis diese

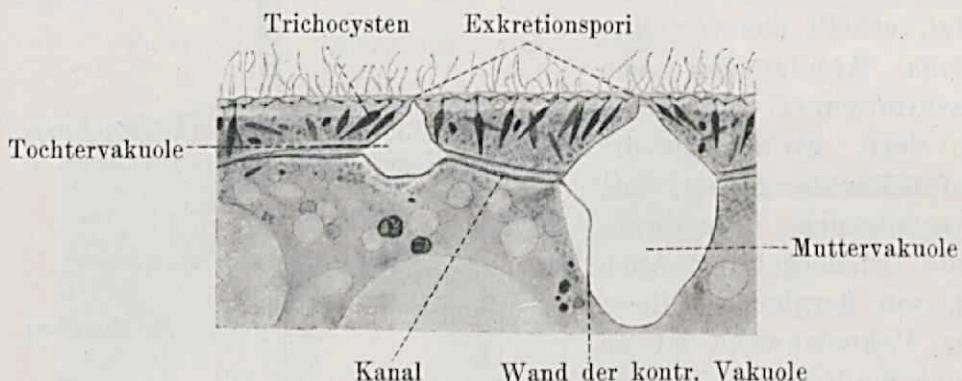


Fig. 35. *Paramecium caudatum* EHRB. Vakuole in Teilung begriffen.

Pelliculaparte einen kurzen Kanal bildet, welcher von der Körperoberfläche durch den Ectoplast bis zur kontraktilen Vakuole läuft. Diese ist dann nur mehr durch ihre eigene Wand von der Umwelt abgeschlossen (Fig. 34b); schließlich bricht auch diese Wand durch und die Systole tritt ein (Fig. 34c). Wir sehen also, daß dieser Befund einigermaßen mit jenem von KHAINSKY übereinstimmt, mit dem Unterschiede, daß er diese Pelliculaeinsenkung für permanent hält, während ich der Meinung bin, daß sie jedesmal neu entsteht. Vielleicht geschieht dies durch den Druck der gefüllten Vakuole, welche die umliegende Plasmamasse seitlich wegdrückt und die Pellicula zum Einsinken zwingt. Aus derselben Abbildung (34) ersieht man, daß auch die umliegenden Trichocysten seitlich weggedrückt werden. Nach der Systole kehrt die Pellicula wieder in ihren normalen Stand zurück, während der Ectoplast wieder zwischen Pellicula und Vakuolenwand fließt und dadurch die Öffnung nach außen zu verstopft.

In meinem *Paramecium*-Material fand ich verschiedene *Para-*

maecia, welche knapp vor der Teilung standen (durch die verschiedenen Stadien der Micronucleusteilung zu erkennen). An diesen Tieren machte ich wiederholt die Beobachtung, daß in einem der Zuführkanäle eine Erweiterung auftrat, welche eine Öffnung nach außen bildet (Fig. 35) und auf diese Weise zu einem neuen Reservoir wurde. Das gleiche sah bereits NASSANOW (1928). Inwieweit auch neue Vakuolen de novo aus dem Plasma entstehen, wie DIMITROWA und HANCE annehmen, konnte ich nicht ermitteln.

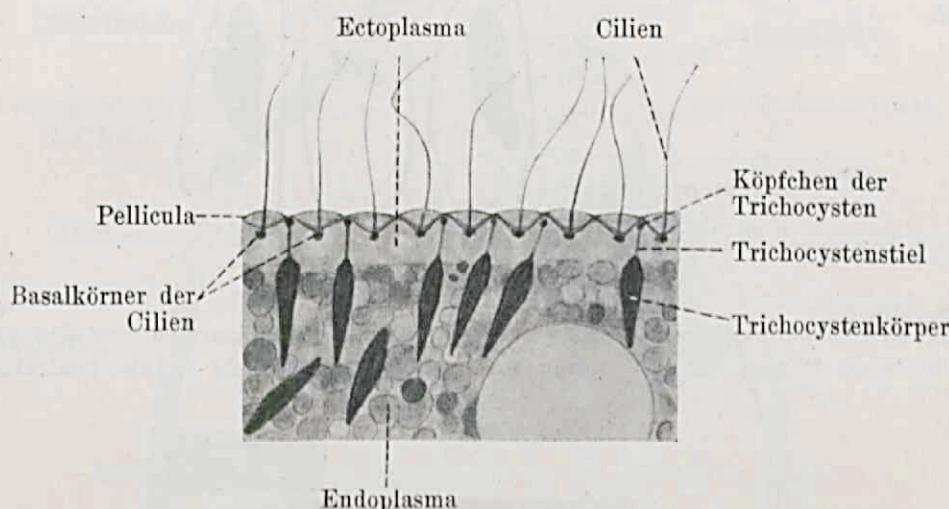


Fig. 36. *Paramaecium caudatum* EHREB.

Schließlich noch eine Bemerkung über die Pellicula. Die Fig. 36 gibt den Zustand wieder, den ich in meinen Präparaten fand. Die Körper der Trichocysten lagen noch im Entoplasten, während ihre Stiele den Ektoplast durchlaufen und in den Pelliculafurchen inserieren.

Lionotus fasciola EHREB.

(Fig. 37, 38.)

In den von mir beobachteten Exemplaren fand ich im Hinterende der Tiere sowohl eine als auch zwei kontraktile Vakuolen. Waren zwei vorhanden, so war in der Regel die hintere, nur selten die vordere die größere (Fig. 37). Wahrscheinlich entleert die vordere ihren Inhalt in die hintere Vakuole (Fig. 37 b, c). An der Wand, welche nur als eine feine Kontur zu sehen ist, liegen dicht angehäuft stäbchenförmige Entosomen, deren Längsachse mit der

Vakuolenwand parallel verläuft; dies wurde bereits von NASSANOW (1929) erwähnt. Diese Stäbchen sind auch in Totopräparaten nach Cyanochinbehandlung äußerst gut zu sehen. Während der Diastole kann die Vakuole, bevor sie die Kugelform annimmt (wie unsere

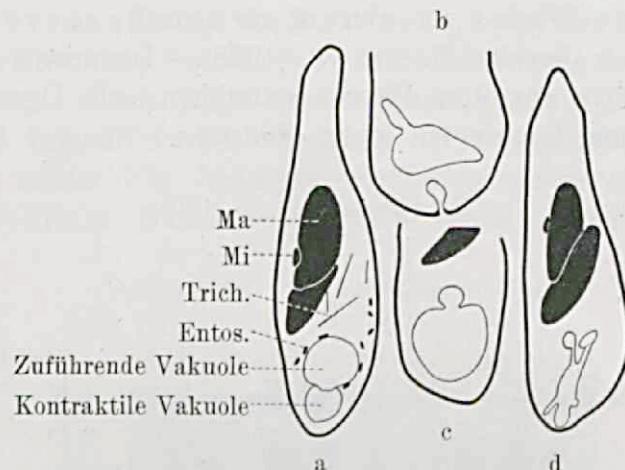


Fig. 37. *Lionotus fasciola* EHRB. Schema nach Trockenpräparaten von den verschiedenen Phasen der Entleerung der zuführenden Vakuole in die kontraktile Vakuole.

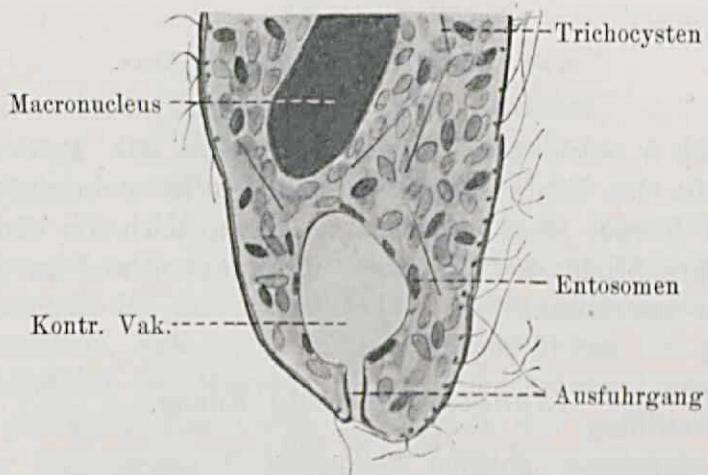


Fig. 38. *Lionotus fasciola* EHRB.

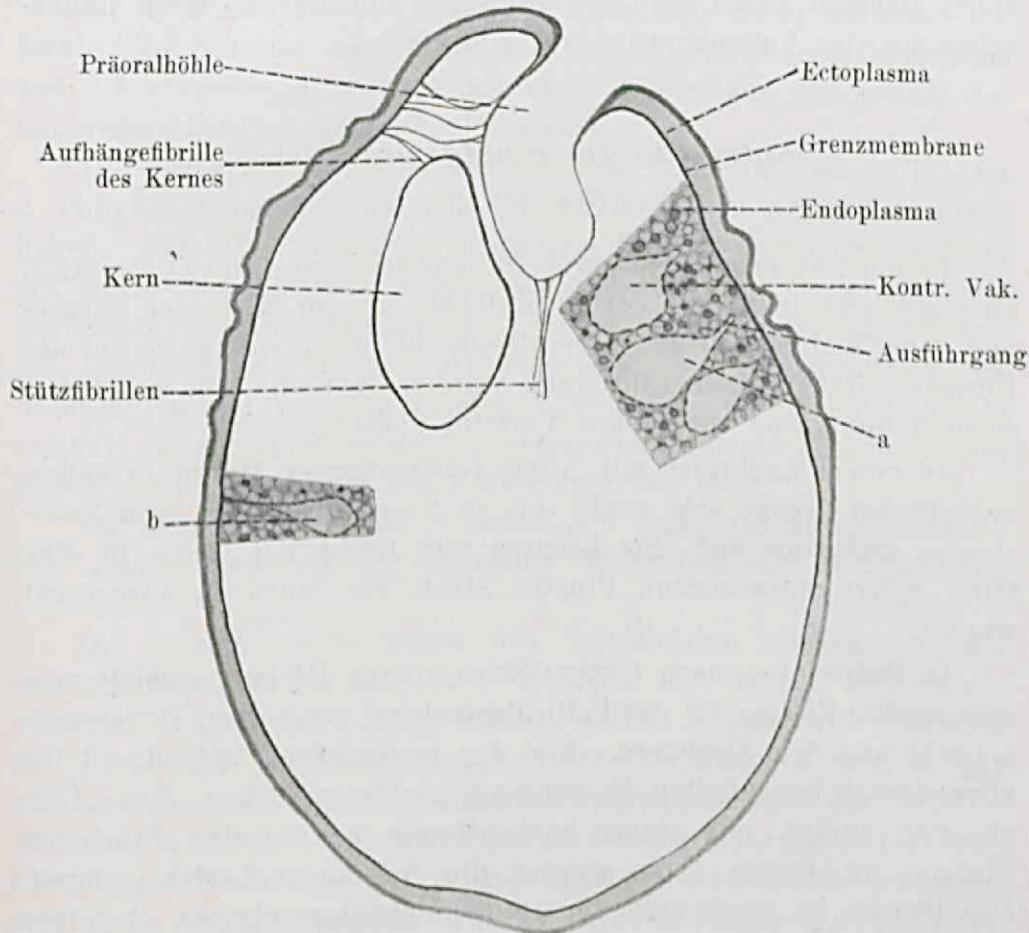
Fig. 37 zeigt), verschiedene Form annehmen. Auf meinen Schnitten gewahrte ich auch den kurzen Ausfuhrgang der kontraktilen Vakuole, welcher nach den Exkretionsporus verläuft. Dieser liegt am Hinterende des Körpers, dort, wo die Längsrippen in die distale Körperspitze ziehen (Fig. 38).

Isotricha prostoma STEIN.

(Fig. 39.)

Dieses Material stammt aus demselben Wirt (Kuh) wie die Ophryoscoleciden (siehe dort).

Im Entoplasma liegen der, durch Fibrillen befestigte, Kern und mehrere kontraktile Vakuolen. SCHUBERG (1888) gibt für *Isotricha prostoma* an, daß diese kontraktile Vakuolen mit einem Kanal durch

Fig. 39. *Isotricha prostoma* STEIN.

den Ektoplast mit der Außenwelt in Verbindung stehen und durch einen deutlichen Exkretionsporus in der Pellicula ihren Inhalt entleeren (Taf. 12 Fig. 13). In meinen Präparaten fand ich leider nie ein deutliches Bild der Ausführgänge der kontraktilen Vakuolen. Auf Schnitten findet man allerdings die Andeutung eines Kanals, welcher in der Richtung nach der Pellicula zu führt.

Den Ausführkanal müssen wir uns als eine Aus-

stülpung der eigentlichen kontraktilen Vakuole vorstellen. Die birnförmige Gestalt der kontraktilen Vakuole deutet bereits darauf hin (Fig. 39a). Es ist also die Wand des Ausführungskanales ein Teil der ursprünglichen Vakuolenwand. Durch Druckverminderung kann der Kanal während der Systole zeitweise zusammenfallen, wie Fig. 39b zeigt. Von einem Exkretionsporus konnte ich nichts sehen. Die Wände sowohl der kontraktilen Vakuole als der Ausfuhrgänge zeigten eine deutliche körnige Struktur. Man findet ziemlich große Stäbchen in der Wand liegen, deren Längsachse mit der Vakuolenwand zusammenfallen.

Spirostomum ambiguum EHREBG.

(Fig. 40—43.)

BISHOP unterscheidet zwei *Spirostomum ambiguum*-Varietäten, eine große Varietät, mit der Präoralhöhle bis zur Mitte des Körpers und eine kleine mit der Präoralhöhle bis zum ersten Drittel des Körpers. Nach dieser Einteilung würden dann die von mir untersuchten *Spirostoma* zur großen Varietät gehören.

In einem Zuchtglas mit altem Grabenwasser traten in außergewöhnlicher Menge sehr große (bis zu 3 mm) Exemplare von *Spirostomum ambiguum* auf. Sie konnten sehr leicht mit einer, in eine feine Spitze ausgezogene Pipette Stück für Stück herausgefischt werden.

In Präparaten nach GIEMSA-ROMANOWSKY-Färbung erhielt man sehr schöne Bilder von der Pelliculastruktur, von Cilien, Peristomalapparat und dem Großkern. Von der kontraktilen Vakuole ist bei allen derart behandelten Exemplaren nichts zu sehen. Der „Ösophagus“ endigt mit einem hakenförmig gekrümmten Stück im Plasma; an diesem Ende werden die Nahrungsvakuolen geformt. Das Plasma ist stark vakuolisiert (die Vakuolen scheinen aber hier weniger groß zu sein, als nach vorangegangener FLEMMING'scher Fixation), die Plasmabrücken sind breiter und enthalten viele dunkelblau gefärbte Körner die Entosomen. Im Plasma liegen fernerhin eine große Zahl dunkelblau gefärbter Nahrungsvakuolen, in welchen neben allerlei Nahrungsresten oft ganze Diatomeen zu finden sind. Bei Schnitten, welche an in toto vorgefärbten Exemplaren ausgeführt wurden, zeigte sich auffallenderweise, daß nach einer Beizung von 12 Stunden in Eisenalaun und einer 24 stündigen Färbung in Hämatoxylin (dies ist die normale Färbedauer aller von mir unter-

suchten Arten und erzielt ein vollständiges Durchdringen des Plasmas mit Farbstoff) nur die Pellicula von *Spirostomum* tiefschwarz gefärbt war. Erreicht wurde damit eine außerordentlich schöne Darstellung der Pelliculastruktur, während das Plasma vollständig farblos blieb. Eine zweite Materialmenge verblieb 48 Stunden in der Hämatoxylinlösung ohne jedoch ein besseres Resultat zu liefern. Leider stand mir später kein neues Material zur Verfügung, da die *Spirostoma* plötzlich aus der Kultur verschwunden waren, während das restliche Wasser mehr oder minder aufgelöste Überreste dieser aufwies. Ich färbte die Schnitte neuerdings mit der Eisenhämatoxylinmethode und differenzierte sie danach mit 1 proz. Eisenalaun und erhielt damit außerordentlich deutliche Präparate.

