

Zoologisches Institut der Universität Salzburg

Euplotes moebiusi f. *quadricirratu*s (Ciliophora, Hypotrichida)
I. Die Feinstruktur des Cortex und der argyrophilen Strukturen

Euplotes moebiusi f. *quadricirratu*s (Ciliophora, Hypotrichida). I. The Fine Structure
of the Cortex and Argyrophilic Structures

VON WILHELM FOISSNER

Mit 49 Abbildungen

Summary

The fine structure of the cortex and argyrophilic structures of *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s (KAHL 1930–1935) was investigated. (1) The species is redescribed. It differs from *Euplotes charon* (O. F. MÜLLER 1773) in number of bristle rows and caudal cirri, and in the pattern of the dorsal silverline system. (2) The pellicle consists of a pellicle membrane, which is continuous over the whole cell, and membrane-bounded alveoli. Below the inner alveolar-membrane there are two layers of microtubules. Between two adjacent alveoli there is a triangular interalveolareseptum containing a fibril. These fibrils have a diameter of about 30 nm and consist of a fibro-granular material. They are argyrophil and form the silverline system to be seen with the light microscope. These results were verified by the electronmicroscopic investigation of ultrathin sections from specimens prepared with the wet and the dry silver method. A 3-dimensional drawing shows the positioning of the above structures in the cortex. It is proposed that the cortex of all species of the genus *Euplotes* is based on the same principle. Many unexplained and incorrect interpreted observations can be explained by means of this concept (Abb. 2). (3) The linkages between the silverline system and the dorsal bristle complex could be elucidated electron-microscopically. The silverline system forms an outer and an inner circular fibril in this region. Both circular fibrils are linked by silverlines and are continuous with the silverline system of the body. The outer circular fibril is linked with the secretoric ampullae and consists of an about 130–160 nm high ring of argyrophilic substance. Accordingly, the heavy argyrophilie of this fibril can be explained by this concentration of argyrophilic substance. The basal bodies of the cilies are linked with the inner circular fibril. A 3-dimensional drawing shows the positioning of the above structures in the cortex (Abb. 3). (4) The alveoli are lacking between the cilies of the cirri and adoral membranelles. Below the pellicle membrane there is a thin, fibro-granular, argyrophilic zone originating from the fibrils of the interalveolaresepti, and linked with definite structures of the basal bodies. Some new features of the basal bodies of the cirri and adoral membranelles are described. The silver is deposited mainly in the surroundings of the axosome. A schematic drawing shows the positioning of the above structures in the cortex (Abb. 4). (5) The epipharyngeal organelles have a weak argyrophilie. Their origin from the egestion vacuoles is shown. (6) The structure and function of the silverline system is discussed. We call attention to the possibility of a morphogenetic and nervous function of the silverline system because the newer results about morphogenesis and ciliary coordination in ciliates are not incompatible with this hypothesis, originally erected by KLEIN.

I. Einleitung

Die Feinstruktur einiger Arten der Gattung *Euplotes* ist durch die Untersuchungen von ROTH (1957), WISE (1965 b), GLIDDON (1966), GRIM (1966, 1967, 1968), NOBILI (1967), FAURÉ-FREMIET et al. (1968), RUFFOLO (1972), KLOETZEL (1974) und FOISSNER et al. (1975 b) schon verhältnismäßig gut bekannt. Dennoch sind einige wesentliche Fragen, wie der Aufbau der Pellicula und die Lage, Struktur und Funktion des beim Genus *Euplotes* besonders gut darstellbaren Silberliniensystems noch immer in Diskussion.

KLEIN (1926) hat erstmals eine fibrilläre Natur des Silberliniensystems bei *Euplotes* vermutet. In seinen späteren Arbeiten hat KLEIN nicht nur eine fibrilläre Natur, sondern auch eine erregungsleitende und formbildende Funktion des Silberliniensystems postuliert (KLEIN 1927, 1928, 1929, 1942). Dieser Auffassung wurde kurz darauf von GELEI (1929, 1934 a) und JACOBSON (1931) heftig widersprochen, die die Silberlinien von *Euplotes* für stützende Elemente der Pellicula hielten. Kurze Zeit später hat GELEI aber die Kleinschen Befunde bestätigt und war hinfort von der fibrillären Natur und der erregungsleitenden Funktion des Silberliniensystems überzeugt (GELEI 1934 b). TURNER (1933) hat das Silberliniensystem von *Euplotes patella* bei querschnittenen Tieren als unmittelbar unter der Pellicula liegend lokalisiert und die fibrilläre Natur der Silberlinien dadurch bewiesen, daß sie bei bestimmten Schnitten wie feine Drähte herausragten. Gestützt auf diese und andere Befunde nahm TURNER (1933) ebenfalls eine erregungsleitende Funktion des Silberliniensystems an und versuchte zu beweisen, daß das Silberliniensystem mit dem neuromotorischen Apparat verbunden ist, was aber HAMMOND (1937) nicht bestätigen konnte. GARNJOBST (1937) hat bei *Euplotes taylori* die Silberlinien ebenfalls als feine, in der Pellicula liegende Fibrillen identifiziert. CHATTON et al. (1940) sahen in den Silberlinien von *Euplotes* einen Kitt, der die einzelnen Platten der Pellicula verbindet. In neuerer Zeit haben sich von den Lichtmikroskopikern lediglich BONNER (1954) und TUFFRAU (1960) über das Silberliniensystem von *Euplotes* geäußert und die Möglichkeit einer fibrillären Natur in Betracht gezogen.

Mit dem Beginn der Elektronenmikroskopie trat dann überhaupt ein grundsätzlicher Wandel in der Auffassung über die Natur des Silberliniensystems ein. ROTH (1957), der bei *Euplotes patella* vergeblich nach einer fibrillären Struktur gesucht hatte, die dem Silberliniensystem hätte entsprechen können, vermutete in Anlehnung an TAYLOR (1941), daß das Silber auf oder in der Pellicula abgelagert wird und daß pelliculäre Erhöhungen und Vertiefungen irrtümlicherweise für Fibrillen gehalten worden sind. Dieser Ansicht hat sich später auch GLIDDON (1966) angeschlossen, der in Anlehnung an PITELKA (1961) die Alveolenstoßpunkte für die argyrophile Komponente hielt. Unter weitgehender Vernachlässigung der lichtmikroskopischen Befunde haben dann PUYTORAC (1959), EHRET et al. (1959), PITELKA (1961, 1969), DIPPELL (1962) und neuerdings auch RUFFOLO (1972) die Hypothese aufgestellt, daß sich das Silber nicht an Fibrillen, sondern in den Membranstoßpunkten der pelliculären Alveolen oder in pelliculären Erhöhungen und Vertiefungen anlagere. Diese Hypo-

these wurde weitgehend anerkannt (siehe z. B. GRIMSTONE 1961, SMALL et al. 1971). NOBILI (1967) hat bei *Euplotes vannus* und *E. crassus* dann ganz richtig gefolgert, daß es die „bar-like structures“ der Pellicula sind, die für die Entstehung des lichtmikroskopisch sichtbaren Silberliniensystems verantwortlich sind. Eine fibrilläre Natur dieser Strukturen erwähnte NOBILI allerdings nicht.

Gestützt auf rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen von versilberten *Euplotes moebiusi* haben wir (FOISSNER et al. 1975b) bereits zeigen können, daß sich oberhalb der fadenförmigen Silberlinien noch eine abtragbare Schichte befindet und daraus auf eine fibrilläre Natur des Silberliniensystems geschlossen. Weitere elektronenmikroskopische Untersuchungen an Dünnschnitten von versilberten *Colpidium colpoda* und *Telotrochidium elongatum* haben für diese Ciliaten die subpelliculäre Lage und fibrilläre Natur der Silberlinien eindeutig belegt (FOISSNER et al. 1975c, FOISSNER 1975a).

