

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestrasse 26,
A-5020 Salzburg, Austria

WILHELM FOISSNER

Archiautomata adami nov. gen., nov. spec. (*Archiautomatidae* nov. fam.), ein freilebender astomater Ciliat

Synopsis. Es wird ein freilebender astomater Ciliat aus einem stark eutrophierten Viehweidetümpel der Hohen Tauern beschrieben. *Archiautomata adami* nov. spec. repräsentiert sich durch seine Mundlosigkeit und eine riesige Zentralvakuole, die sich in einem etwa $\frac{1}{2}$ — stündigen Rhythmus entleert, als Vertreter einer neuen Familie, *Archiautomatidae* nov. fam., die provisorisch in die Ordnung *Astomatida* eingereiht wird. Dieser Schritt erscheint durch eine Anzahl von morphologischen Gemeinsamkeiten (z. B. Mundlosigkeit, "Système sécant", zahlreiche kontraktile Vakuolen) mit einigen Familien der *Astomatida* gerechtfertigt. *Archiautomata adami* bietet aber auch die Möglichkeit, die Entstehung von astomaten Ciliaten aus prostomen *Gymnostomata* zu verstehen. Ein Stammbaum für diesen Entwicklungsweg wird diskutiert.

Unter den freilebenden Ciliaten sind bisher nur wenige Arten bekannt geworden, die vermutlich mundlos sind und daher im Cytoplasma keine typischen Nahrungsvakuolen erkennen lassen. Diese Arten, *Sphaerobac-trum warduae* Schmidt, 1920 und *Cyclotrichium gigas* Fauré-Fremiet, (1924) weichen aber in der übrigen Körperorganisation so sehr von den in der Ordnung *Astomatida* Schewiakoff, 1896 vereinigten mundlosen Ciliaten ab, daß eine Einordnung in diese Gruppe kaum möglich erscheint. Dasselbe trifft auch für die teilweise mundlosen Vertreter der Familie *Actinobolinidae* zu (s. Kahl 1931). Corliss (1961, 1975) hat diese Arten daher unter die *Gymnostomata* eingereiht. Somit war bisher kein freilebender Infusor bekannt, das auf Grund seiner Mundlosigkeit in die Ordnung der *Astomatida* eingeordnet hätte werden können.

Bei meinen im Rahmen des österreichischen MAB-6 Programmes der UNESCO durchgeführten Untersuchungen über Hochgebirgs-Ciliaten fand ich einen sehr interessanten, freilebenden, mundlosen Ciliaten, der auch in der übrigen Körperorganisation so deutliche Beziehungen zu den *Astomatida* aufweist, daß ich ihn als neue Familie in diese Ordnung einreihen möchte — auch auf die Gefahr hin, daß dadurch ein wesentli-

ches Merkmal dieser Ordnung, nämlich die ausschließlich endosymbiotische oder parasitische Lebensweise (s. Corliss 1975) eine Bedeutungs-minderung erfährt.

U n t e r s u c h u n g s m e t h o d e n

Die Morphologie und Cytologie von *Archiasmata adami* wurde wegen des begrenzten Tiermaterials vorwiegend mit einem REICHERT-Phasenkontrastmikroskop studiert. Die Lebendbeobachtung wurde allerdings durch die große Beweglichkeit und die Voluminösität dieses Ciliaten sehr erschwert. Zum Studium des Verlaufes der Cilienreihen und der argyrophilen Strukturen verwendete ich meine trockene Versilberungsmethode Foissner (1967, 1968) und die Opalblaumethode von Bresslau (1921). Die Färbung des Zellkernes erfolgte mit Orcein-Essigsäure.

Beschreibung von *Archiasmata adami* nov. spec. (Genotyp.)¹

Archiasmata adami wird außer den unten angegebenen Familien — und Genuseigenschaften noch durch folgende Species-Merkmale charakterisiert: Das Infusor ist 220–250 μm lang, 140–170 μm breit und an einem Pol merkbar verjüngt. Da sich die Tiere mit diesem Pol voran bewegten, bezeichne ich ihn als den apikalen. Bei maximaler Füllung der Zentralvakuole (s. unten) ist der Querschnitt des Tieres kreisrund. Trotz dieser plump-eiförmigen Gestalt bewegte sich dieser Ciliat gewandt und schnell zwischen den Detrituspartikelchen und Pilzfäden umher, wobei er langsam um die Längsachse rotierte.

Die Bewimperung ist kurz, aber sehr dicht. Der Abstand der 120–150 Cilienreihen voneinander beträgt nur etwa 1,5 μm . Am apikalen Pol stoßen die Cilienreihen der "ventralen" und "dorsalen" Seite entlang einer Nahtlinie zusammen (Abb. 3d). Dadurch entsteht das für viele astomate Ciliaten typische „Système sécant“ (s. z. B. Lom 1957, Puytorac 1954, 1959, 1960). Vom posterioren Pol erhielt ich leider keine günstigen Präparate, so daß ich über den Verlauf der Cilienreihen in dieser Region keine Angaben machen kann. Das Silberliniensystem ist ein sehr engmaschiges Gitter (Abb. 3b) mit etwa rechteckigen Maschen. In den Silberlinien, die teilweise aufgezweigt sind, liegen unregelmäßig verstreut kleine Kumulierungen argyrophiler Substanz, die wohl Relationskörper der Protrichocysten (s. unten) sind.

