

Mikroskopie (Wien) 33, 260–276 (1977)
Verlag Georg Fromme & Co., Wien (Oesterreich)

Mikroskopie

(Zoologisches Institut der Universität Salzburg)

Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium*¹⁾

(Electronmicroscopical Investigations of the Site and Nature of the Silverline System
of *Paramecium*)

Von Wilhelm FOISSNER²⁾

Mit 20 Abbildungen

(Manuskript eingelangt am 14. April 1977)

¹⁾ Mit dankenswerter Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 3204), der Jubiläumsstiftung der Oesterreichischen Nationalbank und der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur.

²⁾ Wilhelm FOISSNER, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg (Austria).

Zusammenfassung

Eine vergleichende licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung über die Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium* führte zu folgenden Ergebnissen:

1. Im obersten Drittel der leistenförmigen Erhebung der Pellicula läßt sich nach konventioneller elektronenmikroskopischer Präparation ein fibro-granuläres Material nachweisen. Ultradünnschnitte versilberter *Paramecien* zeigten klar, daß dieses fibro-granuläre Material argyrophil ist und das indirekt verbindende Silberliniensystem von KLEIN bildet.

2. Das direkt verbindende Silberliniensystem verläuft kongruent mit den Stoßpunkten der pelliculären Alveolen. Die Silberaggregate finden sich ausnahmslos nur u n t e r h a l b der Stoßpunkte, an der Grenze von Epiplasma und Cytoplasma. Nach konventioneller elektronenmikroskopischer Präparation konnte hier kein besonders differenziertes Material nachgewiesen werden.

3. Das direkt und das indirekt verbindende Silberliniensystem gehen beim Trichocystenkorner kontinuierlich ineinander über. Dadurch werden die Trichocysten an der Spitze kappenförmig von Silberaggregaten eingeschlossen. Diese liegen hauptsächlich zwischen der Trichocystenmembran und der äußeren Trichocystenhülle.

4. Die Silberaggregate, welche die direkt verbindenden Silberlinien aufbauen, umgeben, auch die parasomalen Säcke und die Basalkörper der Cilien. Sie dringen aber auch in das proximale Drittel der Basalkörper und in den distalen Teil der Cilien ein. Der Exkretionsporus wird von einer etwa 0,2 µm dicken Hülle von Silberaggregaten eingeschlossen, die ebenfalls dem direkt verbindenden Silberliniensystem entstammen.

5. Meine Ergebnisse zeigen klar, daß das direkt und das indirekt verbindende Silberliniensystem von *Paramecium* ein Kontinuum bilden, das alle ektoplasmatischen Strukturen einschließt.

6. In der Diskussion wird gezeigt, daß durch die vorliegende Studie, deren Grundlage die elektronenmikroskopische Untersuchung versilberter *Paramecien* gewesen ist, viele bisher unverstandene oder falsch interpretierte Beobachtungen zwanglos erklärt werden können.

Summary

A comparative light- and electronmicroscopical study about the site and nature of the silverline system of *Paramecium* led to the following results:

1. In the uppermost third of the ridges of the pellicle there is a fibro-granular material in conventionally prepared specimens. Ultrathin sections of silvered *Paramecia* showed very clearly that this fibro-granular material is argyrophilic, and defines the "indirekt verbindendes Silberliniensystem" of KLEIN.

2. The "direkt verbindendes Silberliniensystem" of KLEIN passes congruent with the rims of the alveoles of the pellicle. But the silver aggregates are localized strictly underneath the adjacent alveolar membranes, at the boundary of the epiplasma and cytoplasma. No specifically differentiated material could be identified at this site in conventionally prepared specimens.

3. The "direkt- und indirekt verbindendes Silberliniensystem" interlaces at the site of the tip of the trichocysts, building up there an accumulation of argyrophilic material, the "Trichocystenkorner" of KLEIN. In that way the tip of the trichocyst become covered by silver aggregates in a cap-like manner. These aggregates are localized mainly in the space between the membran of the trichocyst sac and its outer sheath.

4. The silver aggregates forming the "direkt verbindenden Silberlinien" surround the parasomal sacs and the basal bodies of the cilia, and penetrate in the upper third of the basal bodies and in the distal part of the cilia too. The excretion porus is surrounded by an approximately 0.2 μm thick sheath of silver aggregates originating from the "direkt verbindenden Silberliniensystem".

5. These results show clearly that the "direkt- und indirekt verbindende Silberliniensystem" of *Paramecium* form a continuum enclosing all of the ectoplasmatic organelles.

6. It is shown in the discussion that many unexplained or incorrect interpreted observations can be explained by means of this study whose basis had been the electronmicroscopical analysis of silvered *Paramecia*.

Einleitung

Über die fibrillären Strukturen des Cortex von *Paramecium* liegen eine große Zahl von Einzelarbeiten (z. B. KLEIN, 1928, 1941; LUND, 1933; WORLEY, 1933; GELEI, 1934, 1936, 1939; SEDAR *et al.*, 1955; PARDUCZ, 1958; SCHNEIDER, 1959; METZ *et al.*, 1963; STEWART *et al.*, 1963; PITELKA, 1965; HUFNAGEL, 1969; DIDIER, 1970; ALLEN, 1971; SIBLEY, 1974) und mehrere zusammenfassende Darstellungen (KLEIN, 1932, 1941; TAYLOR, 1941; WICHTERMAN, 1953; EHRET *et al.*, 1959; ROQUE, 1961; PARDUCZ, 1962; PITELKA *et al.*, 1964; SCHNEIDER *et al.*, 1964; JURAND *et al.*, 1969; PITELKA, 1969; EHRET *et al.*, 1974; VIVIER, 1974) vor, ohne daß die Lage und Natur des Silberliniensystems (KLEIN, 1928, 1942) eine befriedigende Klärung erfahren hätten. EHRET *et al.* (1959) haben in der diesbezüglich letzten ausführlichen Review zwar geglaubt, das Problem damit lösen zu können, indem sie behaupteten, daß das Silberliniensystem keine fibrilläre Struktur wäre, sondern durch eine Silberanlagerung an die Stoßpunkte der pelliculären Alveolen gebildet würde. Diese übereilte Schlußfolgerung, die als Grundlage nur die Untersuchung konventionell präparierter Individuen hatte, wurde fast allgemein akzeptiert. Erst ALLEN (1971) hat später gegen dieses Konzept Bedenken angemeldet, da nach seinen Untersuchungen die Alveolenstoßpunkte eine dem indirekt verbindenden Silberliniensystem unähnliche Konfiguration besitzen. EHRET *et al.* (1974) haben sich in ihrer kurz danach erschienenen Abhandlung mit dieser wichtigen Arbeit aber nicht auseinandergesetzt.

Schon PARDUCZ (1958, 1962) hat darauf hingewiesen, daß eine endgültige Klärung der Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium* nur durch die elektronenmikroskopische Untersuchung versilberter Tiere zu erlangen sein wird. DIPELL (1962) hat diese an *Paramecium aurelia* durchgeführt, ihre Ergebnisse aber nur in einem sehr kurzen Bericht, ohne jeden Abbildungsbeweis, veröffentlicht. Den vorliegenden Untersuchungen ist nunmehr zu entnehmen, daß DIPELL (1962), deren Ergebnisse scheinbar die Schlußfolgerungen von EHRET *et al.* (1959) bestätigten, in einigen wichtigen Punkten zu offensichtlich unrichtigen Resultaten gelangte.

Die Unhaltbarkeit der heute weitgehend akzeptierten Stoßpunkttheorie der Silberanlagerung (EHRET *et al.*, 1959; PITELKA, 1961; DIPELL, 1962; u. a.) konnten wir durch die elektronenmikroskopische Untersuchung verschiedener versilberter Ciliaten-Arten bereits eindeutig verifizieren (FOISSNER *et al.*, 1975; FOISSNER, 1975, 1977 a, b) und teilweise auch die Silberanlagerung an bestimmte fibrilläre Strukturen des Cortex nachweisen (FOISSNER, 1975, 1977 b). Die hier mitgeteilten Befunde bestätigen und erweitern diese früheren Untersuchungen und zeigen erstmals unzweideutig die fibrilläre Natur des indirekt verbindenden Silberliniensystems von *Paramecium* auf.

Material und Methoden

Die untersuchte *Paramecium*-Art gehört dem *Paramecium-aurelia*-Komplex (siehe SONNEBORN, 1975) an. Eine genauere Determination dieser Species, die sich durch den Besitz von 2–4 Exkretionspori auszeichnet (Abb. 18), wurde nicht durchgeführt. Da diese Art in einem stark polysaproten Milieu (Abwässer eines Gasthauses in der Nähe von Linz, Oberösterreich) gefunden wurde, ist allerdings nicht auszuschließen, daß es sich bei den vermehrten Exkretionspori um eine pathologische Erscheinung handelt.

