

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

Wilhelm FOISSNER

Das Silberliniensystem und die Infraciliatur der Gattungen
Platyophrya Kahl, 1926, *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 und
Colpoda O.F.M., 1786: Ein Beitrag zur Systematik der *Colpodida*
(*Ciliata*, *Vestibulifera*)

Synopsis. Eine vergleichende Untersuchung des Silberliniensystems und der Infraciliatur der Gattungen *Platyophrya*, *Cyrtolophosis* und *Colpoda* zeigte, daß die Familie *Cyrtolophosididae* in die Ordnung der *Colpodida* gestellt werden muß. Das von Grolière (1975) aufgehobene Genus *Woodruffia* wird wieder eingesetzt, da sich die Genera *Platyophrya* und *Woodruffia* hinsichtlich der somatischen Infraciliatur deutlich unterscheiden. Für diese Genera werden aber neue Diagnosen vorgeschlagen. Die Ordnung der *Colpodida* wird in zwei Unterordnungen aufgeteilt. Diese Entscheidung wird ausführlich diskutiert. Die Unterordnung *Cyrtolophosidina* nov. subord. umfaßt die Familien *Woodruffiidae* und *Cyrtolophosididae*. Sie ist durch einen besonderen Bau des Kernapparates (der Mikronucleus liegt im perinuclearen Raum des Makronucleus) und des Silberliniensystems gekennzeichnet. Die Unterordnung *Colpodina* nov. subord. umfaßt die Familien *Colpodidae* und *Marynidae*. Sie ist im wesentlichen durch eine hoch organisierte Vestibularciliatur und das Fehlen von medianen Silberlinien charakterisiert.

Diese Arbeit hat sich in erster Linie das Ziel gesetzt, die systematische Stellung der Gattung *Cyrtolophosis* Stokes, 1885 abzuklären, da hierüber die bisherigen licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen keine ausreichende Einsicht gebracht haben. Daneben soll auch auf einige andere schwierige Gruppen der von Puytorac et al. (1974) errichteten Ordnung der *Colpodida*, nämlich die Gattungen *Platyophrya* Kahl, 1926 und *Woodruffia* Kahl, 1931 näher eingegangen werden.

Die Gattung *Cyrtolophosis* wurde von Stokes (1888) ohne Angabe von Gründen zu den *Heterotrichina* gestellt. Schewiakoff (1896), Roux (1901) und Penard (1922) ordneten diese Gattung dann den *Pleuronematina* zu, einer Ansicht, der zuerst auch Kahl (1926) gefolgt ist. Später stellte Kahl (1930-35) *Cyrtolophosis* aber zu den *Fronto-*

niidae, ebenfalls ohne nähere Begründung. Corliss (1961) reihte das Genus schließlich in die Gruppe der nicht näher einzuordnenden tetrahymeninen Hymenostomen ein.

Vor kurzem hat nun McCoy (1974) die Infraciliatur und Morphogenese von *Cyrtolophosis major* an Hand von Silberpräparaten analysiert. Er errichtete nicht nur die von den früheren Autoren nicht anerkannte Familie *Cyrtolophosididae* Stokes, 1888 wieder, sondern hat sie auch in die *Scuticociliatida* Small, 1967 eingereiht, da während der Morphogenese angeblich ein rudimentärer Richtungsmeridian auftritt und auch eine scuticus-ähnliche Struktur vorhanden wäre. Buitkamp (1975 a), der die Morphologie und Morphogenese von *Cyrtolophosis elongata* studierte, konnte aber weder einen Scuticus noch einen rudimentären Richtungsmeridian feststellen. Daher kann man über die Beobachtungen von McCoy (1974), der übrigens den rudimentären Richtungsmeridian nicht abgebildet hat, nicht sicher sein. Auch die von McCoy (1974) als Scuticus bezeichnete Struktur ist, wie er selbst betont hat, nicht typisch.

In einer bald darauf erschienenen kurzen, aber sehr wichtigen Notiz über die Ultrastruktur der paroralen Membran und des Kernapparates von *Cyrtolophosis mucicola* zitierte Detcheva (1976) eine persönliche Mitteilung von McCoy, nach der dieser Forscher die Familie *Cyrtolophosididae* und die Gattung *Platyophrya* nunmehr als eigene Ordnung in die Überordnung der *Nassulidea* stellen möchte, was nach Detcheva (1976) hinsichtlich der Struktur der paroralen Membran möglich wäre.

Das Studium des Silberliniensystems von *Cyrtolophosis mucicola*, das bisher unbekannt war, sowie ein morphologischer Vergleich mit einigen Gattungen der *Colpodida*, hat mich schon vor längerem zu der Ansicht geführt, daß die bisherigen Einordnungsversuche unrichtig waren und diese Familie gemeinsam mit der Familie *Woodruffiidae* Gelei, 1954 als gesonderte Unterordnung zu den *Colpodida* gestellt werden muß. Denselben Gedanken hat offenbar auch Corliss (1977) gehabt, der in seiner neuesten systematischen Revision der *Ciliophora* die *Cyrtolophosididae* ebenfalls in die *Colpodida* eingereiht hat, ohne dies aber zu begründen. Kurz vorher hat Corliss (1976) sie noch zu den *Scuticociliatida* gestellt.

Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial wurde in alpinen Viehweidetümpeln gesammelt und im Standortwasser kultiviert. *Colpoda steini* stammt von einem Laubaufguß aus der Umgebung von Linz.

Zum Studium der Infraciliatur und des Silberliniensystems kamen verschiedene

Silbermethoden (Corliss 1953, Wilbert 1975, Foissner 1976) zur Anwendung. Ich kann die Beobachtung von McCoy (1974) bestätigen, daß *Cyrtolophosis* mit Protargol außerordentlich schwierig zu imprägnieren ist und die zahlreichen Protrichocysten viele Strukturen verdecken. Aber auch mit anderen Silbermethoden erfordert es viel Geduld, gute Präparate zu erhalten.

Ergebnisse

1. Das Silberliniensystem und die Infraciliatur von *Cyrtolophosis mucicola* Stokes, 1885

(a) Interphaseindividuum (Abb. 5, 6, Taf. II, 7, 8, Taf. III, 11): Die von mir hinsichtlich der Infraciliatur festgestellten Verhältnisse stimmen weitgehend mit den Angaben von McCoy (1974) und Buitkamp (1975a) überein. Die 9–11 Wimperreihen setzen sich aus Basalkörperpaaren (Dikineten, s. Lynn 1976 a) zusammen, die im vorderen Teil des Tieres beide bewimpert sind. Im caudalen Abschnitt besitzt jedoch nur der posteriore Basalkörper eines Paares eine Cilie (Abb. 5). Buitkamp (1975a) zeichnete bei *C. elongata* allerdings nur im vorderen Teil des Tieres Dikineten. Die leicht rechtsspiral angeordneten Wimperreihen konvergieren am caudalen Pol, wobei aber die letzten Cilien deutlich von der Polspitze abgesetzt sind, so daß ein wimperfreies Polfeld entsteht, auf dem die Cytophyge ausmündet (Abb. 6, Taf. II 7). Am apikalen Pol konvergiert nur ein Teil der Kineten, während die anderen entlang des rechten und linken Mundrandes enden (Abb. 6, Taf. II 7, 8). Unterhalb des Oralapparates finden sich stets zwei postorale Kineten. Der Aufbau des Oralapparates gleicht ganz der Beschreibung von McCoy (1974): rechts findet sich eine aus zwei Segmenten bestehende parorale Membran, links liegen auf dem etwas eingesenkten Oralfeld vier membranellenartige Strukturen, die beim lebenden Tier als eine Membran erscheinen (Abb. 5).