Das Ektoplasma ist vom Entoplasma deutlich abgegrenzt. Die Pellicula wird durch die Wimperreihen schwach gekerbt. An ihr sind viele, etwa 3 μm große, stäbchenförmige Protrichocysten befestigt (Abb. 3a), die bei Reizung (Deckglasdruck) ausgestoßen werden und das Tier als dünne

¹ Diese Art widme ich Herrn Univ. Prof. Dr. Hans Adam, durch dessen gross-zügige Unterstützung diese Arbeit ausgeführt werden konnte.

Hülle umgeben. Das Cytoplasma ist dicht mit 0.5–1.5 μm großen, glänzenden Einschlüssen unbekannter Natur gefüllt. Typische Nahrungsvakuolen waren bei zehn daraufhin sorgfältig untersuchten Tieren nie zu erkennen. Auffällig waren jedoch viele, etwa 3–5 μm große, im Phasenkontrast dunkel erscheinende, unregelmäßig geformte lockere Zusammenballungen (Abb. 3a), die jedoch von keiner Membran begrenzt zu sein schienen. Diese Beobachtungen sprechen eindeutig dafür, daß dieser Ciliat tatsächlich mundlos ist, jedenfalls aber keinen funktionierenden Mund mehr besitzt.

Der Makronucleus ist lang, etwa 12 μm breit und an den Enden leicht keulenförmig erweitert (Abb. 1). Die Lage und Form sind nicht

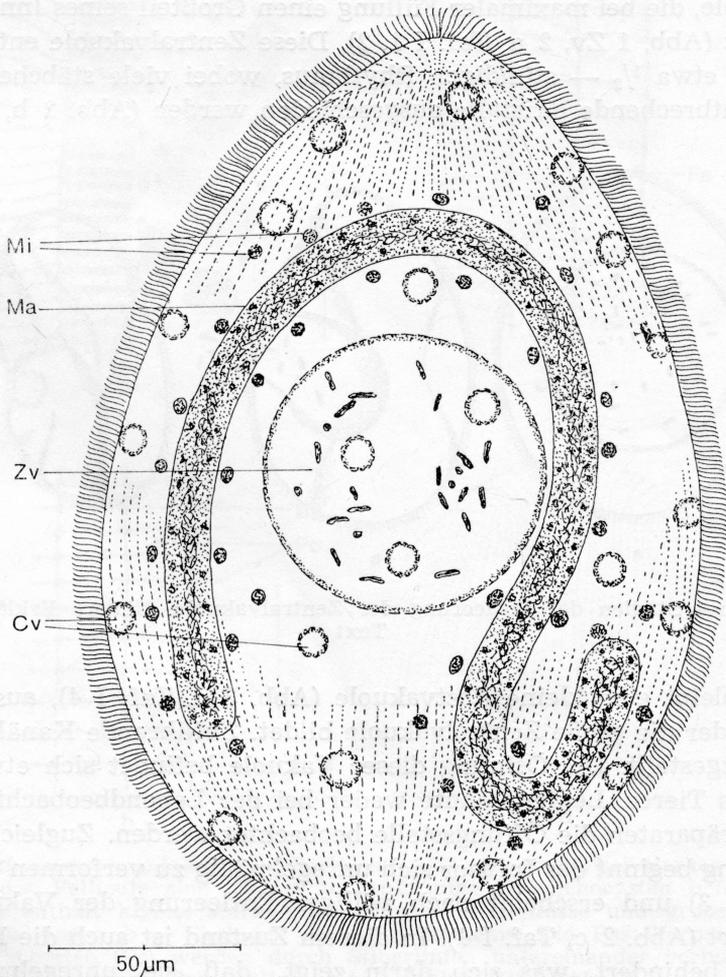


Abb. 1. *Archiastomata adami* (Genotyp.). Gezeichnet nach Lebendbeobachtungen im Phasenkontrastmikroskop. Cv — kontraktile Vakuolen, Ma — Makronucleus, Mi — Mikronuclei, Zv — Zentralvakuole

konstant, was vermutlich durch die große Zentralvakuole (s. unten) bedingt ist, die den Makronucleus je nach Füllungszustand wohl mehr oder weniger zur Seite drängt. Das Chromatin ist deutlich netzförmig angeordnet und im Zentrum des Kernes am dichtesten (Abb. 1). Es sind viele kleine Nucleolen erkennbar. Auffällig ist die große Anzahl von Mikronuclei, die rund bis leicht oval sind und einen Durchmesser von 4–5 μm haben. Bei zwei daraufhin untersuchten Tieren wurden 32 bzw. 35 Mikronuclei gezählt. Sie liegen meist dem Makronucleus an, finden sich aber manchmal auch ziemlich weit von diesem entfernt (Präparationsartefakt?).