Da auch bei den hypotrichen Ciliaten eine letzte Klärung über die Lage und Natur des Silberliniensystems nur durch die elektronenmikroskopische Untersuchung von versilberten Ciliaten zu erwarten war, habe ich derartige Untersuchungen bei *Euplotes moebiusi* durchgeführt, über die dieser erste Beitrag berichtet.

II. Material und Methoden

*Euplotes moebiusi f. quadricirratu*s (KAHL 1930–1935) wurde in Aufgüssen von Heu und abgestorbenen Blättern gefunden (vgl. FOISSNER 1974a) und in diesem Medium auch kultiviert. Für die licht- und elektronenmikroskopischen Präparationen wurden die Tiere vorsichtig zentrifugiert und ohne vorhergehendes Waschen mit dem Fixans übergossen. Die Untersuchungen erfolgten vergleichend an trocken (FOISSNER 1967, 1968) und naß (CORLISS 1953) präparierten Silberliniensystemen (vgl. FOISSNER 1975a).

Elektronenmikroskopische Präparationen

a. Fixierung nach CHAMPY (Rezept siehe CORLISS 1953, FOISSNER et al. 1975c) auf 3 Min. Dieses Fixans wurde in zweimal gewechseltem DA FANO-Gemisch (Rezept siehe CORLISS 1953, FOISSNER et al. 1975c) ausgewaschen. Über die aufsteigende Alkoholreihe und Propylenoxid (30 Min.) wurde in EPON 812 eingebettet.

b. Bis in 50%igen Alkohol geführte, naß versilberte *E. moebiusi* wurden mitsamt der Gelatineschicht mit einer Rasierklinge vom Objektträger abgelöst und dann in der aufsteigenden Alkoholreihe weitergeführt. Über Propylenoxid (30 Min.) wurden dann die versilberten Ciliaten mitsamt der Gelatineschicht in EPON 812 eingebettet.

c. Trocken versilberte *E. moebiusi* wurden nach der Reduktion des Silbers für 5 Min. mit dest. Wasser überschichtet. Dann wurden die Tiere mitsamt der darunterliegenden Eiweißschicht mit einer Rasierklinge vom Objektträger abgeschabt. Über die aufsteigende Alkoholreihe und Propylenoxid wurde wieder in EPON 812 eingebettet.

Die Dünnschnitte wurden mit Hilfe von Diamantmessern an einem Reichert OMU-2 hergestellt und auf kohleverstärkten, pioloformbefilmten Objektträgern (75 mesh) aufgebracht. Die Kontrastierung erfolgte je 15 Min. mit äthanolischer (50%) Uranylacetatlösung und Bleicitrat nach REYNOLDS (1963). Für die elektronenmikroskopische Untersuchung stand das Elektronenmikroskop EM 9S der Firma Zeiss zur Verfügung.

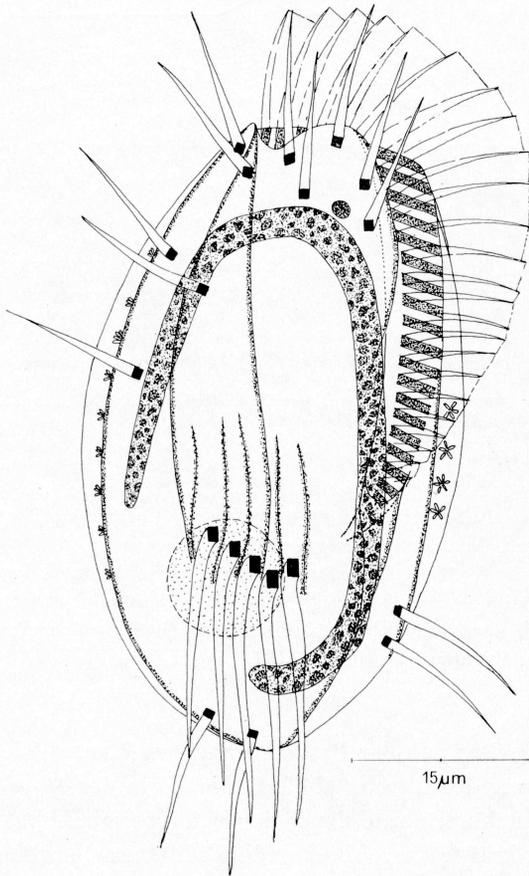


Abb. 1. *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s. Gezeichnet nach Beobachtungen lebender Tiere im Phasenkontrastmikroskop. Das komplizierte Rippenmuster der Ventralseite wurde durch Punktierung hervorgehoben.

III. Ergebnisse

A. Lichtmikroskopische Untersuchungen

1. Taxonomische Bemerkungen: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s wurde von KAHL (1930–35) aus saproben Kulturen des Kieler Hafens beschrieben. 1936 sandte KLEIN eine *Euplotes*-Art, die er in Salataufgüssen gezüchtet hatte, zur genauen Bestimmung an KAHL, der diese Species als *E. moebiusi* identifiziert hat (siehe KLEIN 1936). Die Form mit 4 Caudalcirren wurde meines Wissens nach bisher nicht wiederbeschrieben. Dagegen ist die Stammform, *E. moebiusi*, die nur 3 Caudalcirren aufweist, wiederholt in marinen und brackischen Biotopen gefunden worden (z. B. BORROR 1963, BURKOVSKY 1970, HARTWIG 1973). Die Abb. 1 bei KLEIN (1936) läßt allerdings klar erkennen, daß auch ihm die f. *quadricirratu*s vorgelegen hat, da die Ansatzstellen der 4 Caudalcirren deutlich sichtbar sind.

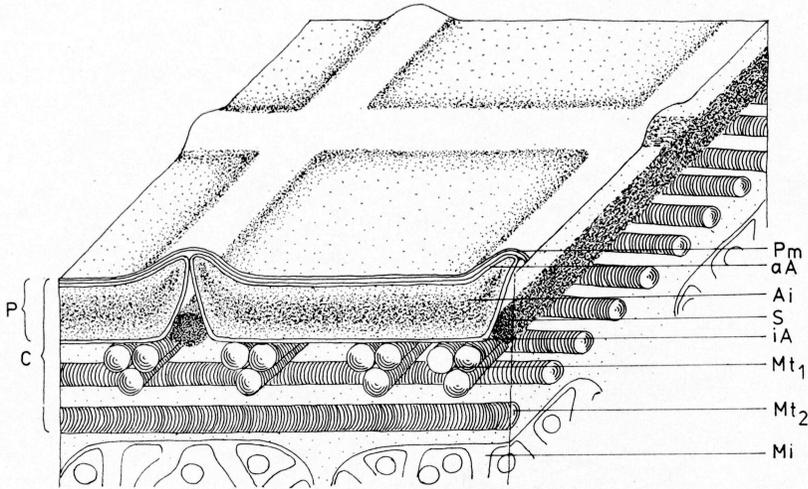


Abb. 2. Dreidimensionale Rekonstruktion eines Teiles des Cortex der Dorsalseite nach Champy-Fixierung. Der Cortex wird durch die Inter-alveolarsepten, in denen die argyrophilen Fibrillen, die Silberlinien (S), verlaufen, in plattenförmige Teile verschiedener Form und Größe zerlegt. Unterhalb der inneren Alveolenmembran (iA) liegen 2 Schichten von Mikrotubuli (Mt₁, Mt₂). Es wird angenommen, daß auch andere Arten des Genus *Euplotes* denselben Aufbau des Cortex besitzen. Erklärung der Abkürzungen siehe S. 114.

