

# Rasterelektronenmikroskopische und biometrische Untersuchungen über die Variabilität der Form, Struktur und Größe des Gehäuses einiger limnischer Tintinnina (Protozoa, Ciliophora)

GÜNTHER BERNATZKY, WILHELM FOISSNER und GOTTFRIED SCHUBERT

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Salzburg, Österreich  
und Institut für Zoologie der Universität Hohenheim, Stuttgart, BRD

Received 1979-10-03

Bernatzky, G., Foissner, W. & Schubert, G. 1981. Rasterelektronenmikroskopische und biometrische Untersuchungen über die Variabilität der Form, Struktur und Größe des Gehäuses einiger limnischer Tintinnina (Protozoa, Ciliophora). [Scanning electron microscopical and biometrical studies on the variability of the shape, structure, and size of the lorica in some fresh-water Tintinnina (Protozoa, Ciliophora).] — *Zool. Scr.* 10: 81–90.

The loricae of the fresh-water Tintinnina *Codonella cratera*, *Tintinnidium fluviatile*, and *Tintinnopsis cylindrata* were investigated for their variability in shape, structure, and size, using scanning electron microscopy and variance analysis. The intrastrain variability of length and width of the loricae is significantly smaller than the interstrain variability. The shells are shorter in autumn than in spring. The lorica of *C. cratera* consists of biogenic and non-biogenic flakes, irregularly cemented by a substance which is released from the organism. Building of the shell is not restricted to the time of binary fission. *T. fluviatile* and *T. cylindrata* have soft and sticky loricae which are heavily agglutinated by various biogenic and non-biogenic particles. The material used for lorica-building and/or agglutination depends on environment and season. There is a relationship between the structure of the lorica and the degree of eutrophication in the lake. The significance of these findings for paleolimnology and taxonomy and the function of the lorica in fresh-water Tintinnina are discussed.

Günther Bernatzky & Wilhelm Foissner, Institut für Zoologie der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Austria.

Gottfried Schubert, Institut für Zoologie der Universität Hohenheim, Schloß, D-7000 Stuttgart 70, GFR.

## 1. Einleitung

Nach Daday (1887) und Kofoid & Campbell (1929) sollen bestimmte Gehäusemerkmale der Tintinnina sehr konstant sein und zur Trennung von Arten und Gattungen verwendet werden können. Diese Ansicht wurde bereits früher in Frage gestellt (Brandt 1907; Hofker 1931a; Halme & Lukkarinen 1960) und wird durch neuere Untersuchungen ebenfalls eindringlich widerlegt (Laval-Peuto 1976; Davis 1978). Die große Variabilität der Tintinnina-Gehäuse führte auch bei den limnischen Vertretern zur Errichtung vieler Arten und Varietäten (Stein 1863; Leidy 1879; Sterki 1879; Imhof 1886; Daday 1892; Hempel 1896; Zacharias 1905; Seligo 1907; Entz 1885, 1909; Nie 1933; Wailes 1938; Hada 1939; Pejler 1962; Hilliard 1968; Souto 1973). Es ist nicht das Bestreben der vorliegenden Arbeit, diese Arten und Varietäten kritisch zu bewerten. Wir haben uns das Ziel gesetzt, die Gehäuse der in Voralpenseen häufig auftretenden Tintinnina, deren Infraciliatur von Foissner & Wilbert (1979) analysiert wurde, auf ihre räumliche und saisonale Variabilität zu untersuchen. Dadurch soll der späteren Forschung gesichertes Vergleichsmaterial geboten werden. Dazu verwendeten wir das Rasterelektronenmikroskop, das sich bei der Analyse der Gehäusestruktur mariner Arten bereits vielfach bewährt hat (Tappan & Loeblich 1968; Cosper 1972; Gold & Morales 1975a, 1976a, b; Hedín 1975, 1976).

## 2. Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial wurde im Jahre 1977 mit einem Stocknetz (Maschenweite 10  $\mu\text{m}$ ) im Litoral einiger Seen und Weiher in Salzburg und Oberösterreich entnommen. Die Fundorte und einige ökologische Daten sind in Tabelle I zusammengestellt. Die Speciesdetermination erfolgte nach den von Foissner & Wilbert (1979) vorgeschlagenen Kriterien.

Zur rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung wurden die Gehäuse unter dem Mikroskop mit einer feinen Pipette aufgenommen. Dann übertrugen wir sie in einen Tropfen destilliertes Wasser und ließen sie auf einem Glasobjektträger lufttrocknen. Anschließend wurde ein etwa 5×5 mm großes Stück aus dem Objektträger herausgeschnitten, auf einem SEM-Objektträger angeklebt, mit Kohle besputtert und mit dem Cambridge Stereoscan Mark II untersucht. Die Verbindung zwischen Glasobjektträger und SEM-Objektträger erfolgte über eine Leitsilberbrücke.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Biometrische Untersuchungen

Aus den Tabellen II und III ist ersichtlich, daß die Variationsbreite und die Mittelwerte der Längen und Breiten gut mit den Angaben von Daday (1892), Entz (1885, 1909), Brandt (1907), Fauré-Fremiet (1924), Schermer (1916), Kofoid & Campbell (1929), Kahl (1930–35), Hada (1939), Silva (1952), Pollingher & Kimor (1967), Marshall (1969) und Souto (1973) übereinstimmen. Auffällig ist der ziemlich konstante Ge-

Tabelle I. Zusammenstellung der Fundorte und einiger Milieufaktoren für die untersuchten *Tintinnina*Table I. List of localities and some environmental factors for the investigated *Tintinnina*

Species	Fundort	Jahreszeit	Algenblüte
<i>Codonella cratera</i> (Stamm I)	Salzachsee bei Salzburg	April	sehr stark
<i>Codonella cratera</i> (Stamm II)	Salzachsee bei Salzburg	Oktober	keine
<i>Codonella cratera</i> (Stamm III)	Wolfgangsee (Oberösterreich)	Oktober	keine
<i>Codonella cratera</i> (Stamm IV)	Ibm See (Oberösterreich)	August	stark
<i>Codonella cratera</i> (Stamm V)	Mattsee (Salzburg)	Oktober	gering
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stamm I)	Salzachsee bei Salzburg	Oktober	keine
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stamm II)	Ibm See (Oberösterreich)	August	stark
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stamm III)	Mattsee (Salzburg)	April	stark
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stamm IV)	kleiner Weiher beim Höllerer See (Oberösterreich)	August	gering
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> (Stamm I)	Salzachsee bei Salzburg	April	sehr stark
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> (Stamm II)	Salzachsee bei Salzburg	Oktober	keine

Tabelle II. Allgemeine Statistik der Stämme I–V von *Codonella cratera*

Als Breite ist der Außendurchmesser der Gehäuseöffnung angegeben

Table II. General statistics of strains I–V of *Codonella cratera*

For wideness the outside diameter of the lorica orifice is given

Stamm	Anzahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Mittelwert	Varianz	Standardfehler	Median
I (Länge)	10	45.50	53.00	47.75	6.51	0.81	47.50
I (Breite)	10	31.00	39.00	34.30	5.96	0.77	35.00
II (Länge)	10	43.00	50.00	45.70	3.40	0.58	42.25
II (Breite)	10	32.00	40.00	35.60	6.49	0.81	35.00
III (Länge)	10	49.00	52.50	51.45	2.86	0.54	52.50
III (Breite)	10	35.00	42.00	37.80	7.62	0.87	38.50
IV (Länge)	12	55.00	57.00	56.00	0.36	0.17	56.00
IV (Breite)	12	34.00	40.00	35.83	6.88	0.76	34.00
V (Länge)	10	46.00	63.00	57.70	33.12	1.82	60.00
V (Breite)	10	35.00	49.00	42.30	11.79	1.09	42.00

häusedurchmesser bei *T. fluviatile* und bei den Stämmen I–IV von *C. cratera*. Das deckt sich mit den Befunden von Entz (1909). Die Frühjahrs-Gehäuse von *C. cratera* sind merkbar größer als die Herbstgehäuse. Die folgenden Werte zeigen, daß dies auch für *T. cylindrata* gilt: Stamm I ( $n=10$ , Länge: 65–90  $\mu\text{m}$ , Breite: 27–29  $\mu\text{m}$ , Durchschnitt:  $80.2 \times 28.0$   $\mu\text{m}$ ), Stamm II ( $n=13$ , Länge: 52–83  $\mu\text{m}$ , Breite: 20–23  $\mu\text{m}$ , Durchschnitt:  $59.7 \times 21.1$   $\mu\text{m}$ ). Ähnlich starke Unterschiede wurden vor kurzem auch von marinen Tintinniden beschrieben (Gold & Morales 1975b).