Das wohl auffälligste Merkmal von *A. adami* ist eine riesige Zentralvakuole, die bei maximaler Füllung einen Großteil seines Innenraumes einnimmt (Abb. 1 Zv, 2 a, Taf. I 1, 2). Diese Zentralvakuole entleert sich in einem etwa $\frac{1}{2}$ — stündigen Rhythmus, wobei viele stäbchenförmige, stark lichtbrechende Kristalle ausgeschieden werden (Abb. 2 b, Taf. I 3).

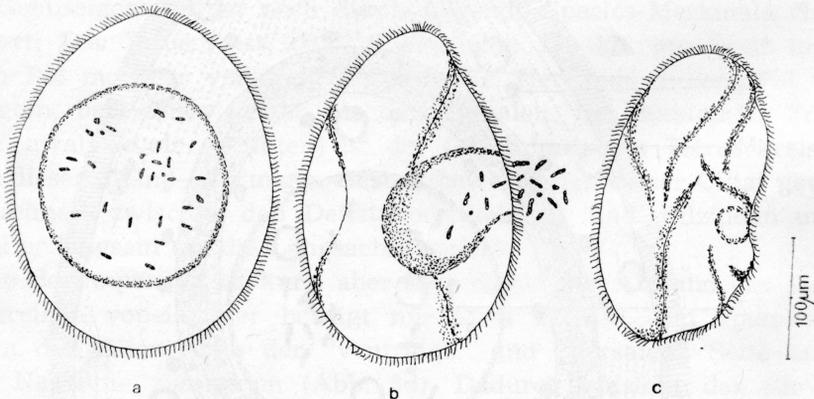


Abb. 2. Drei Stadien der Entleerung der Zentralvakuole. Nähere Erklärungen im Text

Zurück bleibt eine kleine Restvakuole (Abb. 3 c, Taf. I 4), aus der sich dann wieder die große Zentralvakuole bildet. Zuführende Kanäle wurden nicht festgestellt. Die Öffnung dieser Vakuole befindet sich etwa in der Mitte des Tieres. Leider konnte weder bei der Lebendbeobachtung noch in den Präparaten die Öffnungsstelle beobachtet werden. Zugleich mit der Entleerung beginnt das Infusor sich unregelmäßig zu verformen (Abb. 2 b, 7, Taf. I 3) und erscheint nach völliger Entleerung der Vakuole ganz zerknittert (Abb. 2 c, Taf. I 4). In diesem Zustand ist auch die Bewegung deutlich behindert, was sich darin zeigt, daß sie unregelmäßig und torkelnd wird. Sobald die Vakuole wieder halb gefüllt ist (nach etwa 5–10 min), wird auch die Bewegung wieder normal. Diese Zentralvakuole

erfüllt offensichtlich hauptsächlich die Funktion einer Cytopyge, worauf besonders die ausgeschiedenen Kristalle hindeuten. Daß sie ähnlich wie ein hydrostatisches Organell wirksam ist, wie dies André (1915) bei *Acaryophrya helenae*, einer Form mit einer sehr großen kontraktile Vakuole, vermutet, erscheint wenig wahrscheinlich, wenn man in Erwägung zieht, daß das Infusor bei der Entleerung in der Bewegung gehindert wird.

Neben dieser großen Zentralvakuole besitzt *A. adami* noch viele (über 30) unregelmäßig verteilte, etwa 15 μm große kontraktile Vakuolen,