Da die Tiere in diesem kleinen Tümpel sehr zahlreich auftraten, erübrigte sich eine Kultur. Für die licht- und elektronenmikroskopischen Präparationen wurden die *Paramecien* mit einer Pipette von der Oberfläche des Sammelglases entnommen und in die Fixierungsflüssigkeit eingespritzt.

Die nasse Versilberung wurde nach dem Verfahren von CORLISS (1953) durchgeführt. Vergleichend wurde auch eine trockene Versilberungsmethode (FOISSNER, 1976) angewandt. Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden die nach CORLISS (1953) versilberten Tiere in EPON 812 eingebettet und dann Ultradünnschnitte hergestellt. Eine genaue Beschreibung dieser Methode findet sich bei FOISSNER *et al.* (1975) und FOISSNER (1977 a). Zu Vergleichszwecken wurden auch Tiere nach Osmiumsäurefixierung und CHAMPY-Fixierung untersucht (vgl. FOISSNER *et al.*, 1975).

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung stand das Elektronenmikroskop EM 9S der Firma Zeiss zur Verfügung.

Ergebnisse

a) Lichtmikroskopische Untersuchungen

Das Silberliniensystem aller Species des Genus *Paramecium* besitzt einen ganz übereinstimmenden Aufbau, der von vielen Forschern so ausführlich dargestellt worden ist (siehe KLEIN, 1928, 1941, 1942; LUND, 1933; GELEI, 1939; PARDUCZ, 1958, 1962; JANKOWSKI, 1972), daß hier eine kurze Beschreibung genügt. Bezüglich der hier verwendeten Terminologie sei auf die zusammenfassenden Arbeiten von TAYLOR (1941), PARDUCZ (1958) und EHRET *et al.* (1959) verwiesen.

Von allen Forschern wurden zwei argyrophile, im Ektoplasma gelegene Systeme unterschieden:

1. Das direkt verbindende Silberliniensystem (d. v. SS), welches von den meridional verlaufenden Silberlinien gebildet wird (Abb. 1, 2, 3, 4), die sich in den Polgebieten und bei der Ventralnaht derart vereinigen, daß ein Kontinuum entsteht (KLEIN, 1941; PARDUCZ, 1958). In diesen direkt verbindenden Silberlinien (d. v. S.) liegen alternierend die Basalkörper der Cilien und die Trichocystenköerner der Trichocysten (Abb. 3) (siehe PARDUCZ, 1958). Die benachbarten Cilienreihen werden durch wenige etwa rechtwinkelig von den d. v. S. abzweigende Silberlinien verbunden (Abb. 3, Pfeile) (vgl. KLEIN, 1942 b; PARDUCZ, 1958).

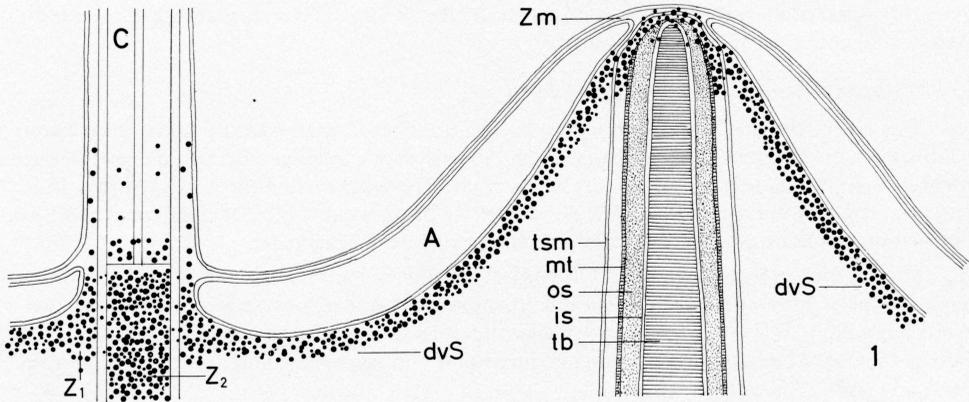


Abb. 1. Schematische Darstellung der Silberanlagerung bei den Basalkörpern, Cilien und Trichocysten im Längsschnitt (Schnittrichtung B — B nach EHRET *et al.*, 1959). Die direkt verbindende Silberlinie, die unterhalb der Stoßpunkte der pelliculären Alveolen (A) verläuft, umrundet den Basalkörper (Z₁), dringt aber auch in den proximalen Abschnitt desselben (Z₂) und in den distalen Teil des Ciliums (C) ein. Die Trichocystenspitze (tb) wird von Silberaggregaten kappenförmig umhüllt, die hauptsächlich zwischen der Trichocystenmembran (tsm) und der äußeren Trichocysten-hülle (os) liegen. mi = Mikrotubuli, is = innere Trichocysten-hülle. Terminologie nach BANNISTER (1972).

Nach KLEIN (1932, 1941, 1942), GELEI (1934, 1939) und PARUCZ (1958) liegen die d. v. S. dicht unter der Pellicula. Sie wurden von den Lichtmikroskopikern durchwegs als fibrilläre Strukturen identifiziert, wenn sie auch — besonders von den Elektronenmikroskopikern — mehrmals irrtümlicherweise mit den kinetodesmalen Fibrillen gleichgesetzt worden sind (WORLEY, 1933; METZ *et al.*, 1953; SEDAR *et al.*, 1955; ROQUE, 1961; SCHNEIDER *et al.*, 1964). EHRET *et al.* (1959) erklärten dieses System mit einer Silberanlagerung an den Stoßpunkten der pelliculären Alveolen.

2. Das nach KLEIN (1932) fibrilläre, indirekt verbindende Silberliniensystem (i. v. SS.) (Abb. 2), welches von der kongruent verlaufenden Pelliculastruktur überlagert wird (KLEIN, 1932, 1941, 1942), die auch beim lebenden Tier sichtbar ist. Die Form der Pelliculastruktur und auch des i. v. SS. ist im Oralgebiet mehr hexagonal (Abb. 2), am übrigen Körper mehr rechtwinkelig (GELEI, 1939; PARUCZ, 1958). Diese Maschen sind so angeordnet, daß sie in der Mitte von den d. v. S. durchzogen werden und die Basalkörper der Cilien etwa in ihrem Zentrum liegen (Abb. 2). An den Kreuzungspunkten der beiden Systeme befinden sich die Trichocystenkörner (Abb. 2, T). An den Eckpunkten der Maschen lassen sich manchmal noch kleine argyrophile Körnchen nachweisen (Abb. 3, G), die von GELEI (1939) Gitterkörner genannt worden sind. Sie konnten elektronenmikroskopisch bisher nicht identifiziert werden. Beim Ausstoß der Trichocysten entsteht im Silberliniensystem eine kreisförmige Öffnung, das „Schießloch“ (KLEIN, 1952). Von den d. v. S. und den Zirkularfibrillen der Basalkörper (siehe KLEIN, 1942) zweigen nicht selten kleine Silberlinien ab, die mit dem i. v. SS. verschmelzen (Abb. 2, Pfeile).

Mit Ausnahme von KLEIN (1932, 1941, 1942) waren alle Forscher der Meinung, daß das i. v. SS. keine eigene fibrilläre Struktur wäre, sondern daß sich entweder die fibrilläre (GELEI-sche Schule) oder eine nicht fibrilläre (EHRET *et al.*, 1959; VIVIER, 1974) Pelliculastruktur imprägniere und so ein Fibrillensystem vortäusche. Nur SEDAR *et al.* (1955) und neuerdings ALLEN (1971) zogen auf Grund ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchungen in Erwä-

gung, daß das fibrilläre Material in n e r h a l b der leistenförmigen Pelliculaerhebungen für die Argyrophilie verantwortlich sein könnte.

b) Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Von einer näheren Darstellung der mit konventionellen Präparationsmethoden erzielbaren Einblicke in die Ultrastruktur des Cortex von *Paramecium* wird abgesehen, da darüber bereits mehrere sehr gute Untersuchungen vorliegen (z. B. PITELKA, 1965; EHRET *et al.*, 1959, 1974; JURAND *et al.*, 1969; HUFNAGEL, 1969; ALLEN, 1971; BANNISTER, 1972; SIBLEY *et al.*, 1974) und die vorliegende Studie diesbezüglich keine neuen Ergebnisse brachte.

Mit der hier auch angewandten CHAMPY-Fixierung (siehe FOISSNER *et al.*, 1975) wurden ganz ähnliche Ergebnisse erzielt wie mit Osmiumsäure- oder Glutaraldehydfixierung (vgl. Abb. 5 mit Abb. 7). Lediglich das in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula befindliche fibrogranuläre Material wurde deutlicher dargestellt und zeigte einen mehr netzartigen Strukturaspekt (Abb. 7, i. v. S.).