Zur Untersuchung auf Normalverteilung wählten wir wegen der geringen Anzahl von Meßwerten den Kolmogorow-Smirnow-Test (s. Sachs 1974). Mit Ausnahme der Breite von Stamm IV bei *C. cratera* und der Breite von Stamm II bei *T. fluviatile* konnten alle Werte als annähernd normalverteilt angesehen werden, wobei festzuhalten ist, daß es bisher keinen strengen Test auf Normalverteilung gibt.

Die Frage, ob die Intrapopulationsvariabilität größer oder kleiner als die Interpopulationsvariabilität ist, wurde varianzanalytisch untersucht. Dabei ist zu beachten, daß nur normalverteilte Werte varianzanalytisch behandelt werden und alle Einzelspalten gleiche Varianzen haben sollten, was wir mit dem Test von Bartlett (s. Sachs 1974) prüften. Bei *C. cratera* waren diese Bedingungen nur bei den Stämmen I–III erfüllt. Daraus ist ersichtlich, daß die mittleren Quadrate innerhalb der Populationen kleiner sind als die mittleren Quadrate zwischen den Populationen, die Intrapopulationsvariabilität also kleiner ist als die Interpopulationsvariabilität (Tab. IV). An diesem Ergebnis änderte sich nichts, wenn die Stämme IV

und V, bei denen die oben genannten Bedingungen nicht erfüllt waren, in die Berechnung miteinbezogen wurden (s. Spalten 1 und 2 in Tab. IV). Dasselbe Ergebnis erhielten wir bei der varianzanalytischen Behandlung der Längen und Breiten von *T. fluviatile* (Tab. V).

Vergleicht man die Varianz von jeweils 2 Stämmen, so ergibt sich ebenfalls, daß die Intrapopulationsvariabilität kleiner als die Interpopulationsvariabilität ist. Nur bei 3 der 25 untersuchten Kombinationen war das Ergebnis umgekehrt. Da bei diesen die Mittelwerte aber nicht getrennt waren, ist das Ergebnis nicht relevant.

### 3.2. Intrapopulationsvariabilität

3.2.1. *Codonella cratera* (Leidy, 1879). Das Gehäuse gliedert sich in die Wohnkammer und den Aufsatz. Die Wohnkammer kann im Umriß kreisförmig (Abb. 17), pentagonal (Abb. 23) oder dreieckförmig (Abb. 2) sein. Der Aufsatz ist zylindroid (Abb. 23) oder trichterförmig (Abb. 22) und in Frontalan-sicht stets kreisrund (Abb. 26). Er ist durch spiralförmig verlaufende Leisten gegliedert (Abb. 22, 24). Bei adulten Gehäusen beobachtet man 3.5–4.5 Windungen. Sie sind an der Innenwand des Gehäuses immer erkennbar, auch wenn sie außen nicht sichtbar sind (Abb. 17, 18). Die das Gehäuse aufbauenden Fremdkörper werden durch eine sich mit Protargolsilber intensiv imprägnierende Substanz verkittet. Wir beobachteten weder bei juvenilen noch bei adulten Loricac, daß die Fremdkörper auf einer Membran aufgelagert gewesen waren (Abb. 4, 13, 14). Auch an zerbrochenen Gehäusen erkennt man, daß die Wand durchgehend von regellos mitein-

Tabelle III. Allgemeine Statistik der Stämme I-IV von *Tintinnidium fluviatile*  
 Als Breite ist der größte Gehäusedurchmesser angegeben

Table III. General statistics of strains I-IV of *Tintinnidium fluviatile*  
 For wideness the maximal diameter of the lorica is given

Stamm	Anzahl der Werte	Minimalwert	Maximalwert	Mittelwert	Varianz	Standardfehler	Median
I (Länge)	11	112.00	157.00	132.00	281.60	5.06	133.00
I (Breite)	11	38.00	45.00	42.77	4.17	0.62	42.00
II (Länge)	13	111.00	167.00	138.31	234.23	4.25	140.00
II (Breite)	13	42.00	49.00	43.39	7.09	0.74	42.00
III (Länge)	10	130.00	160.00	145.20	140.18	3.74	142.50
III (Breite)	10	38.00	42.00	41.20	1.73	0.42	42.00
IV (Länge)	4	95.00	125.00	108.50	207.00	7.19	107.00
IV (Breite)	4	42.00	46.00	43.75	4.25	1.03	43.50

ander verkitteten Teilchen aufgebaut ist (Abb. 6). Sie sind daher innen nicht glatt (Abb. 3, 24). Sehr selten bemerkt man Löcher in der Wohnkammer (Abb. 7, 11).

Zum Gehäusebau werden folgende Materialien verwendet:

Typ 1: ganze, halbe oder Bruchstücke von Diatomeen. Bevorzugt werden centrische Formen wie *Cyclotella* und *Stephanodiscus* (Abb. 3, 7, 11, 15, 25).

Typ 2: große, scharfkantige, unregelmäßig geformte Schollen, deren Oberfläche glatt oder eckig geschuppt ist, letzteres besonders wenn sie dicker sind (Abb. 5, 9, 12, 16, 20). Vermutlich sind es Mineralteilchen.

Typ 3: meist kleine, annähernd hexagonale Kristalle (Abb. 2, 9, 10, 15, 25).

Stamm I (Abb. 1-6): Umriß der Wohnkammer meist dreieckförmig, selten kreisförmig oder pentagonal. Aufsatz mäßig deutlich bis fast nicht von der Wohnkammer abgesetzt, meist ganz wenig trichterförmig erweitert. Baumaterial: vorwiegend Typ 1, selten Typ 2, sehr selten Typ 3. Vereinzelt Gehäuse, die fast ganz aus Typ 2 aufgebaut sind. Hellbraun bis rostrot gefärbt.

Stamm II (Abb. 7-9): Umriß der Wohnkammer meist kreisförmig, selten pentagonal oder dreieckförmig. Aufsatz wie bei Stamm I. Baumaterial: vorwiegend Typ 2, mäßig häufig Typ 3, sporadisch Typ 1. Farblos oder hellbraun gefärbt.

Stamm III (Abb. 10-12): Umriß der Wohnkammer meist dreieckförmig oder pentagonal sehr selten kreisförmig. Aufsatz zylinder- bis deutlich trichterförmig. Baumaterial: vorwiegend Typ 2, selten Typ 3, sporadisch Typ 1. Farblos oder hellbraun gefärbt.

Stamm IV (Abb. 13-18): Umriß der Wohnkammer meist pentagonal oder dreieckförmig, selten kreisförmig. Aufsatz meist zylindroid, wenig trichterartig erweitert, aber meist deutlich von der Wohnkammer abgesetzt. Baumaterial: vorwiegend Typ 1, selten Typ 2, sporadisch Typ 3. Hellbraun bis rostrot gefärbt.

Stamm V (Abb. 19, 20, 22-27): Umriß der Wohnkammer meist pentagonal, selten dreieckförmig. Aufsatz fast immer sehr deutlich von der Wohnkammer abgesetzt, meist deutlich trichterförmig erweitert, selten zylinderförmig. Leisten meist scharf akzentuiert. Baumaterial: vorwiegend Typ 3, sehr selten Typ 1 und 2. Vereinzelt Gehäuse, die fast ganz aus Typ 2 aufgebaut sind. Farblos oder hellbraun gefärbt.