Die durch MAIER zuerst beschriebene Pellicula (Taf. 4 Fig. 11 a u. 11 b) trägt spiralverlaufende Leisten, zwischen welchen Furchen liegen. Die Cilien laufen zwischen den Leisten durch und endigen mit einem Basalkörperchen im Corticalplasma, welches sich in die leistenförmigen Ausstülpungen der Pellicula hinein erstreckt. Weiterhin beschreibt MAIER zwei Myonemsysteme — ein spiralförmiges, welches parallel mit den Leisten unmittelbar unter der Pellicula verläuft und ein ringförmiges Myonemsystem, welches lotrecht darauf im Corticalplasma unter den Basalkörperchen liegt.

Da meine 2 μ dicken Schnitte den Ectoplast außerordentlich klar zeigen, kam ich zur folgenden Korrektion der Beschreibung von MAIER.

Die Spiralmyoneme liegen den Spiralleisten seitlich an. Sie sind einigermaßen in die Breite gezogen und zeigen auf Durchschnitten ovale Form. Feine Körner, welche in den Pelliculaleisten zu finden sind, setzen sich auch unter den Furchen fort, so daß man eine ununterbrochene granulierte Plasmamasse unter der Pellicula vorfindet, während das Plasma in den Spitzen der leistenförmigen Verdickungen mit einem ziemlich großen, mit Eisenhämatoxylin dunkel gefärbten, Apicalkorn endigt (Fig. 40). Diese Körner sind auch in den oberflächlich geführten Schnitten sehr deutlich als eine regelmäßige Reihe in den Spiralleisten zu beobachten, insofern der Schnitt genug oberflächlich liegt. Wird jedoch die Pellicula etwas tiefer getroffen, dann bekommt man ein von MAIER (auf Taf. 4 Fig. 11 a) abgebildetes Präparat, in welchem in den Spiralleisten die Körnerung des Corticalplasmas zu sehen ist.

Bekanntlich scheidet *Spirostomum* fortwährend Schleim aus, welcher als eine Schleimspur beim Vorwärtsbewegen durchs Wasser

zu verfolgen ist. BRESLAU untersuchte den von Paramäcienarten ausgeschiedenen Schleim und fand, daß er aus einem Pektinstoff bestand (er gehört zu den Mucinen); auch die Trichocysten von *Paramaecium* bestehen aus diesem Stoff. Auf Grund dieser Ergebnisse glaube ich vermuten zu dürfen, daß auch bei *Spirostomum* ein Zusammenhang besteht zwischen den Apicalkörnern in den Leisten und dem abgeschiedenen Schleim. Wir könnten dann diese Körner mit den Trichocysten von *Paramaecium* homologisieren, mit welchen sie schließlich auch die Lage in den Spitzen der Leisten gemein haben. Die Basal-

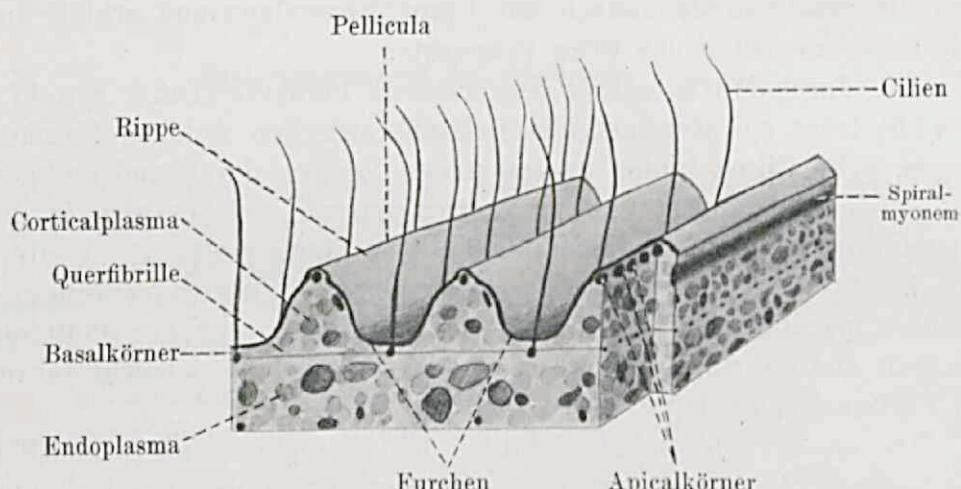


Fig. 40. *Spirostomum ambiguum* EHRB. Schema der Endplasmastruktur.

körper der Cilien liegen tiefer im Corticalplasma und in meinen Längsschnitten erwies sich deutlich, daß sie durch eine feine, unter der Pellicula durchlaufenden Linie untereinander verbunden sind. Überall dort, wo die Pellicula stark zusammengezogen ist, zeigt sich diese Verbindung als eine gewellte Linie im Corticalplasma, warum es mir unwahrscheinlich scheint, daß sie eine muskuläre oder elastische Funktion hat, da sie sich in diesen Fällen mit der Pellicula gleichzeitig verkürzen müßte. Die Möglichkeit, welche noch übrigbleibt, ist, daß diese Verbindungen ein neurofibrilläres System bilden, wie es GELEI (1926) und B. M. KLEIN (1928) für *Paramaecium* beschrieb (Fig. 7) und welches eine Reizleitung von Cilie zu Cilie ermöglichen sollte. Diese Fibrillen konnte ich aber nur lotrecht zur Richtung der Leisten konstatieren, welche also Cilien benachbarter Reihen untereinander verbinden. Trotz stärkster Vergrößerungen war es mir nicht möglich eine solche Verbindung innerhalb einer longitudinalen Cilienreihe zu entdecken. Im Zusammenhang hiermit

ist es vielleicht angebracht auf die Ergebnisse BLÄTTNER's hinzuweisen, welcher auf Grund seiner Quetschversuche an *Spirostomum* zur Annahme einer Erregungsleitung in der Pellicula oder in den unmittelbar darunterliegenden Schichten kam.

Auf keinem meiner Schnitte konnte ich die von MAIER erwähnten Ringmyoneme finden; vielmehr glaube ich annehmen zu müssen, daß sein „Ringmyonem“ identisch ist mit der von mir oben beschriebenen Neurofibrille, welche die Basalkörperchen verbindet¹⁾.

Falls die Spiralleisten etwas schief getroffen sind, ist es möglich, daß auf Schnitten die unmittelbar unter der Pellicula verlaufenden Fibrillen hier und da unterbrochen sind, dies kann zur Annahme führen, daß wir es hier mit schiefen Durchschnitten von Ringmyonemen zu tun haben, welche quer zu den Spiralstreifen verlaufen sollten. Aus der Figur MAIER's selbst geht hervor, daß im Verhältnis zum Durchmesser der Spiralmyoneme diese Ringmyoneme (auch wenn sie schief getroffen wären) eine abnorme Dicke besitzen. Auf einer durch BLÄTTNER von MAIER übernommenen Figur (siehe dort auf p. 257) sind diese Myoneme in einer einigermaßen anderen Form wiedergegeben, nämlich in Form von Spindeln. Aus meiner eben geäußerten Annahme schließe ich, daß dieser ganze Fall als fiktiv zu erklären ist. Schließlich fiel mir noch auf, daß die Insertion der Basalkörperchen von MAIER viel zu hoch angegeben wurde. Bei dickeren Schnitten kann man allerdings zu dieser Annahme kommen, aber in Wirklichkeit liegen sie in der Mitte unter jeder Furche und zwar wie bereits erwähnt auf einer Querfibrille. Auch von den Membranellen der Präoralhöhle bekam ich klare Bilder. Bekanntlich setzt sich die Präoralhöhle als ein Rohr ins Körperinnere fort, um hier hakenförmig, gekrümmt zu enden. Man sieht dann auf Schnitten die darin befindlichen Membranellen im Plasma verankert. Das ganze ist von einer ectoplasmatischen Lage umgeben, in welcher sich also ein Stück Außenwelt fortsetzt. Infolge der Torsion der präoralen höhle während der Körperkontraktion erhält man auf den gleichen Schnitten oft zwei bis drei, in verschiedener Richtung stehende Membranellen. Auf Fig. 41 sieht man die dicke Basalplatte, mit welcher die Membranelle im Plasma verankert sitzt. Wie aus dieser Fig. 41 deutlich hervorgeht, stehen diese zu einer Basalplatte verschmolzenen Basalkörperchen

¹⁾ Im folgenden will ich mich für diese die Basalkörperchen verbindenden Linie der Terminologie GELEI's bedienen.

in Beziehung mit den Fibrillen, welche die Basalkörperchen der Cilien verbinden. Wir dürfen wohl annehmen, daß die Basalplatte aufgebaut ist aus einigen (zwei oder mehreren) Reihen, lotrecht zu den Spiralfurchen stehenden, Basalkörperchen und den sie untereinander verbindenden Neurofibrillen. Durch Pelliculastensionen kann diese steife Basalplatte eine einiger-

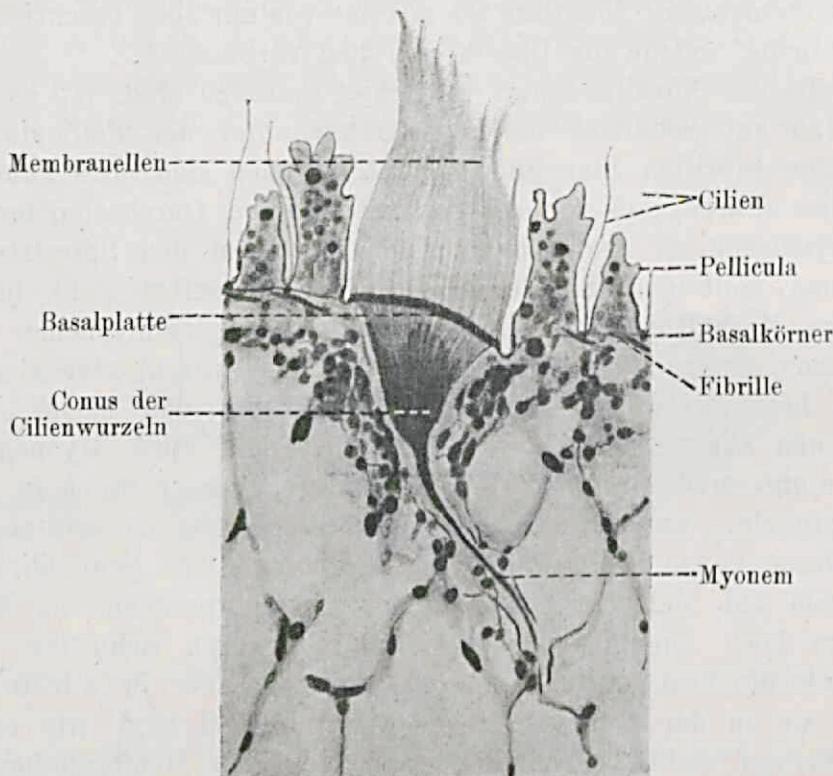


Fig. 41. *Spirostomum ambiguum* EHRB. Eine Membranelle der Peristomialhöhle.

maßen gebogene Form annehmen. Auch das von MAIER bereits erwähnte Myonem ist in meiner Figur deutlich zu sehen als eine tief im Plasma verankert liegende, oft gewellte Linie. Außerdem sehen wir sehr deutlich, daß von der Basalplatte aus feine Drähte, die Cilienwurzeln, nach Innen laufen, wo sie sich an das Myonem festheften; das ganze ist von einer dünnen Plasmamembrane umgeben, welche eine konische Höhle umschließt. Diese von der Basalplatte zum Myonem verlaufenden Cilienwurzeln sind von MAIER, wie aus seiner Fig. 11 b hervorgeht, nicht gesehen worden. Allerdings ist in seiner Figur eine Andeutung zu finden (sie ist in der von BLÄTTNER übernommenen Figur wieder verschwunden), da er an der Basis des Myonems die Enden

einiger Cilienwurzeln auffand. Aus Fig. 41 geht hervor, daß jede Membranelle aus ungleichlangen Cilien aufgebaut ist; die Cilien der lateralen Seite sind länger als diejenigen der medialen. Das Myonem ist konkav nach der Seite des Cilienschlages gekrümmmt und verläuft schief ins Plasma hinein, während die Membranelle schief nach außen steht. Vergleiche hiermit die Beschreibung GELEI's (1926) der *Stentor*-Membranellen. Nach der Meinung GELEI's sind die Wurzeln der Membranellen allein ein Stützapparat und er begründet dies mit der konischen Form des Wurzelapparates und dem Folgen aller Bewegungen ohne die Form zu verändern. Ich kann mich dieser Ansicht auch bei *Spirostomum* anschließen.

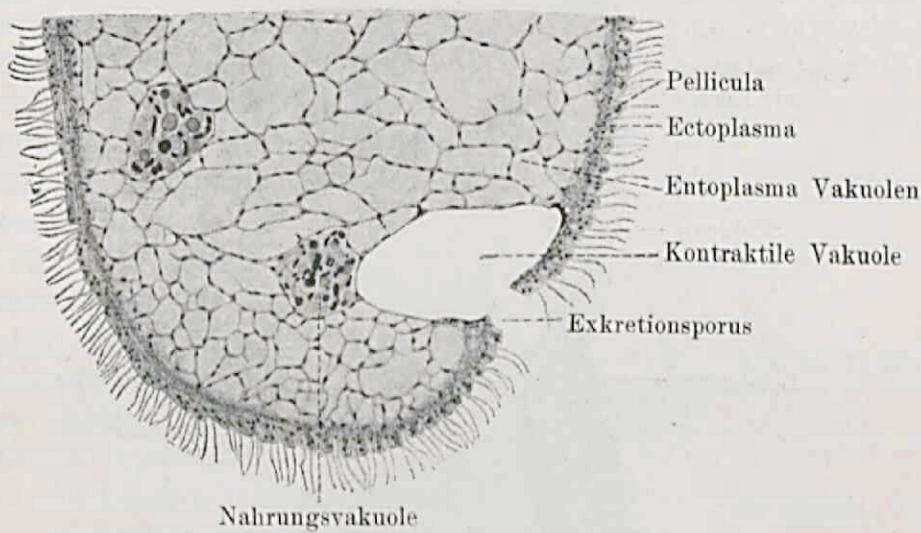


Fig. 42. *Spirostomum ambiguum* EHREB.

Unter dem Corticalplasma liegt das Endoplasma, welches bei FLEMMING'scher Fixation viele außergewöhnlich große Vakuolen zeigt, welche von schmalen, farblosen Plasmawänden mit darin liegenden großen, dunkelgefärbten Endosomen begrenzt werden. Infolge des Zug- und Druckzustandes innerhalb des Körpers der durch die Fixation zusammengezogenen Individuen sind diese Vakuolen meist oval und länglich und stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Hauptachse des kontrahierten Tieres oder durch die Torsion etwas schief hierzu. Dieses stark vakuolisierte Plasma umschließt neben dem rosenkranzförmigen Großkern die vielen Kleinkerne, eine große Zahl von Nahrungsvakuolen und die kontraktile Vaknole.