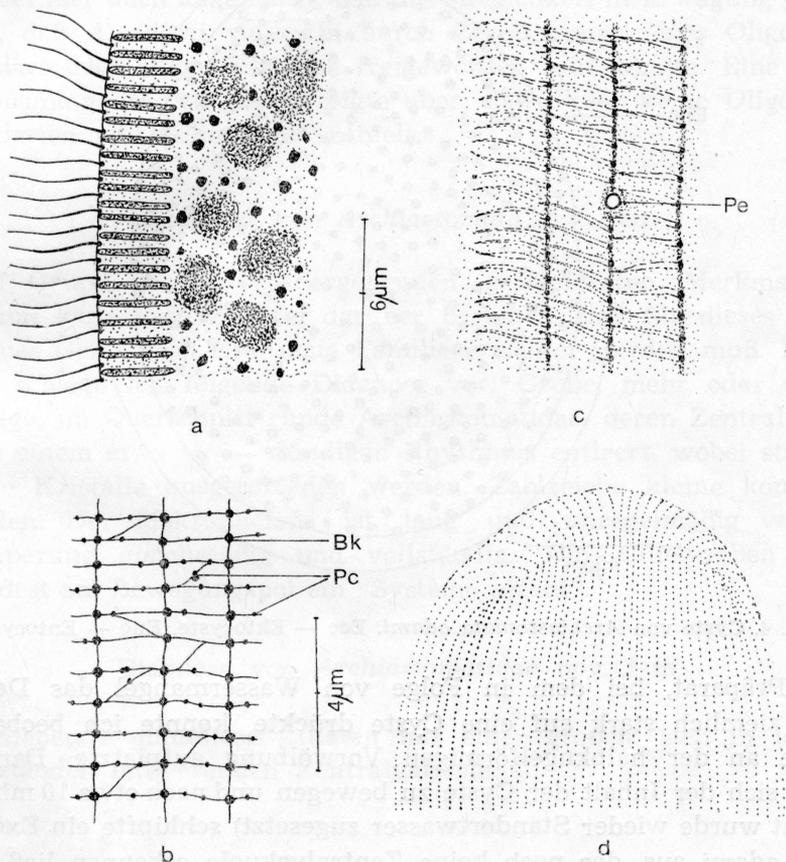


Abb. 3 *Archiautomata adami*. a — Peripherer Teil der Zelle bei starker Vergrößerung. An der Pellicula sind viele stäbchenförmige Protrichocysten befestigt. Das Entoplasma enthält kleine, stark lichtbrechende Einschlüsse und größere lockere Zusammenballungen b — Teil des Silberliniensystems. Die Basalkörper (Bk) und die Protrichocysten (Pc) werden durch Silberlinien untereinander verbunden c — Teil der Pellicula nach Präparation mit Opalblau. Der Exkretionsporus (Pe) der kontraktile Vakuole liegt in der Cilienreihe d — Schematische Darstellung des Verlaufes der Cilienreihen am apikalen Pol. Die Cilienreihen stoßen entlang einer Nahtlinie zusammen, sodaß ein "Système sécant" entsteht

die sich pro Minute etwa einmal entleeren. Jede Vakuole besitzt einen Porus, der stets in der Cilienreihe liegt (Abb. 3c), so daß die Cilienreihe dort unterbrochen ist.

Excystierung: Schon bei der Lebendbeobachtung von *A. adami* fielen mir in den Präparaten sehr große, ovale $170 \times 150 \mu\text{m}$ durchmessende Cysten auf, die die in Abb. 4 dargestellte Struktur hatten. In

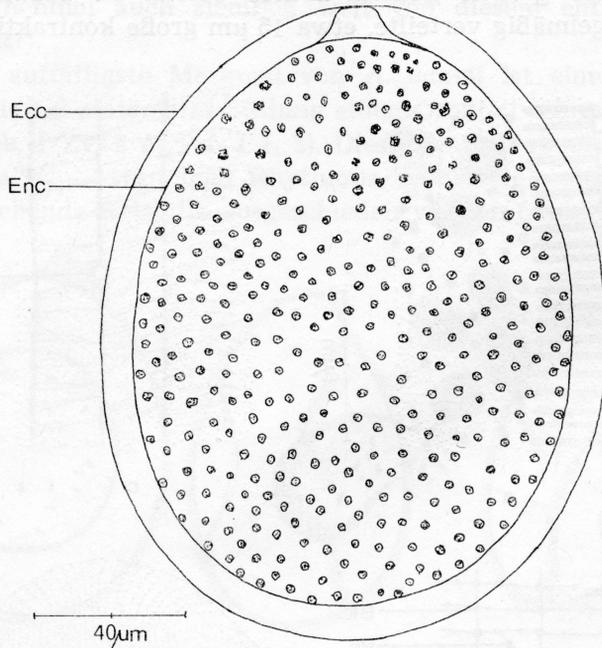


Abb. 4. Cyste von *Archiastomata adami*. Ecc — Ectocyste, Enc — Entocyste

einem Präparat, bei dem in Folge von Wassermangel das Deckglas bereits ziemlich stark auf eine Cyste drückte, konnte ich beobachten, daß sie an der halbkugelförmigen Vorwölbung aufplatzte. Daraufhin begann sich der Inhalt der Cyste zu bewegen und nach etwa 10 min (dem Präparat wurde wieder Standortwasser zugesetzt) schlüpfte ein Exemplar von *A. adami* aus, das noch keine Zentralvakuole erkennen ließ. Diese bildete sich erst etwa 10 min nach dem Schlüpfen. Die Encystierung wurde nicht beobachtet.

Die Cysten sind stets leicht oval und von einer ca. $10 \mu\text{m}$ dicken, strukturlosen Hülle umgeben. Die Entocyste läßt die Schlüpföffnung, die in Form einer mehr oder weniger halbkugelförmigen Erhebung ausgebildet ist, deutlich erkennen. Die Cysten waren dicht mit derselben kleinen

Granula wie die lebenden Tiere gefüllt. Die Zentralvakuole und die kontraktile Vakuolen waren nicht feststellbar.

Locus typicus: *Archiastomata adami* wurde in insgesamt 30 Exemplaren in einem Aufguß von Algen und Pflanzenresten eines stark eutrophierten Viehweidetümpels unterhalb des Wallack-Hauses (Hohe Tauern, Großglockner-Hochalpenstraße, 2575 m ü. d. M.) gefunden. Der Aufguß hatte eine sehr dicke, aus Bakterien und Pilzfäden zusammengesetzte Kahmhaut, in der noch folgende andere Ciliaten festgestellt wurden: *Colpoda* sp., *Bursaria truncatella* und *Epistylis alpestris*.