3.2.2. *Tintinnidium fluviatile* Stein, 1863. Diese Art lebt in einem distal gerundeten bis mehr oder minder gerade abgestutzten Gehäuse, dessen Form und Größe bei den 4 untersuchten Stämmen sehr ähnlich ist (Tab. III). Es ist zylinder- bis leicht trichterförmig und besteht aus einer weichen, gallertartigen Grundsubstanz, die rasterelektronenmikroskopisch keine definierte Struktur erkennen läßt. Die Gehäuse sind sehr fragil und fallen bei Lufttrocknung zusammen. Die Konsistenz wird von innen nach außen weicher. Die dem Tier zugewandte Innenseite ist stets glatt, die Außenseite durch anhaftende Fremdkörper dagegen unregelmäßig. Es lassen sich folgende Fremdkörper unterscheiden:

Typ 1-3: wie bei *C. cratera* (Abb. 21, 28, 29, 30, 33, 34, 35).

Typ 4: 2-5 µm große, bräunliche, meist unregelmäßig

Tabelle IV. Einfache Varianzanalyse der Stämme I-V (Spalte 1), I-IV (Spalte 2) und I-III (Spalte 3) von *Codonella cratera*  
 Nähere Erklärungen s. Kapitel 3.1

Table IV. Simple analysis of variance of strains I-V (Column 1), I-IV (Column 2), and I-III (Column 3) of *Codonella cratera*  
 For particulars refer to chapter 3.1

	1		2		3
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge
Mittlere Quadrate zwischen den Stämmen	274.19	98.86	226.02	123.27	84.93
Mittlere Quadrate innerhalb der Stämme	8.87	7.71	3.13	7.96	4.26

Tabelle V. Einfache Varianzanalyse der Stämme I-IV von *Tintinnidium fluviatile*

Die eingeklammerten Werte ergeben sich bei Miteinbeziehung des Stammes II, der keine Normalverteilung der Breite aufwies. Nähere Erklärungen s. Kapitel 3.1

Table V. Simple analysis of variance of strains I-IV of *Tintinnidium fluviatile*

Values given in parenthesis result by inclusion of strain II whose wideness was not normally distributed. For particulars refer to chapter 3.1

	Länge	Breite
Mittlere Quadrate zwischen den Stämmen	1 363.23	11.48 (11.01)
Mittlere Quadrate innerhalb der Stämme	220.86	3.18 (4.56)

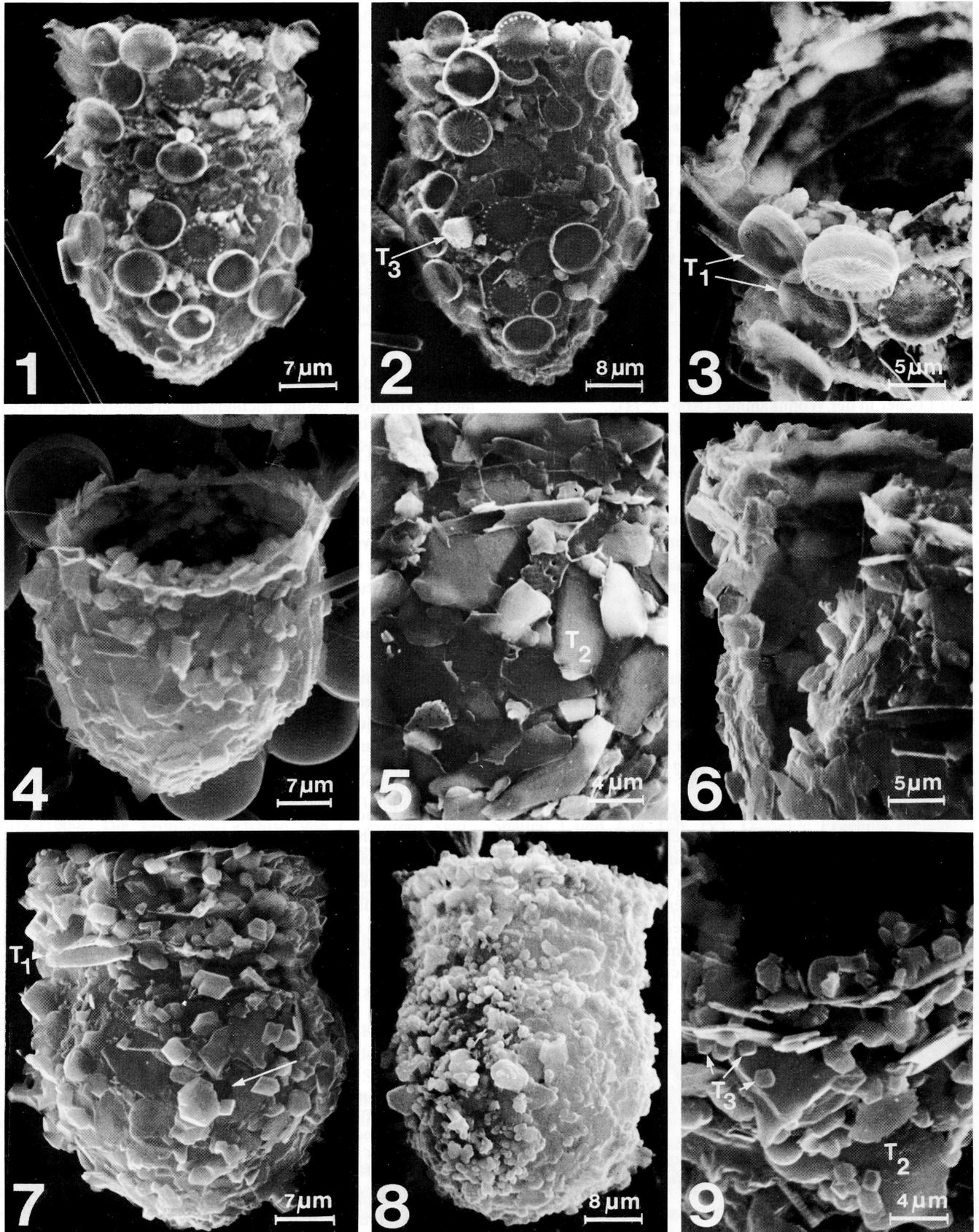


Abb. 1-9. *Codonella cratera* Stamm I (Abb. 1-6) und Stamm II (Abb. 7-9). — 1-2. Adulte Gehäuse.  $\times 1440$  und  $\times 1320$ . — 3. Teil des Aufsatzes.  $\times 2250$ . — 4. Juveniles Gehäuse mit einem Aufsatzring.  $\times 1400$ . — 5. Teil der Wohnkammer eines juvenilen Gehäuses.  $\times 2590$ . — 6. Teil eines aufgespaltenen Aufsatzes.  $\times 2080$ . — 7-8. Adulte Gehäuse. Der Pfeil weist auf ein Loch in der Wohnkammer.  $\times 1485$  und  $\times 1315$ . — 9. Teil des Aufsatzes,  $\times 2400$ .

Figs. 1-9. *Codonella cratera* strain I (Figs. 1-6) and strain II (Figs. 7-9). — 1-2. Adult loricae  $\times 1440$  and  $\times 1320$ . — 3. Part of the top.  $\times 2250$ . — 4. Juvenile lorica with one top ring.  $\times 1400$ . — 5. Part of the living chamber of a juvenile lorica.  $\times 2590$ . — 6. Part of a splitted top.  $\times 2080$ . — 7-8. Adult loricae. Arrow points to a perforation in the living chamber.  $\times 1485$  and  $\times 1315$ . — 9. Part of the top.  $\times 2400$ .