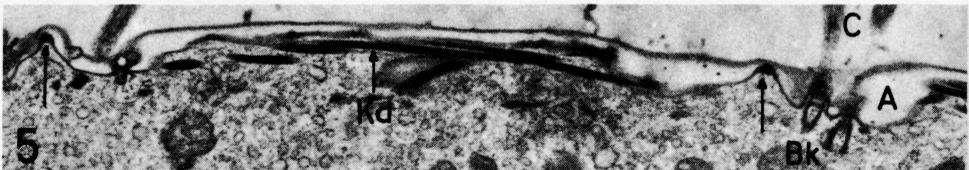
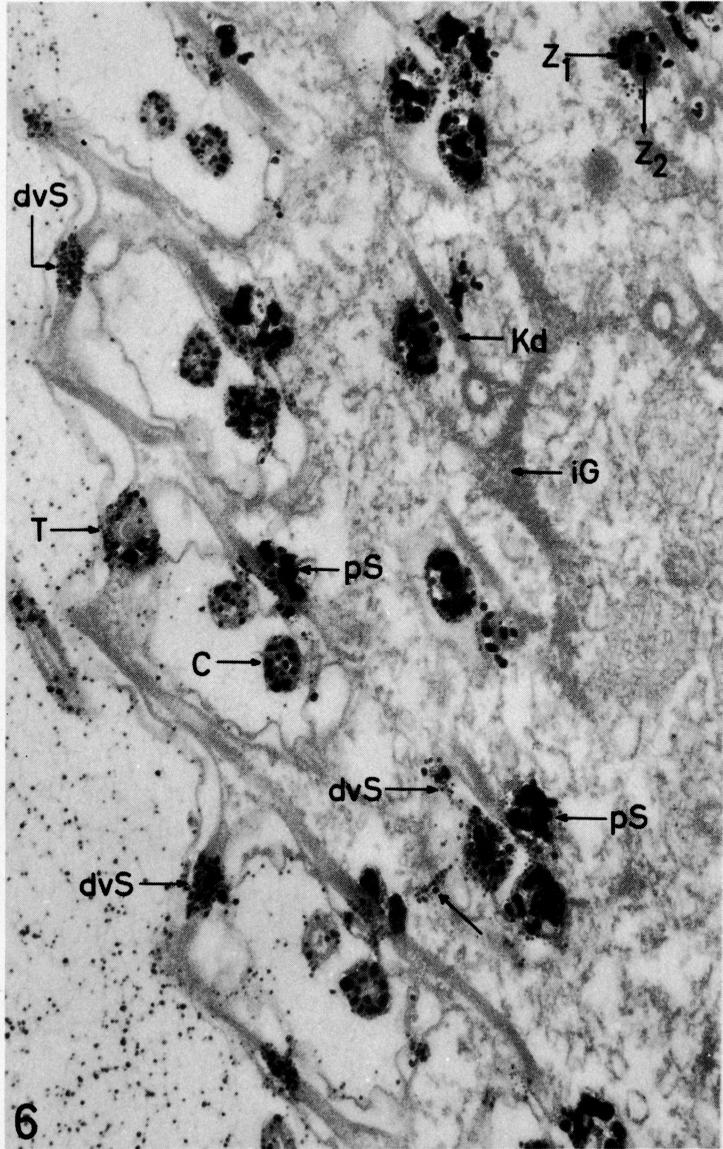
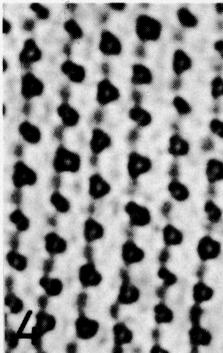
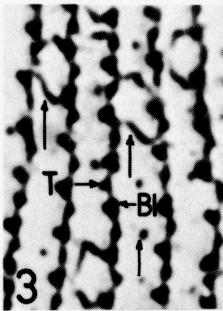
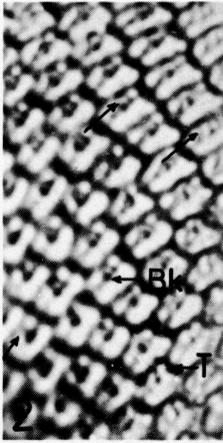
1. Das direkt verbindende Silberliniensystem (d. v. SS.): Die meridional verlaufenden d. v. S. von *Paramecium* liegen stets unterhalb der Stoßpunkte der pelliculären Alveolen, an der Grenze von Epiplasma und Cytoplasma (Abb. 1, 8, 9, 15, d. v. S.). Zwischen den Alveolenstoßpunkten oder oberhalb derselben wurden nie regelmäßige Silberanlagerungen beobachtet. Nur ganz vereinzelt fanden sich hier sehr kleine diffuse Silberniederschläge. Der Durchmesser der d. v. S. ist sehr von der Stärke der Imprägnation abhängig, übersteigt aber nie etwa 100 nm; in durchschnittlich imprägnierten Individuen beträgt er etwa 70–90 nm. Ebenso ist die Größe der die d. v. S. aufbauenden Silberaggregate sehr unterschiedlich (siehe Abb. 6, 11, 15). Die d. v. S. erwiesen sich in Serienschnitten als kontinuierliche Strukturen, die die Basalkörper umrunden (Zirkularfibrille von KLEIN) (Abb. 1, 16) und auch in sie eindringen (siehe unten).

Abb. 2. Teil des Silberliniensystems im Bereich des Oralfeldes nach nasser Silberimprägnation. Das i. v. SS. bildet hier hexagonale Maschen und ist sehr kräftig imprägniert. Im Zentrum jeder Masche befinden sich die Basalkörper (Bk) und die Nebenkörper, die in den meridional verlaufenden d. v. S. liegen. An den Berührungspunkten von d. v. SS. und i. v. SS. liegen die Trichocystenkömer (T). Vergr. 3000 : 1.

Abb. 3, 4. Silberliniensystem der Dorsalseite nach trockener und nasser Silberimprägnation. Das indirekt verbindende Silberliniensystem ist nicht imprägniert worden. Von den d. v. S., die einen leicht wellenförmigen Verlauf zeigen, zweigen kleine Silberlinien ab (Pfeile), die die Cilienreihen untereinander verbinden. In den Wellentälern liegen die Basalkörper (Bk) und Nebenkörper, in den Wellenbergen die Trichocystenkömer (T). Einige wenige Gitterkörper (G) sind imprägniert. In Abb. 4, wo die d. v. S. und die Trichocystenkömer nur schwach imprägniert sind, fällt die unterschiedliche Anzahl von argyrophilen Körnchen auf, die den Basalkörperapparat (Basalkörper und Nebenkörper) aufbauen. Diese Körnchen sind durch feine Silberlinien untereinander verbunden. Vergr. 3000 : 1 und 2400 : 1.

Abb. 5. Längsschnitt nach Fixierung mit Osmiumtetroxid. In den Spitzen der leistenförmigen Erhebungen der Pellicula befindet sich fibro-granuläres Material (Pfeile). A = Alveolen, Bk = Basalkörper, C = Cilien, Kd = kinetodesmale Fibrillen. Vergr. 11.250 : 1.

Abb. 6. Leicht schräger Schnitt der Pellicula im Bereich des Oralfeldes. Bei den Basalkörpern finden sich zwei Zonen der Silberanlagerung (Z₁ und Z₂). Die Silberaggregate rund um die Basalkörper gehen kontinuierlich in jene über, die die d. v. S. aufbauen. Bei den Cilien (C) ist ebenfalls eine ziemlich regelmäßige Anordnung von Silberaggregaten feststellbar. Die etwas unterhalb der Spitze quergeschnittene Trichocyste wird ringförmig von Silberaggregaten umgeben (siehe auch Abb. 12). Die parasomalen Säcke (pS) sind ebenfalls stark argyrophil. Das infraciliäre Gitter (iG) und die kinetodesmalen Fibrillen weisen keine Argyrophilie auf. Vergr. 30.000 : 1.



2. Das indirekt verbindende Silberliniensystem: Im obersten Drittel der die polygonale Felderung bildenden leistenförmigen Erhöhungen der Pellicula wiesen schon SEDAR *et al.* (1955) fibro-granuläres Material nach, das neuerdings von ALLEN (1971) und SIBLEY *et al.* (1974) besonders klar dargestellt werden konnte. Diese im Querschnitt runde Fibrille (siehe Abb. 29 bei SIBLEY *et al.*, 1974) ist sowohl nach Osmiumsäurefixierung (Abb. 5) als auch nach CHAMPY-Fixierung (Abb. 7) leicht nachweisbar.

Schnitte durch versilberte Tiere, bei denen auch das indirekt verbindende Silberliniensystem imprägniert worden ist, zeigen nun ganz klar, daß die Silberaggregate genau dort liegen, wo sich dieses fibro-granuläre Material befindet (Abb. 8, 10). Die Form und Größe dieser Silberaggregate ist dieselbe wie bei den direkt verbindenden Silberlinien (siehe dort).