Es sei hier auch angemerkt, daß die Möglichkeit in Erwägung gezogen wurde, daß *A. adami* vielleicht durch Zerquetschen eines Oligochäten, Turbellars oder einer Schnecke freigeworden sein könnte. Eine genaue Untersuchung des Aufgusses zeigte aber, daß dieser keine Oligochäten, Turbellarien und Schnecken enthielt.

Diagnose von *Archiastomata* nov. gen.

Auf Grund der im vorhergehenden geschilderten Merkmale von *A. adami* kann kein Zweifel darüber bestehen, daß für dieses Infusor ein neues Genus und eine neue Familie errichtet werden muß. Für das Genus schlage ich folgende Diagnose vor: Große, mehr oder weniger eiförmige, im Querschnitt runde Archiastomatidae, deren Zentralvakuole sich in einem etwa $\frac{1}{2}$ — stündigen Rhythmus entleert, wobei stäbchenförmige Kristalle ausgeschieden werden. Zahlreiche kleine kontraktile Vakuolen. Der Makronucleus ist lang und unregelmäßig verbogen. Bewimperung gleichmäßig und vollständig. Die Cilienreihen bilden zumindest am Bewegungspol ein "Système sécant".

Diagnose von *Archiastomatidae* nov. fam.

Freilebende, mundlose Ciliaten mit einer großen, sich in längeren Zeitabständen entleerenden Zentralvakuole.

Diskussion

a. Zur systematischen Einordnung von *Archiastomata adami*

Archiastomata adami hat mit Ausnahme der Zentralvakuole eine so große Ähnlichkeit mit vielen Arten der Familie *Anoplophryidae* (vgl. Cepede 1910, Puytorac 1954), daß man ihn ohne Bedenken in

diese Familie einordnen würde, wenn man ihn im Verdauungstrakt eines Oligochäten, wo die *Anoplophryidae* gewöhnlich leben, fände. Da *A. adami* aber ökologisch und morphologisch (Zentralvakuole) von allen bisher bekannten Familien der *Astomatida* getrennt ist, erscheint die Aufstellung einer neuen Familie gerechtfertigt. Für die Einreihung in die Ordnung der *Astomatida*, die bisher nur endosymbiotische oder parasitische Ciliaten enthielt, sprechen folgende Merkmale (vgl. Corliss 1975): (1) Die Mundlosigkeit und das Fehlen von typischen Nahrungsvakuolen. (2) Die gleichmäßige, holotriche Bewimperung und die große Körpergröße. (3) Die Ausbildung eines "Système sécant". (4) Die zahlreichen kontraktile Vakuolen und der lange Makronucleus. (5) Das ähnliche Silberliniensystem.

Freilich kann die Einordnung von *A. adami* in die *Astomatida* nur eine provisorische sein, da dieser Ciliat auch deutliche Beziehungen zu den *Gymnostomata* aufweist (s. unten). Ich habe aber hier denselben Weg wie Puytorac (1959) eingeschlagen, der einen mundlosen Ciliaten, der deutliche Beziehungen zu den *Trichostomatida* aufweist, ebenfalls in die *Astomatida* eingeordnet hat. Kozloff (1954) hat dagegen bei *Curimostoma renalis*, ein mundloser Ciliat, der deutliche Beziehungen zu den *Tetrahymenidae* aufweist, den umgekehrten Weg eingeschlagen, indem er dieses Infusor in die *Tetrahymenidae* eingliedert hat. Kozloff (1954) rechtfertigt diesen Schritt damit, daß die Einordnung in die *Astomatida* die Heterogenität dieser Gruppe nur vermehren würde. Dies ist sicherlich richtig, aber es muß auch bedacht werden, daß andererseits die Familie *Tetrahymenidae* ihre Homogenität durch diesen Schritt verliert. Dies hat Corliss (1961) wohl auch dazu bewogen, *C. renalis* unter die nicht einzuordnenden Genera zu stellen.

b. Bemerkungen zur Bedeutung von *Archiasmata adami* für die Phylogenie der astomaten Ciliaten

Die astomaten Ciliaten sind bisher einer einheitlichen Klassifikation entwichen. Sowohl von Puytorac (1954) als auch von Corliss (1956, 1975) wurde eine Auftrennung dieser Ordnung in Erwägung gezogen. Die heutige Auffassung geht dahin, daß sie eine polyphyletische Gruppe sind, deren Ahnen *Thigmotrichina*, *Trichostomatida* (Puytorac 1954, 1959), *Apostomatida* (Corliss 1956) und *Hymenostomata* (Kozloff 1954) gewesen sind. Die Mundlosigkeit wird in Anpassung an die endosymbiotische oder parasitische Lebensweise als sekundär erworben angesehen. Demgegenüber steht die Ansicht älterer Forscher (z. B. Calkins 1933), die die Mundlosigkeit als ursprüngliches Merkmal deuteten und daher die astomaten Ciliaten als die primitivsten ansahen.