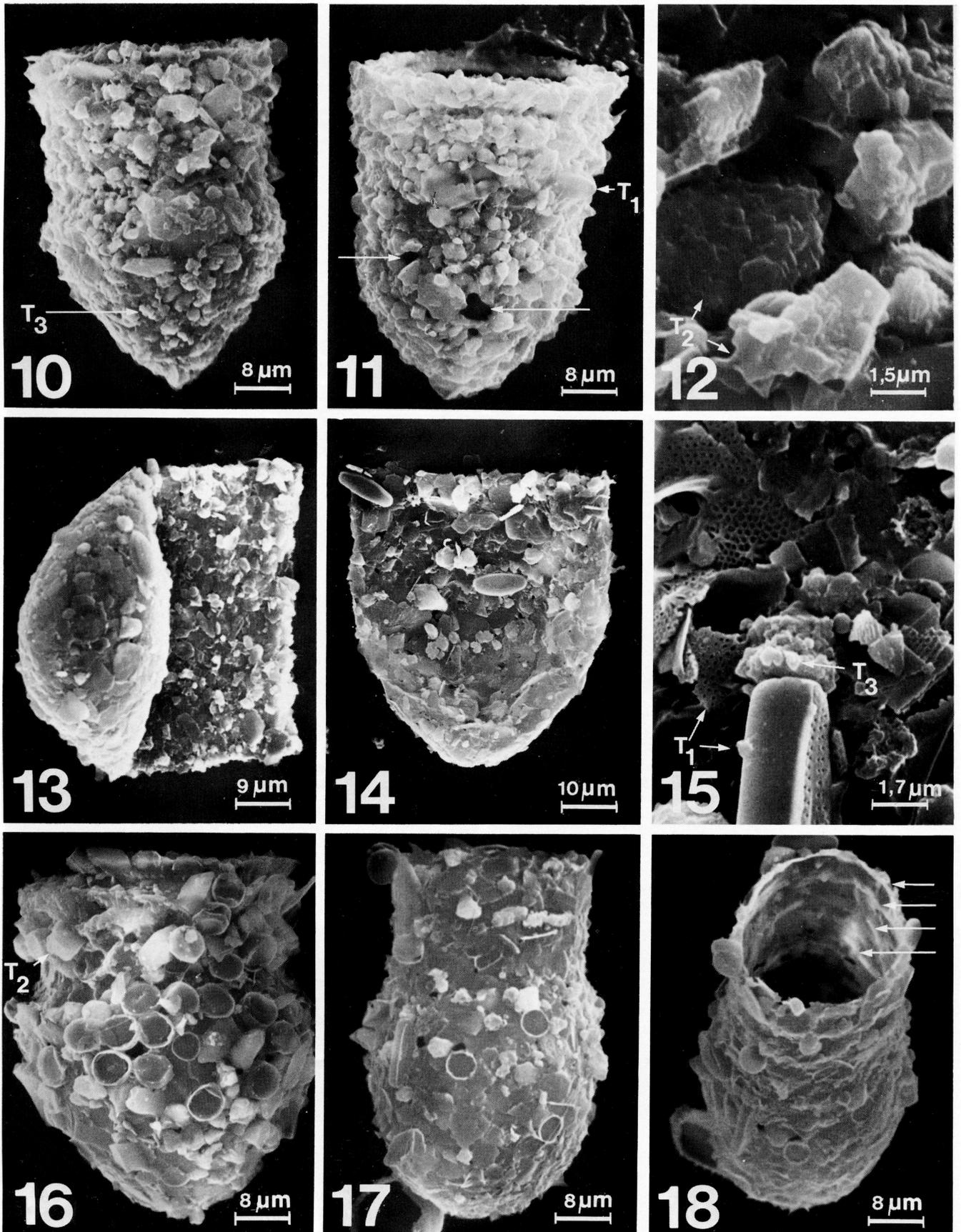


Abb. 10–18. *Codonella cratera* Stamm III (Abb. 10–12) und Stamm IV (Abb. 13–18). — 10–11. Adulte Gehäuse. Die Pfeile weisen auf Löcher in der Wohnkammer.  $\times 1320$  und  $\times 1320$ . — 12. Teil der Wohnkammer.  $\times 6820$ . — 13–14. Juvenile Gehäuse ohne Aufsatz.  $\times 1170$  und  $\times 1090$ . — 15. Teil der Wohnkammer des Gehäuses von Abb. 17.  $\times 5780$ . — 16–18. Adulte Gehäuse. Abb. 18 zeigt das Gehäuse von Abb. 17 in schräger Ansicht. Die 4 spiralig verlaufenden Leisten des Aufsatzes sind nur an der Innenwand des Gehäuses erkennbar (Pfeile).  $\times 1400$ ,  $\times 1260$  und  $\times 1215$ .

Figs. 10–18. *Codonella cratera* strain III (Figs. 10–12) and strain IV (Figs. 13–18). — 10–11. Adult loricae. Arrows point to perforations in the living chamber.  $\times 1320$  and  $\times 1320$ . — 12. Part of the living chamber.  $\times 6820$ . — 13–14. Juvenile loricae without top.  $\times 1170$  and  $\times 1090$ . — 15. Part of the living chamber of the lorica in Fig. 17.  $\times 5780$ . — 16–18. Adult loricae. Fig. 18 shows the lorica in Fig. 17 in an oblique view. Four helical ridges are seen at the inner wall of the lorica (arrows).  $\times 1400$ ,  $\times 1260$ , and  $\times 1215$ .