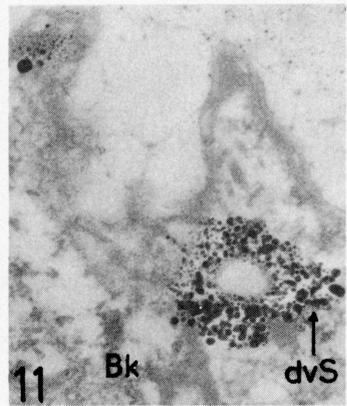
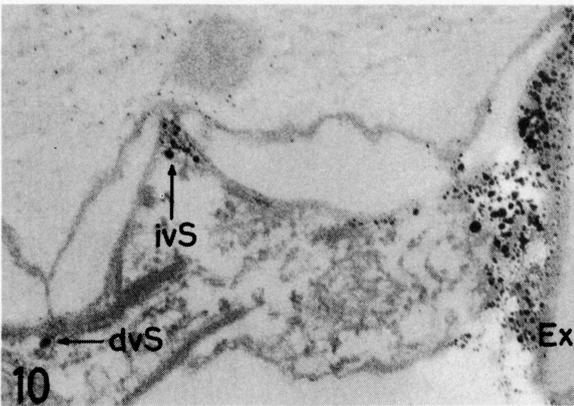
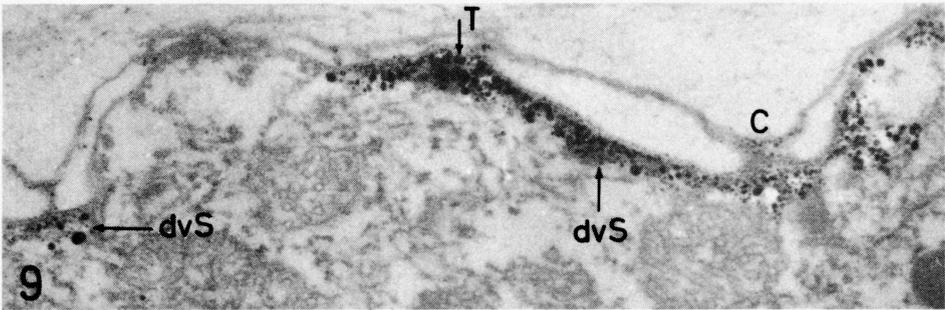
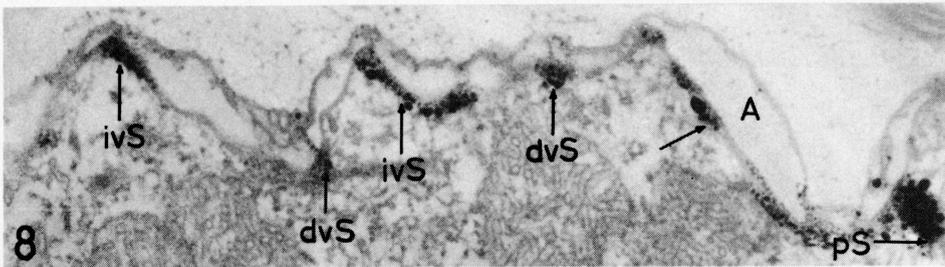
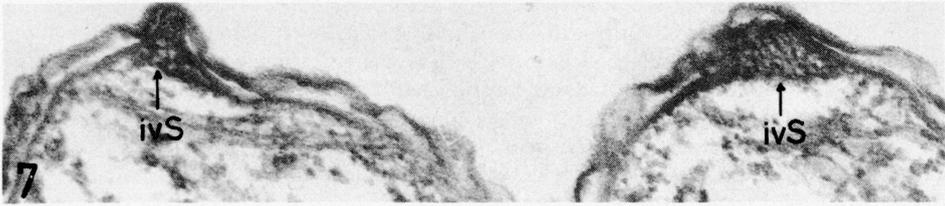
3. Die Basalkörper, parasomalen Säcke und Cilien: Die Silberanlagerung bei diesen Strukturen ist im wesentlichen identisch mit den für *Colpidium colpoda* (FOISSNER *et al.*, 1975), *Colpidium campylum* (FOISSNER, 1977 a) und *Euplotes moebiusi* (FOISSNER, 1977 b) beschriebenen Verhältnissen, so daß hier eine kurze Darstellung genügt.

Bei den Basalkörpern sind deutlich zwei Zonen von Silberaggregaten zu unterscheiden, die dicht unter der Pellicula aber ineinander übergehen (Abb. 1, 6, 12). Eine Zone von Silberaggregaten findet sich dicht unterhalb der inneren Alveolenmembran und umrundet so wie diese die Basalkörper (Abb. 16, Z₁). Diese Silberaggregate, die offensichtlich der Zirkularfibrille von KLEIN (1932) entsprechen, gehen kontinuierlich in jene über, die die d. v. S. aufbauen. Die zweite Zone der Silberanlagerung findet sich im inneren obersten Drittel der Basalkörper (Abb. 1, 16, Z₂). Sie geht unterhalb der Transversalplatte kontinuierlich in die Silberaggregate über, die die Basalkörper umgeben (Abb. 1, 6, 12), wie Querschnittsbilder in dieser Zone klar zeigen.

Der Befund von DIPELL (1962), wonach die Basalkörper unterhalb der Transversalplatte nicht mehr argyrophil sind, konnte durch die vorliegenden und auch früheren Untersuchungen (FOISSNER *et al.*, 1975; FOISSNER, 1977 a, b) nicht bestätigt werden.

Die parasomalen Säcke entsprechen offensichtlich den Nebenkörnern von KLEIN (1941) und werden mit Ausnahme ihres nach außen offenen Teiles in der ganzen Ausdehnung von Silberaggregaten sackförmig umgeben (Abb. 6, 11). Ihr Lumen ist dagegen stets ohne Silberanlagerung (Abb. 11, 12). Diese die parasomalen Säcke umgebenden Silberaggregate gehen ebenfalls kontinuierlich in die d. v. S. über (Abb. 6, 11, 12).

- Abb. 7. Leicht schräger Querschnitt durch die Pellicula nach CHAMPY-Fixierung. Das in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula befindliche fibro-granuläre Material, die i. v. S., weist eine netzartige Struktur auf (Pfeile). Vergr. 60.000 : 1.
- Abb. 8. Leicht schräger Querschnitt durch ein Tier, bei dem auch das i. v. SS. und die feinen von den Zirkularfibrillen der Basalkörper abzweigenden Silberlinien (Pfeil) imprägniert worden sind. Die i. v. S. liegen genau dort, wo sich das fibro-granuläre Material befindet (vgl. Abb. 5, 7). Da der Schnitt etwas schräg durch eine leistenförmige Erhebung verläuft, sind die d. v. S. etwa quergeschnitten, die i. v. S. längs- bzw. schräg geschnitten. Der wellenförmige Verlauf der d. v. S. tritt deutlich hervor. A = Alveolen, pS = parasomaler Sack im Längsschnitt. Vergr. 30.000 : 1.
- Abb. 9. Längsschnitt durch ein Tier, bei dem nur das d. v. SS. imprägniert worden ist. Infolge des wellenförmigen Verlaufes der d. v. S. ist nur der Teil vom Basalkörper bis zum Trichocystenkorner (T) gut sichtbar. Die d. v. S. verläuft eindeutig unterhalb der Stoßpunkte der pelliculären Alveolen. Vergr. 30.000 : 1.
- Abb. 10. Querschnitt im Bereich des Exkretionsporus (Ex). Eine d. v. S. und eine i. v. S. sind klar erkennbar. Die i. v. S. liegt an der Spitze der leistenförmigen Erhebungen der Pellicula (vgl. Abb. 7, 8!). Vergr. 39.000 : 1.
- Abb. 11. Dieser Flachschnitt zeigt einen ringförmig von Silberaggregaten umgebenen parasomalen Sack (pS), von dem die d. v. S. wegzieht. Bk = Basalkörper. Vergr. 39.000 : 1.



Bei stärker imprägnierten Tieren läßt auch der distale Teil der Cilien eine ausgeprägte Argyrophilie erkennen (Abb. 6, 16). In Querschnitten finden sich dicht an die Cilienmembran angeschmiegt 7–9 etwa 20 nm große Silberaggregate, die untereinander durch ziemlich gleich weite Abstände getrennt sind, so daß sich ein ähnliches Muster wie das der ciliären Mikrotubuli ergibt (Abb. 6, C). Ein zweiter Kranz von 4–6 nur etwa 10 nm großen Silberaggregaten findet sich im zentralen Bereich der Cilien (Abb. 6). Gegen den proximalen Abschnitt der Cilien wird diese regelmäßige Anordnung von Silberaggregaten immer unregelmäßiger, und auch die Argyrophilie wird schwächer.

Diese Art der Silberanlagerung bei den Cilien, Basalkörpern und parasomalen Säcken erinnert sehr an jene Befunde, die PLATTNER (1975) und FISHER *et al.* (1976) bei *Paramecium* nach Ca^{++} -Glutaraldehydfixation erhalten haben. Die Ca^{++} -reichen Deposits zeigen jedenfalls eine sehr ähnliche Lage wie die Silberaggregate, jedoch hat PLATTNER (1975) – im Gegensatz zu FISHER *et al.* (1976) – in den Basalkörpern keine Deposits nachweisen können.

