

Wilhelm FOISSNER

Corticale Morphogenese bei *Colpidium kleini* (*Ciliata*, *Holotricha*)

Cortical morphogenesis of *Colpidium kleini* (*Ciliata*, *Holotricha*)

Die Morphogenese der Ciliaten, insbesondere die ihrer corticalen Strukturen, ist ein viel bearbeitetes Gebiet der modernen Protozoenforschung. Im Verlauf des letzten halben Jahrhunderts wurden eine Vielzahl von interessanten und wertvollen Beobachtungen gesammelt (Corliss 1961, Doflein 1914, Grell 1968, Hutner 1964, Kahl 1930–1935, Klein 1942). Mit brillant ausgearbeiteten Forschungsmethoden und der Elektronenmikroskopie gelang die Klärung vieler physiologischer und morphologischer Details. Trotzdem sind wichtige Phänomene, wie z.B. die Genese der corticalen Strukturen, insbesondere die der Basalkörper, sowie Erregungsleitung und Formbildung im wesentlichen ungeklärt geblieben. Keine der aufgestellten Theorien gelangte zu allgemeiner Anerkennung.

Mit der von Klein 1926 eingeführten Versilberungstechnik begann ein neuer Abschnitt in der Protozoenforschung. Diese Methode ist zweifellos noch immer eine der wichtigsten modernen Untersuchungsverfahren. Die Klein'sche „trockene“ Entquellungs-Versilberungsmethode (Klein 1926, 1942) wurde bald nachher von Chatton et Lwoff 1930 wieder durch Fixierung des Objekts abgeändert. Diese sog. „nasse“ Methode und viele andere in neuerer Zeit entwickelte ähnliche Verfahren, (z.B. Corliss 1961, Gillies and Hanson 1968, Gelei 1932, Hashimoto 1966, Wolska 1966) sind zur Darstellung des Silberliniensystems aber viel weniger geeignet als die „trockenen“ Methoden, (Foissner 1969 b, c, Klein 1932, 1942, Raabe 1967) da feinere Strukturdetails meist zerstört werden.

Die allgemeine Anwendung dieser nassen Methoden und die dadurch bedingten schlechten Präparationsergebnisse führten dazu, dass viele von Klein 1942 festgestellte Besonderheiten des Silberliniensystems von anderen Forschern nicht gefunden wurden. Die von Klein 1942 postulierte reizleitende und formbildende Funktion des Silberliniensystems wird heute allgemein abgelehnt (s.z.B. Überblick bei Jahn and Bovee 1964, Pitelka and Child 1964, Tartar 1967). Neuerdings konnte Foissner 1969 b, c auf Grund von experimentellen Untersuchungen die reizleitende und formbildende Funktion des Silberliniensystems aber neuerlich zeigen.

Die vorliegende Studie beschreibt die corticale Morphogenese von *Colpidium kleini*, wobei besonders die ersten Teilungsanfänge und die Genese der Basalkörper studiert wurden.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden ausschliesslich an *Colpidium kleini* Foissner, *C. colpoda* (Ehrb.) und *C. campylum* (Stokes) durchgeführt. Diese Arten wurden aus Pflanzenaufgüssen isoliert und auf Heu- oder Salatblattextrakt gezüchtet (Foissner 1969 a). Als Nahrung diente die normale, in der Kultur vorkommende Bakterienfauna.

Zum Studium der Morphogenese kam die vom Autor entwickelte „trockene“ Versilberungsmethode (Foissner 1967) zur Anwendung. Diese Methode ermöglicht es, feinste Strukturdetails des Silberliniensystems darzustellen. Sie ist in vieler Hinsicht noch empfindlicher als die Klein'sche Originalmethode. Ferner wurden die Tiere einer genauen Lebendbeobachtung unterzogen.

Die Terminologie richtet sich nach den von Corliss 1959 und Klein 1942 gegebenen Richtlinien.

Ergebnisse

Das Silberliniensystem von *Colpidium kleini* ausserhalb der Teilung

Anlässlich der Erstbeschreibung dieser neuen *Colpidium*-art (Foissner 1969 a) wurde ihr normales Silberliniensystem eingehend untersucht. Auch auf die normalen physiologisch-funktionell bedingten Veränderungen (Protrichozysten- und Cytopygenregeneration) wurde eingegangen. Somit genügt hier eine kurze Charakteristik.

Das Silberliniensystem von *C. kleini* ist ein typisches Streifensystem (Taf. I 1). Funktionell kann man zwei Gruppen von Fibrillen unterscheiden: die Basalfibrillen, (Meridiane 1. Ordnung, Taf. I 4 M₁) denen die Basalkörper der Cilien angeschlossen sind und die Protrichozystenfibrillen, (Meridiane 2. Ordnung, Taf. I 4 M₂) die mit den Relationskörnern der Protrichozysten (Protrichozystenkörner) in Verbindung treten. Der Normalzustand ist abwechselnd je ein Meridian 1. Ordnung mit Basalkörpern und ein Meridian 2. Ordnung mit Protrichozystenkörnern (Taf. I 4). Die Protrichozystenfibrillen münden etwa in der Höhe des Oralapparates in die Basalfibrillen ein. Wird ein Tier stärkeren Reizen ausgesetzt, so werden die Protrichozysten ausgeschleudert (Bresslau 1921, Klein 1929, 1942). Zur Regeneration bzw. zum Neuanchluss an das Silberliniensystem, teilt sich die Protrichozystenfibrille in zwei oder drei Fibrillen auf, die miteinander anastomosieren (Taf. I 3, 4). Nach erfolgtem Anschluss der Protrichozysten wird die Aufteilung rückläufig. Der Oralapparat besitzt die typische tetrahymenide Prägung; drei adorale Membranellen und eine undulierende Membran (vgl. Taf. III 14).

Das Silberliniensystem von *Colpidium kleini* während der Teilung

Um der Beschreibung eine gewisse Ordnung zu geben, wurde die Morphogenese willkürlich in 12 Stadien zerlegt. Jedes dieser Stadien wird aber durch bestimmte Vorgänge im Silberliniensystem determiniert.

Stadium I (Taf. I 5, 6)

Die ersten sichtbaren Teilungsanfänge im Cortex zeigen sich dort, wo der Oralapparat des zukünftigen Individuums entsteht. Dies konnten auch ver-

schiedene andere Forscher (z.B. Diller 1966, Frankel 1960, Klein 1929, 1936, Wise 1965) feststellen. Taf. I 5 und 6 zeigen wohl das früheste erfassbare corticale Teilungsstadium von *C. kleini*. Etwa in der Mitte des Tieres, (s. Pfeil auf Taf. I 5) im Richtungsmeridian (Gelei 1935) (Wiederholungsmeridian Klein 1942, stomatogenetic kinty Nannay 1966) zeigt sich eine stärker anfärbbare Zone, in der eine Vermehrung der Fibrillenzahl des Silberliniensystems feststellbar ist. Zwischen diesen Fibrillen findet teilweise Anastomosenbildung statt, sodass verschieden kleine Maschen im Silberliniensystem entstehen (s. Pfeil auf Taf. I 6). Der Meridian 2. Ordnung, welcher rechts neben den Richtungsmeridian verläuft, mündet im zukünftigen Oralgebiet in den Richtungsmeridian ein. Nach einer kurzen Unterbrechung setzt er sich aber wieder posteriorwärts fort. In der Zone mit dem vermehrtem Fibrillenwachstum ist keine Mengenzunahme der Basalkörper feststellbar. Auch in den Stosspunkten¹ des neu entstandenen Gitters sind keine Kumulierungen argyrophiler Substanz erkennbar. Es erfolgt somit am Beginn der Morphogenese, nur eine Vermehrung der Fibrillen des Silberliniensystems!