Am lebenden Tier ist sie als ein großes, durchsichtiges Reservoir im Hinterende des Körpers zu sehen, während sich ein Zufuhrkanal weit ins Vorderende des Körpers hinein erstreckt. Neben

diesem Reservoir strömen die Exkremeante zur Cytophyge am Hinterende und werden hier von Zeit zu Zeit unter Bildung einer Ausstülpung entleert. Durch nachströmendes Plasma rundet sich diese Partie wieder ab. Bei manchen Tieren konnte ich einen Austritt größerer Mengen eigenen Plasmas durch die Cytophyge beobachten, doch scheint dies mit dem baldigen Absterben in Zusammenhang zu stehen. Die starke Kontraktion verursacht, daß der zuführende Kanal der kontraktile Vakuole im Plasma spiralförmig gewunden wird (siehe BLÄTTNER, Fig. C), weshalb in Schnitten oft zwei bis

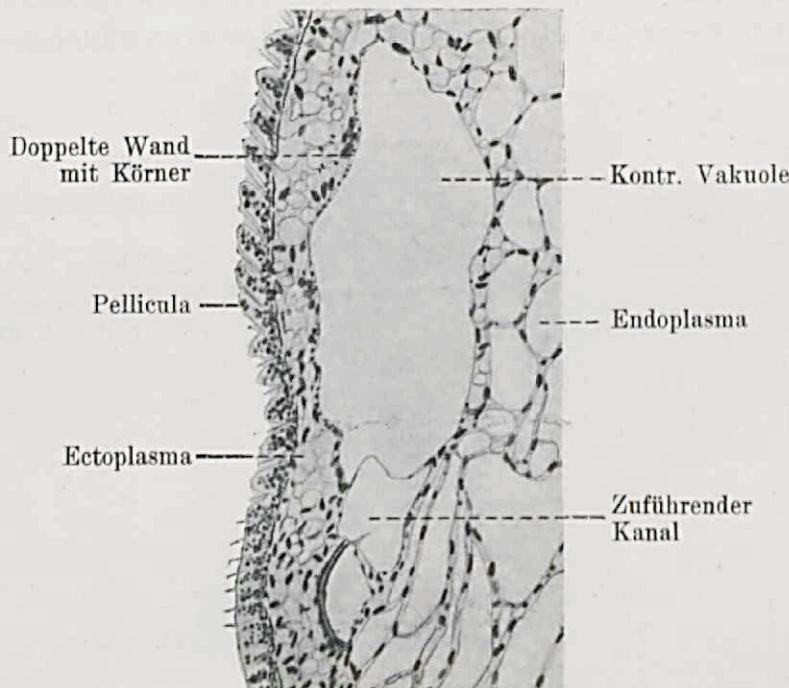


Fig. 43. *Spirostomum ambiguum* EHREB.

drei Durchschnitte dieses Kanals zu finden sind. In Fig. 42 ist der Exkretionsporus am Hinterende des Körpers getroffen. Die Vakuolenwand ist in der Umgebung der Öffnung mit dem Corticalplasma verschmolzen. Befindet sich das Reservoir — also die eigentliche kontraktile Vakuole — in Diastole, dann ist der Porus geschlossen. Beim Füllen der Vakuole wird dem Öffnen des Porus geraume Zeit Widerstand geboten; der Ectoplast kann sich dann sogar teilweise zu einer *Papilla pulsatoria* ausstülpen, bis endlich ein Durchbrechen erfolgt und der Vakuoleninhalt sich durch Auseinanderweichen der ectoplasmatischen Wände in die Umwelt ergießt. Die Fig. 43 schließlich gibt einen Schnitt durch das

Reservoir wieder, deren Wand an der linken Seite deutlich eine doppelte Kontur besitzt, innerhalb welcher „lipoidale“ Körner als Einlagerung auffallen. Diese Struktur habe ich allein in der Wand der kontraktilen Vakuole, aber nie in anderen Membranen (z. B. Nahrungsvakuolen usw.) beobachten können.

***Stentor polymorphus* EHREB.**

(Fig. 44.)

Trotz der ausgezeichneten Arbeiten von DIERKS u. a. über das Genus *Stentor* datiert die Literatur über den kontraktilen Vakuolenapparat der Stentoren aus der letzten Hälfte des verflossenen Jahrhunderts. Nur SWARCEWSKY gibt an, an Durchschnitten den Exkretionsapparat von *Stentor pygmaeus* gesehen zu haben, jedoch sind seine Abbildungen zu unvollständig, um näher darauf einzugehen (Taf. 1). SCHWALBE, MOXON und MAUPAS haben *Stentor* nur lebend beobachtet. Die beiden erstgenannten Autoren geben eine Beschreibung des Exkretionsporus von *St. polymorphus* und *St. coeruleus*, MAUPAS (p. 64) beschrieb ausführlich bei *St. coeruleus* den Füllungsprozeß der zuführenden Kanäle und der kontraktilen Vakuole. Nach ihm wird die kontraktile Vakuole sowohl durch umliegende Plasmavakuolen als auch durch die zuführenden Kanäle gefüllt. Sowohl Vakuole als auch Kanäle sollen keine eigene Wand besitzen, sondern stets de nova im Plasma entstehen. Davon soll es herrühren, daß oft in den Kanälen Scheidewände auftreten infolge der noch nicht zusammengeflossenen Flüssigkeitsbläschen. Mein *St. polymorphus*-Material stammt aus den warmen Glashäusern des hiesigen botanischen Laboratoriums. Im allgemeinen gleicht der Exkretionsapparat dem von *Spirostomum*. Die kontraktile Vakuolenwand ist äußerst zart und zeigt nur hier und da körnige

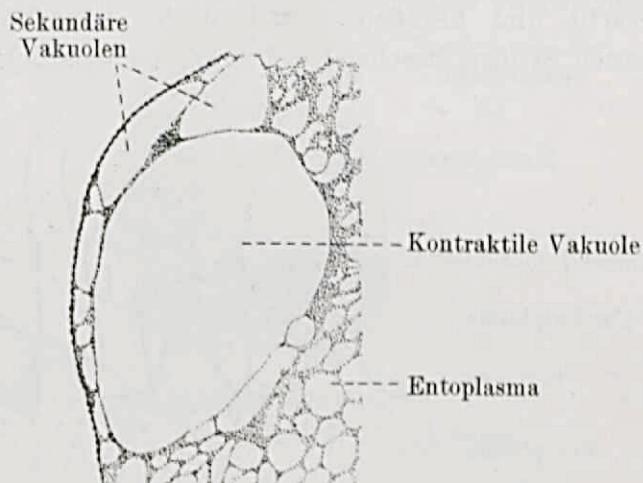


Fig. 44. *Stentor polymorphus* EHREB.

Struktur, während ich an der Grenzmembran der zuführenden Kanäle niemals eine feinere Struktur beobachten konnte. Aus Durchschnitten erhellt, daß die kontraktile Vakuole im Entoplasma liegt und von einer Anzahl sekundärer Vakuolen umringt wird (Fig. 44), was die Behauptung MAUPAS' unterstützt. Überall aber war die Membran als eine feine Kontur zu sehen, ohne jeglicher Ausbuchtung. Scheinbar verfließt die Wand der sekundären Vakuolen nicht mit der kontraktilen Vakuole, sondern der Inhalt scheint durch die Wand hin ins Lumen transportiert zu werden.

***Blepharisma undulans* STEIN.**

(Fig. 45—47.)

Diese Art tauchte plötzlich in großer Menge in einer alten Paramäcienkultur (Heuinfusion) auf. Die Tiere waren tiefrot gefärbt und besaßen den typisch „hantelförmigen“ Kern, welchen auch STOLTE beschrieb. Das Zwischenstück zwischen beiden kugel-

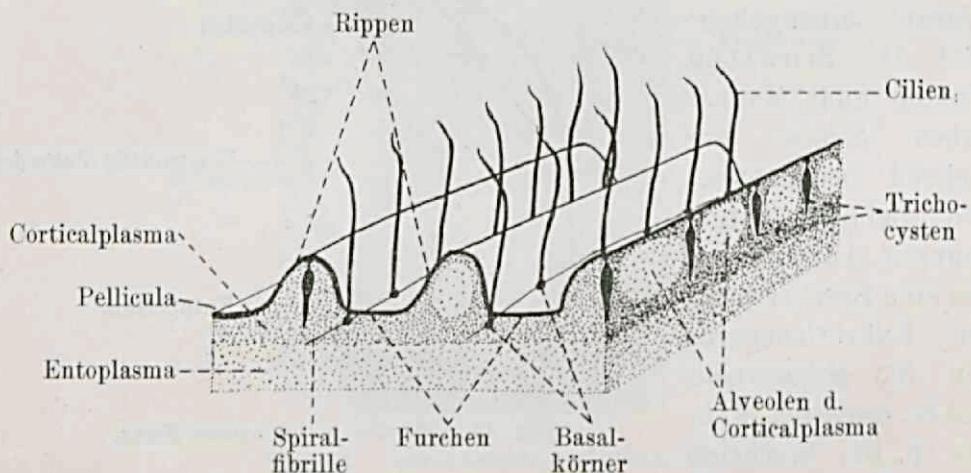
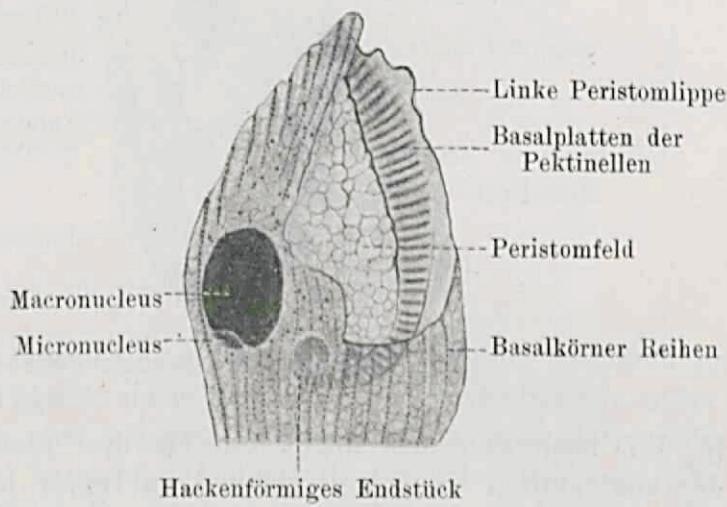


Fig. 45. *Blepharisma undulans* STEIN. Schema der Ectoplasmastruktur.

förmigen Teilen kann an Länge sehr variieren, so daß beide mehr oder weniger dicht nebeneinander zu liegen kommen. Die Pelliculastruktur gleicht der von *Spirostomum* (Fig. 45). Auch hier liegen die Basalkörperchen in der Seitenwand der Furchen. Eine Verbindung der Basalkörperchen innerhalb der Längsreihen durch eine dunkel gefärbte Linie ist deutlich zu sehen. STOLTE spricht von einem Myonem (p. 253, Taf. 10 Fig. 2). Ich glaube aber im Anschluß an die Resultate bei *Paramecium*, *Spirostomum* u. a. annehmen zu müssen, daß wir es hier mit einer Neurofibrille zu tun haben, welche für den

koordinierten Cilienschlag sorgt. In den Rippen findet man ebenfalls wie bei *Spirostomum* zahlreiche Lagen von Entosomen. Außerdem bei dieser Art auch Trichocysten. Sind die Rippen knapp unter der Oberfläche durchschnitten, dann sieht man die Alveolen unter ihnen, welche bereits STOLTE beschrieb (Taf. 10 Fig. 3). Der Mundapparat ist sehr kompliziert gebaut. STOLTE und CALKINS beschreiben eine Spalte, welche sich nach rückwärts trichterförmig ins Plasma stülpt um hier in einem sackförmigen Stück zu endigen. Nach CALKINS befindet sich an der linken Wand des Peristoms eine kleine undulierende Membran, an der rechten eine große, während am linken Rande des Peristoms eine Reihe adoraler Membranellen den Peristomialapparat ins Körperinnere begleitet. STOLTE sah an Stelle dieser Membranellen eine Reihe langer Cilien, während er über die von CALKINS beschriebenen kleinen undulierenden Membranen gänzlich schweigt. Von der großen undulierenden Membran beschreibt er eine Streifung des Randes (Taf. 10 Fig. 4), woraus er auf ein Entstehen aus einzelnen Cilien schließt. Meine Fig. 46 zeigt die Struktur, wie ich sie fand. Die rechte Körperseite biegt an der Vorderseite des Tieres einigermaßen lippenförmig um den Beginn des Peristoms herum, jedoch soll die Größe dieser Lippen nach STOLTE (p. 251) von der Ernährung abhängen. Die Präoralhöhle dringt, nach rückwärts breiter werdend, in den Körper ein. Links befindet sich eine rückwärts nach rechts beugende quergestreifte Zone. Mehr nach innen zu ist diese Zone einigermaßen ventralwärts umgebogen und endigt im spiralen Peristomende. Die Querstreifen bestehen aus zwei hintereinander gelegenen Reihen von Basalkörnern, welche gemeinsam eine Pektinelle tragen. Wie so oft schon wurde auch hier die wellenförmige Bewegung, welche durch das koordinierte Schlagen

Fig. 46. *Blepharisma undulans* STEIN.

der Pektinellen entsteht, für eine „undulierende Membran“ gehalten. An der Außenseite wird diese Zone von einem Pelliculastreifen begleitet, welcher dem gesamten Verlaufe des Peristoms folgt. Vielleicht dient dieser Streifen zur Stütze des Peristoms, also um den Spalt offen zu halten. Dort, wo die Präoralhöhle unter der Körperoberfläche verschwindet, biegt dieser Pelliculastreifen (links) um und verläuft an der rechten Seite zum Beginn des Peristoms am Vorderende zurück.

Die kontraktile Vakuole liegt am Hinterende des Tieres und entleert ihren Inhalt in die Cytophyge (Fig. 47), wie bereits STOLTE

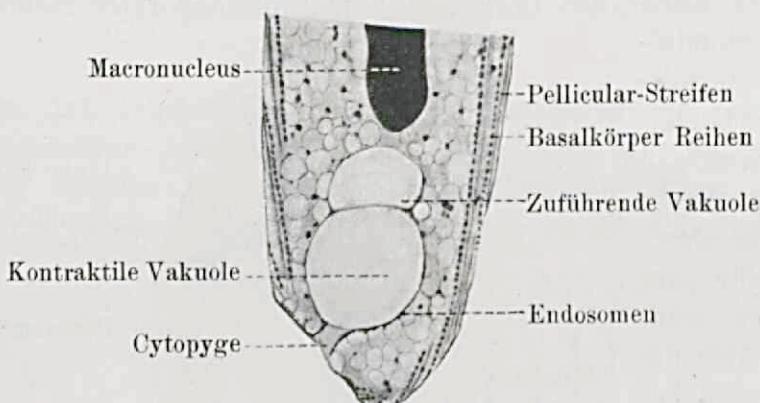


Fig. 47. *Blepharisma undulans* STEIN.

(p. 257) bemerkte. Oft liegen ein bis drei kleinere Vakuolen um der kontraktilen Vakuole, welche ihren Inhalt in die letztere entleeren. Die kontraktile Vakuolenwand ist viel dicker als diejenige der Plasmavakuolen und zeigt auch hier Entosomen, welche ihr anliegen. Eine weitere, besondere Struktur konnte ich nicht wahrnehmen.

Balantidium entozoon EHRBG.

(Fig. 48.)

Das Material stammte mit *Opalina* aus demselben Wirt. *Balantidium entozoon* hat vier hintereinanderliegende kontraktile Vakuolen. Um die kontraktile Vakuole liegen zahlreiche kleinere, oft miteinander kommunizierende sekundäre Vakuolen, während hier und da auch Verbindungen dieser mit der kontraktilen Vakuole zu finden sind. Diese Bildungsvakuolen entleeren also ihren Inhalt in die Hauptvakuole (kontraktile Vakuole). Sowohl die sekundären als auch die kontraktilen Vakuolen werden von einer Lage dunkler

gefärbtem Plasmas umgeben — wie bereits BRETSCHNEIDER und HIRSCH bei *Bal. giganteum* konstatierten. Sie hielten dieses Plasma identisch mit dem Corticalplasma, mit dem Unterschiede, daß in ihm die Entosomen fehlten, und sprachen die Vermutung aus, daß dieses Plasma in gewisser Beziehung zur Exkretion stünde, weshalb sie ihm auch den Namen „Exkretionsplasma“ gaben (Fig. 13 u. 14). Auch auf den Totopräparaten, welche mit Sublimatalkohol und GIEMSA-Färbung behandelt waren, sind die kontraktile Vakuolen von einer Zone

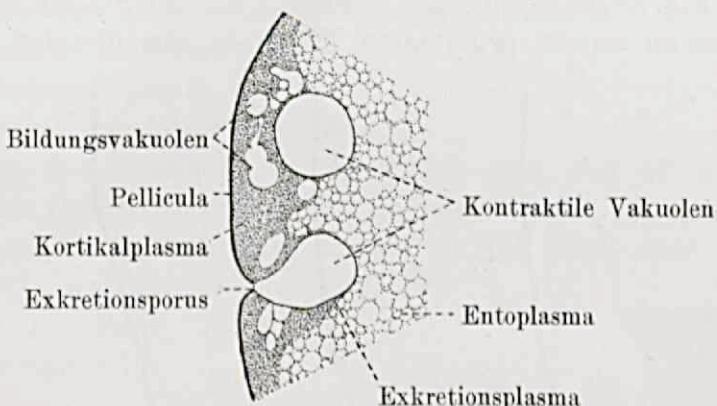


Fig. 48. *Balantidium entozoon* EHRB.

dunkler gefärbtem Plasmas umgeben. An der Stelle der Ausmündung der kontraktile Vakuole nach außen ist das Corticalplasma unterbrochen, setzt sich aber um den kontraktile Vakuolen hin wieder fort. Manches Mal kann eine kontraktile Vakuole auch zwei Ausmündungen haben (vgl. Fig. 13 von BRETSCHNEIDER u. HIRSCH). Bei genauer Betrachtung fällt auch hier oft wieder eine Körnerstruktur der Vakuolenwand auf.