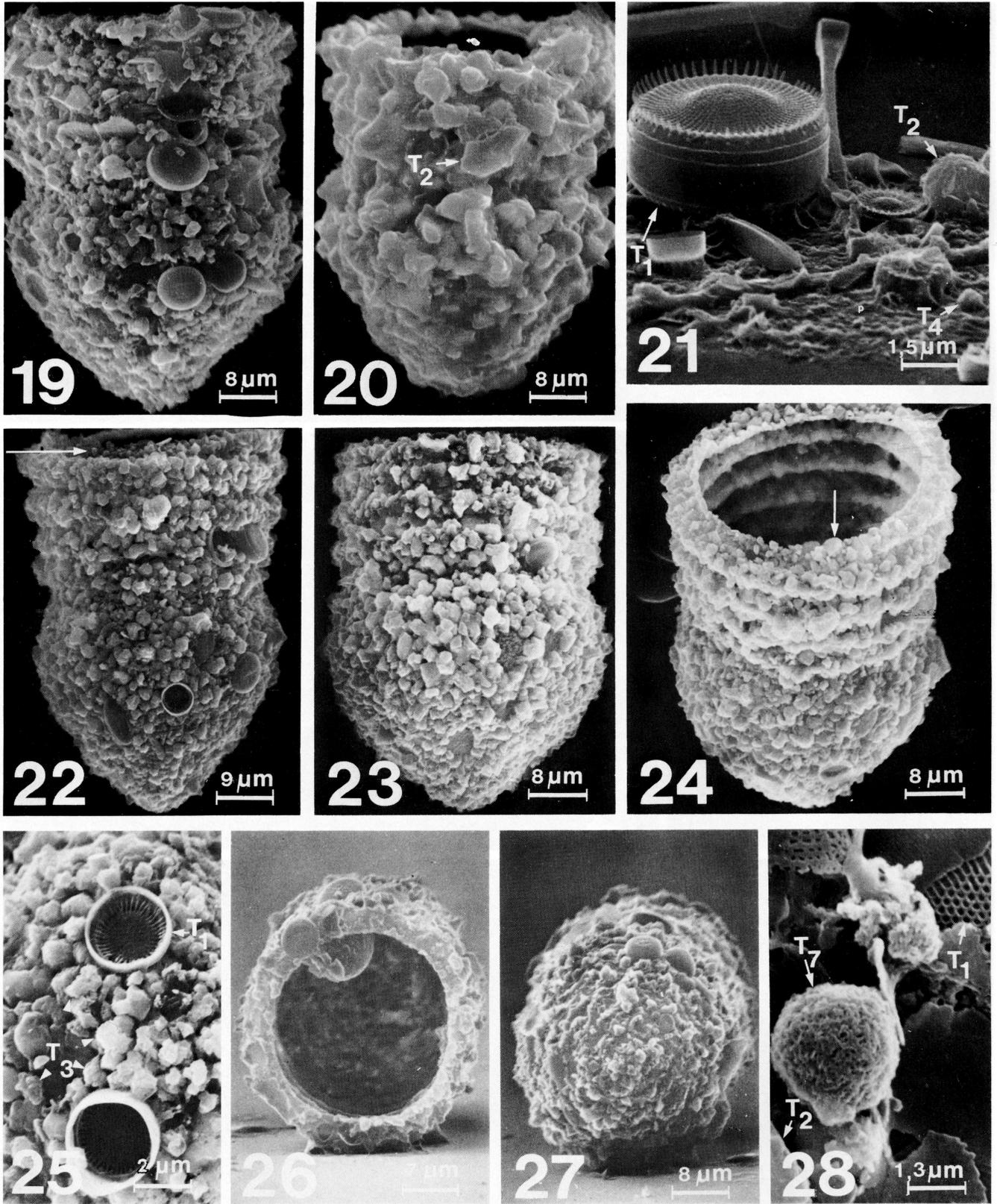


Abb. 19–28. *Codonella cratera* Stamm V (Abb. 19–20, 22–27), *Tintinnidium fluviatile* Stamm III (Abb. 21) und *Tintinnidium fluviatile* Stamm II (Abb. 28). — 19–20. Adulte Gehäuse.  $\times 1260$  und  $\times 1260$ . — 21. Teil des Gehäuses.  $\times 6720$ . — 22–24. Adulte Gehäuse. Die Pfeile weisen auf das Ende der Aufsatzspirale.  $\times 1125$ ,  $\times 1260$  und  $\times 1230$ . — 25. Teil der Wohnkammer.  $\times 5220$ . — 26–27. Adultes Gehäuse von vorne und von hinten.  $\times 1350$  und  $\times 1260$ . — 28. Teil des Gehäuses.  $\times 7800$ .

Figs. 19–28. *Codonella cratera* strain V (Figs. 19–20, 22–27), *Tintinnidium fluviatile* strain III (Fig. 21), and *Tintinnidium fluviatile* strain II (Fig. 28). — 19–20. Adult loricae.  $\times 1260$  and  $\times 1260$ . — 21. Part of the lorica.  $\times 6720$ . — 22–24. Adult loricae. Arrows point to the end of the top spiral.  $\times 1125$ ,  $\times 1260$ , and  $\times 1230$ . — 25. Part of the living chamber.  $\times 5220$ . — 26–27. Adult lorica in front and back view.  $\times 1350$  and  $\times 1260$ . — 28. Part of the lorica.  $\times 7800$ .

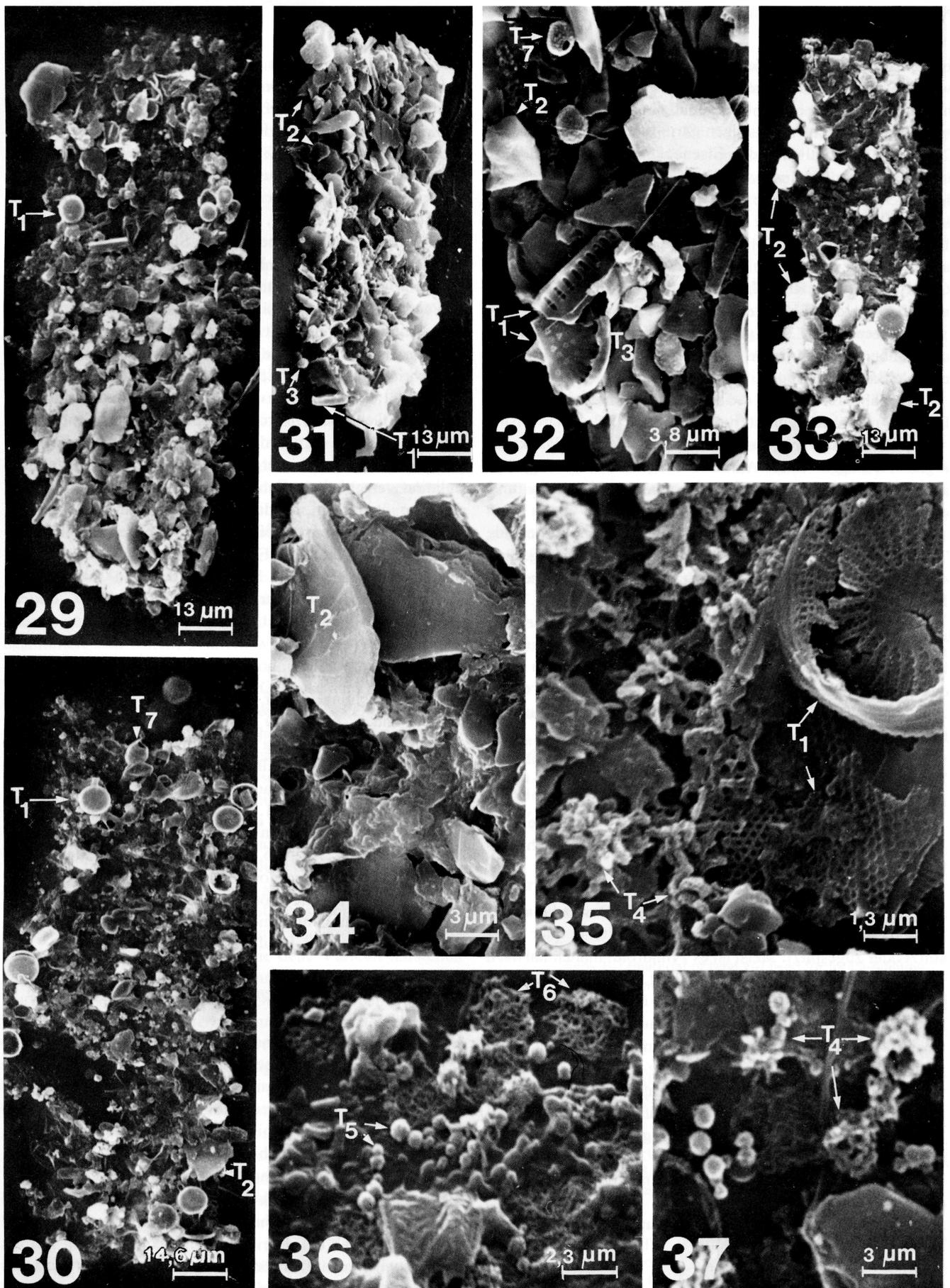


Abb. 29–37. *Tintinnidium fluviatile* Stamm IV (Abb. 29, 34), *Tintinnidium fluviatile* Stamm I (Abb. 30, 36–37), *Tintinnidium fluviatile* Stamm II (Abb. 33, 35) und *Tintinnopsis cylindrata* Stamm I und II (Abb. 31–32). — 29. Adultes Gehäuse.  $\times 760$ . — 30. Adultes Gehäuse.  $\times 685$ . — 31. Adultes Gehäuse.  $\times 780$ . — 32. Teil eines adulten Gehäuses.  $\times 2590$ . — 33. Adultes Gehäuse, stark mit Fremdkörpern des Typs 2 belegt.  $\times 780$ . — 34. Teil eines adulten Gehäuses.  $\times 3240$ . — 35. Teil eines adulten Gehäuses.  $\times 7800$ . — 36. Teil eines adulten Gehäuses.  $\times 4370$ . — 37. Teil des Gehäuses von Abb. 30.  $\times 3120$ .