Unsere Art entsprach genau der Beschreibung von KAHL (1930–35), insbesondere auch in der Anordnung der Cirren (Abb. 1). Die Form des 45–60 μm großen Tieres ist schlank oval, manchmal vorne deutlich verjüngt (vgl. Abb. 12 auf Seite 638 bei KAHL 1930–35). Die kräftig ausgebildete adorale Membranellzone reicht bis zum unteren Drittel des Tieres und besteht aus 25–30 Membranellen. Die undulierende Membran ist klein und wenig auffällig. Die Ventralseite läßt ein kompliziertes Rippenmuster erkennen (Abb. 1), das ebenfalls von KAHL (1930–35) schon richtig skizziert worden ist. Nach der Versilberung finden sich 8 dorsale Cilienreihen (Abb. 6). Stets war auch feststellbar, daß die Dorsalseite gegen den Rand der Tiere flach ausgezogen ist und die Ventralseite links und rechts um je eine Kinetenreihe überragt. Dort sind auch die sternförmig angeordneten sekretorischen Ampullen gut sichtbar. Der Makronucleus entspricht dem Typ von *Euplotes charon* (siehe TUFFRAU 1960), ist also so lang und stark gekrümmt, daß sich die freien Enden ziemlich nahe kommen. Der Mikronucleus liegt etwa in der Höhe der Einbiegung der adoralen Membranellzone.

In der Anordnung der Cirren ist besonders die dichte Annäherung des oberen Ventralcirrus an den rechten unteren Frontalcirrus auffällig (Abb. 1, 5). Stets wurden 4 Caudalcirren (Abb. 6) und 5 Transversalcirren festgestellt. Eine Variabilität von 3–4 Caudalcirren, wie sie BORROR (1963) bei der Stammform erwähnt, konnte ich nie beobachten.

2. Das Silberliniensystem: Da die Silberliniensysteme verschiedener Arten des Genus *Euplotes* bereits sehr gut bekannt sind (siehe z. B. KLEIN 1928, TURNER

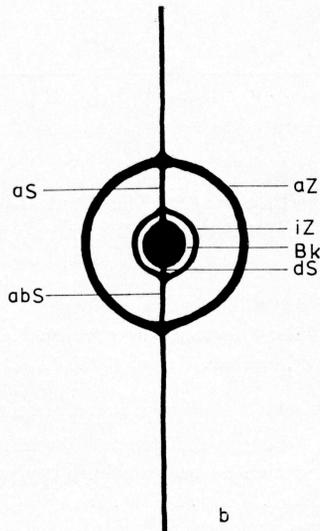
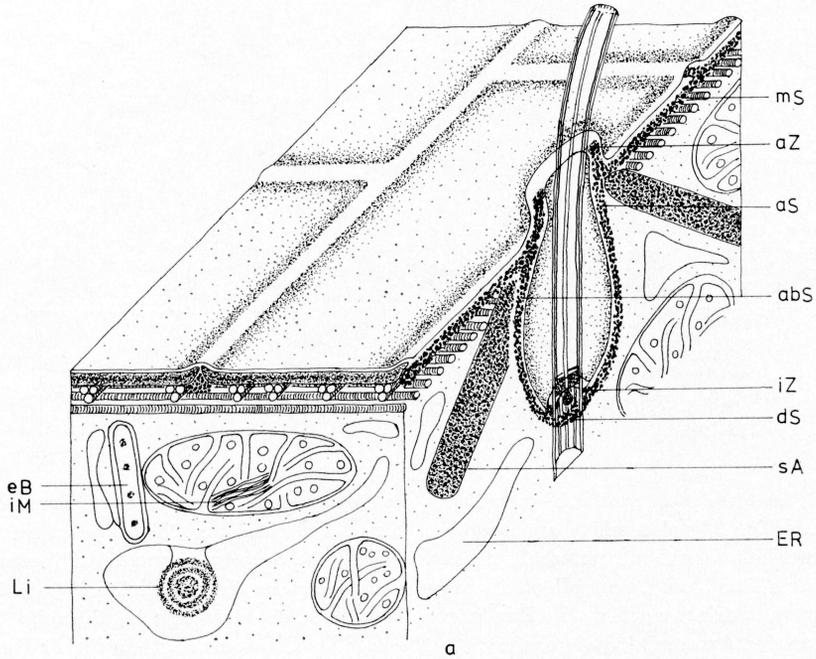


Abb. 3a, b. Dreidimensionale Rekonstruktion eines Teiles des Cortex und des Cytoplasmas der Dorsalseite eines versilberten Tieres. Die Elementarmembranen sind als einfache Linien gezeichnet. Die schematisierte Abb. 3b zeigt den Verlauf der Silberlinien im Bereich des dorsalen Cilienapparates in Aufsicht. Das Silberliniensystem bildet hier eine äußere Zirkularfibrille (aZ), an die die sekretorischen Ampullen (sA) angeschlossen sind und eine innere Zirkularfibrille (iZ), die mit dem Basalkörper (Bk) des Ciliums in Verbindung ist (dS). Die Silberlinien (mS) verlaufen in den Intervalveolaresepten.

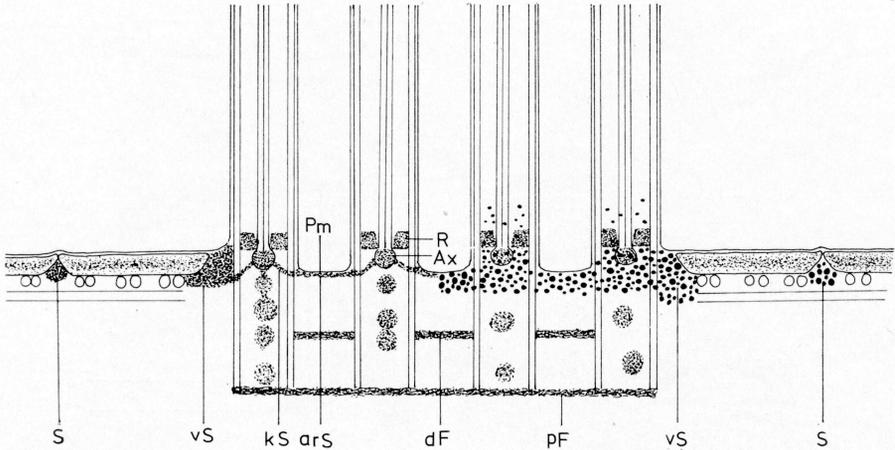


Abb. 4. Schematische Darstellung eines Teiles des Cortex der Ventralseite mit dem Anschnitt eines Cirrus. Die Alveolen enden am Rand des Cirrus. Zwischen den Cilien breitet sich nur die Pelliculamembran aus (Pm), unterhalb der sich eine dünne Schicht argyrophiler Substanz (arS) befindet. Am Rand des Cirrus bildet die argyrophile Substanz eine Verdichtung (vS). Ein Teil dieser Substanz dringt auch in die Basalkörper ein und bildet dort eine kegelförmige Struktur (kS), die an das Axosom (Ax) angeheftet ist. Oberhalb des Axosoms liegt ein dicker Ring fibrogulärer Substanz (R). Das proximale (pF) und distale (dF) Fibrillensystem sind nicht argyrophil.