Nyctotherus cordiformis EHRBG.

(Fig. 49.)

In den *Opalina*-Präparaten von VAN OVERBEEK fand ich sehr gute Bilder der kontraktile Vakuole von *Nyctotherus*. Obwohl die Vakuolenwand sehr deutlich war, konnte ich, da das Material mit Kaliumbichromat mazeriert war (mit Eisenhämatoxylin gefärbt) leider keine besondere feinere Struktur der Wand sehen. Wie bereits von älteren Untersuchern wie BÜTSCHLI, 1910, MAIER, 1903, ENTZ, 1913, beschrieben wurde, mündet die kontraktile Vakuole bei *Nyctotherus* am Hinterende des Tieres in die „Afterröhre“ ein, welche als eine ectoplasmatische Einstülpung ventralwärts nach innen verläuft.

Auf Schnitten sieht man den nach innen zu sich verengenden Spalt, welcher von Pellicula und Ectoplasma begrenzt wird. Die Pellicula trägt auch noch im Lumen Cilien. Der Spalt ist dorsoventral abgeplattet, wobei das Lumen in der Spaltmitte größer ist als an den Rändern. Die Öffnung nach außen zu liegt etwas dorsalwärts und wird von einer Art „Lippe“ an der ventralen Körperfläche überdeckt. Die kontraktile Vakuole liegt als ein Sack an der ventralen Seite und ist durch eine deutliche Membran von der „Afterröhre“ geschieden (Fig. 49 b). Scheinbar beginnt nach der Systole die Füllung des Sackes an seinem proximalen Teile, da ein distaler Teil dann

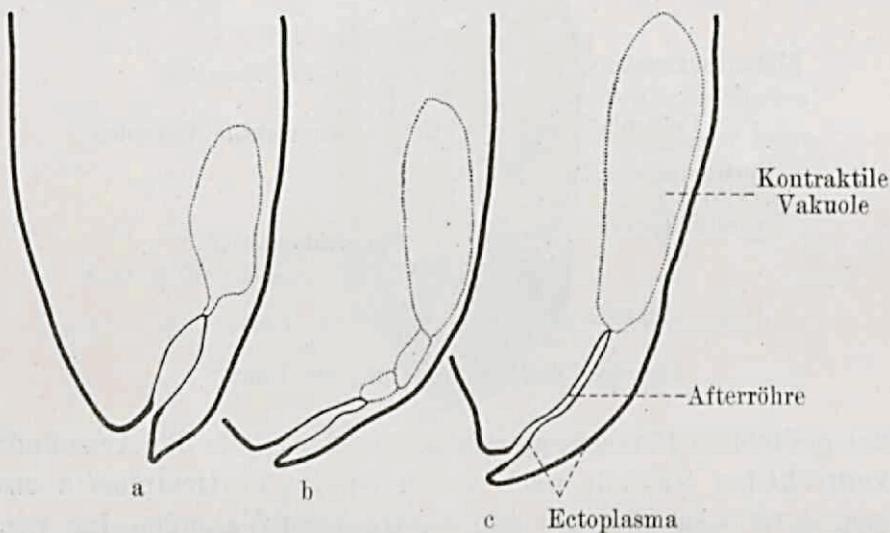


Fig. 49. *Nyctotherus cordiformis* EHREB. Schema nach Mazerationspräparaten von dem Stadium der Füllung der kontraktilen Vakuole.

noch als eine stielförmige Verbindung mit der Afterröhre zusammenhängt (Fig. 49 a). Die Fig. 47 b zeigt wie auch noch bei weiterer Füllung Einschnürungen auftreten können (Fig. 49 b), bis schließlich der Sack prall gefüllt ist. In verschiedenen Präparaten sah ich dorsal der kontraktilen Vakuole eine sekundäre Vakuole liegen, ohne eine Verbindung beider zu sehen. Bereits MAUPAS (p. 639) hat etwas Ähnliches entdeckt und bemerkte, daß diese sekundäre Vakuole zeitweise selbständig zu pulsieren beginnt, jedoch stets nach kurzer Zeit wieder verschwindet.

Ophryoscolecidae.

Aus den Pansen geschlachteter Kühe bekam ich im November 1928 eine reichliche Menge Material von Darmparasiten. Nach dem Auspressen des Nahrungsbreies wurde die daraus gewonnene Flüssig-

keit durch ein grobes Tuch geseiht wodurch die darin befindlichen Parasiten von den größeren Nahrungspartikeln geschieden wurden. Die Determination (nach DOGIEL) an Totopräparaten ergab folgende Arten:

(*Isotricha.*)

Entodinium longinucleatum, caudatum, triacum vorax vorax, elongatum, bursa, simplex.

Diplodinium bursa.

Anoplodinium posterivesiculatum posterivesiculatum.

Polyplastron multivesiculatum.

Ostracodinium gracile gracile.

Epidinium ecaudatum ecaudatum.

Da aus den Schnitten zu entnehmen war, daß alle hier aufgenommenen Ophryoscoleciden den gleichen Typus der kontraktilen Vakuole besitzen (gleichgültig ob sie in der Zwei- oder Mehrzahl vorhanden waren), wurden nur einige typische Beispiele beschrieben.

Polyplastron multivesiculatum

Dog. et FERN.

(Fig. 50—51.)

Nach DOGIEL (p. 25) ist die Zahl der Vakuolen dieser Art bis auf neun gesteigert, weil vier davon in der dorsalen Längsachse liegen. Die Form der unmittelbar unter der Pellicula liegenden Vakuolen ist abhängig von der Formveränderung der Pellicula.

Kontrahiert sich diese auf der Höhe der kontraktilen Vakuolen, dann werden sie seitlich eingedrückt und mehr oder weniger in die Länge gezogen. Auf Fig. 50 sieht man, wie die erste der vier dorsalen Vakuolen hierdurch enorm vergrößert ist und sich bereits

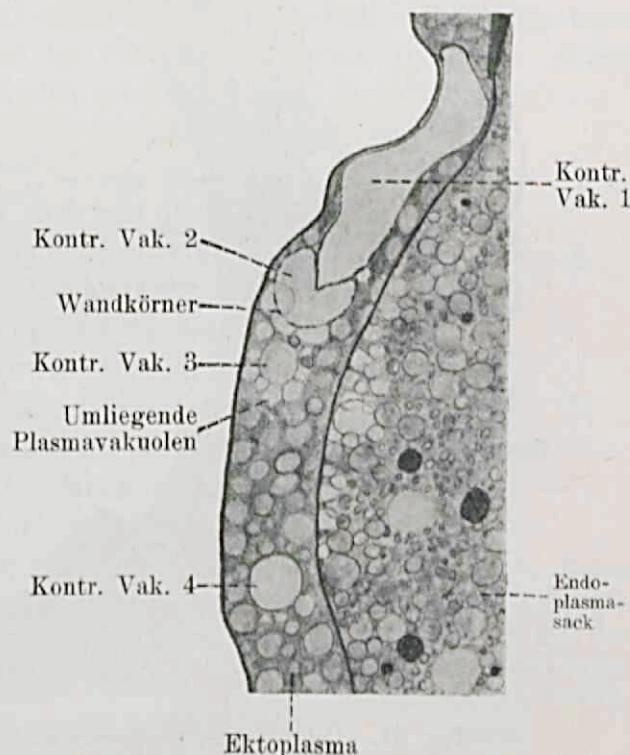


Fig. 50. *Polyplastron multivesiculatum* Dog. et FED.

teilweise in das Gebiet der zweiten Vakuole erstreckt, deren Wand sie wie einen Gummiball eindrückt. Vakuole zwei und drei sind beide in Diastole. Man sieht wie sie von kleinen sekundären Vakuolen umringt sind. Die Wand der ersten zwei Vakuolen zeigt wieder deutlich eine Körnerstruktur, wobei oft eine doppelte Kontur der Wand zu erkennen ist.

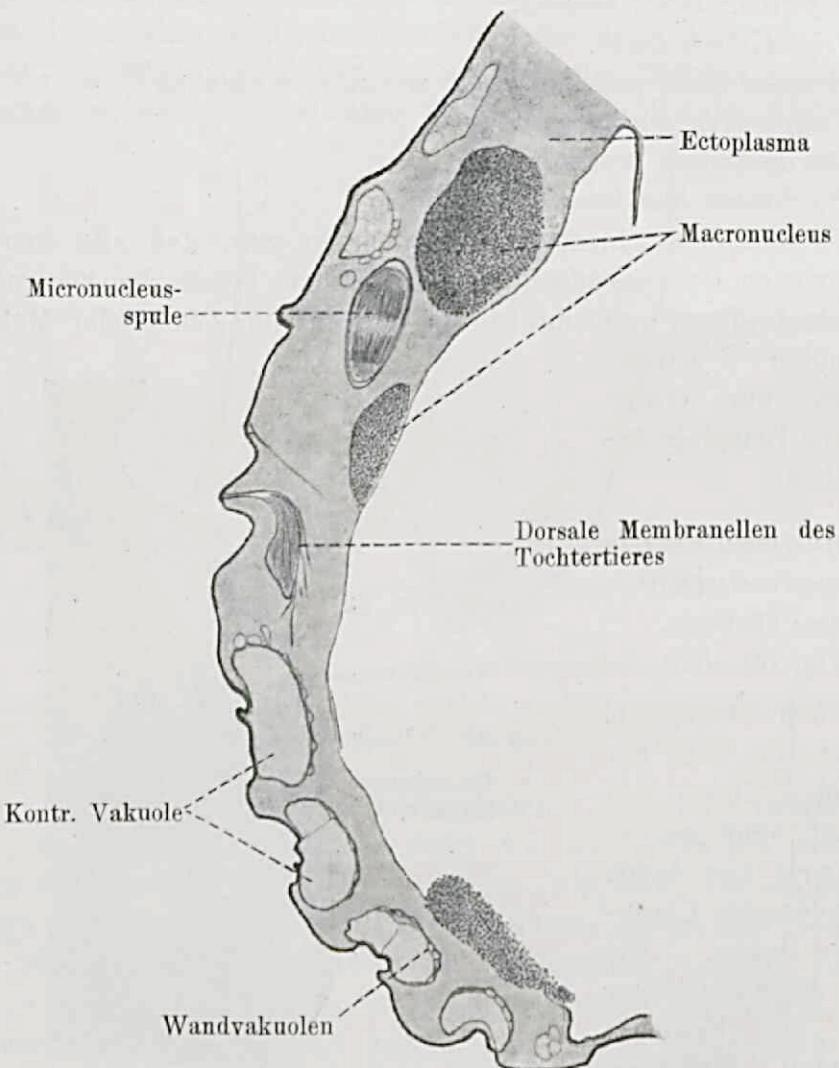


Fig. 51. *Polyplastron multivesiculatum* Dog. et Fed.

In Fig. 51, welche ein *Polyplastron* in Teilung wiedergibt, sieht man deutlich die starke Einsinkung der kontraktilen Vakuolen durch die Pellicula. In der Wand der Vakuolen selbst sieht man kleine Bläschen auftreten, welche allmählich durch Flüssigkeitsaufnahme größer werden, bis sie als ein Ring kleinerer, anführender Wand-

vakuolen um die kontraktile Vakuolen hin liegen, in welche sie schließlich ihren Inhalt entleeren.

Über die allgemeine Struktur von *Polyplastron* sei noch das folgende erwähnt. Auf, mit Eisenhämatoxylin, gefärbten Schnitten ist die Struktur von Pellicula und Skelett außerordentlich gut zu sehen. Auch die GIEMSA-ROMANOWSKY-Färbung erwies sich für die Skelettdarstellung besonders gut, da die feine Aderung im Skelett einen hellblauen Farbton annimmt. Eisenhämatoxylin ergibt ebenfalls für die inwendigen Fibrillen schöne Bilder. Das Fibrillensystem der Ophyoscoleciden erwies sich aber derart kompliziert, so daß wir es unterlassen mußten hier näher darauf einzugehen.

***Ostracodinium gracile gracile* Dog.**

(Fig. 52 u. 53.)

DOGIEL beschreibt für diese Art zwei Rassen, eine mit zwei und eine andere mit drei kontraktilen Vakuolen. Über ihre topographische Lage gibt er folgende Beschreibung (p. 145): „Wenn nur zwei Vakuolen vorhanden sind, so liegen sie entsprechend den beiden dorsalen Kernausschnitten. Die dritte Vakuole, wenn eine solche da ist, befindet sich zwischen den beiden vorher beschriebenen.“ Ich kann hier noch hinzufügen, daß bei meinen Exemplaren, welche durchwegs drei Vakuolen aufwiesen, der Macronucleus stets drei dorsale Ausschnitte erkennen ließ, welche mit den drei anliegenden Vakuolen korrespondierten (Fig. 52). In der Fig. 53 sind diese drei Vakuolen abgebildet, wobei zwei in der Aufsicht und die dritte im Durchschnitt zu sehen ist. Die Wand der untersuchten Vakuole zeigt wieder die bei *Polyplastron* bereits beschriebene Körnerung. Auf den beiden anderen Vakuolen, deren Wände man in der Aufsicht sieht, erkennt man die Anordnung dieser Körner auf der Oberfläche. Man sieht, daß sie sich zu Streifen aneinanderreihen, welche ihrerseits verschieden geformte hyaline Wandzonen umschließen und schließlich eine netzförmige Struktur entstehen lassen¹⁾. Diese

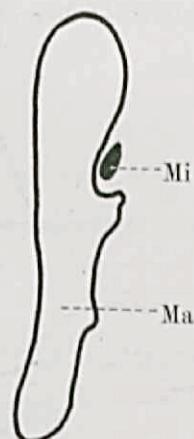


Fig. 52. *Ostracodinium gracile gracile* Dog. Macronukleus mit drei dorsalen Ausschnitten, korrespondierend mit drei Vakuolen.

¹⁾ Es sei hier noch auf die Arbeit von KRASCHENNIKOW (Fig. 7) aufmerksam gemacht.

Körnerreihen formen gewissermaßen Brücken in der doppelten Wand der Vakuole und es ist möglich, daß in den dazwischenliegenden Höhlen zwischen der doppelten Membran am ersten Flüssigkeit aus der Umgebung aufgenommen wird, woraus schließlich die Wandvakuolen entstehen. Sie sind es, welche ihren Inhalt dann in die kontraktile Vakuole entleeren.