Stadium 2 (Taf. II 7, 8)

Die im Stadium 1 besprochenen Veränderungen entwickelten sich weiter. Nun ist ein deutlich ausgeprägtes Engmaschengitter in der zukünftigen Oralgegend sichtbar (Taf. II 7 Pfeil). Dieses Engmaschengitter beschränkt sich auf den Richtungsmeridian und den rechts davon liegenden Meridian 2. Ordnung. Allerdings werden sie durch das Engmaschengitter manchmal etwas auseinandergedrängt und teilweise unterbrochen. Noch relativ selten sind an einigen Stosspunkten dieses Engmaschengitters Kumulierungen argyrophiler Substanz verschiedener Grösse nachweisbar (Taf. II 8 Pfeil). Es sind dies — wie man später sehen wird — frühe Entwicklungsstadien der neuen Basalkörper von der AZM und UM des posterioren Teilungsproduktes (Tochtertier). Interessant ist, dass sich diese Kumulierungen argyrophiler Substanz nur in den Stosspunkten von Silberlinien befinden, und dass diese in den Stosspunkten von Stadium 1 nicht feststellbar waren.

Stadium 3 (Taf. II 9, 10)

Noch immer sind alle Teilungsveränderungen im Silberliniensystem auf den Richtungsmeridian bzw. auf die Stelle des zukünftigen Oralgebietes beschränkt. Das in Stadium 2 festgestellte Engmaschengitter hat sich beträchtlich weiterentwickelt (Taf. II 9). In nahezu allen Stosspunkten dieses Gitters befinden sich Kumulierungen argyrophiler Substanz, die teilweise schon die Grösse von Basalkörpern erreichen (Taf. II 10). Zweifellos sind dies die Basalkörper der zukünftigen AZM und UM. Diese Basalkörper sind im Engmaschengitter noch vollständig desorientiert („anarchic field“).

Stadium 4 (Taf. III 11)

In der vorerst regellosen Anordnung der Basalkörper im Engmaschengitter (vgl. Taf. II 10) beginnt nun die Orientierung zu den drei adoralen Membra-

¹ Als Stosspunkte bezeichnet man nach Klein 1942 primär alle jene Punkte im Silberliniensystem, die sich durch das Zusammenstossen von Silberlinien unter einem beliebigen Winkel bilden. Sekundär können Stosspunkte auch durch die Verteilerlinie bzw. durch Überlagerung, der, die Silberlinie aufbauenden Subfibrillen gebildet werden.

nellen und zur undulierenden Membran. Taf. III 11 zeigt, dass am anterioren Ende des neuen Oralgebietes die Bildung der drei Membranellen schon vollendet ist, während am posterioren Ende die Basalkörper noch regellos im Engmaschengitter liegen (s. Pfeil). Ebenfalls noch ziemlich unregelmässig und locker angeordnet sind die Basalkörper der neuen undulierenden Membran (links im Bild). Über die Lage des Oralapparates orientiert Taf. III 12, obwohl hier die Teilungsvorgänge schon etwas weiter fortgeschritten sind.

Stadium 5 (Taf. III 12)

Der Oralapparat des Tochtertieres ist in seinen Grundzügen vollendet. Deutlich sind die drei Membranellen und die undulierende Membran zu unterscheiden. Nun zeigen sich erstmals Veränderungen an den links des neuen Oralapparates befindlichen Meridianen erster Ordnung. In der Ebene des neuen Oralapparates findet sich vorerst nur eine geringe Vermehrung der Silberlinien (ähnlich der, wie bei der Bildung des neuen Cytostoms, vgl. Stadium 1). Diese Vermehrung zeigt sich gleichzeitig an 15 links des Oralapparates gelegenen Basalfibrillen.

Stadium 6 (Taf. III 13)

Auffallende Veränderungen finden sich an den 15 links des neuen Oralapparates gelegenen Meridianen 1 und 2 Ordnung. Zwischen diesen bildete sich ein ausgeprägtes Engmaschengitter aus. In den Stosspunkten dieses Gitters sind viele argyrophile Körner; vermutlich neugebildete Basalkörper. Die zukünftige Teilungsfurche ist im Silberliniensystem schon erkennbar, nicht aber am Tier selbst! Sie verläuft dort, wo sich die Meridiane 2. Ordnung aufspalten (s. z.B. Pfeil auf Taf. III 13). Interessant ist, dass sich je ein Ast direkt mit der Basalfibrille des posterioren Tieres, der andere, sich mit irgendeiner Fibrille des Engmaschengitters verbindet. Auffallend ist die Verdichtung der Basalkörper in der Höhe des neuen Oralapparates. Die Basalkörper stehen hier viel dichter als zuvor. Offenbar wurden neue gebildet. Der Bereich mit den dicht gelagerten Basalkörpern erstreckt sich nur soweit als die zukünftige adorale Depression des posterioren Individuums reicht.

Stadium 7 (Taf. III 15, 16, 17)

Das in Stadium 6 zwischen den Meridianen erster Ordnung festgestellte Engmaschengitter ist grösstenteils schon zurückgebildet. Reste finden sich nahe an diese herangerückt. In dessen Stosspunkten liegen noch vereinzelt argyrophile Körner (Taf. III 16). Auf Taf. III 15 erkennt man, dass die Veränderungen auf die ersten 15 Meridiane links des Oralapparates beschränkt sind. Als Kriterium dienen die Meridiane 2. Ordnung. Wo sie sich, wie in Stadium 6 erläutert, aufgespalten haben, sind diese Veränderungen nachzuweisen. Die nächsten auf Taf. III 15 noch sichtbaren Meridiane zeigen nun einen ganz anderen Teilungsmodus. Es werden nicht so ausgeprägte Veränderungen wie an den anderen Meridianen ausgebildet. Nur ein ganz kleiner Bereich der Basalfibrillen des zukünftigen posterioren Individuums bildet ein Engmaschengitter aus (Taf. III 15 (Pfeil) und das sehr stark herausvergrösserte Detail auf Taf. III 17). Der Verlauf der Protrichozystenfibrillen wird nicht unterbrochen. Sie dienen als Begrenzung des Engmaschengitters und sind mit diesem innig verbunden.

Stadium 8 (Taf. IV 18)

Beginnende Invagination des neugebildeten Oralapparates. Am lebenden Tier ist nun eine deutliche Grössenzunahme und eine geringe Furchung festzustellen. An allen Silberlinienmeridianen lassen sich Teilungsveränderungen nachweisen. Es ist deutlich erkennbar, dass die Veränderungen an den Meridianen rechts des neuen Oralapparates ungleich geringer sind, als es die an den ersten 15 Meridianen links des Oralapparates waren. Die Verdichtungen der Basalfibrillen rechts des neuen Oralapparates erweisen sich bei starker Vergrösserung wieder als ein Engmaschengitter vgl. Taf. III 17). An den Meridianen links des Oralapparates traten keine Veränderungen ein.