4. Das Trichocysten Korn: Das Trichocysten Korn (Abb. 2, T) besteht elektronenmikroskopisch aus einer kappenförmigen, die Trichocystenspitze einschließenden Anhäufung von Silberaggregaten. Diese liegen hauptsächlich zwischen der Trichocystenmembran und der äußeren Hülle der Trichocystenspitze (Abb. 1, 6, 13, tsm, os). Der Raum zwischen Trichocystenmembran und Zellmembran (Abb. 1, Zm) ist fast immer von sehr kleinen Silberaggregaten erfüllt (Abb. 13). Vereinzelt liegen Silberaggregate direkt in der Trichocystenmembran oder zwischen innerer Trichocystenhülle und kristalliner Matrix (Terminologie siehe BANNISTER, 1972!).

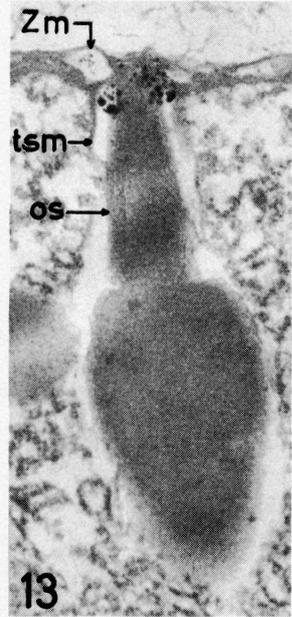
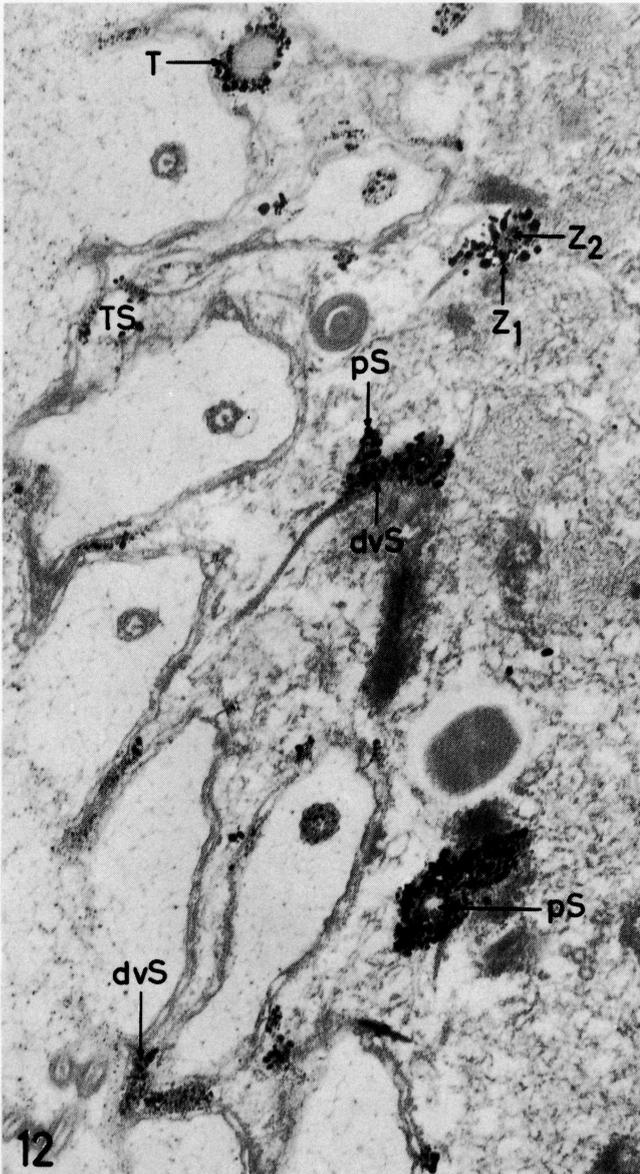
Da die Trichocystenspitze von Silberaggregaten kappenförmig umgeben wird, findet man in Flachschnitten, die etwas unterhalb der Trichocystenspitze verlaufen, eine ringförmige Silberanlagerung um die Trichocysten (Abb. 6, 12, T). Infolge der kappenförmigen Silberanlagerung (Abb. 13) zeigt sich lichtmikroskopisch in Aufsicht (Abb. 2) oder Seitenansicht (PARDUCZ, 1958) aber ein argyrophiles Korn.

Hinsichtlich des Schicksals des Trichocystenkornes beim Ausstoß des Organelles können keine genaueren Angaben gemacht werden, da nur wenige explodierende Trichocysten in den Präparaten festgestellt worden sind. Diese wenigen Fälle (z. B. Abb. 12, TS) zeigen jedoch, daß sich keine oder nur mehr wenige Silberaggregate im Trichocystenschießloch befinden, was darauf hinweist, daß die argyrophile Substanz beim Ausstoß der Trichocysten verlorengeht oder sehr rasch vom Cytoplasma resorbiert und in eine nicht argyrophile Form transformiert wird. Die Spitze und der Schaft explodierter Trichocysten ließen keine regelmäßige Silberanlagerung erkennen.

5. Der Exkretionsporus: Der röhrenförmige Exkretionsporus, der lichtmikroskopisch eine ausgeprägte Argyrophilie zeigt (Abb. 18) und über feine Silberlinien mit dem d. v. SS. verbunden ist (GELEI, 1936), erscheint elektronenmikroskopisch in seiner ganzen Höhe von einer etwa 0,2 μm dicken Schicht unterschiedlich großer Silberaggregate umgeben (Abb. 19, 20). Seitliche Anschnitte der Pori zeigen eine merkbare Periodizität der Silberanlagerung (Abb. 19, rechter Porus), indem Zonen stärkerer Argyrophilie mit solchen schwächerer Argyrophilie abwechseln.

Abb. 12. Schräger Schnitt der Pellicula im apikalen Polbereich. Der wellenförmige Verlauf der d. v. S. (Pfeil) und ihr kontinuierliches Übergehen in die Zirkularfibrille der Basalkörper ($d\text{vS}$, Z_1 , Z_2) sind hier besonders eindrucksvoll zu erkennen. Ein Trichocystenschießloch (TS) mit nur wenigen, unregelmäßig verteilten Silberaggregaten ist zu sehen. Vergr. 24.000 : 1.

Abb. 13. Querschnitt durch ein Tier, bei dem nur das d. v. SS. imprägniert worden ist. Die das Trichocysten Korn bildenden Silberaggregate finden sich ausnahmslos nur im Bereich der Trichocysten-



spitze, hauptsächlich zwischen der Trichocystenmembran (tsm) und der äußeren Trichocysten-hülle (os). Auch zwischen der Zellmembran (Zm) und der Trichocystenspitze liegen kleine Silber-aggregate. Vergr. 39.000 : 1.

Abb. 14. Schnitt unmittelbar vor bzw. hinter einer Trichocyste. Die die d. v. S. aufbauenden Silber-aggregate sind von sehr unterschiedlicher Größe und liegen eindeutig unterhalb des Stoßpunktes (St) der pelliculären Alveolen. Vergr. 39.000 : 1.

Unterhalb der dünnen, den Porus verschließenden Membran wurden ebenfalls regelmäßig Silberaggregate festgestellt, allerdings in weitaus geringerer Anzahl als am röhrenförmigen Teil. Diese Beobachtung stimmt mit den lichtmikroskopischen Befunden überein, da beim nicht aktiven Porus ebenfalls eine leichte Argyrophilie des Zentrums feststellbar ist, allerdings nur dann, wenn entsprechend tief fokussiert wird. Für die Diskussion vgl. FOISSNER (1977 a).

Diskussion

a) Die Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium*

Von den vielen Spekulationen, die sich in der älteren und neueren Literatur hinsichtlich der Lage und Natur des Silberliniensystems finden, wurden bereits einleitend die wichtigsten erwähnt. In diesem Abschnitt sollen hauptsächlich die Arbeiten von PARDUCZ (1958, 1962), der die ältere und neuere Literatur bei seinen Ausführungen so gut berücksichtigt hat, daß hier auf eine nähere Besprechung derselben verzichtet wird, und einige neuere Befunde (EHRET *et al.*, 1959; DIPPELL, 1962; VIVIER, 1974; ALLEN, 1971) diskutiert werden.

1. PARDUCZ hat 1958 an der fibrillären Natur des Silberliniensystems von *Paramecium* nur geringe Zweifel gehegt, 1962 sind sie jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit nur mechanisch bedingte Silberniederschläge zwischen den Stoßpunkten der pelliculären Alveolen. Dies haben in Anlehnung an EHRET *et al.* (1959) später auch PITELKA (1965) und VIVIER (1974) behauptet.