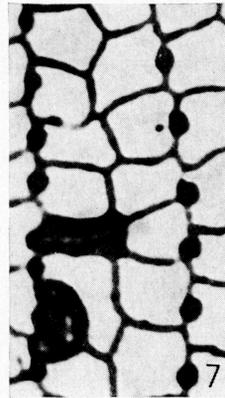
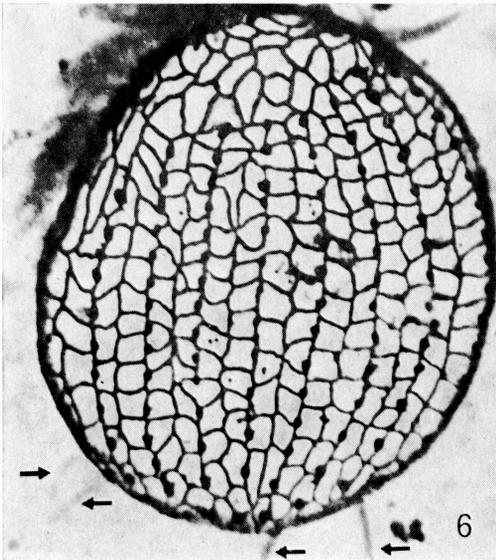
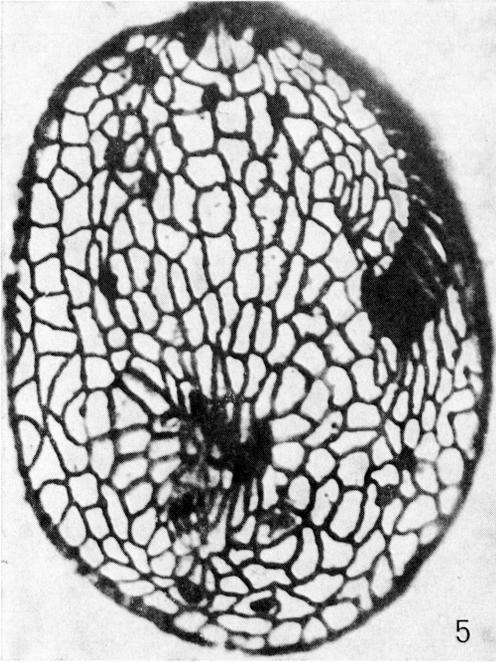
Abb. 5, 6. Gesamtansicht des Silberliniensystems der Ventral- und Dorsalseite nach trockener Silberimprägnation. Die 4 Caudalcirren (Abb. 6, Pfeile) sind noch erkennbar. Vergr. 1000: 1 bzw. 900: 1.

Abb. 7. Stärker vergrößerter Teil des Silberliniensystems der Dorsalseite nach trockener Silberimprägnation. In den mit argyrophiler Substanz ausgefüllten Maschen des Silberliniensystems ist andeutungsweise ein feines Gitter erkennbar. Vergr. 2000: 1.

Abb. 8–10. Elektronenmikroskopische Aufnahmen von trocken versilberten Tieren (Methode c).
Abb. 8. Teil der Ventralseite mit 3 quergeschnittenen Silberlinien und einer längsgeschnittenen Silberlinie (dicker Pfeil). Die Silberlinien liegen unterhalb der pelliculären Membranen (Pm, aA, iA), die blasenförmig aufgeworfen sind. Vergr. 27000: 1.

Abb. 9. Teil der Dorsalseite mit 2 quergeschnittenen Silberlinien. Der Großteil der Silberanlagerung liegt dicht unterhalb der inneren Alveolenmembran (iA), die als scharf konturierte Linie noch deutlich zu erkennen ist. Auf den äußeren Membranen (aA + Pm) ist teilweise ein feinkörniger Silber Niederschlag feststellbar (dicker Pfeil). Vergr. 27000: 1.

Abb. 10. Längsschnitt durch einen Cirrus. Der Großteil der Silberanlagerung findet sich dicht unterhalb der Pelliculamembran und im oberen Teil der Basalkörper (Bk) der Cilien. Das proximale Fibrillensystem (pF) ist noch andeutungsweise erkennbar. Vergr. 27000: 1.



1933, CHATTON et al. 1940, TUFFRAU 1960) und außerdem eine ausgezeichnete Beschreibung der vorliegenden Art von KLEIN (1936) gegeben worden ist, genügen hier eine kurze Charakteristik und die Abb. 5–7. Die Form des ventralen und dorsalen Silberliniensystems entspricht dem Typ von *Euplotes eurystomus* (siehe TUFFRAU 1960). Ventral sind die Silberlinien in unregelmäßig polygonalen Maschen angeordnet, wobei die Cirren- und Membranellenbasen mit diesen Silberlinien verbunden sind (Abb. 5). Auf der Dorsalseite sind die Maschen dagegen regelmäßiger und mehr oder weniger quadratisch (Abb. 6; vgl. auch FOISSNER 1974). Dadurch weicht *Euplotes moebiusi f. quadricirratus* deutlich von *Euplotes charon* ab, der dorsal ein mehr oder weniger rechteckiges Maschenwerk besitzt (siehe TUFFRAU 1960). Die beiden Arten sind also nicht nur durch die unterschiedliche Anzahl von Caudalcirren und dorsalen Cilienreihen, sondern auch mit Hilfe des Silberliniensystems klar zu trennen. Daher kann ich der Ansicht von TUFFRAU (1960), der *Euplotes moebiusi* mit *Euplotes charon* synonymisiert hat, nicht zustimmen. Es ist allerdings bemerkenswert, daß BORROR (1968) bei *E. charon* ein mehr quadratisches Silberliniennetz zeichnete, das sehr dem von *Euplotes moebiusi f. quadricirratus* gleicht. Über die Verbindung des Silberliniensystems mit den Dorsalborsten wird auf Seite 100 ausführlich berichtet.

Je nach der Güte der Präparation weisen die Silberlinien einen mehr oder weniger ausgeprägten körnigen Strukturaspekt auf (vgl. KLEIN 1934, FOISSNER et al. 1974). Häufig sind einzelne Maschen des Systems mit argyrophiler Substanz ausgefüllt (Abb. 7), die manchmal netzartig angeordnet erscheint (vgl. GELEI 1934a, CHATTON et al. 1940). Wesentliche Unterschiede zwischen trocken und naß versilberten Tieren wurden nicht festgestellt (vgl. die Abb. 5–7 mit Abb. 28, 32–34). Jedoch tritt bei nasser Imprägnation nicht selten der Fall ein, daß sich nur die Basen der Cirren und Membranellen imprägnieren, während die Silberlinien überhaupt nicht oder nur sehr schwach imprägniert erscheinen. Dies war auch eine Schwierigkeit bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung, da man im Semidünnschnitt nicht leicht unterscheiden kann, ob man ein gut oder ein schlecht imprägniertes Tier vor sich hat.

B. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

1. Der Cortex

a) Untersuchung von nach Methode a präparierten *Euplotes moebiusi*

Die Pellicula (Abb. 11) besteht aus einer etwa 10 nm dicken, dreischichtigen, kontinuierlich verlaufenden Elementarmembran, die auch die Cilienmembran bildet. Diese Pelliculamembran erscheint meist mehr oder weniger gewellt und aufgeworfen, was wohl ein Präparationsartefakt ist. Unter dieser Pelliculamembran liegt durch einen Zwischenraum von etwa 4 nm getrennt, eine zweite, etwa 10 nm dicke Elementarmembran, die äußere Alveolenmembran. Diese ist in bestimmten Abständen in einem Winkel von etwa 60° abgeknickt und verläuft dann in entgegengesetzter Richtung zurück und bildet so eine dritte etwa 10 nm dicke Elementarmembran, die innere Alveolenmembran, die dicht dem Cytoplasma anliegt. Die 2 Alveolenmembranen sind durch einen etwa 30 nm breiten Zwischenraum getrennt, in dem sich eine stark

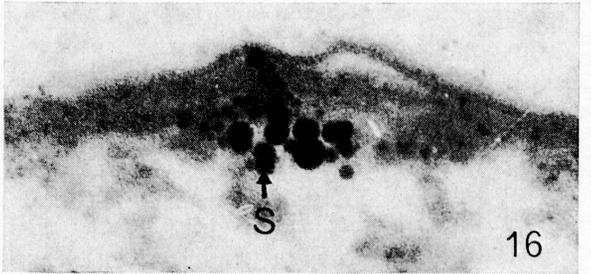
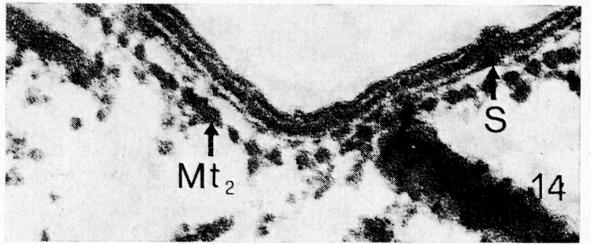
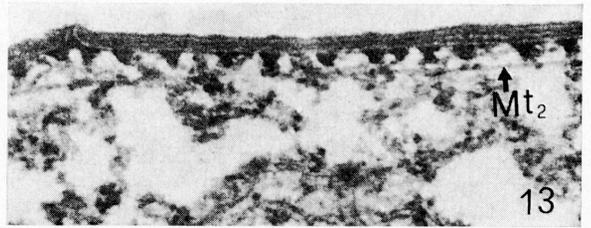
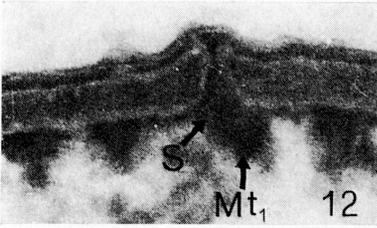
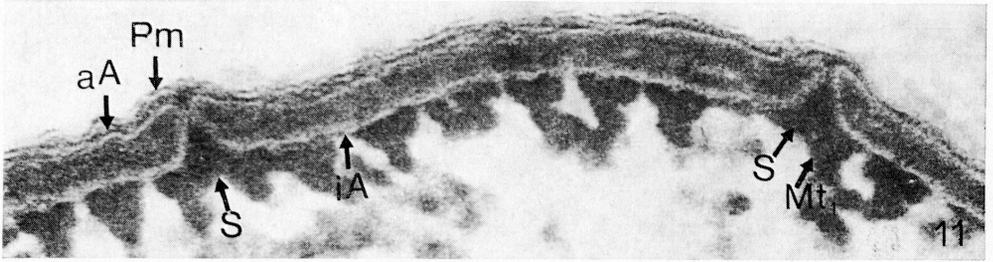
kontrastierbare, fibro-granuläre Masse befindet. Dieser Alveoleninhalt ist in der Mitte am dichtesten und wird gegen die Elementarmembran hin dünner. Durch die Abknickung der äußeren Alveolenmembran werden in der Pellicula etwa gleichseitige Dreiecke mit einer Seitenlänge von 40 nm ausgespart. Die Anordnung dieser Inter-alveolaresepten entspricht genau dem Verlauf der Silberlinien. Sie sind auf der Dorsalseite in ziemlich regelmäßigen (Abb. 18), auf der Ventralseite in sehr unregelmäßigen (Abb. 19) Abständen angeordnet. Die Pellicula wird dadurch in plattenförmige Gebilde (vgl. CHATTON et al. 1940) verschiedener Form und Größe aufgeteilt und lediglich die Pelliculamembran bedeckt kontinuierlich das ganze Tier.

In den dreieckförmigen Inter-alveolaresepten befindet sich eine stark kontrastierbare fibro-granuläre Substanz, deren mehr oder weniger deutlich runder Umriß klar zeigt, daß es sich um eine Fibrille handelt (Abb. 11–13, S). Diese Fibrillen haben einen Durchmesser von etwa 30 nm und sind nicht nur bei quer-, sondern auch bei sagittalgeschnittenen Tieren klar nachweisbar (Abb. 14, S). Ihre eine Seite ragt frei in das Cytoplasma und ist deutlich abgerundet. Vereinzelt war auch feststellbar, daß sich zwischen den Platten der Pellicula ein 1–15 nm breiter Zwischenraum befand, der dann ebenfalls mit stark kontrastierbarer Substanz erfüllt erschien (Abb. 12). Dieses Auseinanderklaffen der einzelnen Platten der Pellicula ist aber sicherlich ein Präparationsartefakt und die sich zwischen ihnen befindliche stark kontrastierbare Substanz sicherlich Material der offensichtlich sehr empfindlichen Fibrillen, die in den Inter-alveolaresepten verlaufen und bei der Präparation mehr oder weniger stark dissoziiert sind.

Dicht unterhalb der inneren Alveolenmembran liegen Dreiergruppen von Mikrotubuli, die in der Längsrichtung des Tieres verlaufen und in Form eines Dreieckes angeordnet sind (Abb. 11, 13). Meist befindet sich ganz in der Nähe der Inter-alveolaresepten je eine Gruppe von Mikrotubuli (Abb. 11, 13, Mt₁), wodurch die Erkennbarkeit der in den Inter-alveolaresepten verlaufenden Fibrillen stark herabgesetzt wird. Abb. 12 zeigt aber, daß die Mikrotubuli auf einer Seite auch fehlen können. Dicht unterhalb dieser Dreiergruppen liegt eine einfache Lage von Mikrotubuli (Abb. 13, Mt₂), die rechtwinkelig zu der ersteren verläuft. Auf der Ventralseite sind die Mikrotubuli in Zweiergruppen angeordnet, was ebenfalls völlig mit den Untersuchungen von GRIM (1967) bei *Euplotes eurystomus* übereinstimmt. Abb. 2 zeigt den Aufbau des Cortex in einer dreidimensionalen Rekonstruktion.

b) Untersuchung von nach Methode b präparierten *Euplotes moebiusi*

Durch den Versilberungsvorgang, wahrscheinlich vor allem durch die Gelatineeinbettung, werden besonders die Pelliculamembran und die äußere Alveolenmembran mehr oder weniger stark geschädigt und erscheinen in unregelmäßigen Abständen blasenförmig aufgetrieben. Dagegen sind die Inter-alveolaresepten mit den in ihnen verlaufenden Fibrillen und der Alveoleninhalt meist noch gut zu erkennen. Die Abbildungen 15–20 zeigen nun zweifelsfrei, daß sich das Silber nur in und dicht unterhalb der Inter-alveolaresepten anlagert. Je nach der Stärke der Imprägnation besitzt die Zone der Silberanlagerung einen Durchmesser von 30–90 nm und ist in exakt



quergeschnittenen Silberlinien kreisrund bis leicht elliptisch (Abb. 15, 18, 20). Der Großteil der 5–30 nm großen Silberpartikel liegt meist dicht unterhalb der Inter-alveolarepten und ist gegen das Cytoplasma nicht scharf abgegrenzt. Diese Lage der Silberlinien an der Grenze von innerer Alveolenmembran und Cytoplasma ist auch bei längsgeschnittenen Silberlinien klar erkennbar (Abb. 17, 18). Bei lichtmikroskopisch wenig gut präpariert erscheinenden Tieren finden sich auch auf und in der Pellicula Silberaggregate, die ganz unregelmäßig angeordnet sind. Aber auch bei gut präpariert erscheinenden Tieren kann man zwischen Pelliculamembran und äußerer Alveolenmembran oft sehr kleine Silberaggregate feststellen (Abb. 18, dicke Pfeile). Solche Silberniederschläge sind teilweise wegen ihrer Kleinheit lichtmikroskopisch überhaupt nicht sichtbar und sind daher bei der Deutung der Befunde unmaßgeblich (vgl. ZAGON 1970).