Das Silberliniensystem läßt sich in vier Abschnitte gliedern. (a) Meridional verlaufende Silberlinien, welche die Dikineten verbinden. Diese Silberlinien teilen sich vor jeder Dikinete in drei Äste auf, von denen der mittlere durch den Basalkörper hindurchzieht, die zwei äußeren aber einen Kreis um die Dikineten bilden, was auch McCoy (1974) bemerkt hat (Abb. 7a). Diese äußere Zirkularfibrille, die auch bei den *Euplotidae* auftritt (Foissner 1978), konnte bei allen Dikineten von *Cyrtolophosis* festgestellt werden. Die meridionalen Silberlinien konvergieren einerseits bei der Cytophyge, andererseits bilden sie im Verein mit den horizontalen Silberlinien ein ziemlich engmaschiges Silberliniensystem im Oralfeld. (b) Horizontal verlaufende Silberlinien, die meist

von den äußeren Zirkularfibrillen der Dikineten ausgehen. Dadurch entsteht ein ziemlich weitmaschiges Silberliniensystem. Der Verlauf der horizontalen Silberlinien ist häufig sehr unregelmäßig, was aber zum Teil sicher auf Präparationsartefakte zurückgeht, da sich die Tiere infolge der Entquellung oft stark verformen. Diese Silberlinien besitzen häufig auch kreisförmige Löcher (Abb. 6), die sicherlich ruhenden Protrichocysten entsprechen, während in ihnen liegende argyrophile Körnchen den Resten gerade ausgestoßener Protrichocysten entsprechen dürften (vgl. Foissner 1977). (c) Semimediane Silberlinien zwischen den postoralen Kineten (Abb. 6, Taf. II 7, 8). Sie sind für *Cyrtolophosis* typisch und teilen durch ihren Verlauf zwischen den Wimperreihen das sonst weitmaschige Silberliniensystem im Gebiet des Oralapparates in ein ziemlich engmaschiges auf. Sie sind nur in sehr guten Präparaten klar erkennbar und ihre Länge erscheint etwas variabel (vgl. Taf. II 7, 8). d) Ein ziemlich engmaschiges Silberliniensystem im Oralfeld, durch welches die paroraole Membran und die Membranellen an das somatische Silberliniensystem angeschlossen werden.

(b) Das Silberliniensystem während der Morphogenese (Abb. 7, 8, Taf. III 9, 10): Infolge der schwierigen Präparation konnte der Verlauf der Morphogenese des Silberliniensystems nicht in allen Einzelheiten verfolgt werden. Die wesentlichen Teilungsveränderungen und deren zeitliche Aufeinanderfolge zeigt die Abb. 7. Bei frühen Teilungsstadien (Abb. 7b, Taf. III 9) erkennt man, daß sich das Silberliniensystem in ganz charakteristischer Weise verändert hat. Rechts der Somakineten hat sich ein engmaschiges Silberliniensystem ausgebildet, dessen äußerer Rand zu einer mehr oder minder geschlossenen Silberlinie verschmilzt, so daß eine durchlaufende mediane Silberlinie entsteht. Von den ursprünglichen horizontalen Silberlinien bleiben sicher nicht alle erhalten. Die verbleibenden verbinden weiterhin die jeweils benachbarten Somakineten. Diese vielen zusätzlichen Maschen im Silberliniensystem stehen ganz offensichtlich im Zusammenhang mit der Neubildung der somatischen Kinetosomen, die ja entlang der Somakineten erfolgt (s. Buitkamp 1975 a). Ein ganz ähnliches Silberliniensystem findet sich beim hinteren Tochttertier auch noch in späteren Morphogenesestadien, wo die Cytogenese bereits ziemlich weit fortgeschritten ist (Taf. III 10). Beim vorderen Tochttertier ist das Silberliniensystem dagegen bereits dem des Interphaseindividuum ziemlich ähnlich. Die zusätzlichen Maschen müssen dahrer resorbiert oder umgeordnet worden sein. Es bildet sich dabei stellenweise recht deutlich ein System heraus, das dem von *Platyophrya* überraschend gleicht (Abb. 7e, Taf. III 10, Pfeil), wo also eine mediane Silberlinie vorliegt, von der Ausläufer rechts und links zu den Dikineten abzweigen.

von den äußeren Zirkularfibrillen der Dikineten ausgehen. Dadurch entsteht ein ziemlich weitmaschiges Silberliniensystem. Der Verlauf der horizontalen Silberlinien ist häufig sehr unregelmäßig, was aber zum Teil sicher auf Präparationsartefakte zurückgeht, da sich die Tiere infolge der Entquellung oft stark verformen. Diese Silberlinien besitzen häufig auch kreisförmige Löcher (Abb. 6), die sicherlich ruhenden Protrichocysten entsprechen, während in ihnen liegende argyrophile Körnchen den Resten gerade ausgestoßener Protrichocysten entsprechen dürften (vgl. Foissner 1977). (c) Semimediane Silberlinien zwischen den postoralen Kineten (Abb. 6, Taf. II 7, 8). Sie sind für *Cyrtolophosis* typisch und teilen durch ihren Verlauf zwischen den Wimperreihen das sonst weitmaschige Silberliniensystem im Gebiet des Oralapparates in ein ziemlich engmaschiges auf. Sie sind nur in sehr guten Präparaten klar erkennbar und ihre Länge erscheint etwas variabel (vgl. Taf. II 7, 8). d) Ein ziemlich engmaschiges Silberliniensystem im Oralfeld, durch welches die paroraole Membran und die Membranellen an das somatische Silberliniensystem angeschlossen werden.

(b) Das Silberliniensystem während der Morphogenese (Abb. 7, 8, Taf. III 9, 10): Infolge der schwierigen Präparation konnte der Verlauf der Morphogenese des Silberliniensystems nicht in allen Einzelheiten verfolgt werden. Die wesentlichen Teilungsveränderungen und deren zeitliche Aufeinanderfolge zeigt die Abb. 7. Bei frühen Teilungsstadien (Abb. 7b, Taf. III 9) erkennt man, daß sich das Silberliniensystem in ganz charakteristischer Weise verändert hat. Rechts der Somakineten hat sich ein engmaschiges Silberliniensystem ausgebildet, dessen äußerer Rand zu einer mehr oder minder geschlossenen Silberlinie verschmilzt, so daß eine durchlaufende mediane Silberlinie entsteht. Von den ursprünglichen horizontalen Silberlinien bleiben sicher nicht alle erhalten. Die verbleibenden verbinden weiterhin die jeweils benachbarten Somakineten. Diese vielen zusätzlichen Maschen im Silberliniensystem stehen ganz offensichtlich im Zusammenhang mit der Neubildung der somatischen Kinetosomen, die ja entlang der Somakineten erfolgt (s. Buitkamp 1975 a). Ein ganz ähnliches Silberliniensystem findet sich beim hinteren Tochttertier auch noch in späteren Morphogenesestadien, wo die Cytogenese bereits ziemlich weit fortgeschritten ist (Taf. III 10). Beim vorderen Tochttertier ist das Silberliniensystem dagegen bereits dem des Interphaseindividuum ziemlich ähnlich. Die zusätzlichen Maschen müssen daher resorbiert oder umgeordnet worden sein. Es bildet sich dabei stellenweise recht deutlich ein System heraus, das dem von *Platyophrya* überraschend gleicht (Abb. 7e, Taf. III 10, Pfeil), wo also eine mediane Silberlinie vorliegt, von der Ausläufer rechts und links zu den Dikineten abzweigen.