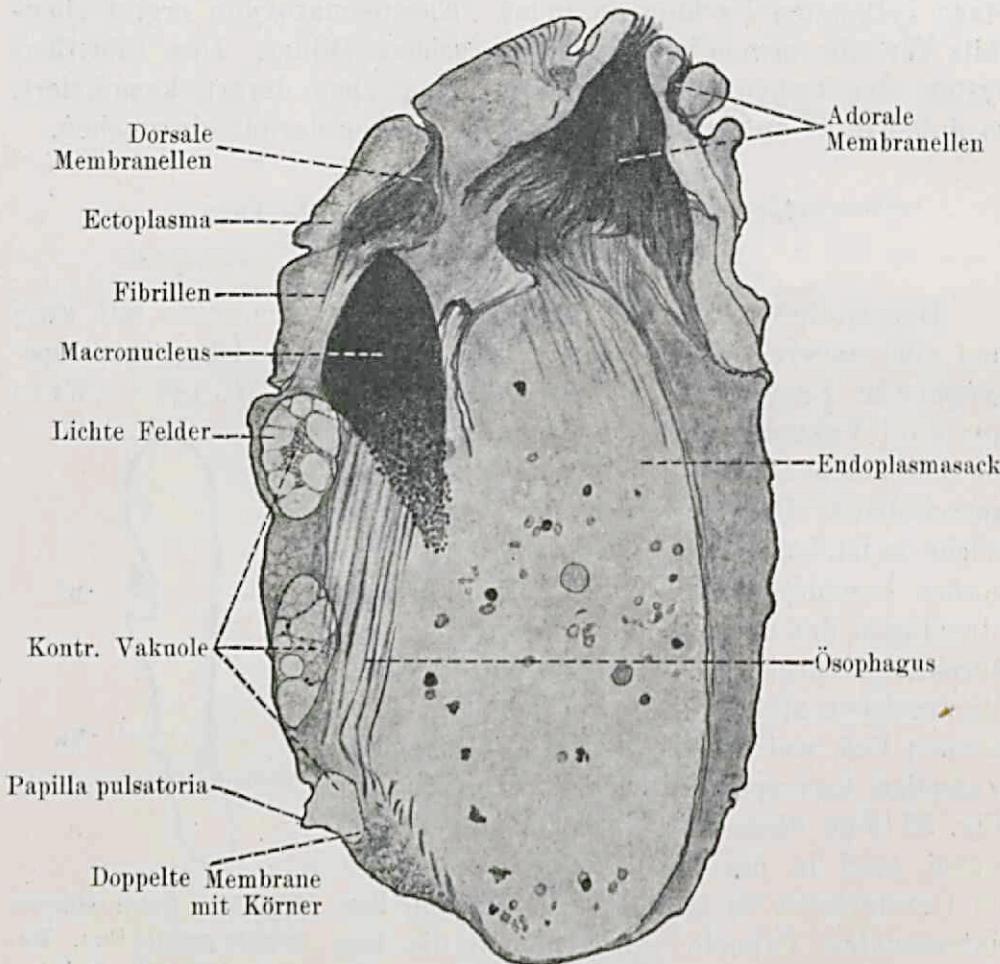


Fig. 53. *Ostracodinium gracile gracile* Dog.

Vakuole 3 zeigt, wie kurz vor der Systole die Vakuole durch Druck auf die Pellicula diese kegelförmig an dieser Stelle ausstülpt, wodurch eine Papilla pulsatoria entsteht; ein Bild, welches mir bei allen untersuchten *Ophyoscoleciden* wieder auffiel. Ob aber ein permanenter Exkretionsporus in der Pellicula liegt, konnte ich nicht nachweisen.

EBERLEIN beschreibt bei verschiedenen *Diplodiniens*-Arten

einen Kanal, welcher von der dorsalen Membranellenzone ausgeht und bis in die Nähe der kontraktilen Vakuolen führt (Taf. 17 Fig. 8, 10, 16, 17). Aus dem Aufhören der Vakuolenkontraktion, wenn die Bewegung der dorsalen Cilien unterbrochen wird, glaubt er annehmen zu dürfen, daß zwischen diesem „Kanal“ und den kontraktilen Vakuolen ein Zusammenhang besteht. Meine Präparate aber überzeugten mich, daß von einem solchen „Kanal“ keine Rede sein kann; was EBERLEIN hierfür ansprach, waren einige Fibrillenbündel, welche von den dorsalen Membranellen aus, einigermaßen konvergierend, durchs Plasma ziehen (siehe Fig. 53). Von einem Zusammenhang mit den kontraktilen Vakuolen ist keine Rede; das geht schließlich schon aus EBERLEIN'S Fig. 17 auf Taf. 17 selbst hervor.

Epistylis plicatilis EHRBG.

(Fig. 54 u. 55.)

SCHRÖDER beschreibt p. 175, wie die kontraktile Vakuole hier, ohne Kanal, dem Vestibulum seitlich anliegt. In meinen Präparaten von *Epistylis*, welche auf Daphnien saßen,

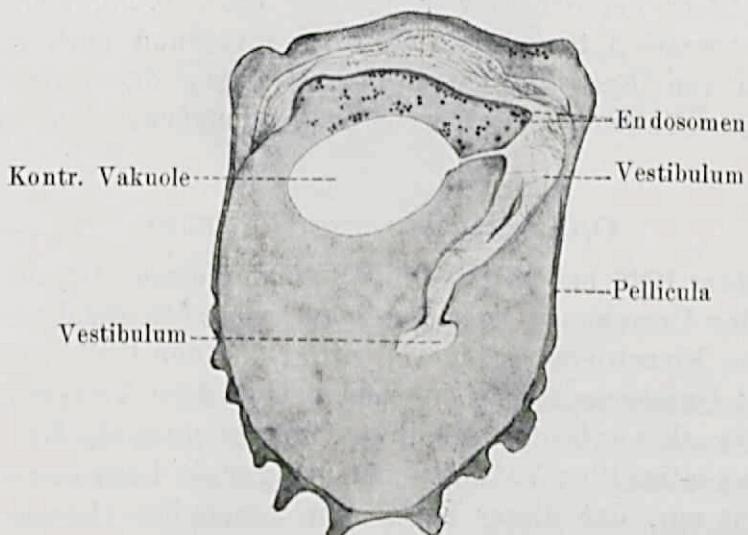


Fig. 54. *Epistylis plicatilis* EHRB.

fand ich eine Andeutung eines Kanals, welcher einigermaßen gebogen von der kontraktilen Vakuole zum Vestibulum verläuft (Fig. 54). Allerdings besitzt dieser Kanal (und auch die kontraktile Vakuole) keine deutliche Wand. Wir scheinen hier einen ähnlichen Fall vor uns zu haben wie bei *Amoeba*, deren Vakuolenwand nur aus einer schmalen Zone ver-

dichteten Plasmas besteht. Diese „Wand“ wird wahrscheinlich keine permanente Membran sein, sowie auch der Kanal fallweise immer neu bei der Entleerung der Vakuole ins Vestibulum entsteht. Die Länge dieses Kanals hängt dann auch von der Entfernung der kontraktilen Vakuole vom Vestibulum ab, weshalb wir ihm verschieden lang finden. Dies ist wahrscheinlich auch die Ursache, warum SCHRÖDER bei der von ihm untersuchten Art keinen Kanal fand. Im Umkreis der Vakuole sah ich nie ein dichteres, kleiner vakuolesiertes Plasma, wie es SCHRÖDER für *Campanella umbellaria* angab. Wohl sah ich oft an der Stelle des Entstehens der kontraktilen Vakuole zahlreiche große Plasmavakuolen, deren Inhalt sich in eine große Vakuole zu sammeln scheint (wahrscheinlich

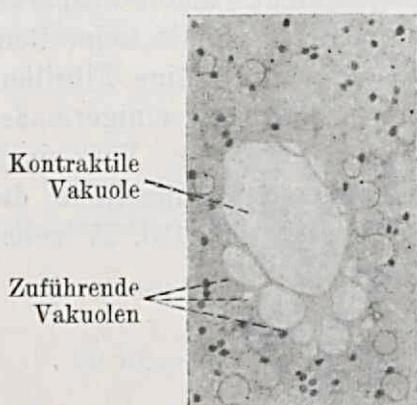


Fig. 55. *Epistylis plicatilis* EHREB.

durch Auflösen der Scheidewände), siehe die Fig. 55. Den gleichen Zustand beschrieb SCHRÖDER für *Campanella* und auch seine Abbildungen von *Epistylis* (Taf. 6 Fig. 3) lassen das Entstehen der kontraktilen Vakuole aus zahlreichen „Bildungsvakuolen“ vermuten.

Ophrydium versatile EHREB.

Im März 1928 bekam ich einige Kolonien dieser Art aus Wassergräben der Umgebung Utrechts. Diese waren ungefähr 8—12 mm groß. Die Einzeltiere ragten völlig frei aus den Gallerthüllen heraus. Auf Durchschnitten sieht man den größten Teil des Plasmas von *Zoothorellen* erfüllt, weshalb es unmöglich wird, den Ausführungs-kanal der kontraktilen Vakuole in seiner ganzen Länge zu verfolgen. Es scheint mir, daß dieser Kanal eine ansehnliche Länge erreicht. Die kontraktile Vakuole liegt meist in der unteren Hälfte des Körpers. Der Ausführungs-kanal läuft von hier aus aufwärts und mündet im Vestibulum aus. An unserer Fig. 56 ist ersichtlich, daß diese Vakuole von einer lichteren Zone umgeben ist, welche sich stark von dem dunkelgefärbten umgebenden Plasma abhebt. An der Außenseite dieser Zone finden wir eine Ansammlung von Entosomen, welche im übrigen Plasma nur zerstreut umherliegen. Ich glaube, daß wir es hier mit einem ähnlichen Falle wie bei *Amoeba vesp-*

tilio zu tun haben. Meiner Auffassung nach haben die Entosomen keine direkte Funktion mit Bezug auf den Exkretionsprozeß, sondern häufen sich rein mechanisch (durch eine Strömung infolge der ständigen Pulsation der kontraktilen Vakuole) an der Oberfläche der kontraktilen Vakuole an. Dafür spricht vor allem, daß sie sich an der Außenseite dieser Wandzone ansammeln. Daraus können wir wieder schließen, daß diese Zone von anderer Konsistenz ist als das Körperplasma. In verschiedenen Präparaten konnte ich

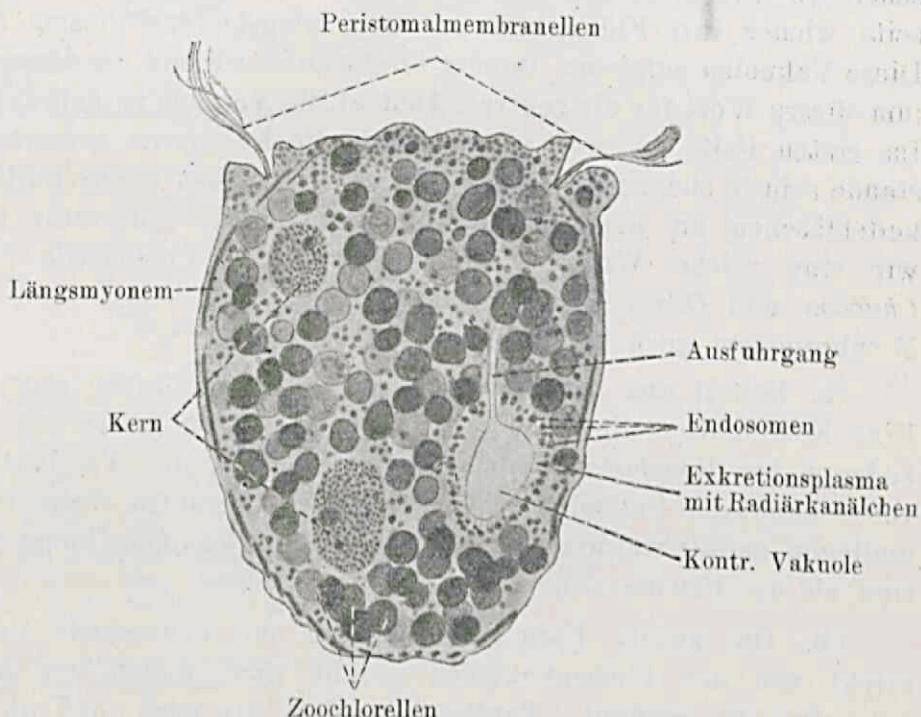


Fig. 56. *Ophrydium versatile* O. FR. MÜLL.

in dieser lichteren Zone feine, radiär orientierte Stäbchen unterscheiden. Dieses Bild erinnert stark an das radiär gestreifte Exkretionsplasma an den Terminalstücken der Zuführkanäle bei *Paramecium* und ich glaube den Schluß ziehen zu dürfen, daß wir es auch bei *Ophrydium* mit einem bestimmt organisierten „Exkretionsplasma“ zu tun haben. Die Außenwand dieser lichteren Zone würde dann mit der „Hülsenwand“ von *Paramecium* übereinstimmen. Die Vakuolenwand selbst ist eine deutlich abgegrenzte Membran. Eine Abschlußmembran nach dem Ausfuhrgang zu konnte ich nicht entdecken, doch besteht die Möglichkeit, daß wir es auch hier mit einem Ventilsystem zu tun haben, ähnlich dem von GELEI an *Paramecium* beschriebenen.

IV. Theoretisches. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Allgemeine Form. Wir haben bei den Protisten zwei scheinbar absonderliche Systeme des kontraktilen Vakuolenapparates: I. das eine ohne zuführende Kanäle, II. das andere mit solchen (s. Tabelle 1a S. 69). Sobald wir aber die Wirkung der kontraktilen Blase ohne Zuführkanälen genauer untersuchen, dann sehen wir wie diese aus kleineren Vakuolen entsteht, welche ihrerseits wieder ihre Flüssigkeit aus dem umgebenden Plasma holen. Diese Vakuolen entstehen in oder direkt an der Wand des Reservoirs (um dieses Wort für die zentrale kontraktile Vakuole zu gebrauchen). Im ersten Falle Ia muß diese Wand wie NASSANOW bemerkt imstande sein in sich selbst Hypertonie zu verursachen wodurch Flüssigkeitsblaschen an jener Stelle auftreten. In der Literatur finden wir eine solche Wand, von NASSANOW für *Campanella* (1924), *Chilodon* und *Dogielella* (1925) beschrieben. Ich selbst fand diese Membranenart auch bei den Ophryoscoleciden.

Ia. Soweit uns bekannt ist, sind diese Membranen sehr dick. Eine Kombination dieser Form mit der folgenden finden wir unter anderem bei *Polyplastron*, wobei augenscheinlich die Wandvakuolen von sekundären Vakuolen, welche um die kontraktile Vakuole herumliegen, gefüllt werden, wobei die sekundären Vakuolen meist größer sind als die Plasmavakuolen.

Ib. Die zweite Form, bei welcher die kontraktile Vakuole direkt von den Plasmavakuolen gefüllt wird, finden wir in der Literatur oft erwähnt. Tatsächlich sehen wir auch, daß dies die am meisten vorkommende Form ist. Die Füllung kann in zwei Modifikationen geschehen b¹. Durch Verflüssigen der scheidenden Wände wird der Inhalt der Plasmavakuolen in den der kontraktilen Vakuole aufgenommen, während die Wände der Plasmavakuolen zu einem Bestandteil der kontraktilen Vakuolenwand werden. Diese Form wurde von DEGEN für *Glaucoma colpidium* beschrieben, welcher allerdings annahm, daß die Wand der kontraktilen Vakuole eine physiologisch andere Funktion hat als andere Arten von Vakuolenmembranen z. B. eine solche, Stoffe dem osmotischen Gefälle entgegen in ein Lumen abzuscheiden. Diese Funktion soll innerhalb kurzer Zeit auch auf die neu entstandenen Wandteile (der eingeschmolzenen Plasmavakuolen) übertragen werden, so daß auch diese Bestandteile der kontraktilen Vakuole die gleiche Funktion ausüben. Diese Erklärung schließt allerdings zwei Hypothesen ein;

Tabelle 1.

Kontraktile Vakuole.

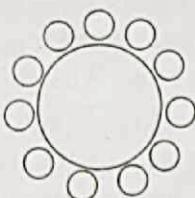
I Ohne zuführenden Kanälen.

a Mit Vakuolen in der Wand des Reservoirs.



*Campanella, Chilodon, Dogielella,
Ophryoscoleciden.*

b Mit umliegenden sekundären Vakuolen.



b¹ Füllung durch Verflüssigen der scheidenden Wände.

Amoeba spec., Glaucoma colpidium, Euplates harpa, Epistylis plicatilis.

b² Füllung durch Diffusion durch die Reservoirwand hindurch.

Euglenoiden, Dinoflagellaten.

c Mit ein oder zwei größeren zuführenden Vakuolen.

Blepharisma undulans, Lionotus fasciola, Carchesium.