Stadium 9 (Taf. IV 19, 20)

Vollständige Invagination des neuen Oralapparates, der somit seine endgültige Prägung erhalten hat. An Taf. IV 20 ist er leider zerstört. Der Oralapparat von Taf. III 14 stammt von einem Tier im selben Teilungsstadium wie das Tier auf Taf. IV 20. Deutlich ist sowohl am lebenden als auch am versilberten Tier die Furchung erkennbar (Taf. IV 20). Die Teilungsvorgänge im Silberliniensystem sind trotz der erst geringen Furchung schon fast abgeschlossen! Die Meridiane von anterioren und posterioren Individuum sind nur noch durch einfache Silberlinien verbunden (Taf. IV 20 Pfeil). An allen Meridianen lassen sich bereits die Protrichozystenfibrillen des posterioren Individuums erkennen. Sie münden in der Höhe des neugebildeten Oralapparates in die Meridiane 1. Ordnung ein (Taf. IV 20). Auf der dorsalen Seite münden sie allerdings erst nahe des apikalen Poles. Das Silberliniensystem der zukünftigen adoralen Depression (die ersten 15 Meridiane links des neuen Oralapparates) ist vollständig ausgebildet. Man vgl. Taf. IV 19 (ein herausvergrössertes Detail von Taf. IV 20) mit Taf. I 2, die die adorale Depression eines Tieres ausserhalb der Teilung zeigt.

Stadium 10 (Taf. IV 21)

Deutlicher Fortschritt der Furchung. Die Silberlinien der adoralen Depression von der Ventralseite nähern sich durch die Furchung den Silberlinien der Dorsalseite (s. Taf. IV 21 Pfeil). Jedoch ist keine Verknüpfung der beiden erkennbar (vgl. Stadium 11).

Stadium 11 (Taf. IV 22)

Das Tier kurz vor der Trennung. Die Furchung ist fast vollendet. Deutlich ist bereits die Verknüpfung der ventralen und dorsalen Silberlinien kurz oberhalb des Oralapparates des posterioren Individuums sichtbar. Der Verknüpfungsvorgang beginnt immer kurz oberhalb des Oralapparates und setzt sich dann bis zum apikalen Pol fort (Taf. IV 22). Eine fertig ausgebildete Verknüpfung von einem in der Interphase befindlichen Individuum zeigt Taf. I 2.

Stadium 12 (Taf. IV 23)

Die Teilung ist vollendet. Das Tier wurde zufälligerweise direkt in Moment der Trennung entquollen. Die axiale Stellung der zwei Oralapparate ist bereits verschoben. Beide Tiere besitzen das arttypische Silberliniensystem und sind beträchtlich kleiner, als das in der späten Interphase stehende Individuum.

Diskussion

Fibrilläre Zustandsform der Silberlinien

Auf Grund von elektronenmikroskopischen Untersuchungen wird heute allgemein angenommen, dass das Silberliniensystem keine fibrilläre Differenzierung, sondern ein System von Pellikulafaltungen bzw. Pellikulaspalten darstellt (Allen 1967, Bradbury 1965, 1966, Metz, Pitelka and Westfall 1963, Pitelka 1961, Pitelka and Child 1964).

Diese Ansicht, die auch von vielen anderen Forschern anerkannt wird, (z.B. Corliss 1961, Grell 1968, Tartar 1967, Wise 1965) hat, wie Foissner 1969 c zeigen konnte, keine genügend fundierte Grundlage. Statt dessen wird angenommen, dass das Silberliniensystem fibrillär ist, aber als ausserordentlich labile Struktur, bei der zur Elektronenmikroskopie notwendigen Fixierung und Vorbehandlung des Objekts, grösstenteils bis zur Unkenntlichkeit dissoziiert. Die von vielen Elektronenmikroskopikern im Cortex (Allen 1967, Dumont 1961, Nilsson 1967, Metz, Pitelka and Westfall 1963, Pitelka 1961, Pitelka and Child 1964) aufgefundenen „feinen Filamente“ bzw. die „dichte Zone“ werden als das Silberliniensystem bzw. dessen Reste aufgefasst (Foissner 1969 c). Auch die vorliegenden Untersuchungen führen zu einer fibrillären Auffassung des Silberliniensystems (s.z.B. Genese der Basalkörper). Beweise für eine fibrilläre Zustandsform gab auch Klein 1932, 1934–35, 1942, 1958.

Genese der oralen Basalkörper

Ein oft diskutiertes Problem ist die Genese der Basalkörper bzw. Centriolen. Noch immer ist ungeklärt, ob sie durch Neubildung oder durch Teilung aus den vorhandenen entstehen. Die verschiedenen Ansichten und experimentellen Feststellungen sind teilweise verwirrend und gegensätzlich. Klein 1932, 1942, Chatton et Seguela 1940 nehmen an, dass die neuen Basalkörper ausschliesslich in bzw. von den Silberlinien gebildet werden. Sie können sich nicht teilen. Lwoff 1950: Die Kinetosomen entstehen ausschliesslich durch Teilung aus vorhandenen Kinetosomen. Ehret und de Haller 1963 nehmen auf Grund von elektronenmikroskopischen Untersuchungen an *Paramecium* eine „de novo“ Entstehung der Basalkörper an. Sie fanden keine Teilungsstadien. Pitelka and Child 1964: Die Tatsachen über die Kinetosomenduplikation erscheinen paradox. Moderne Forschungen weisen aber darauf hin, dass sie durch abrupte Polymerisation aus fibrösen Strukturen, innerhalb eines bestimmten molekularen Milieus gebildet werden. Kimball 1964: Es gibt keine deutlichen Beweise für eine Selbstduplikation der Kinetosomen; ihre Duplikation bleibt ein Problem. Seaman 1962 (zitiert aus Kimball 1964) berichtet von DNA Identifikation in den Kinetosomen von *Tetrahymena pyriformis* und spricht von ihnen als teilende Gebilde. Fauré-Fremiet 1961 findet keine Beweise für eine Teilung oder „Knospung“ der Kinetosomen. Frankel 1960 und Curds 1966 vermuten eine Teilung der Basalkörper, betonen aber, dass dafür kein direkter Beweis vorhanden ist. Jerka-Dziadosz 1967: Nucleuslose Fragmente von *Urostyla* sind unfähig zu neuen Synthesen, insbesondere zur Bildung von neuen Kinetosomen. Foissner 1969 b, c: Durch mechanische Verletzungen

verlorengegangene Basalkörper von *Colpidium kleini* werden nicht ersetzt. Schuster 1963 und Satir 1965 konnten an *Naegleria* elektronenmikroskopisch die „de novo“ Entstehung der Basalkörper zeigen. Viele Arbeiten (s. Überblick bei Wise 1965) weisen darauf hin, dass neue Basalkörper und Centriolen aus relativ amorphen Körpern entstehen und einen Wachstums- und Differenzierungsprozess durchmachen, bevor sie ihre charakteristische Struktur erhalten. Ganz neue Arbeiten (Gillies and Hanson 1968) ziehen für die Basalkörper von *Paramecium* sowohl eine Neuentstehung (orale Basalkörper) als auch eine Teilung (somatische Basalkörper) in Betracht. Allerdings zeigen ihre Abbildungen die diesbezüglichen Einzelheiten nicht.