Corliss (1959) hat darauf aufmerksam gemacht, daß sich ein Teil

der *Astomatida* auch von primitiven *Gymnostomata* und *Hymenostomata* ableiten ließe. Darauf hat gleichzeitig auch Puytorac (1959) hingewiesen, der das Genus *Lubetiella* von den *Trichostomatida* ableiten möchte. Daß derartige Möglichkeiten tatsächlich in Betracht gezogen werden müssen, zeigt das schon einleitend erwähnte Vorkommen freilebender, mundloser "gymnostomater" Ciliaten, bei denen vorstellbar ist, daß sie auch endosymbiotisch oder parasitisch leben könnten. Wie im folgenden zu zeigen versucht werden wird, bietet *A. adami* die Möglichkeit, die Entwicklung von astomaten Ciliaten aus prostomen *Gymnostomata* zu verstehen (Abb. 5).

Die wesentlichen Stützen dieses Ableitungsversuches sind die Zentralvakuole und das "Système sécant" von *A. adami*. Bei der Durchsicht der mir zur Verfügung stehenden Literatur fielen mir mehrere Ciliaten auf, die eine ähnlich große "Zentralvakuole" wie *A. adami* besitzen. Es sind dies die Arten der Gattung *Bursella* (s. Schmidt 1920, Kahl 1930–35) und *Coelosomides marina* (Anigstein 1912). Die Gattung *Bursella*, bei der der Mund nur eine spaltförmige Öffnung ist, die sich in eine große Grube ausweitet, kann ohne Schwierigkeiten von so ursprünglich organisierten Prostomatina wie etwa der Gattung *Holophrya* abgeleitet werden (vgl. Kahl 1930–35). Als drittes Glied dieser Entwicklungsreihe könnte man den Ciliaten *Coelosomides marina* ansehen. Dieser eigenartige, von Fauré-Fremiet (1950) in eine besondere Familie, zu der Corliss (1961) unter anderen auch das Genus *Bursella* hinzugefügt hat, gestellte Ciliat, besitzt ebenfalls eine außerordentlich große Vakuole. Diese dient der Verdauung der Nahrung, die über einen engen, bewimperten Schlund in die Vakuole transportiert wird. Sowohl bei *Bursella* als auch *Coelosomides* ist diese Vakuole eine beständige Einrichtung, die auch dann vorhanden ist, wenn gerade keine Nahrung aufgenommen wird!

Um *Archiaстомата adami* von *Coelosomides* abzuleiten, muß angenommen werden, daß der bewimperte Schlund im Verlaufe der Evolution wieder aufgegeben worden ist, die Empfangsvakuole aber erhalten geblieben ist und nun als Exkretionsorganell funktioniert. Die Mundanlage könnte sich als "Système sécant" erhalten haben. An welche Gruppe der *Astomatida* nun *A. adami* anzuschließen ist, kann beim Stand der heutigen Kenntnisse kaum entschieden werden. Die hier vorgeschlagenen Genera *Corlissiella* (Puytorac 1960) und *Jirovecella* (Lom 1957) der Familie *Anoplophryidae* bzw. *Hoplitophryidae* sind lediglich zwei Möglichkeiten, die durch das "Système sécant", die große Zahl der Cilienreihen und das ähnliche Silberliniensystem gestützt werden. Die große Zentralvakuole von *A. adami* könnte man in Anpassung an die endosymbiotische Lebensweise als verlorengegangen betrachten.