Fig. 57. Schemata zu dem Bau der kontraktilen Vakuole. α mit Vakuolen in der Wand des Reservoirs. β Vakuole mit umliegenden sekundären Vakuolen. α' Vakuole mit zuführender Vakuole.

erstens, daß n. l. bei der Aufnahme der Plasmavakuolenwand in die Wand der kontraktilen Vakuole eine chemische Veränderung stattfindet, wodurch die neue Funktion in Erscheinung tritt; zweitens daß wir annehmen müssen, daß fortwährend ein Umsatz der Wandteile von dem Gel- nach dem Solzustande statt hat, weil stets neues Wandmaterial zugefügt wird, während die kontraktile Vakuole nicht merkbar größer wird und die Totalmasse also nicht größer wird. Dieser Umsatz soll dann mit der Systole und der darauffolgenden

Ruhepause einhergehen. Eine solche Wand können wir also unmöglich als ein stationäres, morphologisch konstantes Organ betrachten. Wir finden diese Vakuolenart in der Literatur außer für *Glaucoma* noch für folgende Protisten beschrieben: *Amoeba*, *Paramaecium aurelia*, *Blepharisma lateritia*, *Nyctotherus cordiformis*, *Stentor coeruleus* (MAUPAS) und *Euplates harpa* (TAYLOR). TAYLOR beschreibt, wie sich bei *Euplates harpa* um das Reservoir eine Anzahl von sekundären Vakuolen befinden, welche miteinander verschmelzen können, wobei deren Wände zusehends dünner werden, bis sie endlich zerreißen. Diese Befunde stammen aus Lebenduntersuchungen. Daß diese Methode nicht immer zu richtigen Resultaten führt, ersehen wir aus der Tatsache, daß bei *Paramaecium* erst später ein radiäres System zuführender Kanäle entdeckt wurde, während diese Art von Füllung bei *Nyctotherus* von späteren Autoren abgelehnt wurde. Auch ich kam auf Grund meiner *Nyctotherus*-Bilder zu der Ansicht, daß es sich hier um eine Blase handelt, die durch ihre Wand hindurch Wasser aus dem umgebenden Plasma aufnimmt. Auch für *Stentor* glaube ich eine Füllung durch Verschmelzung bezweifeln zu müssen.

Einen richtigen Anhaltspunkt für diese Art der Vakuolenfüllung haben wir erst dann, wenn wir im Moment der Wandverschmelzung fixieren. Dann können wir das folgende Bild erwarten (Fig. 57). Diese Form habe ich nur bei *Lionotus* (Fig. 37) beobachtet, wobei, wie erwähnt nur eine große Vakuole zur Füllung der kontraktile Vakuole dient und nicht zahlreiche kleinere.

Ib² Die zweite Art des Überganges von Plasmavakuoleninhalt in die kontraktile Vakuole kann durch Diffusion durch die Wand der letzteren geschehen. Zu dieser Kategorie müssen wir alle jene Arten zählen, bei welchen mit Sicherheit festgestellt wurde, daß kein Verflüssigen der Wand auftritt. Nach meinen eigenen Untersuchungen liegt ein solcher Fall bei den *Euglenoiden* vor, zu mindest was die Füllung der eigentlichen kontraktile Vakuole betrifft. Wahrscheinlich ist dies auch der Fall bei der Füllung der Sack- und Sammelpusule der Peridineen durch die umgebenden Tochtervakuolen.

Ic Als Übergangsformen zur folgenden Gruppe mit zuführenden Kanälen können wir *Blepharisma* und *Lionotus* ansehen, welche eine große zuführende Vakuole besitzen, welche ihren Inhalt rhythmisch in das Reservoir entleert. GREEFF beschrieb schon 1871 einen derartigen Apparat für *Carchesium*.

II Zwischen den Formen mit zuführenden Kanälen besteht ein großer Unterschied zwischen *Stentor* und *Spirostomum* mit ihren

langen, durch den ganzen Körper ziehenden Zuführkanälen und der anderen Art mit einem radiären System von Zuführkanälen, z. B. *Paramaecium* und *Frontonia*.

II a Bei den beiden erstgenannten Arten besteht kein Abschlußapparat an der Grenze zwischen Kanal und kontraktile Vakuole, weshalb die Füllung auch nicht rhythmisch sondern allmählich stattfindet. In dem Maße sich der Kanal füllt wird durch Stauung das Wasser in das Reservoir getrieben, welches eigentlich als eine sackförmige Fortsetzung des Kanales zu betrachten ist. Während der Systole entleeren sich Kanal und kontraktile Vakuole gleichzeitig. Wir dürfen daher annehmen, daß der Kanal als Verlängerung des Reservoirs gedacht werden kann, und daß vielleicht seine Länge mit der gestreckten Form von *Stentor* und *Spirostomum* zusammenhängt um alles eingedrungene Wasser leichter bewältigen zu können.

II b Anders steht es mit der Gruppe, welche ein radiäres System von Zuführkanälen hat.

Bei *Paramaecium* tritt ein rhythmisches Alternieren zwischen der Systole von Kanal und Reservoir auf. Es wird dies ermöglicht durch eine Art von Verschlußsystem, welches sich auf der Grenze zwischen Kanal und Reservoir befindet und welches sich erst bei maximaler Füllung des Kanales öffnet um den Inhalt in das Reservoir zu ergießen. Außerdem ist hier eine Arbeitsteilung eingetreten. Bekanntlich wurde bei *Paramaecium caudatum* und *Amoeba verrucosa* als Exkret im Kulturwasser Harnsäure nachgewiesen (HOWLAND, 1924). Es sind dies die wenigen Fälle, bei welchen wahrscheinlich gemacht wurde, daß die kontraktile Vakuole nicht nur Wasser ausscheidet, sondern auch Stoffwechselprodukte. Ich glaube mit GELEI annehmen zu müssen, daß die echte exkretorische Funktion speziell in den stark verdickten Wänden der radiären Kanäle seinen Sitz hat. Auch das umliegende Plasma soll hierbei eine Rolle spielen.

Wand der kontraktile Vakuole. Wir können drei Typen unterscheiden (s. Tabelle 2, S. 72): I. Eine Vakuole, welche nach geeigneter Fixation und Färbung keine Scheidung vom umgebenden Plasma zu erkennen gibt (*Amoeba*, *Epistylis*).

II. Zweitens eine Vakuole mit einer dünnen Wand (*Spirostomum*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Nyctotherus*, *Lionotus*, *Ophrydium*, *Balantidium*, *Isotricha* und die Pusulenwand der Peridineen).

III. Schließlich finden wir als dritte Gruppe eine dicke Membran,

Tabelle II.

Wand (Histologische Befunde)		
I. Keine sichtbar ab- gegrenzte Wand	II. Dünne Wand	III. Dicke Wand
<i>Amoeba</i> sp. <i>Epistylis</i>	a) Ohne „Lipoid“-körner <i>Blepharisma undulans</i> <i>Lionotus fasciola</i> <i>Ophrydium versatile</i> b) Mit spärlichen Körnern <i>Stentor polymorphus</i> <i>Spirostomum ambiguum</i> <i>Balantidium entozoon</i> c) Mit vielen Körnern <i>Dinoflagellaten</i> <i>Isotricha prostoma</i>	<i>Eugleniden</i> <i>Campanella</i> <i>Chilodon</i> <i>Dogielella</i> <i>Paramaecium</i> <i>Ophryoscoleciden</i>

welche dem Plasma gegenüber deutlich begrenzt ist (*Eugleniden*, *Ophryoscoleciden*, *Paramaecium*).

Auf Grund seiner Befunde mit der Osmierungsmethode gibt GELEI folgende Einteilung:

1. Vakuole ohne „Lipoid“-wand; sie ist allein zur Wasserfiltration imstande.
2. Vakuole mit „Lipoid“-wand; diese ist imstande, auch Exkretstoffe ins Lumen abzuscheiden.

Zu seiner zweiten Gruppe gehören nach NASSANOW's Publikation: *Campanella*, *Lionotus*, *Nassula*, *Paramaecium*, *Chilodon*, *Dogielella* und *Chilomonas* und nach KRASCHENINNIKOW einige *Ophryoscoleciden* (*Epidinium ecaudatum ecaudatum* und *Eudiplodinium magi*).

Die Frage, ob eine Wand aus „Lipoid“ besteht oder nicht, kann nur eine Osmierungs- oder Versilberungsmethode entscheiden. Wo aber Osmium von „Lipoiden“ niedergeschlagen wird, glaube ich, daß auch nach Osmiumfixierung, wobei aber eine andere Nachfärbung gebraucht wird (Eisenhämatoxylin), Strukturbesonderheiten sichtbar sind, welche auf eine „lipoidale“ Natur der Wand schließen lassen. Diese Strukturbesonderheit glaube ich in der Körnerstruktur der Wand zu sehen. Diese „Körner“ würden dann äußerst feine „Lipoid“-tröpfchen sein, welche in der kolloidalen Plasmamembran (kontraktilen Vakuolenwand) liegen. Von der Menge dieses „Lipoid“-stoffes hängt dann die Dicke der Membran ab. Darum finden wir dicke Membranen, nach einer Osmierung oft homogen schwarz gefärbt. Daß „Lipoid“ in der Tat oft in Form von Tröpfchen vor-

handen ist, beweist die Bemerkung GELEI's (1928), daß nach der Osmierung in der Wand der Zuführkanäle von *Paramaecium* Körner zu sehen sind, welche später zu radiär gelegenen Stäbchen im „Nephridialplasma“ „auswachsen“. [Vergleiche auch meine Fig. 33 (ein Bild, nach Osmium-Formol, HEIDENHAIN's Behandlung) mit GELEI's Figuren.] Auch in meinen *Ceratium*-Präparaten, welche nach NASSA now osmirt wurden, finden sich in der fast farblosen Wand der Pusule dunkel gefärbte „Lipoidkörner“.

Diese Körner fand ich, mit Ausnahme weniger Arten, in fast allen Vakuolenwänden der von mir untersuchten Arten, welche eine echte Wand aufwiesen. Nur bei *Lionotus*, *Blepharisma* und *Ophrydium* fehlten sie, während sie bei *Stentor* und *Spirostomum* nur spärlich vorhanden waren. Bei *Euglena pisciformis* hingegen fand ich diese Körnerung nicht nur in der Wand der kontraktilen Vakuole, sondern auch in der Reservoirwand. Hierauf kommen wir später noch zurück.

Wie steht es denn mit der Frage, ob auch nach der Systole eine physikalisch geformte Wand im Plasma zurückbleibt? Durch den Prozeß der Füllung dehnt sich die Vakuole allmählich, bis ein Gleichgewicht eintritt, das dadurch verursacht wird, daß die Wand ihr maximales Streckungsvermögen erreicht hat. Dann muß jener Verschmelzungsprozeß der kontraktilen Vakuolenwand mit der Körperwand (*Amoeba*) oder das „Öffnen der Verschlüßmembran“ (bei *Paramaecium* nach GELEI) stattfinden¹⁾, wodurch sich die unter Druck stehende Vakuolenflüssigkeit einen Weg nach außen bahnt. An Stelle der kontraktilen Blase bleibt dann im einfachsten Falle (*Amoeba*), wenn also keine permanente Membran vorhanden ist, doch eine Ansammlung von Stoffen aus der gewesenen Wand, welche die Oberflächenspannung vermindern, so daß es schließlich begreiflich ist, daß in den meisten Fällen die neue Vakuole an der gleichen Stelle entspringt. Nur in abnormen Fällen (z. B. nach injizieren von Wasser, HOWLAND) werden sich an verschiedenen indifferenten Stellen im Plasma solche Stoffe anhäufen und eine Membran bilden, um die überflüssige Flüssigkeit fortzuschaffen, also Extravakuolen de novo formen. In komplizierten Fällen, von denen *Paramaecium* den Höhepunkt erreicht, haben wir es dann nicht allein nur mit einer „chemischen“, sondern auch „physikalischen“, nach jeder

¹⁾ Es ist möglich, daß auch in diesem Falle ein Zerreissen der Wände an der Berührungsstelle stattfindet, wie TAYLOR es für die miteinander verschmelzenden Vakuolen beschrieb.

Systole zurückbleibenden Membran zu tun. Wie wir sehen, ist die Vakuolenmembran auch nach der Systole noch als ein feines Häutchen zwischen den Ampullenenden ausgespannen. Was die zuführenden Kanäle betrifft, weist ihre längliche Form auch in kollabiertem Zustande auf eine bestimmt festgelegte Organisation hin, da sie sich nicht wie alle anderen freien Flüssigkeitsbläschen abrunden. Wird unter abnormalen Umständen diese Organisation zerstört, dann sieht man sofort, daß die zuführenden Kanäle die Kugelform annehmen (siehe Fig. 5 von HOWLAND, 1924). Zwischen diesen beiden Extremen liegen alle Übergänge, welche wir behandelt haben. Nur von einigen wenigen Fällen wissen wir gewiß, daß die Vakuolenwand nicht aufgelöst wird (*Campanella*, *Chilodon*, *Dogielilla*, *Paramaecium*), da hier auch in Systole eine deutliche Wand sichtbar ist. In allen anderen Fällen glaube ich, sind wir mit unseren Hilfsmitteln zur Erforschung der physiologischen Erscheinungen in der Zelle noch nicht so weit, um entscheiden zu können, ob die Wandbestandteile auch als eine physikalische Membran übrigbleiben oder ob sie als solche verschwinden.

Auch in Fällen, wo wir mit Farbstoffen keine Wandreste nachweisen können, können wir nicht mit Sicherheit behaupten, daß keine Membran vorhanden ist. Außerdem ist bereits genügend erwiesen, wie die Zellwände gerade infolge ihres äußerst komplizierten Aufbaues während ihrer Funktion ständig ihre Permeabilität sowie ihre Absorption in bezug auf Farbstoffe ändern. Aus all diesen Tatsachen erhellt, daß der Fall viel komplizierter liegt als GELEI in seiner Theorie ausführt. Es entsteht vor allem die Frage, ob es überhaupt kontraktile Vakuolen gibt, in deren Wänden absolut kein „Lipoid“ vorkommt. Solange nicht alle Protisten der Osmierungsmethode unterworfen wurden, können wir diese Frage nicht lösen und auch dann kann man aus negativen Resultaten noch nicht auf ein sicheres Fehlen von „Lipoiden“ schließen. Schließlich bilden „Lipoide“ nicht den einzigen Bestandteil der kontraktilen Vakuolenwand. Diese besteht aus einer Menge sehr komplizierter Kolloide, und einer größeren oder kleineren Menge von „Lipoiden“. Ist die Menge sehr klein, dann sind auch die „Lipoid“tröpfchen so klein, daß das reduzierte Osmium kaum mehr als Farbe wahrnehmbar ist und damit wird auch die Wand als solche nicht sichtbar werden. Andererseits sind „Lipoide“ bei Pflanzen sowohl in der Plasmawand als auch im Tonoplasten festgestellt, so daß das Vorhandensein von „Lipoiden“ nicht unbedingt auch eine Exkretion seitens der Wand in sich einschließt. Eher scheint mir diese Funktion ein Lebens-

prozeß zu sein, welcher an dem ganzen physikalisch-chemischen Komplex der Wand gebunden sein soll (siehe weiter unter Funktion). Daß „Lipoide“ hierbei doch eine gewisse Rolle spielen, könnte durch die Tatsache gestützt werden, daß Ureum und andere N-Derivate als sog. „lipoidlösliche“ Stoffe scheinbar leicht „lipoid“haltige Membranen passieren. Allerdings wurde Ureum nie noch in einer kontraktilen Vakuole nachgewiesen, doch ist die Menge, welche theoretisch in jeder Diastole in der Vakuole exzerniert würde, so klein, daß sie schwerlich mikrochemisch nachweisbar wäre (für Harnsäure gab HOWLAND 1924 an 4 à 5 mgr pro L).

Um schließlich auf die **Reservoirwand der Euglenen** zurückzukommen, ist es schwierig aus den wenigen bisher bekannten Resultaten einen Schluß zu ziehen. Aus der frappanten Strukturgleichheit zwischen Reservoirwand und der kontraktilen Vakuolengewand von *Phacus* beispielsweise (vgl. Fig. 7 mit Fig. 11) würde man beinahe den Schluß ziehen, daß auch die Reservoirwand eine gleiche Funktion besitzt; sei es, daß sie allein Wasser exzerniert oder auch Stoffwechselprodukte.

Man könnte sich vorstellen, daß phylogenetisch das Reservoir der *Euglenen* von einer kontraktilen Vakuole abzuleiten ist, welche in bleibender Verbindung mit ihrer Ausmündungsstelle (der Geißelspalte) verblieb. Vielleicht ist dann der verdickte „Ring“, wie wir ihn bei *Phacus pleuronectes* und *Euglena Ehrenbergii* fanden, der letzte Rest eines ursprünglichen Verschlusses gegenüber der Außenwelt.

Exkretionskörner.