Der vorliegende Beitrag zur Morphogenese von *C. kleini* kann erstmals mit Abbildungen die „de novo“ Entstehung der oralen Basalkörper beweisen. Wie die Taf. I 4, 6, Taf. II 8, 10 zeigen, wird im Gebiet des zukünftigen Oralapparates zuerst ein Engmaschengitter gebildet (Taf. I 5, 6), indem keine Basalkörper feststellbar sind! Relativ früh, wenn der engmaschige Bereich noch sehr klein ist, finden sich in einigen Stosspunkten dieses Gitters (vgl. S. 131) verschieden grosse Kumulierungen argyrophiler Substanz, (Taf. II 8, Pfeil), die zweifellos frühe Entwicklungsstadien der neuen oralen Basalkörper repräsentieren. In einem etwas späteren Stadium (Taf. II 10), indem das Gitter schon ziemlich gross ist, finden sich in den Stosspunkten dieses Gitters klar ausgeprägt die neuen Basalkörper des zukünftigen Oralapparates. Interessant ist die Tatsache, dass die Basalkörper immer in den Fibrillenstosspunkten des Engmaschengitters entstehen. Dies konnte auch schon Klein 1932 klar zeigen. Diese Beobachtungen lassen sich gut mit der Entstehungstheorie der Basalkörper nach Pitelka and Child 1964 erklären. Es liesse sich vorstellen, dass durch das Aufeinandertreffen zweier Silberlinien während ihres Wachstumsprozesses bei der Morphogenese (vgl. S. 131) dieses bestimmte molekulare Milieu und vor allem auch die Substanz für die neuen Basalkörper (Fibrillen des Silberliniensystems) geschaffen wird. Gut mit dieser These zu vereinbaren ist auch die DNA Identifikation von Seaman 1962 in den Basalkörpern. Dieser Befund kann nämlich nicht nur in Richtung einer Teilung der Basalkörper, sondern allgemein in einer Teilungsfähigkeit des Silberliniensystems aufgefasst werden. Dass das Silberliniensystem ein sich selbst teilendes Organell ist, kann nach den Arbeiten von Klein 1932, 1942 kaum bezweifelt werden. Ferner lässt sich eine autoplasmatische Formbildung des Silberliniensystems (Formveränderungen des Silberliniensystems ohne sichtbare Nucleusaktivität) nachweisen (Klein 1942, Foissner 1969 b, c). Somit ist es durchaus wahrscheinlich, dass im Silberliniensystem Spuren von DNA mit empfindlichen biochemischen Methoden nachzuweisen wären. Besonders in den Basalkörpern müsste die DNA dann vermehrt auftreten, da sie ja aus den Material der Silberlinien gebildet werden und somit eine örtlich konzentrierte — biochemisch erfassbare — Ansammlung von DNA bzw. Substanz der Silberlinien darstellen.

Genese der somatischen Basalkörper

Bei den Holotrichen Ciliaten ist die Genese der somatischen Basalkörper ungleich schwerer zu verfolgen als bei vielen Hypotrichen (z.B. *Euplotes*). Denn bei diesen wird durch die ausserordentliche Vielzahl der Basalkörper, vor allen aber dadurch, dass sie sehr eng beieinanderstehen, die Beobachtungs-

möglichkeit sehr erschwert. Die Genese der somatischen Basalkörper ist mit der Versilberungstechnik oft nicht eindeutig zu erfassen, da offensichtlich nur geringfügige Veränderungen im Silberliniensystem auftreten. Somit ist auch der Zeitpunkt ihrer Genese schwer feststellbar. Frankel 1960, Evans and Corliss 1964 konnten aber ziemlich sicher nachweisen, dass der Hauptteil der somatischen Basalkörper vor dem Beginn der Stomatogenese gebildet wird; insbesondere am Ende der Cytokinese. Dieser Befund ist sehr wahrscheinlich. Es ist klar, dass kurz nach der Teilung beide Tiere bedeutend kleiner als normal sind (vgl. Taf. IV mit 23). Während des folgenden Wachstumsprozesses müssen auch neue Kinetiden gebildet werden. Die vorliegenden Untersuchungen sprechen ebenfalls für eine Neubildung der Basalkörper am Ende der Cytokinese. Nur bei der Genese der adoralen Depression dürfte eine Basalkörperneubildung während der Teilung stattfinden. Hier bemerkt man mit Beginn der Furchung eine starke Vermehrung der Basalkörper (Taf. III 13, 15, 16). Die Basalkörper stehen dort nur während der Teilung so dicht aneinander (vgl. Taf. I 3, 4, die den normalen Abstand der Basalkörper zueinander zeigen).

Es wird angenommen, dass die somatischen Basalkörper, ähnlich wie die oralen, durch Neubildung in den Stosspunkten der Meridiane 1. Ordnung entstehen. Diese Stosspunkte sind nicht so offensichtlich erkennbar wie bei der Stomatogenese. Sie befinden sich wahrscheinlich in den Silberlinien selbst. Da diese sicher subfibrillär aufgebaut sind, (Foissner 1969 c) könnten durch Überkreuzung einzelner Bündel von Subfibrillen leicht Stosspunkte entstehen. Diese Stosspunkte sind nicht so offensichtlich erkennbar wie bei Klein 1942.

Stomatogenese

Die Stomatogenese vollzieht sich im wesentlichen so wie bei *Tetrahymena pyriformis*. Am Beginn sind die Basalkörper des zukünftigen Oralapparates völlig regellos angeordnet („anarchic field“ Taf. II 10). Dies steht im Einklang mit den Feststellungen anderer Autoren bei *T. pyriformis* (z.B. Holz 1960, Williams and Scherbaum 1959.) Frankel 1960 zeigte allerdings klar, dass die Basalkörper des neuen Oralapparates von *Glaucoma chattoni* bereits am Beginn der Stomatogenese eine geordnete Formation aufweisen. Es finden sich also bei so nah verwandten Gattungen wie *Colpidium-Glaucoma* Unterschiede in der Stomatogenese! Die Formierung der im Engmaschengitter vorerst regellos angeordneten Basalkörper ist offensichtlich ein genau geordneter Prozess (Taf. I 6, II 8, 10 III 11). Die adoralen Membranellen werden etwas früher als die undulierende Membran gebildet (Taf. III 11). Alle Basalkörper bleiben während dieser Vorgänge immer mit den Silberlinien des Engmaschengitters verbunden!

Die bisher rätselhaft gebliebene Umordnung bzw. Organisation der Basalkörper im „anarchic field“ zu den Basalkörpern der Membranellen, lässt sich leichter verstehen, wenn das Silberliniensystem als formbildender Faktor in Betracht gezogen wird. Da die Basalkörper während der Stomatogenese immer mit den Silberlinien in Relation sind, muss irgendein Zusammenhang zwischen diesen beiden Organellen bestehen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Basalkörper entweder im Engmaschengitter wandern und sich so zu Membranellen zusammenschliessen, (aktive Bewegung der Basalkörper) oder,

dass sich das Silberliniensystem selbst verändert, um die Basalkörper in die entsprechende Position zu bringen. In diesen Prozess haben wir noch keinen Einblick.