Figs. 29–37. *Tintinnidium fluviatile* strain IV (Figs. 29, 34), *Tintinnidium fluviatile* strain I (Figs. 30, 36–37), *Tintinnidium fluviatile* strain II (Figs. 33, 35), and *Tintinnopsis cylindrata* strain I and II (Figs. 31–32). — 29. Adult lorica.  $\times 760$ . — 30. Adult lorica.  $\times 685$ . — 31. Adult lorica.  $\times 780$ . — 32. Part of an adult lorica.  $\times 2590$ . — 33. Adult lorica which is heavily covered by particles of type 2.  $\times 780$ . — 34. Part of an adult lorica.  $\times 3240$ . — 35. Part of an adult lorica.  $\times 7800$ . — 36. Part of an adult lorica.  $\times 4370$ . — 37. Part of the lorica in Fig. 30.  $\times 3120$ .

begrenzte Kügelchen, die bei kleiner Vergrößerung eine warzenförmige Oberflächenstruktur zeigen (Abb. 30). Bei höherer Auflösung erkennt man, daß sie aus ineinander verschlungenen, leicht schraubigen Strukturen bestehen (Abb. 21, 35, 37). Vermutlich sind es Eisenbakterien, wie sie Hilliard (1968) auch am Gehäuse von *T. ephemeridum* nachgewiesen hat. Die bräunliche Farbe des Gehäuses von *T. fluviatile* ist hauptsächlich auf diese oft sehr zahlreich auftretenden Fremdkörper zurückzuführen. Zum Teil finden sich aber auch winzige bräunliche Niederschläge (Eisen?) auf der Gallerte, die im REM-Elektronenmikroskop nicht sicher identifiziert werden konnten.

Typ 5: etwa 0.5–1.3 µm große, kugelförmige Auflagerungen ohne Oberflächenstruktur (Abb. 36). Es sind vermutlich coccale Bakterien.

Typ 6: ähnlich wie Typ 4, aber stärker vernetzt, feiner und flächenförmiger ausgebreitet (Abb. 36).

Typ 7: häufig sind auch viele verschiedene Planktonorganismen agglutiniert. Auffallend sind vor allem kugelförmige „Gehäuse“ mit fein durchbrochener Oberfläche und einer kleinen, runden Öffnung (Abb. 28, 30).

Stamm I (Abb. 30, 36, 37): vorwiegend Fremdkörper des Typs 2. Typ 1, 4, 5 und 6 wechselnd, meist aber häufig. Typ 4 und 6 manchmal sehr zahlreich. Typ 3 und 7 sehr selten. Hellbraun bis rostrot gefärbt.

Stamm II (Abb. 28, 33, 35): vorwiegend Fremdkörper des Typs 1. Typ 2 kommt in Form von auffällig großen, quaderförmigen Teilchen vor. Sie treten besonders am distalen Ende des Gehäuses gehäuft auf. Typ 4 selten bis häufig, vereinzelt Typ 7. Typ 3, 5 und 6 nicht festgestellt. Hellbraun bis rostrot gefärbt.

Stamm III (Abb. 21): vorwiegend Fremdkörper des Typs 1, Typ 4 selten bis häufig. Typ 2 und 5 selten. Typ 3, 6 und 7 nicht nachweisbar. Fast farblos bis hellbraun gefärbt.

Stamm IV (Abb. 29, 34): vorwiegend Fremdkörper des Typs 2, selten Typ 1 und Typ 3. Typ 4–7 nicht nachweisbar. Farblos oder hellbraun gefärbt.

3.2.3. *Tintinnopsis cylindrata* Daday, 1892. Das farblose Gehäuse dieser Art ist distal meist gerundet, seltener quer abgestutzt oder zugespitzt. Meist ist es zylindroid, manchmal nach proximal leicht trichterförmig erweitert. Es besteht aus einer gallertigen, weichen Grundsubstanz, die rasterelektronenmikroskopisch keine definierte Struktur erkennen läßt. Die Gehäuse fallen bei Lufttrocknung zusammen, sind aber etwas weniger fragil als jene von *T. fluviatile*. Die dem Tier zugewandte Innenseite ist stets glatt, die Außenseite durch anhaftende Fremdkörper dagegen unregelmäßig. Es treten Fremdkörper des Typs 1, 2, 3 und 7 auf (vgl. *C. cratera* und *T. fluviatile*).

Stamm I (Abb. 32): vorwiegend Fremdkörper des Typs 1 und 2, selten Typ 3 und 7.

Stamm II (Abb. 31): vorwiegend Fremdkörper des Typs 2, selten Typ 1 und 3.

### 3.3. Interpopulationsvariabilität

Die vorliegenden Untersuchungen belegen überzeugend, daß die Gehäusestruktur bzw. die Belegung mit Fremdkörpern vom Milieu abhängig ist. Die gleichzeitig durchgeführten Plankton- und Sestonuntersuchungen ergaben, daß die zum Gehäusebau verwendeten bzw. die agglutinierten Teilchen im Pelagial besonders gehäuft auftraten. Ein Vergleich des von

verschiedenen Arten des gleichen Fundortes verwendeten Baumaterials ergibt eine weitgehende Übereinstimmung (vgl. Stamm I und II von *C. cratera* mit Stamm I und II von *T. cylindrata*, Stamm II und IV von *C. cratera* mit Stamm I und II von *T. fluviatile*). Bei *T. fluviatile* scheint die Interpopulationsvariabilität der Belegung der Gehäuse mit Fremdkörpern größer zu sein als bei *C. cratera*. So fehlen beim Stamm IV Fremdkörper des Typs 4, Typ 5 tritt nur bei den Stämmen I und III auf und Typ 6 besitzt nur Stamm I. Bei *C. cratera* treten die 3 festgestellten Baumaterialien bei allen Stämmen auf, aber in stark unterschiedlichen Mischungsverhältnissen.

Wegen der starken Abhängigkeit der Gehäusestruktur vom Milieu und der Jahreszeit (s. Kap. 3.4), erschien uns eine mathematische Bearbeitung der Frage, ob die Intrapopulationsvariabilität größer oder kleiner als die Interpopulationsvariabilität ist, wenig sinnvoll. Ob die Intrapopulationsvariabilität der Gehäuseform größer oder kleiner als die Interpopulationsvariabilität ist, wurde nicht höher analysiert. Es ist jedoch zumindest bei *C. cratera* offensichtlich, daß in einer Population verschiedene Gehäuseformen auftreten, von denen ein Typ überwiegt, so daß die Variabilität zwischen den Stämmen wohl meist größer sein wird als innerhalb eines Stammes. Aber auch die Form ist saisonalen Schwankungen unterworfen (s. Kap. 3.4). Bei den einfacheren Gehäusen von *T. fluviatile* ist die Formvariabilität im Vergleich zu *C. cratera* sehr gering.

### 3.4. Saisonale Variabilität

Die Untersuchungen über die saisonale Variabilität von *C. cratera* und *T. cylindrata* bestätigen, daß die Struktur der Gehäuse stark vom Milieu beeinflusst wird. Im Frühjahr, zur Zeit einer Massenentwicklung von Kieselalgen, bestehen sie fast ausschließlich aus ganzen und Bruchstücken von Diatomeen (Stamm I, Abb. 1, 32). Im Herbst, als keine Algenblüte herrschte, bestehen sie hauptsächlich aus Mineralteilchen (Stamm II, Abb. 7, 31). Saisonale Unterschiede zeigen auch die Gehäuseform (Kap. 3.2.1) und die Gehäusegröße (Kap. 3.1). Die größeren Frühjahrs-Gehäuse von *C. cratera* sind im Umriß meist dreieckförmig, die kleineren Herbst-Gehäuse sind distal meist deutlich gerundet.