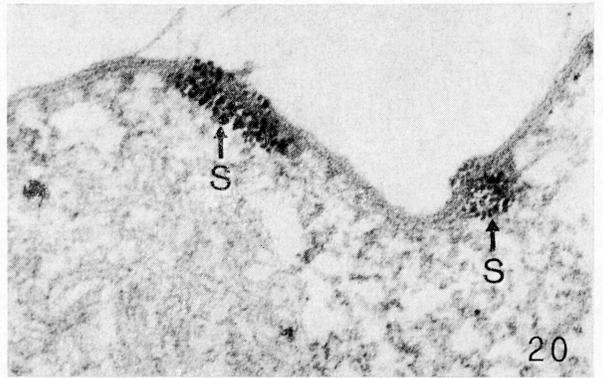
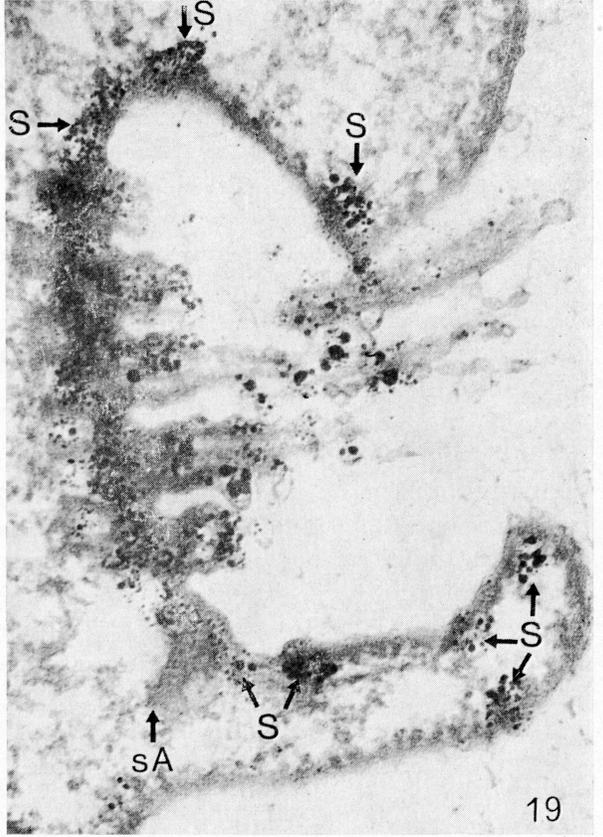
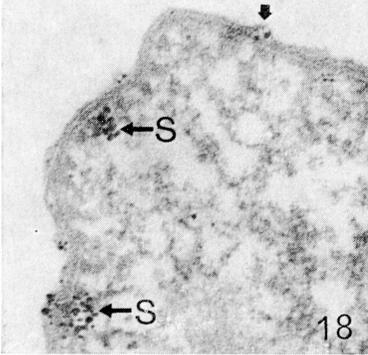
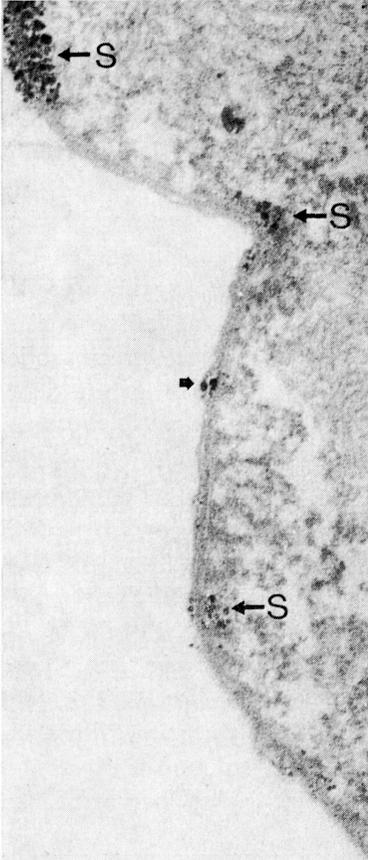
c) Untersuchung von nach Methode c präparierten *Euplotes moebiusi*

Auch die elektronenmikroskopische Untersuchung von trocken versilberten Tieren brachte so gute Resultate, daß klar ersichtlich wurde, daß die Silberlinien unterhalb der Pelliculamembran und der äußeren Alveolenmembran verlaufen (Abb. 8, 9). Die innere Alveolenmembran ist als scharf konturierte Linie manchmal noch gut zu erkennen (Abb. 9, iA). Der Alveoleninhalt ist dagegen kaum mehr nachweisbar. Die Silberaggregate erscheinen bei dieser Präparation oft mehr fadenförmig (Abb. 9) und liegen sehr dicht beieinander. Ob der in Abb. 9 an der Oberfläche der Pelliculamembran erkennbare, ziemlich gleichmäßige Silberniederschlag mit den ausgefüllten Maschen in Abb. 7 identisch ist, konnte nicht sicher entschieden werden. Aus experimentellen Untersuchungen (FOISSNER, unveröffentlicht) scheint jedoch hervorzugehen,

Abb. 11–13. Querschnitte durch den Cortex nach Champy-Fixierung (Methode a). Die Pellicula besteht aus der kontinuierlich verlaufenden Pelliculamembran (Pm) und den membranbegrenzten Alveolen (aA, iA). In den Inter-alveolarepten ist eine stark kontrastierbare, fibro-granuläre Substanz (S), die argyrophil ist (vgl. z. B. Abb. 16). Die 2 Lagen von Mikrotubuli (Mt₁, Mt₂) sind deutlich erkennbar (Abb. 13). Vergr. 155000 : 1, 155000 : 1, 48000 : 1.

Abb. 14. Längsschnitt durch den Cortex nach Champy-Fixierung (Methode a). Im Inter-alveolareptum ist eine im Querschnitt etwa kreisrunde Fibrille (S) erkennbar. Die Mt₂ sind quergeschnitten (vgl. Abb. 13). Vergr. 48000 : 1.

Abb. 15–20. Querschnitte durch den Cortex von naß versilberten Tieren (Methode b). Die Silberlinien (S) liegen in den Inter-alveolarepten, genau dort, wo sich nach Champy-Fixierung die stark kontrastierbare, fibro-granuläre Substanz findet. Auch bei längsgeschnittenen Silberlinien (z. B. Abb. 17) ist klar erkennbar, daß sich das Silber nur an der Grenze von Pellicula und Cytoplasma anlagert. Abb. 19 zeigt einen Querschnitt im Bereich des ersten rechten Frontalcirrus. Die ihn begrenzenden Rippen (vgl. Abb. 1), in denen viele Silberlinien verlaufen (vgl. Abb. 5), sind besonders schön erkennbar. Die sekretorischen Ampullen (sA) sind an der Spitze von argyrophiler Substanz (Silberlinien) umgeben. Beim Cirrus findet sich die Silberanlagerung nur dicht unterhalb der Pelliculamembran und im oberen Teil der Basalkörper. Die dicken Pfeile in Abb. 18 weisen auf einen unspezifischen Silberniederschlag zwischen Pelliculamembran und äußerer Alveolenmembran hin. Vergr. 48000 : 1, 155000 : 1, 48000 : 1, 48000 : 1, 48000 : 1, 48000 : 1.