Genese des „Tochter“-Silberliniensystems

Das Silberliniensystem des Tochtertieres (opisthe) entsteht durch Teilung aus dem Silberliniensystem des Elterntieres (proter). Dabei werden alle ektoplasmatischen Differenzierungen verdoppelt. Nach vollzogener Teilung bekommen die Silberliniensysteme der beiden Tiere durch Wachstum wieder ihre artspezifische Grösse. Während der Teilung ist nur ein geringes Längenwachstum der Silberlinien zu konstatieren. Gegenätzlich sind die Verhältnisse bei der Stomatogenese. Hier findet ausschliesslich ein Wachstum der Silberlinien statt (s. Taf. I, II 6, 8). Die Trennung der Silberliniensysteme von „proter“ und „opisthe“ erfolgt nach Aktivierung eines Engmachengitters (Taf. III 17). Es bildet sich dann beim anterioren Teilungssprossling eine neue distale Polspitze, beim posterioren die apikale Polspitze (Taf. IV 22).

Wo wird das Material für die neuen bzw. wachsenden Silberlinien gebildet? Diese Frage ist momentan nicht zu beantworten. Man kann jedoch vermuten, dass es aus mehr oder weniger unorganisierten Stoffen zuerst zu argyrophiler Substanz umgeformt wird. Diese argyrophile Substanz könnte dann von den vorhandenen Fibrillen während des Wachstumsprozesses zu Silberlinien organisiert werden. Darauf weisen experimentelle Untersuchungen hin, die zeigen konnten, dass neue Silberlinien direkt aus unorganisierter argyrophiler Substanz entstehen können (Foissner 1969 b, c). Zweifellos müsste diese Organisation zu argyrophiler Substanz bei einem sich teilenden Individuum aber ganz nahe an einer bereits bestehenden Fibrills erfolgen, da nämlich nirgends freie (z.B. aus dem Cytoplasma kommende) argyrophile Substanz nachweisbar ist. Vielleicht wird das Material für die Silberlinien im Cortex synthetisiert.

Silberliniensystem und Formbildung

Einige Beobachtungen der vorliegenden Untersuchungen führen erneut zur Frage, ob zwischen dem Silberliniensystem und der Formbildung der Zelle ein engerer Zusammenhang besteht. Klein 1932, 1942 postulierte das Silberliniensystem als formbildend. Foissner 1969 b, c konnte durch experimentelle Untersuchungen eine formbildende Funktion des Silberliniensystem wahrscheinlich machen. Neuerdings wird aber ein Zusammenhang zwischen Silberliniensystem und Formbildung allgemein abgelehnt. Keine der neueren Arbeiten über die Morphogenese der Ciliaten, zieht das Silberliniensystem als formbildenden Faktor in die Untersuchungen ein. Statt dessen wird eine führende Rolle der Basalkörper und der ihnen angeschlossenen Kinetodesma während der Morphogenese angenommen (Evans and Corliss 1964, Löff 1950, Pitelka and Child 1964, Wise 1965). Der Grund zu dieser Annahme ist, dass sich an ihnen bei den verschiedenen morphogenetischen Ereignissen angeblich immer zuerst irgendwelche Veränderungen finden. Zweifellos zeigen sich aber die ersten Teilungsanfänge im Cortex von *C. kleini*, nicht in einer Veränderung der Basalkörper, sondern in Veränderungen des Silberliniensystems (Taf. I 5, 6, II 7, 8). Ähnliches konnten auch verschiedene andere Forscher an verschiedenen Ciliaten demonstrieren (Klein 1929, 1936,

1942, Raabe 1949, Radzikowski 1966). Andere Strukturen der Kineten werden immer erst nach der Entstehung des Basalkörpers gebildet (Pitelka 1946). Da also die Silberlinien bei der Morphogenese zuerst Veränderungen zeigen, hauptsächlich im Sinne einer Umbildung zum Engmaschengitter, ist es wahrscheinlich, dass sie mit der Morphogenese in engeren Zusammenhang stehen, als heute allgemein angenommen wird. Stark gestützt wird diese Auffassung auch durch die Entstehungsweise der Basalkörper (vgl. S. 135). Hier ist die formbildende Potenz des Silberliniensystems klar erkennbar. Interessant ist auch die Beobachtung, dass die zukünftige Furchungszone, lange vor der eigentlichen Furchung, im Silberliniensystem schon sichtbar ist (s. Taf. III 12, 13). Überhaupt ist die Teilung des Silberliniensystems bei Beginn der Furchung schon mehr oder weniger abgeschlossen (s. Taf. III 15). Dies drängt zu der Folgerung, dass das Silberliniensystem vielleicht die Furchung aktiviert. Eine Klarlegung dieses ungemein wichtigen Problems wäre nur durch Experimente, die das Silberliniensystem an der Teilungsfurche oder überhaupt am ganzen Tier eliminieren oder inaktivieren, möglich. Solche Untersuchungen werden durch die aussergewöhnlich grosse Dynamik und die autoplasmatische Formbildung des Silberliniensystems ungemein erschwert (Foissner 1969 b, c, Klein 1942). Vielleicht konnten darum die Untersuchungen von Frankel 1964 und Jerka-Dziadosz 1964, 1965, 1967 über den Mechanismus der Furchung keinen wesentlichen Aufschluss geben. Zweifellos sind aber an der Morphogenese, insbesondere am Furchungsprozess, auch andere Faktoren beteiligt. Grosse Beachtung verdient in diesem Zusammenhang die „Musterhypothese“ (pattern hypothesis) von Tartar 1961.

Wie man sich die formbildende Funktion des Silberliniensystems im einzelnen vorzustellen hat, ist noch vollständig ungeklärt. Sicherlich ist aber das bei allen morphogenetischen Prozessen aktivierte engmaschige Silberliniensystem sehr wichtig (vgl. auch Klein 1942). Dieses Engmaschengitter beherrscht im Cortex sehr viele Raumpunkte (s.z.B. Taf. II, 8, III 17). Eine formbildende Funktion des Silberliniensystems wird dadurch sehr erleichtert. Da das Streifensystem nur über ein Engmaschengitter gebildet werden kann (s. auch Foissner 1969 b, c) dürfte auch ein phylogenetischer Zusammenhang der beiden Systemtypen untereinander bestehen.

Zusammenfassung

Es wird die corticale Morphogenese von *Colpidium kleini* beschrieben. Die oralen Basalkörper entstehen de novo aus dem Material der Silberlinien und immer in den Stosspunkten derselben. Bei den somatischen Basalkörpern wird derselbe Entstehungsmodus vermutet. Die ersten Teilungsanfänge im Cortex zeigen sich am Richtungsmeridian an der Stelle des zukünftigen Oralapparates. Durch vermehrtes Wachstum der Silberlinien bildet sich zuerst ein Engmaschengitter. Erst dann erscheinen neugebildete Basalkörper. Aus den genannten Beobachtungen, ist auf eine führende Funktion des Silberliniensystems während der Morphogenese des Cortex zu schliessen. Alle Neubildungen im Silberliniensystem haben das Engmaschengitter als Grundlage. Eine fibrilläre Zustandsform der Silberlinien wird postuliert. Die Beziehungen zwischen Silberliniensystem und Furchungsprozess sowie die Entstehung der Silberlinien werden diskutiert.