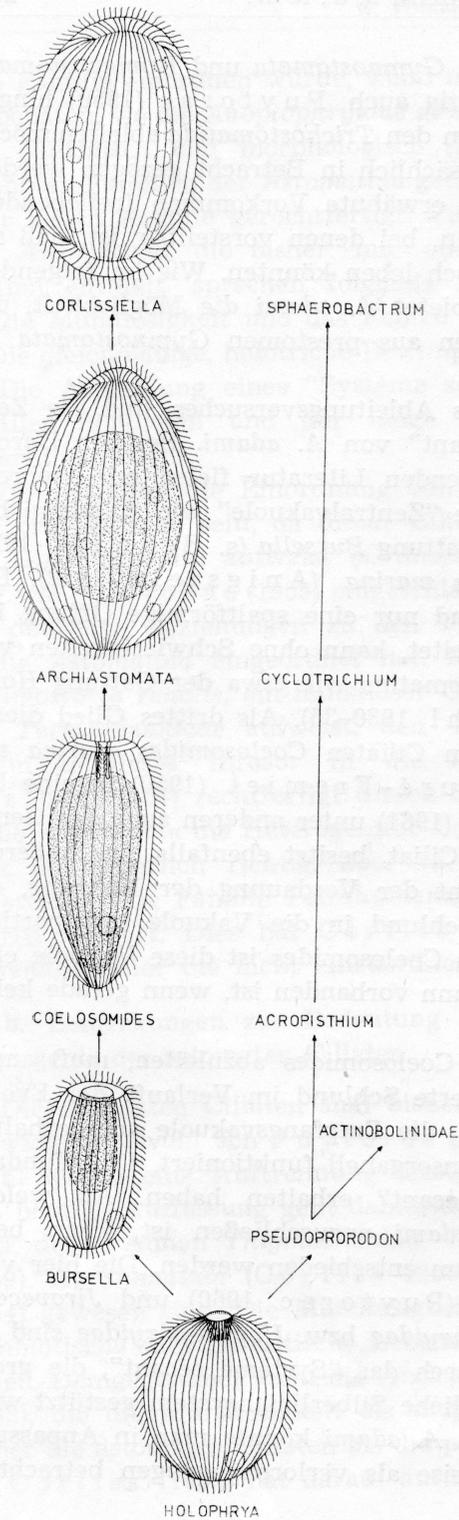


Abb. 5. Zwei mögliche Entwicklungswege von mundlosen Ciliaten aus prostomen *Gymnostomata*. Der noch freilebende astomate Ciliat *Archiautomata adami* wird als Übergangsform zu den *Astomatida* s. str. angesehen. Nähere Erklärungen im Text. *Holophrya nigricans* (nach Kahl 1930-35), *Bursella* sp. (nach Kahl 1930-35), *Coelosomides marina* (nach Anigstein 1912), *Corlissiella criodrili* (kombiniert nach Puytorac 1959)

Der vorliegende Ableitungsversuch ist natürlich mit vielen Unsicherheiten behaftet, vor allem auch deswegen, weil wir über die argyrophilen Strukturen von *Bursella* und *Coelosomides* keine Angaben besitzen. Es muß weiters auch in Erwägung gezogen werden, daß es sich bei *A. adami* um einen sekundär wieder freilebend gewordenen Astomaten handelt. Man muß sich jedoch auch darüber klar sein, daß der Ableitungsversuch der meisten *Astomatida* von *Thigmotrichina* (s. Puytorac 1954) ebenfalls keine besonders große Wahrscheinlichkeit besitzt, wenn man bedenkt, daß sich von dieser Gruppe auch die *Peritricha* herleiten sollen (s. Corliss 1956, Lom et al. 1968). Es ist kaum anzunehmen, daß sich gleich zwei so hoch evolutionierte Ordnungen wie die *Peritrichida* und *Astomatida* von den doch recht spezialisierten *Thigmotrichina* ableiten lassen (vgl. Raabe 1964, 1967). Daß gewisse *Thigmotrichina* recht enge Beziehungen zu den *Gymnostomata* aufweisen, konnte vor kurzem auch elektronenmikroskopisch demonstriert werden (Lom and Kozloff 1969). Daher scheint mir die von Corliss (1956) geäußerte Ansicht, daß sich ein Teil der *Astomatida* und die *Thigmotrichina* unabhängig aus einer gemeinsamen Wurzel entwickelt haben, glaubhafter.

Von den prostomen *Gymnostomata* führt möglicherweise eine zweite Entwicklungslinie, die hier aber nicht näher besprochen werden soll, zu mundlosen Ciliaten. Die bereits einleitend erwähnten zwei mundlosen Ciliaten *Sphaerobactrum warduae* und *Cyclotrichium gigas*, könnten über die Didiniidae von der Gattung *Prorodon* oder *Pseudoprorodon* abgeleitet werden (vgl. Fauré-Fremiet 1924 und Kahl 1930-35). Von der Gattung *Prorodon* sind nach Kahl (1931) auch die mundlosen Vertreter der Familie *Actinobolinidae* abzuleiten.

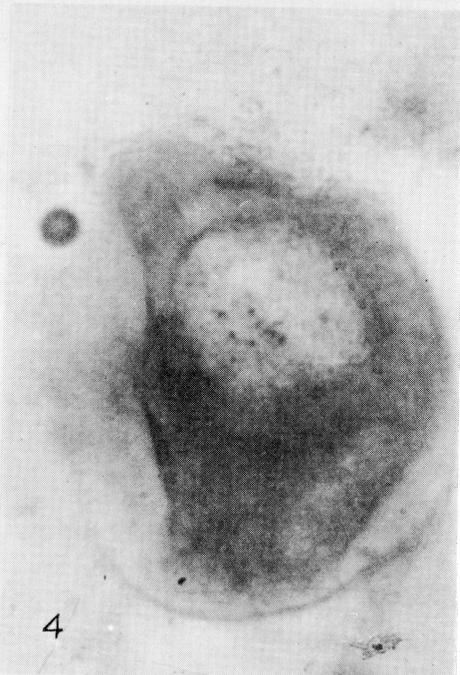
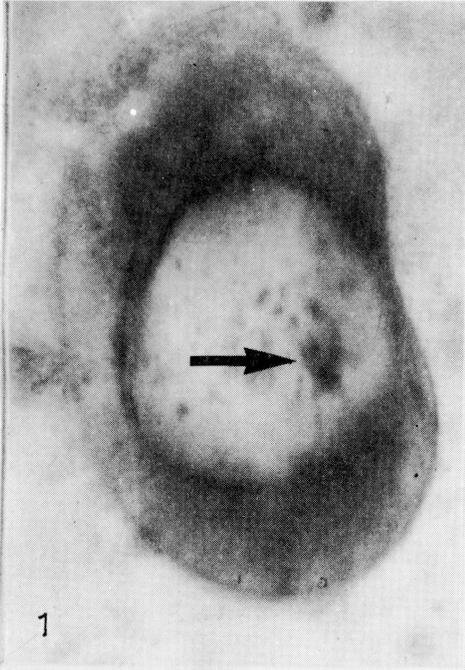
Danksagung: Mit dankenswerter Unterstützung des österreichischen MAB-6 Programmes der UNESCO, des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 1838 und No. 39), der Jubiläumstiftung der Österreichischen Nationalbank und der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur.