Demgegenüber zeigen die vorliegenden Untersuchungen erstmals eindeutig, daß das i. v. SS. als morphologische Grundlage eine aus vielen Subfibrillen zusammengesetzte Fibrille besitzt, die innerhalb der leistenförmigen Erhebungen der Pellicula verläuft (Abb. 7, 8, 10), wie dies in jüngster Zeit auch ALLEN (1971) vermutete. Damit hat sich die zuerst von KLEIN (1928) formulierte Hypothese, daß das i. v. SS. von einer kongruent verlaufenden Pelliculastruktur überlagert wird, vollauf bestätigt (vgl. auch FOISSNER, 1972). Diese Fibrillen sind offensichtlich ziemlich präparationsempfindlich, wodurch ihr licht- und elektronenmikroskopischer Strukturpekt häufig fibro-granulär erscheint (ALLEN, 1971; SHIBELY, 1974).

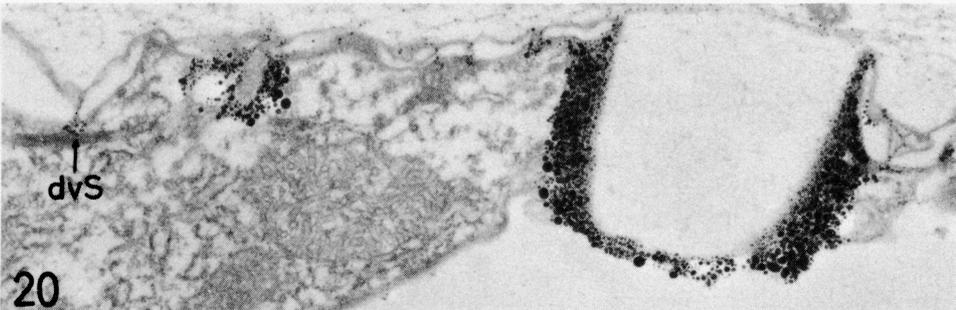
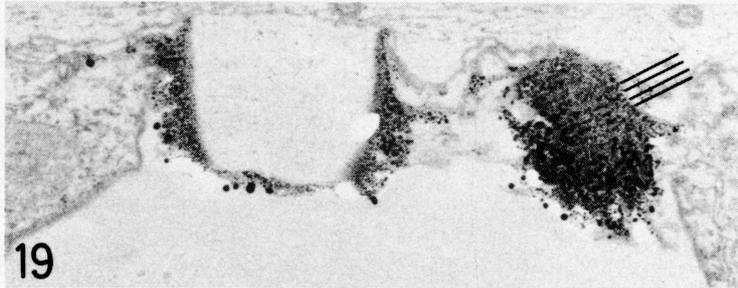
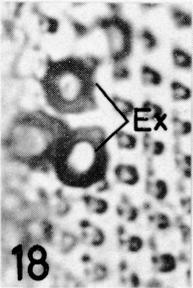
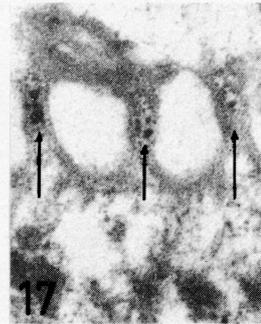
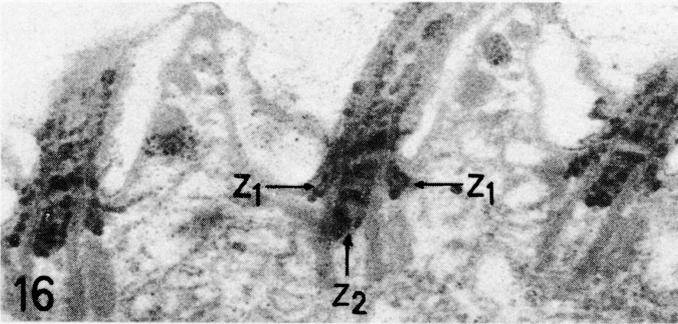
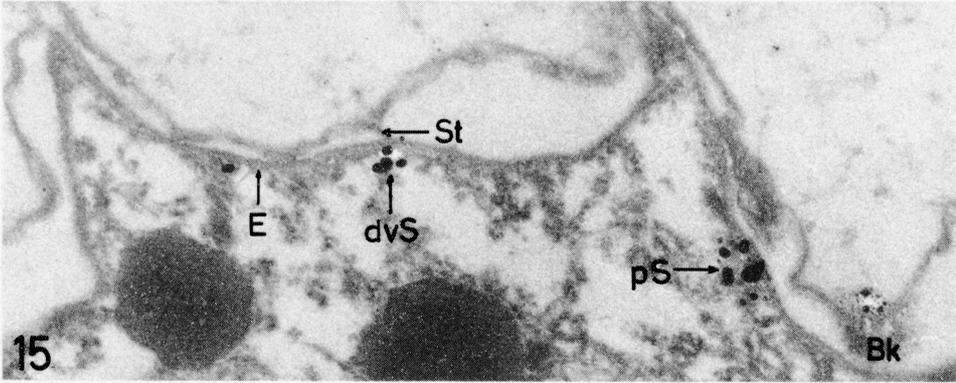
Eine fibrilläre Natur der unterhalb der Alveolenstoßpunkte liegenden d. v. S. (Abb. 8, 9, 15) konnte bisher nicht nachgewiesen werden. Wie bereits früher ausführlich diskutiert (FOISSNER *et al.*, 1975), dürfte es sich hier um ein Versagen der Präparationstechnik handeln, da bei anderen Ciliaten die Argyrophilie eindeutig an fibrilläre Differenzierungen des Cortex gebunden ist (FOISSNER, 1975, 1977 b). Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang, daß METZ *et al.* (1953) bei formolfixierten Pelliculafragmenten ein zartes Fibrillenband nachgewiesen haben, das sie mit dem d. v. SS. identifizierten. Auch PITELKA (1965) hat später mit der Negativkontrastierung unterhalb der Alveolenstoßpunkte eine eigenartige, nicht kontrastier-

Abb. 15. Querschnitt durch ein Tier, bei dem nur das d. v. SS. imprägniert worden ist. Es ist klar zu sehen, das die d. v. S. unterhalb der Stoßpunkte der pelliculären Alveolen (St), an der Grenze von Epiplasma (E) und Cytoplasma liegen. Ein parasomaler Sack (pS) und ein Basalkörper (Bk) sind seitlich angeschnitten. Vergr. 52.500 : 1.

Abb. 16. Stark schräger Schnitt durch ein Tier, bei dem nur das d. v. SS. imprägniert worden ist (Schnitt-richtung C — C nach EHRET *et al.*, 1959). Bei den Basalkörpern der Cilien sind deutlich zwei Zonen der Silberanlagerung zu erkennen (Z₁ und Z₂). Vergr. 42.000 : 1.

Abb. 17. Kleiner Teil des „ribbed wall“ des Oralapparates. Auch hier verlaufen in den leistenförmigen Erhebungen Silberlinien (Pfeile). Vergr. 42.000 : 1.

Abb. 18–20. Versilberte Exkretionsporen (Ex) licht- und elektronenmikroskopisch. Die Poren werden von einer etwa 0,1–0,2 µm dicken Schicht von Silberaggregaten umgeben. Nähere Erklärungen im Text. Vergr. 2900 : 1, 16.200 : 1, 27.000 : 1.



bare fadenförmige Zone festgestellt, deren Locus genau mit der hier ermittelten Lage der Silberaggregate übereinstimmt.

Die mit der Gefrierätztechnik nachgewiesenen, zwischen den Alveolenstoßpunkten liegenden Partikel (PLATTNER *et al.*, 1973) können so wie die von FISHER *et al.* (1976) mit der Ca^{++} -Glutaraldehydmethode am oberen Rand der Stoßpunkte nachgewiesenen Ca^{++} -reichen Partikel mit dem Silberliniensystem nicht identisch sein, da diese ja eindeutig unterhalb der Membranstoßpunkte liegen (Abb. 15).

2. Das in der Literatur (siehe PARUCZ, 1958) häufig vermerkte launenhafte Hin- und Herbiegen der d. v. S., das bei den i. v. S. nur selten beobachtet werden kann (KLEIN, 1941), ist insofern eine optische Täuschung, als es dadurch zustande kommt, daß die d. v. S. in der vertikalen Richtung wellenförmig verlaufen, indem in den Wellentälern die Basalkörper, in den Wellenbergen die Trichocystenkömer liegen (Abb. 3) (siehe PARUCZ, 1958). Insbesondere bei trocken versilberten Tieren wird durch die Deformation in die Zweidimensionale dann ein wellenförmiger Verlauf in der Horizontalen vorgetäuscht (Abb. 3). Die Reaktionsträgheit der i. v. S. (PARUCZ, 1958; KLEIN, 1941, 1942) rührt offensichtlich daher, daß sie in die leistenförmigen Erhebungen der Pellicula eingeschlossen sind und daher formativen Veränderungen einen größeren Widerstand entgegensetzen als die d. v. S.