SUMMARY

The cortical morphogenesis of *Colpidium kleini* is described. The oral basal bodies originate de novo from the substance of the silverlines, and always in their junctions. A same mode of generation is presumed for the somatic basal bodies. The first indications of dividing for the cortex, take place at the stomatogenetic kinary at the position of the future oral apparatus. A narrow-meshed grill arises through increased growth of the silverlines. Then appear new basal bodies. A leading function of the silverline system during the morphogenesis is concluded from the described observations. A narrow-meshed grill is the basis of all new formations in the silverline system. A fibrillar organization of the silverlines is postulated. The relation between the furrowing process and the silverline system, as the origin of the silverlines are discussed.

LITERATUR

- Allen R. D. 1967: Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis*. J. Protozool., 553-565.
- Bradbury P. C. 1965: The infraciliature and argyrome of *Opisthonecta henneyi* Fauré-Fremiet. J. Protozool., 12, 345-363.
- Bradbury P. C. 1966: The fine structure of mature tomite of *Hyalophysa chattoni*. J. Protozool., 13, 591-607.
- Bresslau E. 1921: Neue Versuche und Beobachtungen über die Hüllenbildung und Hüllensubstanz der Infusorien. Vehr. dtsh. zool. Ges. 26, 35-37.
- Chatton E. et Lwoff A. 1930: Impregnation, par diffusion argentique de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce après fixation cytologique et sans dessiccation. C.R. Soc. Biol. Paris, 104, 834-836.
- Chatton E. et Séguela J. 1940: La continuité génétique des formations ciliaires chez les ciliés hypotriches. Le cinétome et l'argyrome au cours de la division. Bull. biol. Fr. Belg., 74, 349-442.
- Corliss O. J. 1959: An illustrated key to the higher groups of the ciliated Protozoa, with definition of terms. J. Protozool., 6, 265-281.
- Corliss O. J. 1961: The Ciliated Protozoa. Pergamon Press.
- Curds C. R. 1966: Endogenous bud formation in *Histiculus vorax*, a new asexual reproductive process in the *Hypotrichida*. J. Protozool., 13, 155-164.
- Diller W. P. 1966: Correlation of ciliary and nuclear development in the life cycle of *Euplotes*. J. Protozool., 13, 43-54.
- Doflein F. 1914: Protozoenkunde. Jena, Fischer.
- Dumont J. N. 1961: Observations on the fine structure of the ciliate *Dileptus anser*. J. Protozool., 8, 392-402.
- Ehret C. F. and de Haller G. 1963: Origin, development and maturation of organelles and organelle systems of the cell surface in *Paramecium*. J. Ultrastruct. Res., 6 (Suppl.), 3-42.
- Evans F. R. and Corliss J. O. 1964: Morphogenesis in the hymenostome ciliate *Pseudocohnilembus persalinus* and its taxonomic and phylogenetic implications. J. Protozool., 11, 353-370.
- Fauré-Fremiet E. 1961: Cils vibratiles et flagelles. Biol. Rev., 36, 364-536.
- Foissner W. 1967: Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes "trockenes" Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrokosmos, 4, 122-126.
- Foissner W. 1969 a: Eine neue Art aus der Gattung *Colpidium* (Stein, 1860): *Colpidium kleini*. Acta Protozool., 7, 17-23.
- Foissner W. 1969 b: Reaktionen des Silberliniensystems auf mechanische Insulte. I. Teil. Protoplasma, 68, 23-45.
- Foissner W. 1969 c: Reaktionen des Silberliniensystems auf mechanische Insulte. II. Teil. Protoplasma, 68, 433-456.
- Frankel J. 1960: Morphogenesis in *Glaucoma chattoni*. J. Protozool., 7, 362-376.
- Frankel J. 1964: Morphogenesis and division in chains of *Tetrahymena pyriformis* Gl. J. Protozool., 11, 514-526.

- Gelei J. von 1932: Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in nass hergestellten Silber-bzw. Goldpräparaten. Arch. Protistenk., 77, 152-174.
- Gelei J. 1935: Der Richtungsmeridian und die Neubildung des Mundes während und ausserhalb der Teilung bei den Ciliaten. Biol. Zbl., 55.
- Gillies C. G. and Hanson E. D. 1968: Morphogenesis of *Paramecium trichium*. Acta Protozool., 6, 14-32.
- Grell K. G. 1968: Protozoologie. 2 Auflage, Springer.
- Hashimoto K. 1966: Stomatogenesis in resting cysts of *Colpodidae*. J. Protozool., 13, 383-390.
- Holz G. G. 1960: Structural and functional changes in a generation of *Tetrahymena*. Biol. Bull., 118, 84-95.
- Hutner S. H. 1964: Biochemistry and Physiology of *Protozoa*, vol. 3, Academic Press.
- Jahn T. L. and Bovee E. C. 1964: Protoplasmic movements and locomotion of *Protozoa*. In: Biochemistry and Physiology of *Protozoa*, vol. 3, 62-129, ed. S. H. Hutner, New York, Academic Press.
- Jerka-Dziadosz M. 1964: Localization of the organization area in course of regeneration of *Urostyla grandis*. Acta Protozool., 2, 129-136.
- Jerka-Dziadosz M. 1965: Morphogenesis of ciliature in the physiological and traumatic regeneration of *Urostyla cristata* Jerka-Dziadosz, 1964. Acta Protozool., 3, 133-141.
- Jerka-Dziadosz M. 1967: Traumatic disturbance of cell division and regeneration of fragments derived from dividing individuals *Urostyla*. Acta Protozool., 5, 59-78.
- Kahl A. 1930-1935: *Ciliata*. In: Dahl (ed.) Die Tierwelt Deutschlands.
- Kimball R. F. 1964: Physiological genetics of the ciliates. In: Biochemistry and Physiology of *Protozoa*, vol. 3, 243-270, ed. S. H. Hutner, New York, Academic Press.
- Klein B. M. 1926: Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon incinatus* Ehrbg. Zool. Anz., 67, 1-2.
- Klein B. M. 1929: Weitere Beiträge zur Kenntniss des Silberliniensystems der Ciliaten. Arch. Protistenk., 65, 183-258.
- Klein B. M. 1932: Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Ergebn. Biol., 75-171.
- Klein B. M. 1933: Silberliniensystem und Infraciliatur. Arch. Protistenk., 79, 146-169.
- Klein B. M. 1934-1935: Reaktionen des Silberliniensystems auf Schädlichkeiten. I und II Teil. Biol. zoll. Sup. Agr. Mil. 4 und 6, 1-36, 1-22.
- Klein B. M. 1936: Beziehungen zwischen Maschenweite und Bildungsvorgängen im Silberliniensystem der Ciliaten. Arch. Protistenk., 88, 1-22.
- Klein B. M. 1942: Das Silberlinien- oder Neuroformative System der Ciliaten. Annln naturh. Mus. Wien, 53, 156-336.
- Klein B. M. 1958: The "dry" silver method and its proper use. J. Protozool., 5, 99-103.
- Lwoff A. 1950: Problems of Morphogenesis in Ciliates. Wiley, New York.
- Metz C. B., Pitelka D. R. and Westfall J. A. 1963: The fibrillar systems of Ciliate as revealed by the electron microscope. I. *Paramecium*. Biol. Bull., 104, 408-425.
- Nanney D. L. 1966: Corticotypic technics in *Tetrahymena taxonomy*. J. Protozool., 13, 483-490.
- Nanney D. L. 1968: Patterns of cortical stability in *Tetrahymena*. J. Protozool., 15, 109-112.
- Nilsson J. R. 1967: The ultrastructure of *Neobursaridium gigas* (Balech). J. Protozool., 14, Suppl.
- Pitelka D. R. 1961: Fine structure of the silverline and fibrillar systems of three tetrahymenid ciliates. J. Protozool., 8, 75-89.
- Pitelka D. R. 1965: New observations on cortical ultrastructure in *Paramecium*. J. Microsc. 4, 373-394.
- Pitelka D. R. and Child F. M. 1964: The locomotor apparatus of ciliates and flagellates: Relations between structure and function. In: Biochemistry and Physiology of *Protozoa*, vol. 3, 131-198, ed. S. H. Hutner, New York, Academic Press.