2. Das Silberliniensystem und die Infraciliatur der Gattung *Platyophrya* (Abb. 1-4, Taf. I 1-3, Taf. II 4-6)

Untersucht wurden mehrere Arten, deren Silberliniensystem und Infraciliatur sich in allen wesentlichen Punkten gleich. Hier hauptsächlich auf das Silberliniensystem und die Infraciliatur von *P. vorax* Kahl, 1926 näher eingegangen. Die *Platyophrya* sp. auf den Tafeln II und III ist eine neue Art und wird später beschrieben werden.

Während die Infraciliatur und die Morphogenese bei *Woodruffia* (*Platyophrya*) *spumacola* infolge der Arbeiten von Czapik (1971), Grolière (1975) und Buitkamp (1975) a) bereits gut bekannt ist und auch das Silberliniensystem von *Woodruffia metabolica* bereits beschrieben worden ist (Johnson et al. 1937), lagen über das Silberliniensystem der Gattung *Platyophrya* bisher keine Befunde vor. Die somatische und orale Infraciliatur von *P. vorax* und *Platyophrya* sp. weicht in einigen wesentlichen Punkten von der bei *P. spumacola* be-

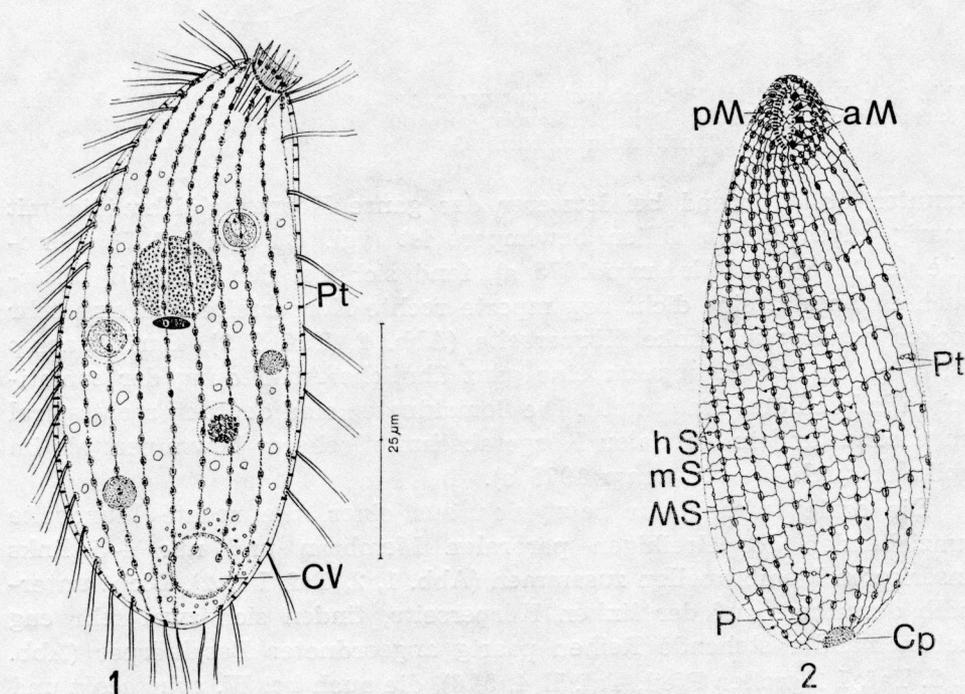


Abb. 1, 2. *Platyophrya vorax* lebend (Abb. 1) und nach trockener Silberimprägnation (Abb. 2). Rechts-laterale bzw. ventrale Ansicht. aM — adorale Membranellen, Cp — Cytopyge, CV — kontraktile Vakuole, hS — horizontale Silberlinien, MS — mediane Silberlinien, mS — meridionale Silberlinien, P — Porus excretorius, pM — parorale Membran, Pt — Protrichocysten

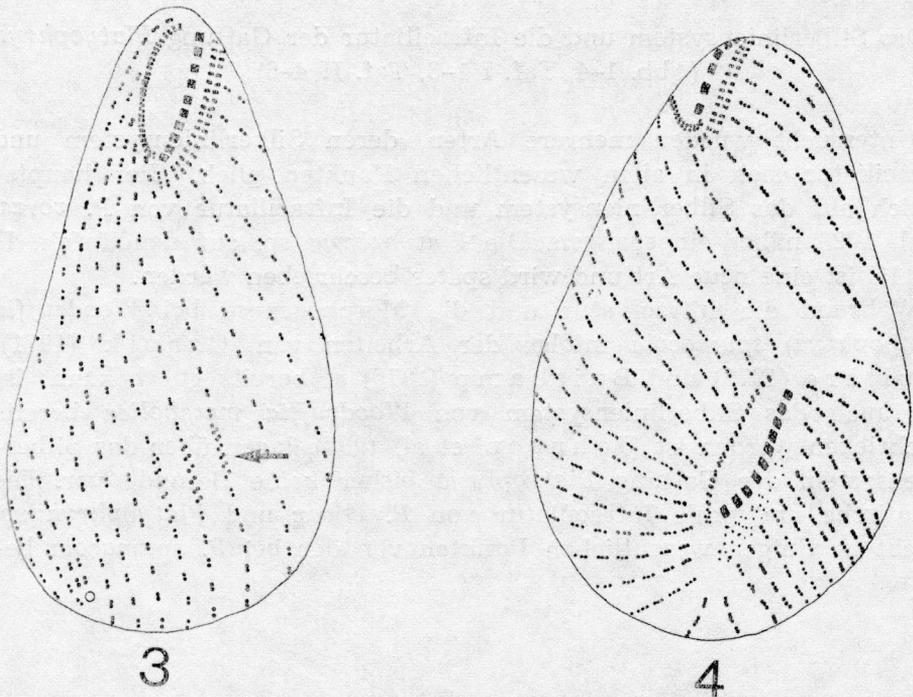


Abb. 3, 4. *Woodruffia (Platyophrya) spumacola*, frühes (Abb. 3) und spätes Morphogenesestadium (Abb. 4). Der Pfeil weist auf die Anlage des Oralapparates des Tochtertieres. Nach Grolière (1975).

kannten ab. Während bei letzterer der ganze Körper gleichmäßig mit paarig angeordneten Cilien bewimpert ist (vgl. Czapik 1971, Grolière 1975, Buitkamp 1975 a), fand sich bei den von mir untersuchten Species eine dicht bewimperte rechte Körperseite und eine sehr locker bewimperte linke Körperseite (Abb. 2, Taf. I 2). Buitkamp (1975 a) hat bei *P. angusta* eine ganz ähnliche Ausbildung der somatischen Infraciliatur festgestellt. Die Somakineten sind deutlich rechtsspiral angeordnet und im caudalen Körperabschnitt lockerer bewimpert als im apikalen (vgl. Buitkamp 1975 a).