SCHEWIAKOW machte es wahrscheinlich, daß diese in der Nähe der kontraktilen Vakuole gelegenen Körner in aufgelöstem Zustande in die Vakuolenflüssigkeit gelangen. Da METCALF aber seine „Granules“ bei *Amoeba* und *Opalina* mit diesen Exkretionskörnern identifiziert, glaube ich hier kurz auf einen Widerspruch hinweisen zu müssen. Die von SCHEWIAKOW beschriebenen „Körner“ waren in kristalloider Form in Lebenszustand von gelbbrauner Färbung und enthielten phosphorsauren Kalk, gebunden an einem organischen Rest. Die von METCALF beschriebenen waren länglich und färbten sich mit Mitochondrienfarbstoffen. Nach meinen eigenen Befunden zu schließen, ist es eben für *Opalina* wahrscheinlich gemacht, daß diese „Körner“ keinen normalen Zellbestandteil bilden, sondern anderer Ursprungs, vielleicht parasitärer Natur sind. Auf jedem Falle sind sie nicht identisch mit den von SCHEWIAKOW beschriebenen „Exkretkörnern“. Auch die Bemerkung

METCALF'S, daß sie oft im Lumen der Vakuole zu finden sind und auf diesem Wege entfernt werden (siehe meine diesbezügliche Erklärung bei *Opalina* auf p. 40), deutet auf eine ganz andere Natur dieser Körner hin als jene von SCHEWIAKOW beschriebenen, welche schließlich in aufgelöstem Zustande die Vakuolenmembran passieren müssen.

Welches die Funktion der bei *Balantidium*, Peridineen, *Paramecium* und *Ophrydium* gefundenen differenzierten Plasmazone — **Exkretionsplasma** genannt — im eigentlichen Sinne ist, muß durch neuerliche Untersuchungen festgestellt werden; ebenso die Frage, ob sie alle eine gleiche Funktion haben. Es ist schließlich ganz gut möglich, daß bei *Balantidium* die sich in Farbe und Konsistenz an das Cordicalplasma anschließende Plasmazone nur dazu dient, um die Vakuole sozusagen zu verankern und ihr einen Widerstand bei der Systole zu bieten (siehe die Hypothese von HOWLAND für *Amoeba*). Aus theoretischen Gründen ist es wahrscheinlich gemacht worden, daß eine physiologisch differenzierte Plasmazone alle Exkretionsapparate umgibt. Diese Zone braucht aber nicht immer auch morphologisch sich vom übrigen Plasma zu unterscheiden, wie in den wenigen obengenannten Fällen, wo wir von einem „Exkretionsplasma“ sprachen.

Funktion der kontraktilen Vakuole bezüglich ihrer Füllung.

Die beiden Theorien hierüber, die von FORTNER und die von GELEI sind schon auf S. 43 besprochen worden.

Es geht hier um die Frage, ob wir den Füllungsprozeß als eine Osmose, eine Ultrafiltration seitens des Plasmas oder nicht rein mechanisch, oder als einen Lebensprozeß ansehen müssen, wobei das umliegende Plasma für den Transport sorgt, die Vakuolenwand dagegen die Wahl hat, welche Stoffe passieren dürfen.

Ich schließe mich dieser letztgenannten Hypothese an, glaube aber, daß wir den wirklichen Verlauf nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens nur vermuten können. Da ist vor allem die Frage der Permeation der Wand noch offen. Die in dieser Richtung unternommenen Versuche können uns meiner Meinung nach wenig lehren, da sie oft unter abnormalen Zuständen genommen wurden. So können wir bei den Untersuchungen mit herauspräparierten Vakuolen, welche noch einige Zeit im Wasser verbleiben, ohne zu bersten (LEPSI), noch nicht darauf schließen, daß auch in der Zelle die Vakuolenwand impermeabel ist. Es ist

möglich, daß die Wand, sobald sie außerhalb der Zelle mit Wasser in Berührung kommt, sofort gelatinisiert, also ihre Permeabilität verändert. Auch Färbungsmethoden nach vorheriger Fixation können nur weniges Licht auf diese Verhältnisse werfen, da wir auch hierbei mit toten Membranen arbeiten.

Daß eine Wand ausschließlich eine osmotische Membran sein soll, ist wohl ausgeschlossen. Es eröffnet sich hier doch die Frage: wie denn überhaupt eine Hypertonie in der Zelle entsteht? Bei der Beantwortung dieser Frage kommen wir nicht mit der Erklärung aus, daß die osmotisch aktiven Stoffe während der Systole an der Membran gebunden bleiben (DEGEN). Im äußersten Falle können wir diese Hypothese gelten lassen für Membranen, innerhalb welcher sich Vakuolen bilden und welche bei den in den Tabellen I und Ia genannten Gruppen vorkommen.

Ebensowenig erklärt die Ultrafiltration alle Tatsachen. Will Ultrafiltration angenommen werden, dann müssen zwei Bedingungen erfüllt sein. Die erste ist, daß der Druckunterschied zwischen außen und innen so groß ist, daß tatsächlich ein Strömen von außen nach innen zu stattfinden kann; mit anderen Worten, die Vakuole müßte dann eine permanente Größe besitzen und ihr Innendruck müßte nach jeder Systole = 0 sein, während die Membran einen Widerstand für den Plasmadruck geben müßte. Jedoch ist dies nicht der Fall. Der Prozeß der Volumenvergrößerung parallel mit der Vergrößerung des Inhalts bewirkt, daß der Innendruck der Vakuole ungefähr konstant bleibt und ungefähr gleich dem äußeren Plasmadrucke ist. Mit anderen Worten: der für eine Ultrafiltration nötige Druckunterschied besteht nicht.

Die zweite Bedingung ist, daß alle Stoffe durch die Vakuolenumwand durchdringen müssen, insofern die Molekülgröße mit der Poriengröße übereinstimmt. Nun geht aber beispielsweise bei *Paramecium* wahrscheinlich wohl Harnsäure durch die Wand — nicht aber die gewöhnlichen Plasmatalze, welche doch kleinere Moleküle besitzen. Das will sagen: die Membran besitzt ein Wahlvermögen und ist daher nicht mit einer physikalischen Membran zu vergleichen, sondern ist eine lebende Struktur, welche imstande ist, ihre Permeabilität für jeden willkürlichen Stoff zu verändern.

Daß der Exkretionsvorgang ein Lebensprozeß ist, also mit Energieverbrauch arbeitet, erhellt aus Untersuchungen, welche zeigten, daß bei Verminderung der O_2 -Menge die Pulsation verlangsamt, schließlich zum Stillstand gebracht wird.

Höchstwahrscheinlich hat das die Vakuole unmittelbar umgebende Plasma die Funktion, die überall im Plasma auftretende Wassermenge (eventuell auch Exkrete) nach der Vakuolenwand zu leiten. Ob dieses Plasma daneben noch die Funktion besitzt, die Exkrete chemisch umzusetzen, wodurch sie leichter die Wand passieren können (Auflösen der „Exkretkörner“ bei *Paramecium*), müssen noch weitere Untersuchungen zeigen.

Homologie mit dem GOLGI-Apparat. Ich bin mir bewußt, daß ich mich mit der Hypothese über die Abstammung des Reservoirs bei den *Eugleniden* auf sehr spekulatives Gebiet begebe da ich eine Homologie ziehe im Anschluß an bestimmte auf chemischen Strukturen beruhende Gleichheit. Ich habe mich nach langem Zaudern hierzu entschlossen da ich nach einer Erklärung für die sehr auffallende Abweichung von der Regel suchte, daß eine sonst nur für die Wand der kontraktilen Vakuole typische Körnerstruktur bei *Euglenen* auch in der Reservoirwand vorkommt. Im allgemeinen bin ich gegen ein so weites Durchführen von Homologisieren und besonders die Literatur über den GOLGI-Apparat gibt in dieser Hinsicht ein warnendes Beispiel. Beinahe alle Zellbestandteile: Mitochondrien, kontraktile Vakuole, Parabasale, Stigma usw. sind auf Grund ihrer Färbbarkeit nach der Osmierung für homolog mit dem GOLGI-Apparat gehalten worden und zwar allein infolge ihrer „lipoidalen“ Natur. Jedoch ist es eine bekannte Tatsache, daß Lipoidartige Stoffe einen allgemein verbreiteten Zellbestandteil bilden und daß sie gemeinsam mit anderen, die Oberflächenspannung herabsetzenden Stoffen die verschiedensten Abschlußmembranen aufbauen. Es ist also sehr begreiflich, daß sie in den verschiedensten Membranen vorkommen, welche zwei Phasen (z. B. Vakuoleninhalt und Plasma) voneinander scheiden. Darum können meiner Ansicht nach die mannigfältigsten Organe in ihren Wänden „Lipoid“ enthalten, ohne jedoch miteinander homolog zu sein. Überhaupt kommt man, bei einer restlosen Durchführung dieses Homologisierens, vor das Rätsel zu stehen, daß sich das gleiche Organ an so verschiedene Funktionen angepaßt haben soll. So lange wir noch so wenig von den internen Lebensprozessen der Zelle wissen, ist es meiner Meinung nach ratsamer von diesem Homologisieren allein auf Grund von Farbreaktionen abzusehen.

Im Anschluß an das eben Besprochene will ich noch einige Bemerkungen zur **Terminologie** hinzufügen. Ich habe mich vor allem der am meisten neutralen Ausdrücke, welche den Exkretionsapparat betreffen, bedient und beispielsweise anstelle des GELEI'schen Aus-

drückes „Nephridialplasma“ das Wort „Exkretionsplasma“ gebraucht. Auch seine Termini: „Ureter, Nephridialporus“ usw. habe ich sorgfältig vermieden. Schließlich deuten sie auf eine Homologisation zwischen kontraktilen Vakuolen mit dem Nephridium der Metazoen hin und in diesem Falle also nur ihrer gleichen Funktion wegen. Aber auch den verschiedenen Exkretionsorganen der Metazoen gab man auf Grund ihres verschiedenen Baues verschiedene Namen, warum nicht auch demjenigen der Protisten?

Zusammenfassung.

1. Bei der kontraktilen Vakuole von *Amoeba vespertilio* war keine permanente Membran (Wand) nachweisbar. Es wird hier für die Wand das Sol-Gel-Reversibilitäts-Gesetz von TAYLOR gelten. Die sich um die Wand ansammelnden Entosomen sind nicht identisch mit den „Exkretionskörnern“ von SCHEWIAKOW wie METCALF annimmt. Dem Kern von *Amoeba vespertilio* scheint eine gewisse „Amöboität“ zuzukommen.

2. Bei *Phacus pleuronectes* ist in der Geißelspalte ein Ring vorhanden, welcher mit dem von HAMBURGER für *Euglene Ehrenbergii* beschriebenen „Sphinkter“ identisch ist. Für die Geißelverdickung wird im Anschluß an die Theorie von MAST die Bezeichnung „Photozeptor“ eingeführt. Dieser Photozeptor ist zu amöboiden Bewegungen fähig. Beide kontraktile Vakuolen zeigen in ihren Wänden netzförmig angeordnete „Lipoid“körner. *Phacus* enthält meistens zwei, bei reichlicher Ernährung (Assimilation) mehrere Sphäroide von Reservestoffen, welche eine Umwandlung von Paramylum in Amylum aufweisen.

3. Bei *Euglena pisciformis* kommt nur eine Geißelwurzel vor. Das Reservoir zeigt eine Ab- und Zunahme ihres Volumens und ihre Oberfläche zeigt eine ähnliche Körnerstruktur wie die von *Phacus*. Es wird bemerkt, daß vielleicht das Reservoir phylogenetisch von einer kontraktilen Vakuole abstammt. Die Chromatophoren bestehen je aus zwei grünen Bändern und einem zentralen, beschalteten Pyrenoid.

4. Um die Sackpusule von *Peridinium steinii* befindet sich eine differenzierte Plasmazone, welche an das Exkretionsplasma der Süßwasserprotisten erinnert. Dies bestätigt die Annahme, daß die Pusulen eine Art Exkretionsapparat darstellen.

5. In der Wand der Sackpusule von *Peridinium divergens* befinden sich „Lipoidkörner“, ähnlich denen der kontraktilen Vakuolenwand der Süßwasserprotisten.

6. Bei *Phalacroma* sp. kommen neben den beiden Sackpusulen noch Sammelpusule mit Tochtervakuolen und zahlreiche akzessorische Vakuolen vor.

7. Bei *Goniodoma* sp. kommen neben der Sackpusule noch eine Sammelpusule, mit Tochterpusulen und eine akzessorische Vakuole vor.

8. Der sog. Exkretionsapparat bei *Opalina* besteht aus einer Reihe von Höhlen welche vielleicht als das Resultat eines Degenerationsprozesses (Bakterien ?) aufzufassen sind.

Es gibt hier zwei Arten von Ektoplasmaalveolen, die großen ohne, die kleinen mit Einschlüssen.

9. Bei *Paramaecium* entsteht der Ausführungskanal jedesmal durch eine Einsenkung der Pellicula. Neubildung des Reservoirs entsteht durch Erweiterung eines abgeschnürten Kanals der Muttervakuole, mit einem neuen Exkretionsporus nebst dem alten. Der Körper der Trichocysten befindet sich noch im Entoplasma, der Stiel im Ektoplasma.

10. Bei *Lionotus fasciola* ist eine große zuführende Vakuole vorhanden. Um die kontraktile Vakuolen liegen stäbchenförmige Endosomen.

11. Bei *Isotricha prostoma* wird der Abfuhrgang von einer Ausstülpung der kontraktile Vakuole gebildet. In der Wand sowohl der Vakuole als auch des Abfuhranges befinden sich stäbchenförmige „Lipoidkörner“.

12. Die kontraktile Vakuole bei *Spirostomum ambiguum* wird von einer zarten Membran bekleidet, die vereinzelte „Lipoidkörner“ aufweist. Die Basalkörper der Cilien sind von einer quer auf die Längsrippen verlaufende Fibrille verbunden, welche sich auch an die Basalplatte der Peristommembranellen anschließt. Die Einzellemente der Membranellen setzen sich unter der Basalplatte mit Cilienwurzeln fort bis zu dem im Plasma verankerten Myonem.

13. Bei *Stentor polymorphus* ist die Wand der kontraktile Vakuolen ebenfalls zart. Füllung geschieht entweder seitens der beiden Zuführkanälen oder seitens der umliegenden Plasmavakuolen.

14. Bei *Blepharisma undulans* wird die kontraktile Vakuole wieder von einer großen Vakuole gespeist. Die Pelliculastruktur gleicht der von *Spirostomum*, nur daß hier die Basalkörper durch eine Längsfibrille verbunden sind. In der Peristomhöhle befindet sich auf der linken Seite eine Reihe von hintereinander gelegenen Membranellen.

15. Bei *Balantidium entozoon* sind vier in einer Längsachse gelegenen kontraktile Blasen vorhanden, die von sekundären Vakuolen gespeist werden, die ihrerseits alle in das die Vakuole umgebende „Exkretionsplasma“ eingebettet sind. Dieses Plasma stimmt in seiner Struktur mit der des Corticalplasmas überein.

16. Bei *Nyctotherus cordiformis* ist eine große sackförmige Vakuole vorhanden, deren Füllung proximal beginnt.

17. Bei *Polyplastron multivesiculatum* kommen mehrere kontraktile Vakuolen vor, die eine ansehnliche Größe erreichen können. In ihren Wänden kommen sowohl „Lipoidkörner“ als auch Wandvakuolen vor. Die Wand ist ziemlich dick und zeigt oft eine doppelte Kontur.

18. *Ostracodinium gracile gracile* zeigt ein ähnliches Bild wie *Polyplastron*, die Anordnung der Körner ist aber in netzförmigen Figuren in deren Wand deutlich zu sehen.

19. Die kontraktile Vakuole von *Epistylis plicatilis* entsteht aus zahlreichen sekundären Vakuolen; sie ist durch einen Abfuhrkanal mit dem Vestibulum verbunden.

20. Um die kontraktile Vakuole von *Ophrydium versatile* liegt eine Plasmazone, die in bezug auf ihre Strukturverhältnisse an das „Exkretionsplasma“ von *Paramaecium* erinnert.

21. Der Form nach können wir den Exkretionsapparat einteilen in eine kontraktile Vakuole mit und ohne zuführende Kanäle. Der Übergang zwischen beiden Typen scheint kontinuierlich zu sein. Eine Einteilung von einigen Formen findet man in der Tabelle 1, S. 69.