- Raabe Z. 1949: Studies on the family *Hysteroecinetidae* Diesing. *Anns Mus. Zool. pol.*, 14, 21–68.
- Raabe Z. 1967: Ordo *Thigmotricha* (*Ciliata-Holotricha*). *Acta Protozool.*, 5, 1–36.
- Radzikowski S. 1966: Study on morphology, division and postconjugation morphogenesis in *Chilodonella cucullulus* (O. F. Müller). *Acta Protozool.*, 4, 89–95.
- Satir P. 1965: Structure and function in cilia and flagella. *Protoplasmatologia*, 3, 1–47.
- Schuster F. 1963: An electron microscope study of the amoeboid-flagellate, *Naegleria gruberi* (Schardinger). I. The amoeboid and flagellate stages. *J. Protozool.*, 10, 297–313.
- Tartar V. 1961: The Biology of *Stentor*. Pergamon Press. London.
- Tartar V. 1967: Morphogenesis in protozoa. In: Research in Protozoology, pp. 85–86; ed. T-T-Chen, Vol. II.
- Williams N. E. and Scherbaum O. H. 1959: Morphogenetic events in normal and synchronously dividing *Tetrahymena*. *J. Embryol. exp. Morph.*, 7, 241–246.
- Wise B. N. 1965: The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. *J. Protozool.*, 12, 626–648.
- Wolska M. 1966: Application of the ammonium-silver impregnation method to the investigation of ciliates from the rumen of herbivorous mammals. *Acta Protozool.*, 4, 105–108.

LEGENDE ZU DEN TAFELN I–IV

- 1: *C. kleini*, Ventralansicht mit Oralapparat und Exkretionsporus (Ex). Deutlich ist die adorale Depression — im Bild links des Oralapparates — erkennbar. Ca. 1000 ×
- 2: *C. kleini*, Ansicht des apikalen Poles. Deutlich ist die Verwachslungslinie (Prä-orale Naht) zwischen den ventralen und dorsalen Silberlinien sichtbar. Ca. 6000 ×
- 3: *C. kleini*, Teilansicht der Ventralseite. Die Basalfibrillen (Meridiane 1. Ordnung) tragen die Basalkörner. Zwischen je zwei Meridianen 1. Ordnung verläuft eine Protrichozystenfibrille (Meridiane 2. Ordnung). Momentan sind den Meridianen 2. Ordnung keine Protrichozysten angeschlossen, sie erscheinen darum ohne Relationskörner. Ca. 5000 ×
- 4: *C. kleini*, Teilansicht der Ventralseite. Die Meridiane 2. Ordnung (M_2) haben sich teilweise aufgespalten (vgl. zu Taf. I) und tragen Protrichozystenkörner. Meridiane 1. Ordnung (M_1) mit den in ihnen liegenden Basalkörpern. Ca. 5000 ×
- 5, 6: *C. kleini*, Ventralansicht. Das früheste im Cortex erfassbare Teilungsstadium. Im Richtungsmeridian zeigt sich etwa in der Mitte ein vermehrtes Wachstum der Silberlinien (Taf. I 5 Pfeil). Es entsteht dadurch ein mehr oder weniger engmaschiges Gitter (Taf. I 6 Pfeil). Ca. 1600 × und Ca. 6000 ×
- 7, 8: *C. kleini*, Ventralansicht frühes Teilungsstadium. Im zukünftigen Oralgebiet bildete sich ein schön ausgeprägtes Engmaschengitter. In den Stosspunkten dieses Gitters liegen verschieden grosse Kumulierungen argyrophiler Substanz (Taf. II 8, Pfeil). Es handelt sich hier zweifellos um Vorstadien der neuen, oralen Basalkörper. Ca. 1600 ×
- 9, 10: *C. kleini*, das zukünftige Oralgebiet hat sich beträchtlich vergrößert. Taf. II 10 zeigt ein deutlich ausgeprägtes Engmaschengitter, in dessen Stosspunkten bereits viele neugebildete Basalkörper liegen. Alle Teilungsvorgänge im Cortex sind noch auf den Richtungsmeridian beschränkt. Ca. 1330 × und Ca. 6000 ×
- 11: *C. kleini*, der neue Oralapparat des posterioren Teilungsprösslings. Die drei adoralen Membranellen sind teilweise schon fertig ausgebildet. Nur im posterioren Bereich sind das Engmaschengitter und die darin liegenden Basalkörper noch sichtbar. Auch die neue undulierende Membran ist unfertig. Ca. 5500 ×
- 12: *C. kleini*, Ventralansicht, mittleres Teilungsstadium. Der neue Oralapparat des posterioren Teilungsprösslings ist in den Grundzügen gebildet. Nun zeigen sich Veränderungen an den ersten 15 Meridianen 1. Ordnung, links, in der Höhe des neuen Oralapparates. Hier ist ähnlich, wie in Stadium 1 (Taf. I 6) ein vermehrtes Wachstum der Silberlinien zu konstatieren. Ca. 1300 ×
- 13: *C. kleini*, Ventralseite, Teilungsstadium. Deutlich erkennbar der neue Oralapparat und die Veränderungen in den Meridianen 1 und 2. Ordnung links davon. Zwischen diesen Meridianen bildete sich ein engmaschiges Silberliniensystem, in

dessen Stosspunkten viele neugebildete Basalkörper liegen. Die zukünftige Teilungsfurche ist im Silberliniensystem schon sichtbar (s. Pfeil), obwohl am lebenden Tier noch keine Furchung erkennbar ist. Ca. 5000 $\times$

14: *C. kleini*, vollständig ausgebildeter neuer Oralapparat. Deutlich sind die Basalkörper der drei adoralen Membranellen (AZM) und der undulierenden Membran (UM) erkennbar. Ca. 2000 $\times$

15, 16: *C. kleini*, mittleres Teilungsstadium. Es zeigen sich deutliche Veränderungen an den ersten 15 Meridianen 1. Ordnung, links des neuen Oralapparates. Nahe an diese Meridiane herangerückt finden sich noch Reste des in Taf. III 13 festgestellten Engmaschengitters. In den Stosspunkten desselben bemerkt man neugebildete Basalkörper (Taf. III 16). Ferner ist eine deutliche Zunahme der Basalkörperzahl im anterioren Drittel des posterioren Teilungssprosslings zu konstatieren. Ca. 1000 $\times$ und Ca. 5800 $\times$

17: *C. kleini*, herausvergrößertes Detail von Taf. III 15 (s. Pfeil). Teilung der dorsalen Meridiane 1 und 2. Ordnung. Deutlich ist wieder ein zu diesem Zweck aktiviertes Engmaschengitter zu erkennen. Ca. 7000 $\times$