3. Da die Trichocysten Spitzen und daher auch die Trichocystenkömer in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula liegen, wo sich auch das i. v. SS. befindet, müssen d. v. SS. und i. v. SS. beim Trichocysten Korn ineinander übergehen, da ja PARUCZ (1958) selbst sagt, daß die d. v. S. mit dem Trichocysten Korn in Verbindung stehen. Daher ist die Ansicht von PARUCZ (1958, 1962), daß d. v. SS. und i. v. SS. räumlich völlig getrennt und völlig wesensverschiedene Differenzierungen wären, nicht mehr zu halten. Wäre tatsächlich eine räumliche Trennung vorhanden, so müßten sich bei den Trichocysten zwei räumlich getrennte Zonen der Silberanlagerung finden! Das Ineinanderübergehen der beiden Systeme ist auch daraus ersichtlich, daß von den d. v. S. und den Zirkularfibrillen der Basalkörper Silberlinien in horizontaler Richtung abzweigen, um sich dann mit dem i. v. SS. zu vereinigen (Abb. 2, Pfeil). Diese feinen Silberlinien konnten auch elektronenmikroskopisch nachgewiesen werden (Abb. 8, Pfeil). Dieses Ineinanderübergehen der beiden Systeme erklärt auch die für PARUCZ (1958) ohne Annahme einer räumlichen Trennung der beiden Systeme unerklärliche Beobachtung, daß sich im d. v. S. keine Lücken zeigen, wenn das i. v. SS. nicht imprägniert ist. Da nämlich an den Vereinigungspunkten Material von zwei Silberlinien liegt, können sich keine Lücken nachweisen lassen, wenn ein System nicht imprägniert ist, bestenfalls eine leichte Abschwächung der Argyrophilie. Diese ist aber kaum feststellbar, weil sich die Lücke ja genau dort befindet, wo das Trichocysten Korn liegt.

Nicht unwahrscheinlich ist dagegen die von GELEI (1934) und PARUCZ (1958, 1962), aber auch von KLEIN (1941) auf Grund des abweichenden mikrotechnischen Verhaltens vage formulierte Auffassung, daß d. v. SS. und i. v. SS. strukturelle Unterschiede besitzen müssen. Diese könnten sich allerdings darin erschöpfen, daß die d. v. S. nur von sehr wenigen, sonst aber den i. v. S. völlig gleichen Fibrillen aufgebaut werden. Ein Mengenunterschied könnte in Verbindung mit dem Lageunterschied sehr wohl das abweichende mikrotechnische Verhalten erklären. Ob das i. v. SS. wirklich mit Anilinfarben gefärbt werden kann (GELEI, 1934; PARUCZ, 1958) oder ob sich hier in Wirklichkeit nur die leistenförmigen Erhebungen der Pellicula anfärben, müßte näher untersucht werden.

4. Die Empfindlichkeit und Feinheit der Fibrillen des i. v. SS. macht es unwahrscheinlich, daß dieses System eine Stützfunktion besitzt, wie dies besonders von GELEI (1939) und PARUCZ (1958) vehement behauptet worden ist. Auch SIBLEY *et al.* (1974) fanden bei ihren experimentellen Untersuchungen keine Hinweise für eine Stützfunktion dieser Fibrillen.

5. Wir schließen uns der Meinung von PARDUCZ (1962) an, daß das „Superorganellenkonzept“ der amerikanischen Forscher an der nunmehr auch elektronenmikroskopisch klar aufgezeigten Tatsache vorübergeht, daß der Cortex von *Paramecium* (und auch anderer Ciliaten!) mehrere Differenzierungen besitzt, die sich kontinuierlich über das ganze Tier erstrecken (i. v. SS., d. v. SS., infraciliäres Gitter, Leisten der Pellicula). Es soll aber nicht geleugnet werden, daß dieses Konzept gewisse praktische Vorteile bietet.

6. Unverständlich, vor allem weil ohne Angabe der Präparationsmethode, bleiben die Befunde von DIPELL (1962), die bei versilberten *Paramecien* festgestellt haben will, daß sich der größte Teil der Silberaggregate genau an den Stoßpunkten der pelliculären Alveolen befindet. Sie schließt allerdings nicht aus, daß auch nicht näher definierbares cytoplasmatisches Material argyrophil ist.

7. Als gegenstandslos sind ferner auch die von EHRET *et al.* (1959, 1974), PITELKA (1965), VIVIER (1974) u. a. über das Silberliniensystem von *Paramecium* angestellten Spekulationen zu betrachten, die in einer weitgehenden Überschätzung der damals vorhandenen Präparationsmethoden sowohl dem i. v. SS. als auch dem d. v. SS. ihre fibrilläre Natur abgesprochen und es durch ihr Konzept der Membranstoßpunkte ersetzt haben.

b) Das Trichocysten Korn

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen die KLEINSchen Befunde hinsichtlich der Lage des Trichocystenornes nicht. KLEIN (1942, 1952) nahm an, daß das Trichocystenorn am Übergang vom Schaft zur Spitze gelegen wäre, offensichtlich deshalb, weil er glaubte, daß die d. v. S. tiefer im Ektoplasma lägen als die i. v. S., da ihm der wellenförmige Verlauf der d. v. S. unbekannt war. Richtig ist dagegen, daß die Trichocysten von einer Art Zirkularfibrille umgeben werden, wenn auch die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß diese in Wirklichkeit die Trichocystenspitze kappenförmig umhüllt. Beim Ausstoß des Organells und unmittelbar danach zeigt sich lichtmikroskopisch daher eine kreisförmige Öffnung im Silberliniensystem (Schießloch, siehe KLEIN, 1952; PARDUCZ, 1958). Beim ruhenden Organell erscheint lichtmikroskopisch dagegen ein tiefschwarz imprägniertes Korn.

Diese Art der Silberanlagerung bei den Trichocysten weicht somit bedeutend von jener der Protrichocysten ab, wo genaue Untersuchungen nachgewiesen haben, daß bis auf die Spitze das gesamte Organell sackartig von Silberaggregaten umgeben ist, ähnlich den parasomalen Säcken (Abb. 11) (FOISSNER, 1977 a). Daher erscheint bei der ruhenden Protrichocyste lichtmikroskopisch eine kreisförmige Öffnung, nach dem Ausstoß aber ein tiefschwarz imprägniertes Korn.

Die Trichocysten von *Paramecium* sind in neuester Zeit mit den verschiedensten morphologischen und histochemischen Methoden untersucht worden. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den vorliegenden Untersuchungen führte zu den nachstehend angeführten Schlußfolgerungen:

1. Die mit der Gefrierätztechnik und ähnlichen Methoden nachgewiesenen regelmäßigen Partikelanordnungen im Bereich der Trichocystenspitze finden sich nur außerhalb der Trichocystenmembran (PLATTNER *et al.*, 1973) oder innerhalb derselben (ALLEN *et al.*, 1975). Sie können daher für die Argyrophilie nicht verantwortlich sein, da sich der Hauptteil der Silberaggregate zwischen der Trichocystenmembran und der äußeren Trichocystenhülle befindet (Abb. 13). Mit den normalen elektronenmikroskopischen Methoden läßt sich in diesem Bereich zwar häufig eine geringe Ausbuchtung erkennen (BANNISTER, 1972), jedoch erscheint diese kontrastlos. Es ist allerdings interessant, daß BEISSON *et al.* (1976) bei einer trichocystenlosen *Paramecium*-Mutante dort, wo sich beim Wildtyp die Trichocystenspitze befindet, elektronen-

dichtes Material nachgewiesen haben, das sehr an jenes argyrophile fibro-granuläre Material erinnert, das sich in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula befindet. Es erscheint daher nicht ganz unberechtigt, zu spekulieren, daß dieses fibro-granuläre Material in die Trichocystenspitze eindringt und so die festgestellten Silberaggregate verursacht.

2. Nicht unähnlich den vorliegenden Ergebnissen sind dagegen die Befunde, die PLATTNER (1975) und FISHER *et al.* (1976) nach Ca^{++} -Glutaraldehydfixierung erhalten haben. Ca^{++} -reiche Deposits fanden sich vor allem an der Innenseite und in der Trichocystenmembran, vereinzelt auch an der Membranaußenseite sowie in der äußeren und inneren Trichocystenhülle.

Dennoch kann daraus nicht gefolgert werden, daß es sich bei den von PLATTNER (1975) und FISHER *et al.* (1976) festgestellten Deposits und den Silberaggregaten um die gleichen chemischen Bindungsorte handelt, da erstens FISHER *et al.* (1976) gezeigt haben, daß auch viele andere zweiwertige Ionen ähnliche Deposits ergeben, und zweitens weder PLATTNER noch FISHER *et al.* Deposits unterhalb der Alveolenstoßpunkte oder in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula beschrieben haben. Die vorliegenden Untersuchungen belegen aber überzeugend, daß die Silberaggregate im Bereich des Trichocystenkornes dem d. v. SS. und dem i. v. SS. entstammen und nicht etwa ein davon isolierter Teil sind (Abb. 1).