Die orale Infraciliatur setzt sich aus einer, die rechte Mundseite umziehenden doppelreihigen paroralen Membran und nur 4–5 links inserierten Membranellen zusammen (Abb. 1, 2, Taf. I 1, 2). Dicht unterhalb derselben, auf der linken Körperseite, finden sich zwei sehr eng nebeneinander stehende Reihen paarig angeordneter Basalkörper (Abb. 1, 2, Taf. I 1 großer Pfeil, Taf. II 4, 5, 6), die auch bei *W. spumacola* und *P. angustata* festgestellt worden sind (vgl. Grolière 1975, Buitkamp 1975 a). Der Schlund wird von sehr feinen Trichiten ausgekleidet, wodurch die Reuse nicht so auffällig wie bei *W. spumacola* ist.

Das Silberliniensystem der Gattung *Platyophrya* läßt sich ebenfalls

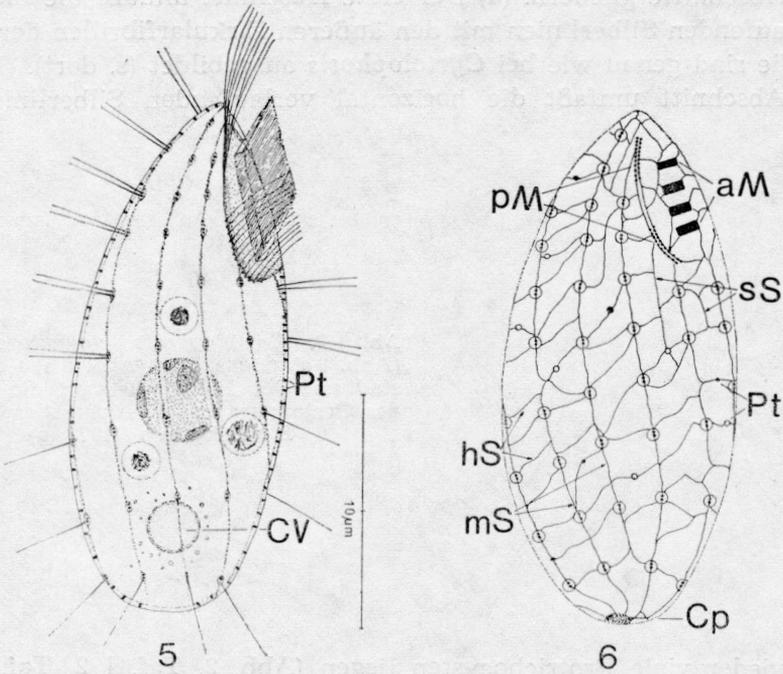


Abb. 5, 6. *Cyrtolophosis mucicola* lebend (Abb. 5) und nach trockener Silberimpregnation (Abb. 6). Rechts-laterale Ansichten. aM — adorale Membranellen, Cp — Cytopyge, CV — kontraktile Vakuole, hS — horizontale Silberlinien, mS — meridionale Silberlinien, pM — parorale Membran, Pt — Protrichocysten, sS — semime-diane Silberlinien

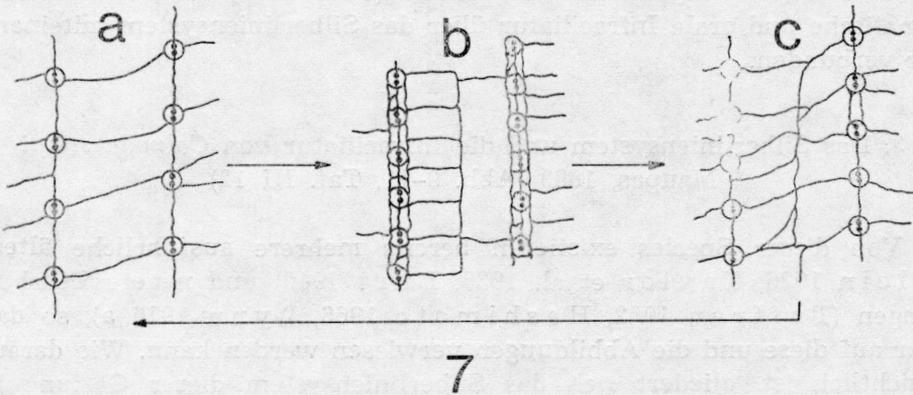


Abb. 7. *Cyrtolophosis mucicola*, Veränderungen des Silberliniensystems während der Morphogenese. Nähere Erklärungen im Text

in vier Abschnitte gliedern. (a) Der erste Abschnitt umfaßt die meridional verlaufenden Silberlinien mit den äußeren Zirkularfibrillen der Dikineten. Sie sind genau wie bei *Cyrtolophosis* ausgebildet (s. dort). (b) Der zweite Abschnitt umfaßt die horizontal verlaufenden Silberlinien, in

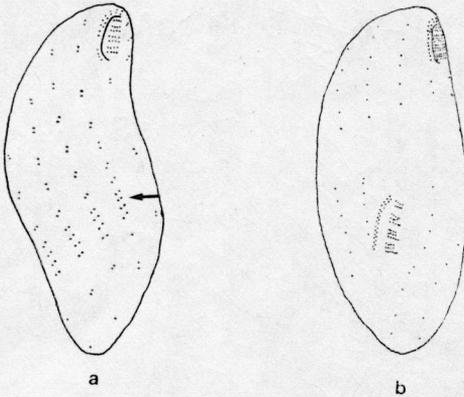


Abb. 8. *Cyrtolophosis elongata*, frühes (Abb. 8 a) und spätes (Abb. 8 b) Teilungsstadium. Der Pfeil weist auf die Anlage des Oralapparates des Tochtertieres. Nach Buitkamp (1975 a)

8

denen wieder viele Protrichocysten liegen (Abb. 2, Taf. I 2, Taf. II 4). (c) Die Silberlinien des zweiten Abschnittes werden — abweichend von anderen *Colpodida* — durch eine median zwischen den Somakineten verlaufende Silberlinie ziemlich genau in der Mitte geteilt, wodurch, auf der rechten Körperseite ein Silberliniensystem mit kleinen quadratischen Maschen auf der linken Körperseite ein solches mit orthogonalen Maschen, entsteht (Abb. 2, Taf. I 2, Taf. II 4). (d) Die meridionalen und medianen Silberlinien setzen sich bis in den Schlund hinein fort, wo sie ein sehr engmaschiges Netzwerk bilden (Taff. II 6). Dadurch werden somatische und orale Infraciliatur über das Silberliniensystem miteinander verbunden.