Summary

A free-living astomatous ciliate occurring in a heavy eutrophous cattle-range pool of the Austrian Alps is described. This ciliate has a very prominent central-vacuole that discharges its contents twice an hour. Accordingly, *Archiautomata adami* nov. spec. is a representative of a new family, *Archiautomatidae* nov. fam., which is referred provisionally to the order astomatida. This step seems to be justified by a number of morphological similarities (e.g., mouthless, "système sécant", many contractile vacuoles) with some families of the order astomatida. But *Archiautomata adami* give us a change to understand the evolution of astomatous ciliates from prostomatous gymnostomata. A phylogenetic tree for this course of development is discussed.

LITERATUR

- André E. 1915: Contribution à l'étude de la faune infusorienne du lac majeur et description de formes nouvelles. Rev. suisse Zool., 23, 101-108.
- Anigstein L. 1912: Über zwei neue marine Ciliaten. Arch. Protistenk., 24, 127-141.
- Bresslau E. 1921: Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Infusorien. Arch. Protistenk., 43, 467-480.
- Calkins G. N. 1933: The Biology of the Protozoa, 2nd ed. Lea and Febinger, Philadelphia.
- Cépède C. 1910: Recherches sur les infusoires astomes. Anatomie, biologie, éthologie, parasitaire, systématique. Archs Zool. exp. gén., 3, 341-609.
- Corliss J. O. 1956: On the evolution and systematics of siliated protozoa. Syst. Zool., 5, 68-91 und 121-140.
- Corliss J. O. 1961: The Ciliated Protozoa. Pergamon Press, London-New York.
- Corliss J. O. 1975: Taxonomic characterization of the suprafamilial groups in a revision of recently proposed schemes of classification for the phylum ciliophora. Trans. Am. micros. Soc., 94, 224-267.
- Fauré-Fremiet E. 1924: Contribution à la connaissance des infusoires planctoniques. Bull. biol. Fr. Belg., 6, 1-171.
- Fauré-Fremiet E. 1950: Morphologie comparée des ciliés holotriches trichostomes. Ann. Acad. bras. Sci., 22, 257-261.
- Foissner W. 1967: Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes "trockenes" Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrokosmos, 4, 122-126.
- Foissner W. 1968: Die Ausstoßung und Regeneration der Schleuder-organellen bei Ciliaten, beobachtet am Silberlinien- oder neuroformativen System. Mitt. Mikroph. Ges. Wien, 3, 30-40.
- Kahl A. 1930-35: Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata. In: Die Tierwelt Deutschlands (ed. Dahl F.) G. Fischer, Jena.
- Kahl A. 1931: Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Suctorien zu den prostomen Infusorien. Arch. Protistenk., 73, 423-481.
- Kozloff E. N. 1954: Studies on an astomatous ciliate from a fresh-water limpet. *Ferrissia peninsulæ*. J. Protozool., 1, 200-206.
- Lom J. 1957: Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Ciliaten aus Evertibraten II. *Jirovecella hegemonis* n. g. n. sp. Arch. Protistenk., 102, 229-240.
- Lom J. and Kozloff E. N. 1969: Ultrastructure of the cortical regions of the ultrastructure of the buccal apparatus in thigmotrich ciliates and their bearing on thigmotrich-peritrich affinities. J. Protozool., 15, 824-840.
- Lom J. and Kozloff E. N. 1969: Ultrastructure of the cortical regions of anastrocomid ciliates. Protistologica, 5, 173-192.
- Puytorac P. De 1954: Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des infusoires astomes. Ann. Sci. nat. Zool., 16, 85-270.
- Puytorac P. De 1959: Les *Lubetiella* nov. gen., ciliés endoparasites des vers megascolecidae sont la preuve de l'origine trichostomienne de certains infusoires astomes. C. r. Acad. Sci. Paris, 248, 1579-1582.
- Puytorac P. De 1960: Observations sur quelques ciliés astomes des oligochètes de lac d'ochrid (Yougoslavie). II Familles *Hoplitophryidae* (*Hoplitophryinae* et *Maupasellinae*), des *Intoshellinidae* et des *Anoplophryidae*. J. Protozool., 7, 278-289.
- Raabe Z. 1964: The taxonomic position and rank of peritricha. Acta Protozool., 2, 19-32.
- Raabe Z. 1967: Ordo *Thigmotricha* (*Ciliata-Holotricha*) I. Acta Protozool., 5, 1-36.
- Schewiakoff W. 1896: Infusoria aspirotricha. Mém. Acad. imp. Sci. St. Pétersb., 4, 1-395.
- Schmidt W. J. 1920: Bau und Lebenserscheinungen zweier neuer Ciliaten. Sitz. Ber. naturhist. Ver. der preuß. Rheinl. und Westf., 1917/19.



W. Foissner

auctor phot.