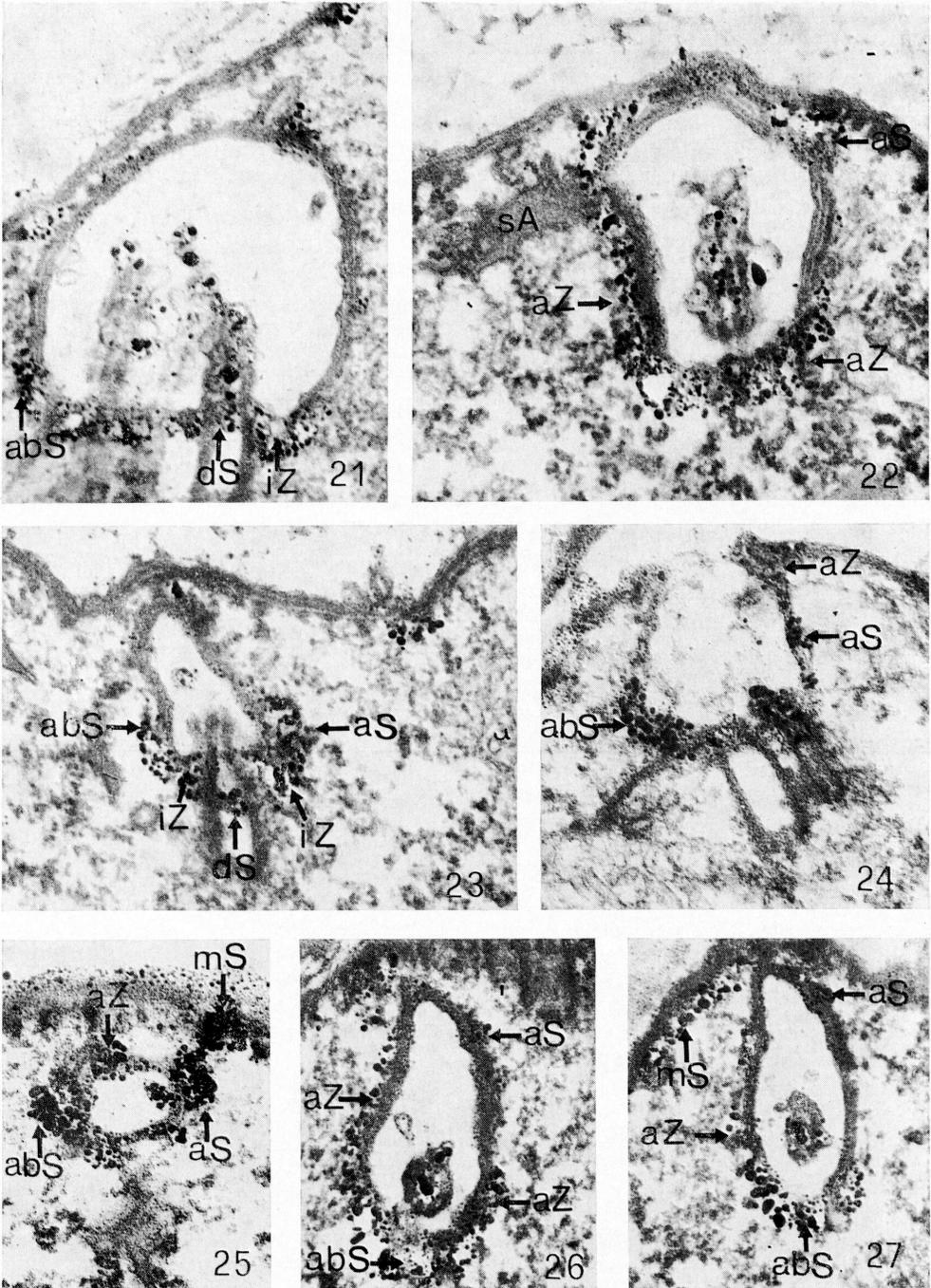


Abb. 21–27. Quer- (Abb. 21, 24), Schräg. (Abb. 22, 23) und Flachschnitte (Abb. 25, 26, 27) durch dorsale Cilienapparate (Methode b). Nähere Erklärungen bei den Abb. 3a, b, 32–34 und im Text. Vergr. 41000:1, 48000:1, 48000:1, 41000:1, 41000:1, 41000:1, 41000:1.

daß die ausgefüllten Maschen ein sich unter der Pelliculamembran ausbreitendes Zerfallsprodukt der Silberlinien sind. Darauf weist auch hin, daß sich bei einem Auseinanderklaffen der Platten der Pellicula die dissoziierte Substanz der Silberlinien in dem Zwischenraum von Pelliculamembran und äußerer Alveolenmembran ausbreitet (Abb. 12). Sicherlich sind aber die in schlecht ausgefallenen trockenen oder nassen Silberpräparaten auftretenden diffusen Silberniederschläge auf der Pellicula lokalisiert und haben so mit dem Silberliniensystem nichts zu tun.

2. Der dorsale Cilienapparat

Obwohl bereits zahlreiche licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über den dorsalen Cilienapparat der Euplotidae vorliegen (z. B. KLEIN 1928, 1936, GELEI 1929, 1934a, HAMMOND 1937, CHATTON et al. 1940, FAURE-FREMIET 1968), sind die Beziehungen des Silberliniensystems zu diesem Apparat bisher von keinem Autor richtig erkannt worden, wie mir die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben. Tatsächlich sind die Verhältnisse auf Grund von lichtmikroskopischen Untersuchungen recht schwer abklärbar. Bei trocken und naß versilberten *Euplotes* konnte ich lichtmikroskopisch folgenden Verlauf der Silberlinien feststellen: Die Silberlinien durchziehen scheinbar in vertikaler Richtung einen stark argyrophilen Ring (die Kleinsche Zirkularfibrille) und treten dabei mit den Basalkörpern der Cilien in Verbindung (Abb. 32—34). Bemerkenswert ist die starke Argyrophilie dieser Zirkularfibrille, die besonders bei naß versilberten Tieren auffällt (Abb. 32—34). Interessant ist auch, daß sich bei stärkerer Imprägnation der rosettenartig angeordneten sekretorischen