3. Das Silberliniensystem und die Infraciliatur von *Colpoda steini* Maupas, 1883 (Abb. 9–11, Taf. III 12)

Von dieser Species existieren bereits mehrere ausführliche ältere (Klein 1926, Taylor et al. 1938, Burt 1940) und neuere Bearbeitungen (Tuffrau 1952, Hashimoto 1966, Lynn 1976 a), so daß hier auf diese und die Abbildungen verwiesen werden kann. Wie daraus ersichtlich ist, gliedert sich das Silberliniensystem dieser Gattung in drei Abschnitte, wobei die Abschnitte a, b und d ganz ähnlich wie bei *Cyrtolophosis* ausgebildet sind. Lediglich die horizontalen Silberlinien

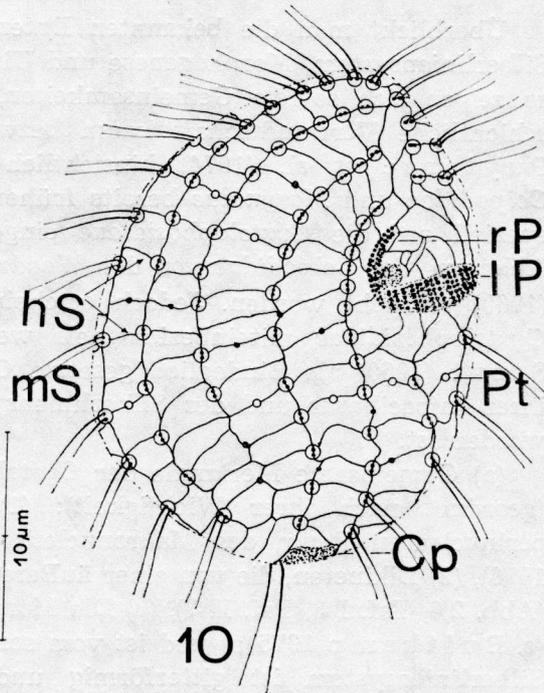
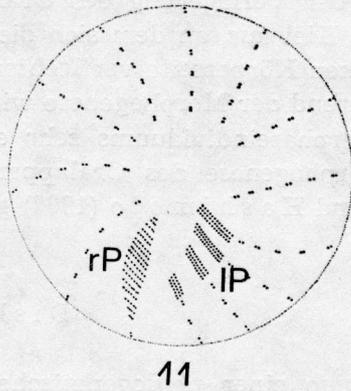
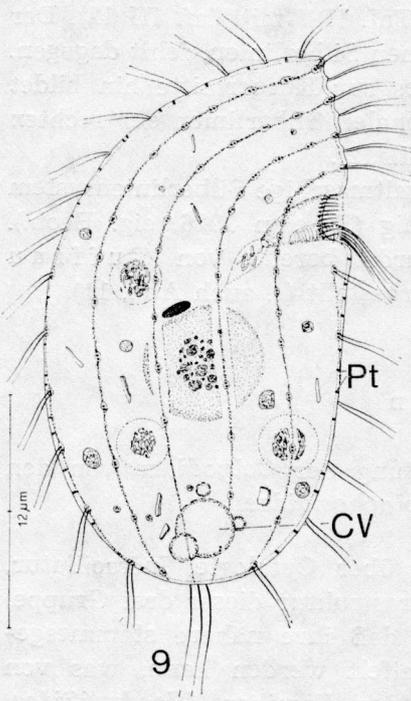


Abb. 9, 10. *Colpoda steini* lebend (Abb. 9) und nach trockener Silberimprägnation (Abb. 10). Rechts-laterale Ansichten. Cp — Cytopyge, CV — kontraktile Vakuole, hS — horizontale Silberlinien, lP — linke Polykinete, mS — meridionale Silberlinien, Pt — Protrichocysten, rP — rechte Polykinete
 Abb. 11. *Colpoda steini*, Morphogenese des Oralapparates. lP — linke Polykinete, rP — rechte Polykinete. Kombiniert nach Tuffrau (1952) und Hashimoto (1966)

erscheinen regelmäßiger angeordnet (vgl. Taf. II 7 mit Taf. III 12). Der Abschnitt c, die medianen bzw. semimedialen Silberlinien, fehlt dagegen. Infolge der Verlagerung des Oralapparates zur Körpermitte hin bildet sich ein Kiel aus, an dem sich die meridionalen Silberlinien der rechten und linken Körperseite verflechten (Taf. III 12).

Während der Morphogenese wird das weitmaschige Silberliniensystem des Interphaseindividuums sehr engmaschig (Klein 1926, eig. Beob.). Die Morphogenese des Oralapparates wurde bereits von Tuffrau (1952) und Hashimoto (1966) genau dargestellt (s. auch Abb. 11).

Diskussion

1. Versuch einer phylogenetischen Ableitung der *Colpodidae* von den *Woodruffiidae* und *Cyrtolophosididae*

Überblickt man die bekannten Daten über Cytologie, Infraciliatur, Silberliniensystem, Morphogenese und Ultrastruktur dieser drei Gruppe, so zeigen sich so viele Gemeinsamkeiten, daß ihre nähere stammesgeschichtliche Verwandtschaft kaum bezweifelt werden kann, was von Puytorac et al. (1974) hinsichtlich der Familien *Woodruffiidae*, *Colpodidae* und *Marynidae* bereits früher erkannt worden ist. Hier soll speziell auf die *Cyrtolophosididae* eingegangen werden. Eine direkte Ableitung der *Colpodidae* von den *Woodruffiidae* ist bereits von Stout (1960) versucht worden. Jedoch erscheint diese, wenn man nicht die *Cyrtolophosididae* miteinbezieht, als wenig überzeugend, da die von Stout (1960) als Bindeglied gesetzte Gattung *Bryophrya* hinsichtlich ihrer Infraciliatur und des Silberliniensystems bisher nicht untersucht worden ist.

(a) Gemeinsame Merkmale der *Cyrtolophosididae* und *Woodruffiidae* (geordnet nach ihrer Wichtigkeit): (1) Der Mikronucleus liegt im perinuclearen Raum des Makronucleus (Detcheva 1976, Golder 1976), (2) Dikineten, die von einer äußeren Zirkularfibrille umgeben sind (Abb. 2,6, Taf. I 3, Taf. II 7), (3) Die Morphogenese ist auffallend ähnlich (s. Buitkamp 1975 a) und ist vom somatischen Typ (Abb. 8), (4) Das Silberliniensystem ist gitterförmig und gleicht sich in bestimmten Morphogenesestadien weitgehend (Abb. 7, Taf. II 4, Taf. III 10), (5) Die parorale Membran ist aus zwei Basalkörperreihen aufgebaut (Taf. I 1, Taf. II 7) (vgl. Griolière 1975, Buitkamp 1975 a, Detcheva 1976). Die eigenartige Unterbrechung der paroralen Membran bei *Cyrtolophosis* betrachte ich als abgeleitetes Merkmal; sie verschwindet übrigens während der Morphogenese (Buitkamp 1975 a), (6) Die

linksseitigen Membranellen sind aus zwei bis drei Basalkörperreihen aufgebaut. Ihre Anzahl ist bei den verschiedenen Gattungen und Arten dagegen unterschiedlich (vgl. Groliere 1975, Buitkamp 1975 a), (7) Leicht rechtsspiraler Kinetenverlauf (Taf. I 1, 2, Taf. II 7, 8), (8) Die Cytopyge liegt am caudalen Körperpol (Abb. 2, 6), (9) Besitz von Protrichocysten (Abb. 2, 6, Taf. I 2, Taf. II 7), (10) Weicher, deutlich metabolischer Körper (vgl. Kahl 1930–35, Johnson et al. 1937, Czapik 1971).