### 3.5. Einige Beobachtungen zum Gehäusebau von *Codonella cratera*

In der durch das Planktonnetz konzentrierten Probe verlassen fast alle Tiere das Gehäuse innerhalb von 60 Minuten, meist schon nach 10–20 Minuten. Man trifft sie dann freischwimmend an; die Gehäuse sedimentieren rasch. Läßt man die Probe einige Stunden ruhig stehen, so beginnen etwa 10% der Tiere wieder ein Gehäuse zu bauen. Der Gehäusebau ist also so wie bei marinen *Tintinnina* nicht auf die Vermehrungsphase beschränkt (vgl. Hofker 1931b; Biernacka 1965). Zuerst wird die Wohnkammer errichtet, wobei das Tier noch breit oval ist. Die „Ringe“ des Aufsatzes werden sukzessive angebaut, wobei das Tier immer länger wird und schon deutlich den Stiel erkennen läßt. Diese Gehäuse unterscheiden sich von den im Freiland gebauten dadurch, daß als Baumaterial fast ausschließlich Typ 2 und Bruchstücke von Diatomeen verwendet werden (Abb. 4, 5, 13, 14). Dieser Unterschied wird vermutlich dadurch verursacht, daß die größeren, ganzen Diatomeen bereits sedimentiert sind und den pelagischen Tieren daher als Baumaterial nicht mehr zur Verfügung stehen.

Gehäuse, die noch keinen Aufsatz besitzen, sind weicher als solche mit 1 oder 2 Spiralwindungen. Daher fallen sie bei Lufttrocknung zusammen (Abb. 13, 14). Dies legt nahe, daß die „Ringe“ zur Versteifung dienen. Es kann aber auch dadurch verursacht sein, daß die Kittsubstanz sehr langsam erhärtet.

#### 4. Diskussion

Unsere Ergebnisse über die Intrapopulationsvariabilität der Gehäuseform stimmen im wesentlichen mit älteren lichtmikroskopischen Untersuchungen überein (z. B. Leidy 1879; Entz 1885, 1909; Daday 1892; Brandt 1907; Fauré-Fremiet 1924; Schermer 1916; Kofoid & Campbell 1929; Gajewskaja 1933; Kahl 1930–35, Silva 1952; Marshall 1969; Souto 1973). Wenn die – wie wir glauben – von Zacharias (1905), Entz (1909), Seligo (1907), Nie (1933) und Hada (1939) beschriebenen Arten und Varietäten nur Ökotypen von *Codonella cratera* sind, dann übersteigt bei dieser Art die Interpopulationsvariabilität die Intrapopulationsvariabilität beträchtlich. Bei den von uns untersuchten Stämmen, die in geographisch eng benachbarten Regionen gesammelt wurden, ist die Formvariabilität vergleichsweise gering (Kap. 3.3). Die von Entz (1885, 1909), Schermer (1916), Nie (1933), Souto (1973) u. a. beschriebene hyaline oder reticulate Grundsubstanz des Gehäuses von *C. cratera*, an die die Fremdkörper lediglich agglutiniert sein sollen, konnten wir nicht feststellen. Diese Fremdkörper sind bei unseren Codonellen das Baumaterial (Kap. 3.2.1). Ähnlich aufgebaute Gehäuse sind von marinen *Tintinnopsis*-Arten bekannt (Gold & Morales 1976a, b). Diese Autoren stellten in Kulturversuchen fest, daß im partikel-freien Medium hyaline Gehäuse gebildet werden. Das kann man auch bei *C. cratera* nicht ausschließen, da Entz (1909) aus dänischen Seen hyaline, mit nur wenigen Fremdkörpern belegte Gehäuse beschrieb. Wenn sie nicht eine eigene Art repräsentieren, dann ist es offensichtlich sinnlos, auf Grund der Form und Struktur des Gehäuses Varietäten zu unterscheiden. In diesem Fall läßt sich eine kontinuierliche Formenreihe aufstellen. Auch die starke saisonale Variabilität spricht dagegen. Hätten wir Stamm I nur im Frühjahr untersucht, so hätten wir vielleicht eine neue Varietät aufstellen können, da Gehäuse, die fast ganz aus Diatomeen aufgebaut sind, bisher nur von Pejler (1962) beschrieben wurden.

Die gegenüber *C. cratera* mannigfaltigere Belegung des Gehäuses von *T. fluviatile* mit Fremdkörpern könnte damit zusammenhängen, daß die gallertige Grundsubstanz klebrig ist und verschiedenen Bakterien eine Existenzmöglichkeit bietet. Gold & Morales (1976a) stellten bei einem marinen *T. fluviatile*, das vermutlich aber mit *T. mucicola* identisch ist, fast nur Fremdkörper des Typs 1 fest.

Unsere Beobachtungen sprechen dafür, daß die zum Gehäusebau verwendeten Materialien bzw. die agglutinierten Fremdkörper innerhalb bestimmter Grenzen nicht besonders ausgewählt werden. Gold & Morales (1976a) nehmen bei marinen Tintinnina dagegen an, daß die Belegung mit Fremdkörpern genusspezifisch ist. Warum Stamm I von *C. cratera* im Frühjahr bevorzugt Diatomeen verwendete, konnte nicht geklärt werden. Es wäre aber möglich, daß es deswegen geschah, weil Typ 1 häufiger auftrat als Typ 2.

Aus der saisonalen Variabilität der Gehäusestruktur von *C. cratera* und *T. cylindrata* ist eine Beziehung zum Trophiegrad des Milieus abzuleiten. Biogene Partikel werden als Baumaterial offensichtlich nur dann im größeren Umfang ver-

wendet, wenn eine Hochproduktion vorhanden ist. Entz (1909) stellte ebenfalls fest, daß Winter-Gehäuse sehr spärlich, Sommer-Gehäuse hingegen sehr reichlich von Fremdkörpern bedeckt waren. Er führte dies auf die Ernährung zurück, da die Fremdkörper durch den Faeces auf das Gehäuse gelangen sollen. Aus unseren Beobachtungen an juvenilen Gehäusen geht aber klar hervor, daß der Großteil des Baumaterials nicht vom Faeces stammen kann. Biernacka (1952) stellte bei einigen marinen Arten ebenfalls fest, daß die agglutinierten Fremdkörper mit der Jahreszeit und dem Milieu wechseln. Diese Abhängigkeit der Gehäusestruktur vom Trophiegrad des Milieus könnte bei der Analyse von Seensedimenten für die Abschätzung der Trophieentwicklung eines Gewässers ein wertvolles Hilfsmittel sein. Die Tintinnina-Gehäuse sind in Seensedimenten gut erhalten (s. zusammenfassende Darstellung bei Frey 1964).

Die manchmal vertretene Auffassung, daß das Gehäuse zum Schutz diene und ein leichteres Schweben im Wasser ermögliche (z. B. Jörgensen 1927), wird durch unsere Beobachtungen nicht gestützt. Die Tiere verlassen es meist schon nach relativ geringfügigen Störungen (z. B. leichter Deckglasdruck) (vgl. Schwarz 1964). Sie schwimmen dann auch ohne Gehäuse recht gut, und es sind viele Ciliaten bekannt, die ohne Gehäuse rein planktisch leben (Fauré-Fremiet 1924). Bei *C. cratera* ist es sicherlich viel schwerer als das zarte Tier, weshalb es wenig wahrscheinlich ist, daß es einen Vorteil beim Schweben oder Schwimmen bietet.

#### Danksagung

Wir danken dem Österreichischen Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit. Für technische Hilfe danken wir Herrn Ing. Harald Vogt und Herrn Dr. Peter Simonsberger. Herrn Gerhard Sulzer danken wir für die Ausarbeitung der Photographien.