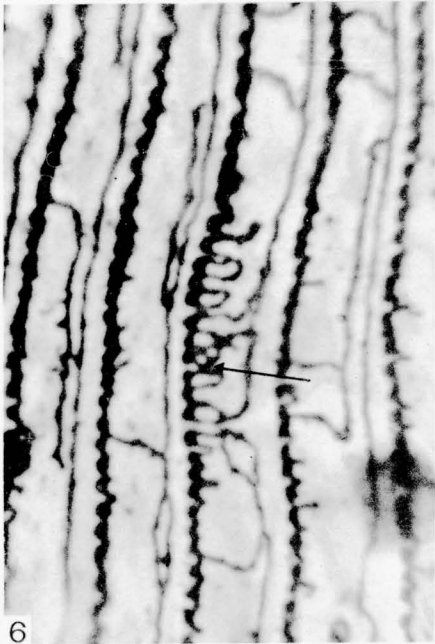
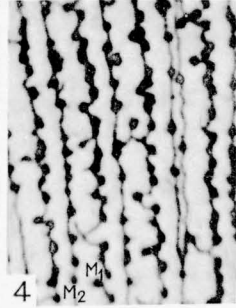
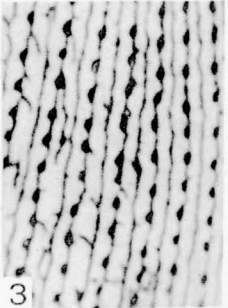
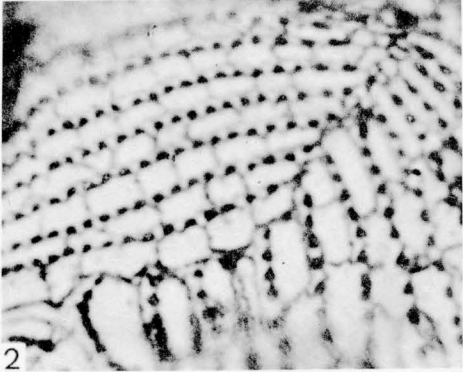
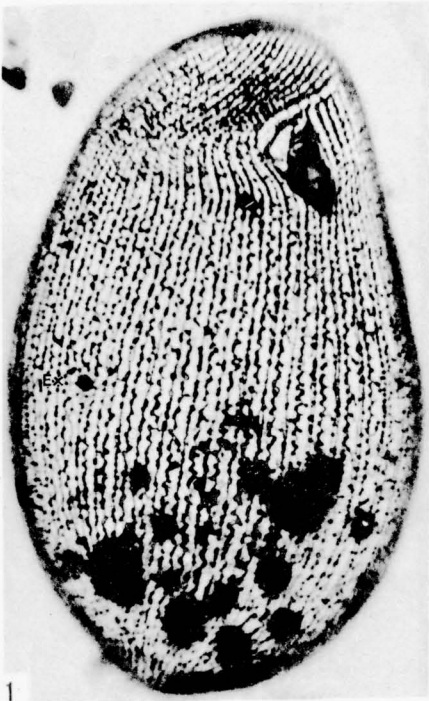
18: *C. kleini*, Ventralansicht, mittleres Teilungsstadium. Es zeigen sich an allen Silberlinienmeridianen in der Höhe des neuen Oralapparates Teilungsveränderungen. Beginnende Furchung und Invagination des neuen Oralapparates. Ca. 1000 $\times$

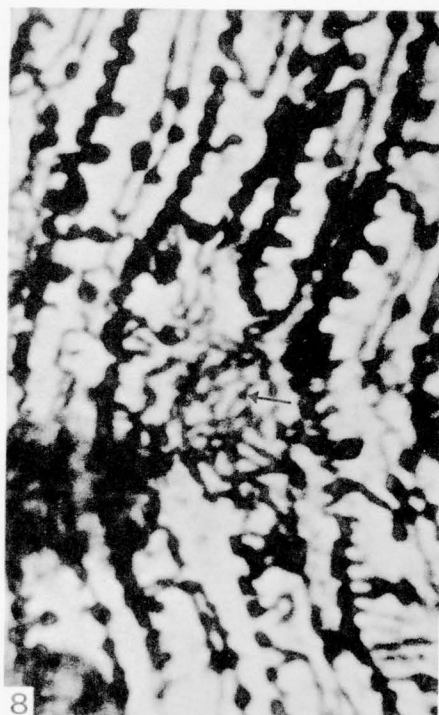
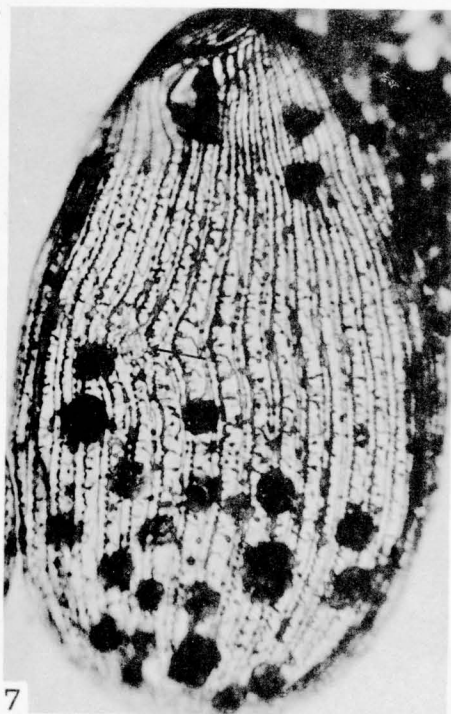
19, 20: *C. kleini*, Ventralseite, spätes Teilungsstadium. Die adorale Depression des Tochtertieres ist vollständig ausgebildet (vgl. Taf. IV 19 mit Taf. I 2). Deutlich ist bereits die Trennung der Basalkörperreihen zwischen anterioren und posterioren Teilungssprossling zu erkennen (s. Pfeil). Der neue Oralapparat ist vollständig ausgebildet und invaginiert (vgl. Taf. III 14). Der posteriore Teilungssprossling besitzt schon eigene Protrichozystenfibrillen, die nicht mehr in direktem Kontakt mit denen des anterioren Teilungssprosslings stehen. Deutliche Furchung. Ca. 6000 $\times$ und Ca. 1000 $\times$

21: *C. kleini*, Ventralseite, spätes Teilungsstadium. Die Teilungsfurche ist deutlich ausgeprägt. Die Silberliniensysteme von anterioren und posterioren Teilungssprossling sind vollständig ausgebildet. Oberhalb des neugebildeten Oralapparates beginnen die dorsalen und ventralen Silberlinien zusammenzuwachsen (s. Pfeil). Ca. 900 $\times$

22: *C. kleini*, Ventralseite, Tiere kurz vor der Trennung. Die ventralen und dorsalen Silberlinienmeridiane sind oberhalb des neuen Oralapparates zusammengewachsen. Ca. 800 $\times$

23: *C. kleini*, Ventralseite, Tiere im Moment der Trennung. Die axiale Stellung der beiden Oralapparate ist bereits verschoben. Beide Tiere sind wesentlich kleiner als ein Individuum im der späten Interphase. Ca. 800 $\times$





W. Foissner

auctor phot.