(b) Gemeinsame Merkmale der *Cyrtolophosididae*, *Colpodidae* und *Marynidae* (geordnet nach ihrer Wichtigkeit): (1) Dikineten, die von einer äußeren Zirkularfibrille umgeben sind (Abb. 6, 10), (2) Morphogenese vom somatischen Typ. Sie erfolgt bei *Colpoda* allerdings ausschließlich in den Teilungscysten (Abb. 8, 11), (3) Das Silberliniensystem ist ein weitmaschiges Gitter (Taf. II 7, 8, Taf. III 12), (4) Der Aufbau der linksseitigen Membranellen (Abb. 8, 11), (5) Kielbildung infolge der Verlagerung des Oralapparates zur Körpermitte hin. Diese Kielbildung ist besonders bei *Cyrtolophosis major* Kahl, 1926 bereits ziemlich ausgeprägt, (6) Leicht rechtsspiraler Kinetenverlauf, der bei den großen *Colpodidae* und den *Marynidae* sehr ausgeprägt wird (s. Stout 1960), (7) Die Cytopyge liegt am caudalen Körperpol (Abb. 6, 10), (8) Besitz von Protrichocysten (Abb. 6, 10), (9) Bau von gelationösen Gehäusen (Dingfelder 1962, McCoy 1974, Buitkamp 1975 a, b), (10) Viele Arten der *Colpodidae*, *Marynidae* und *Cyrtolophosididae* leben auch edaphisch (vgl. Buitkamp 1975 a).

(c) Gemeinsame Merkmale der *Cyrtolophosidina* und *Colpodina* (geordnet nach ihrer Wichtigkeit): (1) Dikineten, die von einer äußeren Zirkularfibrille umgeben sind, (2) Morphogenese vom somatischen Typ, (3) Das Silberliniensystem ist gitterförmig, (4) Aufbau der linksseitigen Membranellen, zumindest von der Genese her, (5) Rechtsspiraler Kinetenverlauf, (6) Lage der Cytopyge am caudalen Pol. (7) Besitz von Protrichocysten.

Auf Grund dieser vielen gemeinsamen Merkmale fällt es verhältnismäßig leicht, einen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den *Woodruffiidae*, *Cyrtolophosididae* und *Colpodidae* herzustellen. Die ursprünglichste Gruppe sind ohne Zweifel die *Woodruffiidae*, da sie noch eine Reuse, ähnlich wie die primitiven Gymnostomata, besitzen. Eine Tendenz zur Reduktion der Reuse ist bei der Gattung *Platyophrya* zu bemerken (vgl. *P. vorax* mit *W. spumacola*). Die *Cyrtolophosididae* können von den *Woodruffiidae* unter folgenden Annahmen abgeleitet werden: Der Oralapparat wird weiter zur Körpermitte hin verlagert, wodurch ein kleiner Kiel entsteht (Abb. 5). Zugleich wird das Oralfeld etwas eingesenkt. Die parorale Membran erfährt erst im Verlaufe der weiteren

Evolution die für *Cyrtolophosis* typische Ausbildung. Weitgehend aufgegeben wird auch die mediane Silberlinie zwischen den Cilienreihen, was vielleicht mit der Verminderung der Körpergröße und der Basalkörper bei *Cyrtolophosis* erklärt werden könnte. Reste der medianen Silberlinien finden sich noch im Gebiet des Oralapparates (Abb. 6, Taf. II 7, 8) und während der Morphogenese (Abb. 7, Taf. III 9, 10). Dadurch findet sich hinsichtlich des Silberliniensystems ein fließender Übergang zu den *Colpodidae*, die unter folgenden Annahmen von den *Cyrtolophosididae* abgeleitet werden können: Der Oralapparat wird noch weiter nach hinten verlagert und stärker eingesenkt, so daß ein deutlicher Kiel und ein ausgeprägtes Vestibulum entstehen. Die linken Membranellen treten ganz zusammen und werden zur linken Polykinete der *Colpodidae*. Schwierig abzuleiten ist dagegen die rechte Polykinete der *Colpodidae*, die entweder eine Neubildung ist oder die besonders modifizierte parorale Membran der *Woodruffidae* bzw. *Cyrtolophosididae*. Die bei manchen *Colpodidae* vorhandene Vestibularkinete (L y n n 1976 b) könnte im ersteren Fall der Rest der paroralen Membran sein.

2. Die Gattungen *Platyophrya* Kahl., 1926 und *Woodruffia* Kahl, 1931

Diese beiden Gattungen, die K a h l (1930–35) auf Grund einer irrigen Auffassung des Aufbaues des Oralapparates einerseits zu den *Holophryidae* andererseits zu den *Colpodidae* gestellt hat, G e l e i (1954) sogar zu den *Heterotrichida*, unterscheiden sich nach neueren Untersuchungen (G r o l i è r e 1975, s. d. weitere Literatur) hinsichtlich der Mundausrüstung und der Morphogenese nicht wesentlich, weshalb G r o l i è r e (1975) vorgeschlagen hat, das Genus *Woodruffia* aufzulösen. Diesem Vorschlag ist zuzustimmen, wenn man nur die Oralstrukturen und die Morphogenese in Betracht zieht. Hinsichtlich der somatischen Infraciliatur lassen sich aber zwei klar abgegrenzte Gruppen selektieren, so daß diese beiden Genera unter neuer Diagnose aufrecht erhalten werden sollten. Mehrere Untersuchungen (J o h n s o n et al. 1937, G e l e i 1954, G e l l e r t 1955, C z a p i k 1971, G r o l i è r e 1975, B u i t k a m p 1975 a) zeigten nämlich übereinstimmend, daß es Arten mit gleichmäßiger (z. B. *Woodruffia spumacola*, *Woodruffia metabolica*) und solche mit links reduzierter (*Platyophrya angusta*, s. B u i t k a m p 1975 a, *P. vorax*, *Platyophrya* sp., s. Taf. I 2, Taf. II 4) Körperbewimperung gibt. Dieser Unterschied erscheint mir ausreichend, um damit zwei Genera zu trennen, für die ich folgende neue Diagnosen vorschlage:

Genus *Platyophrya* Kahl, 1926: *Woodruffiidae*, deren Bewimperung auf der linken Körperseite deutlich reduziert ist, so daß das Silberlinien-

system hier ausgeprägt orthogonale Maschen bildet. Auf der rechten Körperseite sind die Maschen des Silberliniensystems dagegen mehr oder minder deutlich quadratisch.

Genotypus: *Platyophrya vorax* Kahl, 1926

Genus *Woodruffia* Kahl 1931: *Woodruffidae*, deren linke und rechte Körperseite gleichmäßig bewimpert ist, so daß das Silberliniensystem einheitlich ist.

Genotypus: Als Typus wird *Woodruffia spumacola* Kahl, 1927 (Syn.: *Platyophrya spumacola*) vorgeschlagen, da die Infraciliatur von *W. rostrata* Kahl, 1931 noch nicht bekannt ist.