#### Abkürzungen in den Abbildungen

Abbreviations in the figures

T<sub>1</sub>-T<sub>7</sub> Baumaterial bzw. agglutinierte Fremdkörper des Typs 1–7 (material of type 1–7 used for lorica-building and agglutination, respectively)

#### Literatur

- Biernacka, I. 1952. Studies on the reproduction of some species of the genus *Tintinnopsis* Stein. — *Annl. Univ. Marie Curie-Skłodowska* (Biol.) 6: 211–247.
- 1965. Ausscheidung gehäusebildender Substanzen durch reife Formen gewisser Arten der Gattung *Tintinnopsis* Stein. — *Acta protozool.* 3: 265–268.
- Brandt, K. 1907. Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. — *Ergebn. Atlant. Ozean Planktonexped. Humboldt-Stift.* 3: 1–488.
- Cosper, T. C. 1972. The identification of Tintinnids (Protozoa: Ciliata: Tintinnida) of the St. Andrew Bay system, Florida. — *Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.* 22: 391–418.
- Daday, E. 1887. Monographie der Familie der Tintinnodeen. — *Mitt. zool. Stn Neapel* 7: 473–591.
- 1892. Die mikroskopische Thierwelt der Mezöséger Teiche. — *Természetr. Füzet.* 15: 166–207.
- Davis, C. C. 1978. Variations of the lorica in the genus *Parafavella* (Protozoa: Tintinnida) in northern Norway waters. — *Can. J. Zool.* 56: 1822–1827.
- Entz, G. sen. 1885. Zur näheren Kenntnis der Tintinnoden. — *Mitt. zool. Stn Neapel* 6: 185–216.

- Entz, G. jun. 1909. Die Süßwasser-Tintinniden. — *Math. naturw. Ber. Ung.* 25: 197–225.
- Fauré-Fremiet, E. 1924. Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. — *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. 6: 1–171.
- Foissner, W. & Wilbert, N. 1979. Morphologie, Infraciliatur und Ökologie der limnischen Tintinnina: *Tintinnidium fluviatile* Stein, *T. pusillum* Entz, *Tintinnopsis cylindrata* Daday und *Codonella cratera* (Leidy) (Ciliophora, Polyhymenophora). — *J. Protozool.* 26: 90–103.
- Frey, D. G. 1964. Remains of animals in quaternary lake and bog sediments and their interpretation. — *Arch. Hydrobiol. Limnol.* 2: 1–144.
- Gajewskaja, N. 1933. Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees. — *Zoologica, Stuttg.* 32: 1–298.
- Gold, K. & Morales, E. A. 1975a. Tintinnida of the New York bight: Loricae of *Parafavella gigantea*, *P. parumdentata*, and *Ptychocylis obtusa*. — *Trans. Am. microsc. Soc.* 94: 142–145.
- 1975b. Seasonal changes in lorica sizes and species of Tintinnida in the New York bight. — *J. Protozool.* 22: 520–528.
- 1976a. Studies on the sizes, shapes, and the development of the lorica of agglutinated Tintinnida. — *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 150: 377–392.
- 1976b. Observations on the nature and significance of the particles used by Tintinnida during lorica-building. — *Trans. Am. microsc. Soc.* 95: 69–72.
- Hada, Y. 1939. Fresh water Tintinnoinea in Japan. — *Trans. Sapporo nat. Hist. Soc.* 16: 38–44.
- Halme, E. & Lukkarinen, T. 1960. Planktologische Untersuchungen in der Pojo-Bucht und angrenzenden Gewässern. V. Die Ciliaten *Tintinnopsis tubulosa* Levander und *T. brandti* (Nordqv.) Levander. — *Suomal. eläin- ja kasvit. Seur. van. eläin. Julk.* 22: 1–24.
- Hedin, H. 1975. On the ultrastructure of *Favella ehrenbergii* (Claparède & Lachmann) and *Parafavella gigantea* (Brandt), Protozoa, Ciliata, Tintinnida. — *Zoon, Upps.* 3: 11–18.
- 1976. Examination of the tintinnid ciliate *Parafavella denticulata* (Ehrenberg) by scanning electron microscopy and the Bodian protargol technique. — *Acta zool., Stockh.* 57: 113–118.
- Hempel, A. 1896. Descriptions of new species of Rotifera and Protozoa from Illinois River and adjacent waters. — *Bull. Ill. St. Lab. nat. Hist.* 4: 310–317.
- Hilliard, D. K. 1968. *Tintinnidium ephemeridum* n. sp. A new fresh-water Tintinnid from Alaska with notes on the Algae attached to its test. — *Hydrobiologia* 31: 385–401.
- Hofker, J. 1931a. Studien über Tintinnoidea. — *Arch. Protistenk.* 75: 315–402.
- 1931b. Die Bildung der Tintinnengehäuse. — *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.* 3: 144–150.
- Imhof, O. E. 1886. Über microscopische pelagische Thiere aus den Lagunen von Venedig. — *Zool. Anz.* 9: 101–104.
- Jørgensen, E. 1927. Ciliata. Tintinnidae. — *Tierwelt N.- u. Ostsee* 8: 1–26.
- Kahl, A. 1930–35. Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). — *Tierwelt Dtl.* 18, 21, 25, 30: 1–886.
- Kofoed, C. A. & Campbell, A. S. 1929. A conspectus of the marine and fresh-water ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz expedition to the eastern tropical Pacific 1904–1905. — *Univ. Calif. Publ. Zool.* 34: 1–403.
- Laval-Peuto, M. 1976. Intervention des deux tomites du Tintinnide *Favella ehrenbergii* (Ciliata, Tintinnina) dans l'édification de sa lorica. — *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* 282: 2187–2190.
- Leidy, J. 1879. Fresh-water Rhizopods of North America. — *U. S. Geol. Surv. Terr. Rep.* 12: 1–324.
- Marshall, S. M. 1969. Protozoa, Order: Tintinnida. Families Tintinnidiidae, Codonellidae, Cyttarocylididae, Codonellopsidae, Dictyocystidae, Coxliellidae, Favellidae, Ptychocylididae, Petalotrichidae, Xystonellidae, Undellidae, Tintinnidae. — *Fich. Ident. Zooplankton*, No. 117–127. 81 pp.
- Nie, D. 1933. Notes on three new species of fresh-water Tintinnoinea. — *Contr. biol. Lab. Sci. Soc. China* 9: 165–175.
- Pejler, B. 1962. Notes on some limnoplanktic protozoans with descriptions of two new species. — *Zool. Bidr., Upps.* 33: 447–452.
- Pollinger, U. & Kimor, B. 1967. The Tintinnid fauna of lake Tibérias. — *Bull. Sea Fish. Res. Stn Israel* 44: 17–21.
- Sachs, L. 1974. *Angewandte Statistik*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg & New York.
- Schermer, E. 1916. Biologische Untersuchungen in der Untertrave bei Lübeck zwischen der Struckfähre und der Herrenbrücke. — *Mitt. geogr. Ges. naturh. Mus. Lübeck* 2: 1–37.
- Schwarz, S. 1964. Die Tintinnoinea. — *Hydrobiologica* 23: 211–245.
- Seligo, A. 1907. *Hydrobiologische Untersuchungen*. L. Sauniers, Danzig.
- Silva, E. S. 1952. Tintinnoinea das águas litorais da Guiné Portuguesa. — *Bolm cult. Guiné port.* 7: 607–623.
- Souto, S. 1973. Contribución al conocimiento de los tintinnidos de agua dulce de la república Argentina. I. Rio de la Plata y delta del Paraná. — *Physis, B. Aires* 32: 249–254.
- Stein, F. 1863. Neue oder nicht genügend bekannte Infusorienformen. — *Ber. Verh. dt. Naturf. Ärzte, Karlsbad* 62: 161–162.
- Sterki, V. 1879. Tintinnus semiciliatus. Eine neue Infusorienart. — *Z. wiss. Zool.* 32: 460–465.
- Tappan, H. & Loeblich, A. R. Jr. 1968. Lorica composition of modern and fossil Tintinnida (Ciliate Protozoa), systematics, geologic distribution, and some new tertiary taxa. — *J. Paleont.* 42: 1378–1394.
- Wailes, G. H. 1938. A new Tintinnid from lake Windermere. — *Ann. Mag. nat. Hist.* (11): 496–497.
- Zacharias, O. 1905. Hydrobiologische und fischereiwirtschaftliche Beobachtungen an einigen Seen der Schweiz und Italiens. — *ForschBer. biol. Stn Plön* 12: 169–302.

Printed 1981-06-01