Literatur

ALLEN R. D.: Fine structure of membranous and microfibrillar systems in the cortex of *Paramecium caudatum*. J. Cell Biol. 49, 1–20 (1971).

ALLEN R. D. and K. HAUSMANN: Membrane behaviour of exocytic vesicles. I. The ultrastructure of *Paramecium* trichocyst in freeze-fracture preparations. J. Ultrastr. Res. 54, 224–234 (1976).

BANNISTER L. H.: The structure of trichocysts in *Paramecium caudatum*. J. Cell Sci. 11, 899–929 (1972).

BEISSON J., M. LEFORT-TRAN, M. POUPHILE, M. ROSSIGNOL and B. SATIR: Genetic analysis of membrane differentiation in *Paramecium*. Freeze-fracture study of the trichocyst cycle in wild-type and mutant strains. J. Cell Biol. 69, 126–143 (1976).

CORLISS J. O.: Silver impregnation of ciliate protozoa by the Chatton-Lwoff technic. Stain Techn. 28, 97–100 (1953).

DIDIER P.: Contribution à l'étude comparée des ultrastructures corticales et buccales des ciliés hyménostomes péniciliens. Ann. Stat. Biol. Besse 5, 1–274 (1970).

DIPPELL R. V.: The site of silver impregnation in *Paramecium aurelia*. J. Protozool 9 (Suppl. 24) (1962).

EHRET C. F. and E. L. POWERS: The cell surface of *Paramecium*. Int. Rev. Cytol. 8, 97–133 (1959).

EHRET C. F. and E. W. MCARDLE: The structure of *Paramecium* as viewed from its constituent levels of organization. In: W. J. VAN WAGTENDONK, (ed.), *Paramecium* – A current survey, pp. 263–338 (1974).

FISHER G., E. S. KANESHIRO and P. D. PETERS: Divalent cation affinity sites in *Paramecium*. J. Cell Biol. 69, 429–442 (1976).

FOISSNER W.: Das Silberliniensystem von *Placus luciae* (Ciliata, Enchelydae) (Kahl 1926). Arch. Protistenk. 114, 83–95 (1972).

FOISSNER W. and P. SIMONSBERGER: Elektronenmikroskopischer Nachweis der subpelliculären Lage des Silberliniensystems bei *Colpidium colpoda* (Ciliata, Tetrahymenidae). Protoplasma 86, 65–82 (1975).

FOISSNER W.: Der elektronenmikroskopische Nachweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems bei peritrichen Ciliaten. Zeitschr. Naturforsch. 30c, 818–822 (1975).

FOISSNER W.: Erfahrungen mit einer trockenen Silberimprägnationsmethode zur Darstellung argyrophiler Strukturen bei Protisten. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 115, 68–79 (1976).

FOISSNER W.: Elektronenmikroskopische Untersuchung der argyrophilen Strukturen von *Colpidium campyllum* (Ciliata, Tetrahymenidae). Acta Biol. Hung. (im Druck) (1977 a).

FOISSNER W.: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s (Ciliophora, Hypotrichida). I. Die Feinstruktur des Cortex und der argyrophilen Strukturen. Arch. Protistenk. (im Druck) (1977 b).

- GELEI J. v.: Eine mikrotechnische Studie über die Färbung der subpelliculären Elemente der Ciliaten. Zeitschr. wiss. Mikrotech. mikrosk. Tech. 51, 103–178 (1934).
- GELEI J. v.: Die Bildung des Porus excretorius und sein Verhältnis zum Neuronensystem bei *Paramecium*. Biol. Zentralbl. 56, 27–34 (1936).
- GELEI J. v.: Das äußere Stützgerüstsystem des *Paramecium*-Körpers. Arch. Protistenk. 92, 245–272 (1939).
- HUFNAGEL L. A.: Cortical ultrastructure of *Paramecium aurelia*. J. Cell Biol. 40, 779–801 (1969).
- JANKOWSKI A. W.: Cytogenetics of *Paramecium putrinum* C. et L. 1858. Acta Protozool 10, 285–394 (1972).
- JURAND A. and G. SELMAN: The anatomy of *Paramecium aurelia*. Macmillan, St. Martin's Press, Oxford. 218 pp. (1969).
- KLEIN B. M.: Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Weitere Resultate. Arch. Protistenk. 62, 163–246 (1928).
- KLEIN B. M.: Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Erg. Biol. 8, 75–171 (1932).
- KLEIN B. M.: Äußeres Stützgerüst und neuroformatives System der Ciliaten. Ann. Naturhist. Museums Wien 52, 20–53 (1941).
- KLEIN B. M.: Das Silberlinien- oder neuroformative System der Ciliaten. Ann. Naturhist. Museums Wien 53, 156–336 (1942).
- KLEIN B. M.: Die Schleuderorganellen der Infusorien in Funktion und Regeneration. Mikrokosmos 12, 267–270 (1952).
- LUND E. E.: A correlation of the silverline and neuromotor systems of *Paramecium*. Univ. Calif. Pub. Zool. 39, 35–76 (1933).
- METZ C. B., D. R. PITELKA and J. S. WESTFALL: The fibrillar systems of ciliates as revealed by the electron microscope I. *Paramecium*. Biol. Bull. 104, 408–425 (1953).
- PARDUCZ B.: Das interciliäre Fasernsystem in seiner Beziehung zu gewissen Fibrillenkomplexen der Infusorien. Acta Biol. Hung. 8, 191–218 (1958).
- PARDUCZ B.: On a new concept of cortical organization in *Paramecium*. Acta Biol. Hung. 13, 299–322 (1962).
- PITELKA D. R.: Fine structure of the silverline and fibrillar systems of three tetrahymenid ciliates. J. Protozool 8, 75–89 (1961).
- PITELKA D. R.: New observations on cortical ultrastructure in *Paramecium*. J. Microscopy 4, 373–394 (1965).
- PITELKA D. R.: Fibrillar systems in protozoa. In: Research in Protozoology (Tze-Tuan Chen, ed.), Vol. III, pp. 279–388. Pergamon Press, 1969.
- PLATTNER H.: Ciliary granule plaques: Membrane-intercalated particle aggregates associated with Ca^{++} -binding sites in *Paramecium*. J. Cell. Sci. 18, 257–269 (1975).
- PLATTNER H., F. MILLER and L. BACHMANN: Membrane specializations in the form of regular membrane-to-membrane attachment sites in *Paramecium*. A correlated freeze-etching and ultrathin-sectioning analysis. J. Cell. Sci. 13, 687–719 (1973).
- PLATTNER H. and S. FUCHS: X-ray microanalysis of calcium binding sites in *Paramecium*. Histochemistry 45, 23–47 (1975).
- ROQUE M.: Recherches sur les infusoires ciliés: les hymenostomes peniciliens. Bull. Biol. Fr. et Belg. 95, 431–519 (1961).
- SONNEBORN T. M.: The *Paramecium aurelia* complex of fourteen sibling species. Trans. Amer. Micros. Soc. 94, 155–178 (1975).
- STEWART J. M. and A. R. MUIR: The fine structure of the cortical layers in *Paramecium aurelia*. Quart. J. micr. Sci. 104, 129–134 (1963).
- SCHNEIDER L.: Neue Befunde über den Feinbau des Cytoplasmas von *Paramecium* nach Einbettung in Vestopal W. Z. Zellforschung 50, 61–77 (1959).
- SCHNEIDER L. und K. E. WOHLFAHRT-BOTTERMANN: Grenzstrukturen und Hüllen bei Bakterien und Protisten. Stud. Generale 17, 95–124 (1964).
- SEDAR A. W. and K. E. PORTER: The fine structure of cortical components of *Paramecium multi-micronucleatum*. J. Biophysic. Biochem. Cytol. 1, 583–603 (1955).

SIBLEY J. T. and E. D. HANSON: Identity and function of a subcortical cytoskeleton in *Paramecium*. Arch. Protistenk. 116, 221–235 (1974).

TAYLOR C. V.: Fibrillar systems in ciliates. In: Protozoa in biological research (G. N. CALKINS, F. N. SUMMERS, eds.). New York, Columbia University Press, pp. 191–270 (1941).

WICHTERMANN R.: The biology of *Paramecium*. New York and Toronto: Blakiston Co. Inc. (1953).

WORLEY L. G.: The intracellular fibre systems of *Paramecium*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. 19, 323–326 (1933).

VIVIER E.: Morphology, taxonomy and general biologie of the genus *Paramecium*. In: *Paramecium – A current survey* (W. J. WAGTENDONK, ed.), Elsevier, Amsterdam, London and New York, pp. 1–90 (1974).