3. Vorschlag für eine neue Gliederung der Ordnung *Colpodida* Puytorac et al., 1974

Wie aus der neuesten Publikation von Corliss (1977) hervorgeht, herrscht über die zu der Ordnung *Colpodida* zu stellenden Familien große Unsicherheit. So sind von Corliss (1977) nun die *Cyrtolophosididae* dazugestellt und die *Marynidae*, die er kurze Zeit vorher (Corliss 1975) noch als repräsentative Familie der *Colpodida* betrachtet hat, herausgenommen worden. Zudem führt er noch an (Corliss 1977), daß die Familien *Woodruffiidae* und *Cyrtolophosididae* von einigen Forschern jetzt zu den *Hypostomata* gerechnet werden (s. auch McCoy, Einleitung), so daß in der Ordnung nur mehr die einzige Familie *Colpodidae* verbliebe.

Diese Reduktion halte ich aber in Anbetracht der nicht wenigen gemeinsamen Merkmale dieser vier Familien (s. oben), von denen ich in erster Linie den Besitz von Dikineten erwähne, die von einer äußeren argyrophilen Zirkularfibrille umgeben werden, als unrichtig. Auch gehören die *Marynidae* mit den Genera *Maryna* und *Mycterothrix* (Beschreibung der Infraciliatur bei Buitkamp 1975 b) hinsichtlich ihres Silberliniensystems (Foissner, unveröffentlicht), des Aufbaues des Oralapparates (Gelei 1954, Dingfelder 1962) sowie ihrer sonstigen Organisation mit großer Wahrscheinlichkeit zu den *Colpodida* und sind als deren höchstentwickelter Zweig anzusehen. Ich rechne daher zu dieser Ordnung die folgenden Familien: *Woodruffiidae*, *Cyrtolophosididae*, *Colpodidae* und *Marynidae*.

Freilich kann trotz der unzweifelhaft vorhandenen prinzipiellen Gemeinsamkeiten und der gegenseitigen Ableitbarkeit verschiedener Merkmale dieser vier Familien nicht übersehen werden, daß zwischen ihnen auch große Unterschiede existieren, die sicher als Folge einer langen selbständigen Evolution angesehen werden müssen, worauf vor allem die *Colpodidae* mit ihrer großen Formenmannigfaltigkeit hinweisen.

Diese Unterschiede betreffen vor allem den Bau des Kernapparates, der bei den *Woodruffidae* und *Cyrtolophosididae* sehr spezialisiert ist, da der Mikronucleus im perinuclearen Raum des Makronucleus liegt (Detcheva 1976, Golder 1976), sowie den feineren Bau des Silberliniensystems, da den *Colpodidae* und *Marynidae* eine mediane Silberlinie gänzlich fehlt. Auch hinsichtlich des Aufbaues des Oralapparates lassen sich zwanglos zwei Gruppen selektieren: die *Colpodidae* und *Marynidae* mit ausgeprägtem Vestibulum und die *Woodruffidae* und *Cyrtolophosididae* ohne Vestibulum. Daher schlage ich zwei neue Unterordnungen mit folgenden Diagnosen vor:

(1) U. O. *Cyrtolophosidina* nov. subordo, mit den Familien *Woodruffiidae* und *Cyrtolophosididae*: *Colpodida*, deren Mikronucleus im perinuclearen Raum des Makronucleus liegt und deren Silberliniensystem durch eine mediane Silberlinie, die zwischen den Somakineten verläuft, gekennzeichnet ist. Diese ist allerdings bei den *Cyrtolophosididae* nur mehr rudimentär ausgebildet (postorale semimediane Silberlinien) bzw. tritt nur noch während der Morphogenese deutlicher in Erscheinung.

(2) U. O. *Colpodina* nov. subordo, mit den Familien *Colpodidae* und *Marynidae*: *Colpodida* mit hoch organisierter Vestibularciliatur und gitterförmigem Silberliniensystem ohne mediane Silberlinien.

DANKSAGUNG

Mit dankenswerter Unterstützung des Österreichischen MAB-6 Programmes der UNESCO, des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, der Jubiläumsstiftung der Österreichischen Nationalbank, der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur und der Naturkundlichen Station der Stadt Linz.

SUMMARY

A comparative study of the silverline system and the infraciliature of the genera *Platyophrya*, *Cyrtolophosis* and *Colpoda* showed that the family *Cyrtolophosididae* must be incorporated into the ordo *Colpodida*. The genus *Woodruffia*, disputed by Grolière (1975), is set up again, because the genera *Platyophrya* and *Woodruffia* are different with regard to their somatic infraciliature. But new diagnoses are suggested for these genera. The ordo *Colpodida* is divided up into two suborders. This decision is largely discussed. The subordo *Cyrtolophosidina* nov. subord. includes the families *Woodruffiidae* and *Cyrtolophosididae*. It is characterized mainly by the special structure of the nuclear apparatus (the micro-nucleus resides in the perinuclear space of the makronucleus), and the silverline system. The subordo *Colpodina* nov. subord. includes the families *Colpodidae* and *Marynidae*. This subordo is characterized mainly by a highly organized vestibular ciliature and the lack of median silverlines.