22. Beinahe alle Wände der kontraktilen Vakuolen enthalten „Lipide“. Tabelle 2, S. 72 jedoch kann diesen Lipoiden nicht allein die exkretorische Funktion zugeschrieben werden.

23. Es ist nicht zulässig, daß man ausschließlich auf Grund des Vorhandenseins von „Lipoiden“ eine Homologie zwischen GOLGI-Apparat und kontraktile Vakuole zieht.

24. In manchen Fällen ist ein besonders geformtes Plasma um den exkretorischen Teilen des kontraktilen Vakuolenapparates beobachtet worden (*Peridineen*, *Balantidium*, *Paramaecium*, *Ophrydium*).

25. Die Füllung der kontraktilen Vakuole geschieht entweder direkt seitens des Plasmas oder durch umliegende Vakuolen. Wir müssen annehmen, daß diese Füllung auf einem Lebensprozeß (unter Energieverbrauch) beruht, wobei die Wand ein Wahlvermögen ausübt, und ihre Permeabilität ständig ändern kann.

Utrecht, November 1929.

Literaturverzeichnis.

- ADOLPH, E. F. (1926): The metabolism of water in amoeba as measured in the contractile vacuole. *Journ. Exp. Zool.* Vol. 44.
- ALEXEIEFF, A. (1928): Sur la question des mitochondries et de l'appareil de Golgi chez les Protistes. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 60 p. 260—285.
- AVERINZEW, S. u. MUTAFOWA, R. (1914): Material zur Kenntnis der Infusorien aus dem Magen der Wiederkäuer. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 33 p. 109—118.
- BEZZENBERGER, E. (1904): Über Infusorien aus asiatischen Anuren. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 3 p. 138—173.
- BISHOP, A. (1923): Some Observations upon *Spirostomum ambiguum* (EHRBG.) *Quart. Journ. of Micr. Sc.* Bd. 67 p. 392—430.
- BLÄTTNER, H. (1926): Beiträge zur Reizphysiologie von *Spirostomum ambiguum* EHRBG. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 53 p. 253—311.
- BOTSFORD, F. (1926): Studies on the contractile vacuole of *Amoeba proteus*. *Journ. Exp. Zool.* Vol. 45.
- BRESSLAU, E. (1921): Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Infusorien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 43 p. 457—481.
- BRETSCHNEIDER, L. H. (1925): Über den feineren Bau von *Phacus costata* CONRAD. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 53 p. 131—134.
- BRETSCHNEIDER, L. H. u. HIRSCH, G. CH. (1927): Nahrungsaufnahme, intraplasmatische Verdauung und Ausscheidung bei *Balantidium giganteum*. *Zeitschr. f. vergleich. Phys.* Bd. 6 p. 598—621.
- BÜTSCHLI, O. (1887—1889): Protozoa III. Abt. Infusoria in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches.
- CALKINS, G. N. (1912): The Paedogamous Conjugation of *Blepharisma undulans* St. *Journ. of Morph.* Vol. 23 p. 667—687.
- CLAPARÈDE et LACHMANN (1858—1859): Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. *Mémoires de l'Institut National Genevois* Bd. 5, 6, 7. Genève.
- DAY, H. C. (1927): Contractile vacuoles in *Amoeba*. *Journ. of Morph.* Bd. 40 p. 363—371.
- DEFLANDRE, G. (1926): Monographie du genre *Trachelomonas* EHRBG. *Diss. Nemours André Lesot.*
- DEGEN, A. (1905): Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. *Botan. Ztg.* Bd. 63.
- DIMITROWA, A. (1928): Untersuchungen über die überzähligen pulsierenden Vakuolen bei *Paramaecium caudatum*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 64 p. 462—477.
- DOFLEIN, F. (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amoebenstudien. *Arch. f. Protistenk.* Suppl. 1 p. 250—292.
- (1928): Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Aufl. p. 449.
- DOGIEL, V. A. (1927): Monographie der Familie *Ophryoscolecidae*. Teil I. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 59 p. 1—288.
- EBERLEIN, R. (1895): Über die im Wiederkäuermagen vorkommenden ciliaten Infusorien. *Z. W. Z.* Bd. 59 p. 233—303.
- ENTZ, G. Sr. (1888): Studien über Protisten p. 308.
- ENTZ, G. Jr. (1913): Über Organisationsverhältnisse von *Nyetotherus piscicola* DADAY. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 29 p. 364—385.

- ENTZ, G. Jr. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen II. resp. VII. Studien an Süßwasserceratiien. Arch. f. Protistenk. Bd. 58 p. 344—440.
- FAURÉ FREMERIT, E. (1925): La structure permanente de l'appareil excréteur chez quelques Vorticellides. C. R. des Sciences de la Soc. d. Biol. T. 93 p. 500—503.
- FORTNER, H. (1926): Zur Frage der diskontinuierlichen Exkretion bei Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. 56 p. 295—320.
- FRANZÉ, R. (1893): Zur Morphologie und Physiologie des Stigma der Mastigophoren. Z. W. Z. Bd. 56 p. 138—165.
- GELEI, J. (1925): Uj Paramaecium Szeged Környékéről. (Paramaecium nephridiatum nov. sp.) Állattani Közlemények XXII. Kötet p. 121—159.
- (1928): Nochmals über den Nephridialapparat bei den Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 64 p. 479—494.
- (1925): Der Nephridialapparat bei den Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 45 p. 676—683.
- (1926): Zur Kenntnis des Wimperapparates. Zeitschr. f. Anat. Entw. Gesch. Bd. 81 p. 530—553.
- (1926): Cilienstruktur und Cilienbewegung. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. Suppl.-Bd. p. 202—213.
- GICKLHORN, J. (1921): Eine einfache Methode zur Darstellung der Geißel mit Basalkorn bei Flagellaten. Z. f. wiss. Mikr. Bd. 38.
- GRASSÉ, PIERRE P. (1925): 1. Vacuome et Appareil de GOLGI des Euglenes. 2. Sur le stigma ou appareil parabasal des Euglenes. C. R. Acad. des Sciences T. 181 p. 482.
- (1926): Contribution à l'étude des Flagellés parasites. Arch. Zool. exper. T. 65 p. 347—549.
- GREEFF, R. (1891): Über den Organismus der Amöben. Biol. Zentralbl. Bd. 11 p. 598—639.
- GROSSE-ALLERMANN, W. (1909): Studien über Amoeba terricola GREEFF. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 p. 203—257.
- HAASE, G. (1910): Studien über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 47—59.
- HAMBURGER, CL. (1911): Studien über Euglena Ehrenbergii, im besonderem über die Körperhülle. Sitzber. Heidelb. Akad. Wiss. Math. Natur. Class. 4. Abt.
- HANCE, R. T. (1917): Studies on a race of paramaecium possesing extra contractile vacuoles. Journ. of Exp. Zool. Vol. 23 p. 287—326.
- HIRSCHLER, J. (1914): Über Plasmastrukturen (GOLGI'scher Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten, Spongiens und Protozoenzellen. Anat. Anz. Bd. 47 p. 289—309.
- (1924): Sur une Methode de noircissement de l'appareil de GOLGI. C. R. de Soc. de Biol. T. 10 C. p. 893.
- (1924): Sur les composants lipoidifères du plasma des Protozoaires. Ibid. T. 10 C. p. 891—893.
- HOWLAND, R. B. (1924): Experiments on the contractile vacuole of Amoeba verrucosa and Paramaecium. Journ. of Exp. Zool. Vol. 40 p. 251—262.
- (1924): On excretion of nitrogen waste as a function of the contractile vacuole. Ibid. Vol. 1924 p. 231—249.

- HOWLAND, R. B. and POLLACK, H. (1927): Micrurgical studies on the contractile vacuole. *Journ. of Exp. Zool.* Vol. 48 p. 441—458.
- (1927): The Significance of gelation in the systole of the contractile vacuole of *Amoeba dubia*. *Proc. of the Soc. of Exp. Biol. et Med.* Vol. 24 p. 377—378.
- JACOBS, W. (1927): Der GOLGI'sche Binnenapparat. *Ergebnisse der Biologie* Bd. 2 p. 357—415.
- JENNINGS, H. S. (1904): A Method of demonstrating the external discharge of the contractile vacuole. *Zool. Anz.* Bd. 27 p. 656—658.
- JORDAN, H. J. (1929): *Handbuch der allgemeinen vergleichenden Physiologie*. Walther de Gruyter, Berlin.
- TEN KATE, C. G. B. (1920): Über das Fibrillensystem der Ciliaten. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 62 p. 337.
- KAHINSKY, A. (1911): Morphologie und Physiologie einiger Infusorien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 21 p. 1—53.
- KING, R. L. (1928): The contractile vacuole in *Paramaecium trichium*. *Biol. Bull.* Vol. 55 No. 2.
- KING, S. D. and GATENBY, BR. (1926): Note on certain new Bodies in *Opalina ranarum* (presumed to represent the GOLGI elements). *Quat. Journ. micr. Sc.* Vol. 70 p. 217.
- KLEBS, G. (1883): Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. *Leipzig. Untersuch. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen* Bd. 1 p. 233—363.
- KLEIN, B. M. (1929): Die Silberliniensysteme der Ciliaten. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 65 p. 221—225.
- KOFOID, C. A. (1909): On *Peridinium Steinii* JÖRG. with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 16 p. 25—47.
- KONSULOFF, S. (1922): Untersuchungen über *Opalnia*. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 44 p. 285—343.
- KRASCHENINNIKOW, S. (1929): Zur Frage des Lipoiden-Exkretionsapparates einiger Infusoriarten aus der Familie Ophryoscolecidae. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat.* Bd. 8 p. 470—483.
- LEGER, L. et DUBOSCQ, O. (1904): Notes sur les Infusoires endoparasites. *Arch. f. Zool. exp. et gen.* 4 Serie T. 2 p. 337—356.
- LEPSI, J. (1928): Bemerkungen zur Morphologie und Physiologie der Ciliaten. *Bull. de la Section Scient. Acad. Romaine XI. année No. 5/6.*
- LLOYD, F. E. and SCATH, G. W. (1926): The origin of vacuoles. *Scien.* Bd. 63 p. 459—460.
- MAIER, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 2 p. 73—180.
- MAINX, F. (1927/28): Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. I. Teil. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 60 p. 305—355.
- MANGENOT, G. (1926): A propos de la signification du stigma des Euglènes. *C. R. de Soc. de Biol.* T. 94 p. 577—579.
- MAST, S. O. (1925): Structure, movement, locomotion and stimulation in *Amoeba*. *Journ. Morph. and Physiol.* Vol. 41.
- (1927/28): Structure and function of the Eye-spot in Unicellular and Colonial Organism. *Arch. f. Protistenk.* Bd. 60 p. 197—221.

- MAUPAS, E. (1883): Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. Arch. d. Zool. Exper. et Gen. 2 me. sér. I p. 427—664.
- METCALF, M. M. (1907): The excretory Organs of Opalina. Arch. f. Protistenk. Bd. 10 part I p. 183—188, part II p. 365—375.
- (1909): Opalina. Ibid. Bd. 13 p. 195—375.
- (1910): Studies upon Amoeba. Journ. Exp. Zool. Vol. 9.
- (1926): The contractile vacuole granules in Amoeba proteus. Scienc. Vol. 63 p. 523.
- MOXON, W. (1869): An some points in the Anatomy of Stentor and on its mode of division. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 3 p. 279—293.
- NASSANOW, D. (1924): Der Exkretionsapparat (kontraktile Vakuole) der Protozoa als Homologon des Golgi'schen Apparates der Metazoazellen. Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw.-Mech. Bd. 103 p. 437—477.
- (1925): Zur Frage über den Bau und die Bedeutung des lipoiden Exkretionsapparates bei Protozoa. Z. f. Zellforsch. u. Mikr. Anat. Bd. 2 p. 87—97.
- v. OVERBEEK de MEYER, G. A. W. (1929): Groei en differentiatie van Opalina ranarum (EHR.). Utrecht 1928. Diss. Kemink en Zoon. p. 1—94. Deutsch: Arch. f. Protistenk. Bd. 66 p. 207—284.
- PASCHER, A. (1914): Die Süßwasserflora. Heft 1. Flagellatae.
- PENARD, E. (1905): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. 6 p. 175—205.
- ROSKIN, GR. (1923): La Structure des myonèmes des Infusoires. Bull. Biol. de la France et de la Belgique T. 57 p. 143—151.
- (1917): La Structure des myonèmes. C. R. et Mem. de la Soc. de Biol. Paris T. 80 p. 363—365.
- ROSSBACH, M. J. (1872): Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Verh. d. phys. med. Gesellsch. Würzburg Neue Folge Bd. 2 p. 179—242.
- SCHEWIAKOFF, W. (1894): Über die Natur sog. Exkretkörner der Infusorien. Z. W. Z. Bd. 57 p. 32—56.
- SCHRÖDER, O. (1906): Beiträge zur Kenntnis von Campanella umbellaria. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 75—106.
- (1906): Beiträge zur Kenntnis von Epistylis plicatilis (EHRBG.). Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 173—186.
- SCHUBERG, A. (1888): Die Protozoen des Wiederkäuermagens. Zool. Jahrb. Bd. 3 Abt. Systematik p. 305—419.
- SCHÜTT, F. (1892): Über Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridinieen. Sitz.-Ber. Akad. Berlin p. 377.
- (1895): Die Peridinieen der Plankton-Expedition Kiel und Leipzig.
- SCHWALBE, G. (1866): Über die kontraktile Behälter der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 p. 351—371.
- STEIN, FR. (1859): Der Organismus der Infusionstiere. I. Abteilung.
- STEUER, A. (1904): Über eine Eugenoide (Eutreptia) aus dem Canale Grande von Triest. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 p. 127—137.
- STOLTE, H. A. (1924): Morphologische und physiologische Untersuchungen an Blepharisma undulans St. Arch. f. Protistenk. Bd. 48 p. 245—302.

- SWARCZEWSKY, B. (1929): Zur Kenntnis der Baikalprotistenfauna. Arch. f. Protistenk. Bd. 65 p. 38—44.
- TAYLOR, C. V. (1923): The contractile vacuole in *Euplotes*; an example of the sol-gel reversibility of cytoplasm. Journ. Exp. Zool. Vol. 37.
- WAGER, HAROLD (1900): On the Eye-spot and Flagellum in *Euglena viridis*. The Journal of the Linnean Society, London Vol. 27 p. 463—481.
- WEBER, G. (1912): Die Bewegung der Peristomcilien bei den heterotrichen Infusorien. Sitzungsber. der Math.-Naturwiss. Klasse der Kais. Akad. d. Wissensch. Wien Bd. 121 Heft 1 Abt. 3 p. 3—47.
- YOUNG, R. A. (1924): On the excretory apparatus in *Paramaecium*. Science Vol. 60 p. 244.
- ZUELZER, M. (1910): Der Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29 p. 632—641.

Anmerkung. Während des Druckes dieser Publikation erschien im Arch. f. Protistenk. Bd. 68 ein Artikel von E. EISENBERG-HAMBURG über die Funktion des Vakuolenapparates bei *Balantidium* und *Myctotherus*. Auf S. 456 wird bemerkt, daß unter abnormalen Umständen (Hinzufügen hypertoner Lösungen) ein Verbindungskanal zwischen den Vakuolen auftritt. Ich kann nur hinzufügen, daß unter normalen Umständen dies nicht zutrifft. Ein solcher Kanal könnte nur durch eine Verschmelzung benachbarter sekundärer Vakuolen zustandekommen und würde zu einer langgestreckten zuführenden Vakuole werden.

STELLINGEN

I

De homologiseering van het Golgi-apparaat van Metazoencellen met de contractile vacuole der Protisten is niet toelaatbaar.

II

De Nematoden zijn oorspronkelijk mariene vormen.

III

De door Bolk bijeengebrachte feiten wijzen er op, dat de apen van een anthropoïden voorvader afstammen.

IV

Mueller heeft het aannemelijk gemaakt, dat excretie bij de Nematoden niet geschiedt door de z.g. „Excretieapparaten”.

V

Het is niet bewezen, dat in de middendarmklier van *Helix* phagocytose plaats vindt.

VI

Noch de energiebron door Pfeffer-Lepeschkin, noch die door Münch en Frey-Wyssling aangegeven, is voldoende om de bloedingsverschijnselen bij planten geheel te verklaren.

U
19