LITERATUR

- Buitkamp U. 1975 a: Ökologische und taxonomische Untersuchungen an Ciliaten ausgewählter Bodentypen. Diss. Mat.-naturwiss. Fak. Rheinischen Friedrichs-Wilhelms-Universität. Bonn., 102 pp.
- Buitkamp U. 1975 b: Eine Neubeschreibung von *Mycterothrix tuamotuens* Balbiani, 1887 (*Ciliophora*, *Colpodida*). *Protistologica*, 11, 323-324.
- Burt R. L. 1940: Specific analysis of the genus *Colpoda* with special reference to the standardization of experimental material. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 59, 414-432.
- Corliss J. O. 1953: Silver impregnation of ciliate protozoa by the Chatton-Lwoff technic. *Stain Technol.*, 28, 97-100.
- Corliss J. O. 1961: *The Ciliated Protozoa: Characterization, Classification, and Guide to the Literature*. Pergamon Press, London and New York, 310 pp.
- 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. Microsc. Soc.*, 94, 224-267.
- Corliss J. O. 1976: "Bonafide" families and genera assignable to ciliate suprafamilial taxa. Privatdruck, vorläufige Fassung der nächsten Arbeit.
- Corliss J. O. 1977: Annotated assignment of families and genera to the orders and classes currently comprising the Corlissian scheme of higher classification for the phylum ciliophora. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 96, 104-140.
- Czapik A. 1971: Les observations sur *Platyophrya spumacola*, Kahl. *Acta Protozool.*, 8, 363-366.
- Detcheva R. 1976: Particularités ultrastructurales du cilié *Cyrtolophosis mucicola* Stokes, 1885. *C. r. Seanc. Soc. Biol.*, 170, 112-114.
- Dingfelder J. H. 1962: Die Ciliaten vorübergehender Gewässer. *Arch. Protistenk.*, 105, 509-658.
- Foissner W. 1976: Erfahrungen mit einer trockenen Silberimprägnationsmethode zur Darstellung argyrophiler Strukturen bei Protisten. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 115, 68-79.
- Foissner W. 1977: Elektronenmikroskopische Untersuchung der argyrophilen Strukturen von *Colpidium campyllum* (Ciliata, Tetrahymenidae). *Acad. Sci. hung.*, 28, 59-72.
- Foissner W. 1978: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s (Ciliophora, Hypotrichida). I. Die Feinstruktur des Cortex und der argyrophilen Strukturen. *Arch. Protistenk.*, 120, 86-117.
- Gelei J. v. 1954: Über die Lebensgemeinschaft einiger temporärer Tümpel auf einer Bergwiese im Börzönygebirge (Oberungarn) III. Ciliaten. *Acta biol. hung.*, 5, 259-343.
- Gellert J. 1955: Die Ciliaten des sich unter der Flechte *Parmelia saxatilis* Mass. gebildeten Humus. *Acta biol. hung.*, 6, 77-111.
- Golder T. K. 1976: The macro-miconuclear complex of *Woodruffia metabolica*. *J. Ultrastruct. Res.*, 54, 169-175.
- Groliere C.-A. 1975: La stomatogenese du cilié *Platyophrya spumacola* Kahl, 1927; son intérêt pour la compréhension de la diversification buissonnante des *Kinetophragmophora* de Puytorac et coll. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 280, 861-864.
- Hashimoto K. 1966: Stomatogenesis in resting cysts of *Colpodidae*. *J. Protozool.*, 13, 383-390.
- Johnson W. M. and Larson E. 1937: Studies on the morphology and life history of *Woodruffia metabolica*, nov. sp. *Arch. Protistenk.*, 90, 383-392.
- Kahl A. 1926: Neue und wenig bekannte Formen der holotrichen und heterotrichen Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, 55, 197-438.
- Kahl A. 1927: Neue und ergänzende Beobachtungen holotricher Ciliaten I. *Arch. Protistenk.*, 60, 34-129.
- Kahl A. 1930-35: Wimpertiere oder Ciliata. In: *Die Tierwelt Deutschlands*, (ed. Dahl F.), G. Fischer, Jena.
- Klein B. M. 1929: Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. *Arch. Protistenk.*, 65, 183-258.
- Lynn D. H. 1976 a: Comparative ultrastructure and systematics of the Colpo-

- dida*: structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* Maupas, 1883. J. Protozool., 23, 302-314.
- Lynn D. H. 1976 b: Comparative ultrastructure and systematics of the *Colpodida* (*Ciliophora*): Structural differentiation in the cortex of *Colpoda simulans*. Trans. Am. Microsc. Soc., 95, 581-599.
- McCoy J. W. 1974: Biology and systematics of the ciliate genus *Cyrtolophosis* Stokes, 1885. Acta Protozool., 13, 41-52.
- Müller O. F. 1786: Animalcula Infusoria Fluvialia et Marina. Havniae et Lipsiae. 367 pp.
- Penard E. 1922: Études sur les infusoires d'eau douce. Genève, Georg et Cie, 331 pp.
- Puytorac P. de et al. 1974: Proposition d'une classification du phylum *Ciliophora* Doflein, 1901 (réunion de systématique, Clermont-Ferrand). C. r. Acad. Sci. Paris, 278, 2799-2802.
- Roux J. 1901: Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève. Kündig, Genève. 148 pp.
- Schewiakoff W. 1896: The organization and systematics of the infusoria aspirotricha (*Holotricha* auctorum). Mém. Acad. impér. Sci. St. Pétersb. (ser. 8), 4, 1-395 (in Russian).
- Small E. B. 1967: The scuticociliatida, a new order of the class ciliatea (Phylum *Protozoa*, subphylum *Ciliophora*). Trans. Am. Microsc. Soc., 86, 345-370.
- Stokes A. C. 1885: Some new infusoria. Am. Nat., 19, 433-443.
- Stokes A. C. 1888: A preliminary contribution towards a history of the freshwater infusoria of the United States. J. Trenton nat. Hist. Soc., 1, 71-344.
- Stout J. D. 1960: Morphogenesis in the ciliate *Bresslaia vorax*, Kahl and the phylogeny of the *Colpodidae*. J. Protozool., 7, 26-35.
- Taylor C. V. and Furgason W. H. 1938: Structural analysis of *Colpoda duodenaria* sp. nov. Arch. Protistenk., 90, 320-339.
- Tuffrau M. 1952: La morphogenese de division chez les *Colpodidae*. Bull. biol. Fr. Belg., 86, 1-12.
- Wilbert N. 1975: Eine verbesserte Technik der Protargolimprägation für Ciliaten. Mikrokosmos, 6, 171-179.

Received on 24 September 1977

LEGENDEN ZU DEN TAFELN I-III

1: *Platyophrya vorax*, rechts-laterale Ansicht der Infraciliatur. Die zwei kleinen Pfeile weisen auf die zweireihige parorale Membran. Unterhalb der adoralen Membranellen befinden sich zwei dicht stehende Reihen paarig angeordneter Basalkörperreihen (großer Pfeil). Nasse Silberimprägnation

2: *Platyophrya vorax* nach trockener Silberimprägnation. Die unterschiedlich dichte Bewimperung der rechten und linken Körperseite ist klar ersichtlich. Das Silberliniensystem weist auf der rechten Körperseite quadratische, auf der linken Körperseite orthogonale Maschen auf. Die Pfeile weisen auf die adoralen Membranellen. Pt — Protrichocyste

3: *Platyophrya* sp., Teilansicht des Silberliniensystems. Der Pfeil weist auf die parorale Membran. Trockene Silberimprägnation

4: *Platyophrya* sp., Gesamtansicht des Silberliniensystems. Der Pfeil weist auf die parorale Membran, deren Aufbau aus zwei Basalkörperreihen klar erkennbar ist. Auch hier ist die unterschiedlich dichte Bewimperung der rechten und linken Körperseite klar ersichtlich. Pt — Protrichocyste. Trockene Silberimprägnation

5,6: *Platyophrya vorax*, Infraciliatur und Silberliniensystem des Oralapparates. Die Pfeile weisen auf die 4 bzw. 5 adoralen Membranellen, unterhalb derer sich zwei dicht stehende Reihen paarig angeordneter Basalkörperreihen (Abb. 5, große Pfeile) befinden. T — Trichiten. Trockene Silberimprägnation

7, 8: *Cyrtolophosis mucicola*, rechts- und links-laterale Ansichten des Silberliniensystems und der Infraciliatur. Der lange Pfeil weist auf die parorale Membran, die kurzen Pfeile weisen auf die adoralen Membranellen. Die typischen semimediane Silberlinien (sS), die Cytopyge (Cp) und Protrichocysten (Pt) sind gut erkennbar. Trockene Silberimprägnation

9, 10: *Cyrtolophosis mucicola*, mittleres und spätes Teilungsstadium. Die Pfeile weisen auf mediane Silberlinien. Nähere Erklärungen im Text. Trockene Silberimprägnation

11: *Cyrtolophosis mucicola*, dorsale Ansicht des Silberliniensystems und der Infraciliatur. Trockene Silberimprägnation

12: *Colpoda steini*, rechts-laterale Ansicht der Infraciliatur und des Silberliniensystems. Rechte (rP) und linke (lP) Polykinete des Oralapparates sind gut erkennbar. Trockene Silberimprägnation