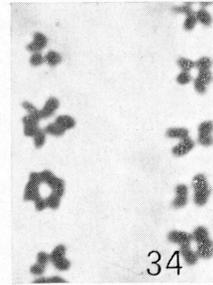
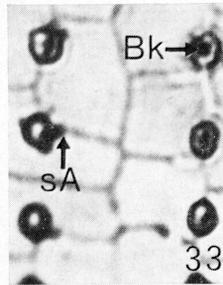
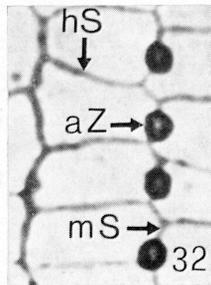
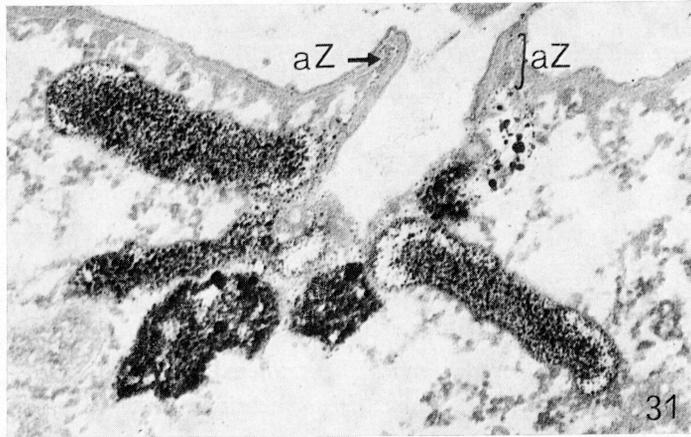
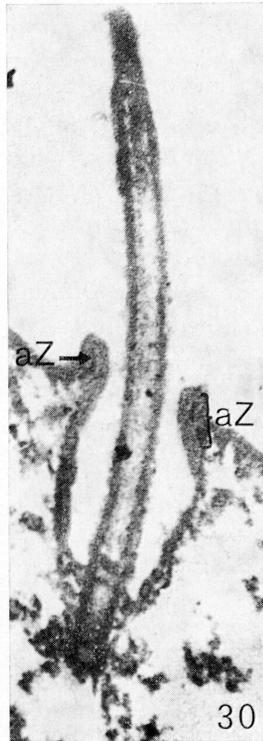
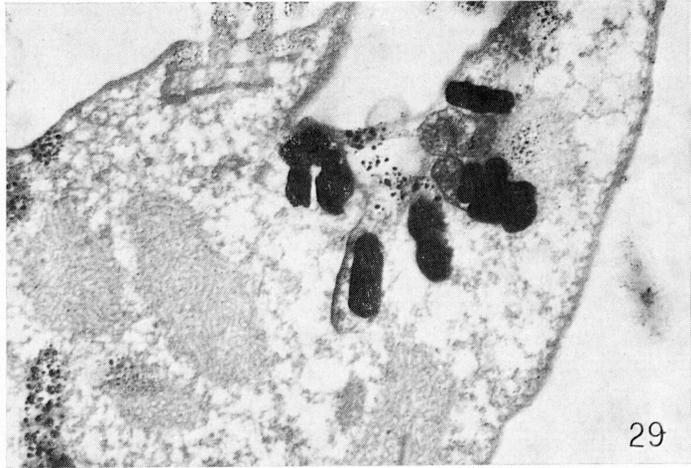
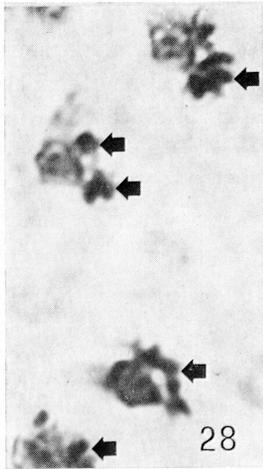
Abb. 28. Sekretorische Ampullen (Pfeile) bei den Cirrenbasen der Ventralseite (nasse Silberimprägnation). Vergr. 2500: 1.

Abb. 29. Elektronenmikroskopische Aufnahme einer Gruppe von sekretorischen Ampullen der Ventralseite (Methode b). Der Inhalt der Ampullen weist eine starke Argyrophilie auf. Bei diesem Tier waren nur die Cirrenbasen und die sekretorischen Ampullen imprägniert worden (vgl. Abb. 34). Vergr. 23000: 1.

Abb. 30. Schnitt durch einen dorsalen Cilienapparat (Methode a). Die äußere Zirkularfibrille (aZ) besteht aus einem etwa 130—160 nm hohen Ring fibro-granulärer Substanz, der in der „Lippe“ liegt (vgl. Abb. 25—27). Vergr. 39000: 1.

Abb. 31. Sekretorische Ampullen der Dorsalseite (Methode b). Der Inhalt weist einen feinen, dichten Silber Niederschlag auf. Die fibro-granuläre Substanz der äußeren Zirkularfibrille (aZ) ist deutlich erkennbar. Auch bei diesem Tier war das Silberliniensystem nicht imprägniert (vgl. Abb. 34). Vergr. 46000: 1.

Abb. 32.—34. Teile des Silberliniensystems der Dorsalseite nach nasser Silberimprägnation. In Abb. 32 sind neben den meridional (mS) und horizontal (hS) verlaufenden Silberlinien nur die äußeren Zirkularfibrillen (aZ) der dorsalen Cilienapparate imprägniert worden. In Abb. 33 sind zusätzlich die Basalkörper (Bk) der Cilien und einige sekretorische Ampullen (sA) erkennbar. In Abb. 34 sind dagegen nur die sternförmig angeordneten sekretorischen Ampullen imprägniert worden. Vergr. 2500: 1, 29000: 1, 2900: 1.



Ampullen, das Silberliniensystem in den meisten Fällen entweder überhaupt nicht oder nur ganz schwach imprägniert (Abb. 28, 34). In einigen günstigen Präparaten waren jedoch sowohl die Zirkularfibrillen als auch die sekretorischen Ampullen gleichzeitig imprägniert, so daß klar ersichtlich wurde, daß sie mit der Zirkularfibrille in Kontakt sind (Abb. 33). GELEI (1929) hat keine Verbindung der sekretorischen Ampullen zu der Zirkularfibrille festgestellt. Er zeichnete sie ziemlich tief unter der Pellicula liegend, fast eben ausgebreitet. HAMMOND (1937) hat dagegen richtig erkannt, daß die Ampullen in Richtung der Zirkularfibrille konvergieren.

Die doch eher seltene Argyrophilie der sekretorischen Ampullen kann man wohl damit erklären, daß sie nur kurz vor dem Ausstoß, der durch eine Umwandlung der parakristallinen in eine mehr amorphe Struktur gekennzeichnet ist (FAURÉ-FREMIET et al. 1968), argyrophil sind. Außerdem ist zu bedenken, daß sicherlich der Großteil der Ampullen durch den Fixierungsschock ausgestoßen wird, da man sie im Elektronenmikroskop nur selten nachweisen kann.

Nach Methode a präparierte Tiere zeigen den Aufbau des dorsalen Cilienapparates so wie ihn FAURÉ-FREMIET et al. (1968) bei *Euplotes eurystomus* beschrieben haben. Das etwa $2\ \mu\text{m}$ lange Cilium inseriert in einer etwa $0,8\ \mu\text{m}$ tiefen und $0,5\ \mu\text{m}$ breiten Grube, die durch eine nach außen gebogene Lippe begrenzt ist (Abb. 30). Pro Grube finden sich meist eine, selten 2 (Abb. 24) oder 3 (Abb. 21) Cilien. Möglicherweise existiert hier eine regionale Verschiedenheit. In der lippenartigen Vorwölbung befindet sich eine $130\text{--}160\ \text{nm}$ hohe, gegenüber dem Alveoleninhalt dunkler kontrastierte fibro-granuläre Substanz (Abb. 30, 31), die auch schon von FAURÉ-FREMIET et al. (1968) bemerkt worden ist. Serienschnitte zeigten, daß diese Substanz die Öffnung kreisförmig umgibt und aus den Fibrillen der Inter-alveolarsepten hervorgeht.

Versilberte Tiere lassen im Elektronenmikroskop folgenden Verlauf der Silberlinien in dieser Region erkennen: Die meridional verlaufenden Silberlinien (Abb. 3a, b, 25 mS) spalten sich am oberen Rand der Grube in 3 Äste auf. 2 umrunden die Grube und vereinigen sich hinter ihr wieder, wodurch die äußere Zirkularfibrille entsteht (Abb. 3a, b, 22, 25—27 aZ). Die bereits erwähnte stärkere Argyrophilie dieser äußeren Zirkularfibrille ist nun ganz offensichtlich auf die größere Masse der dort befindlichen argyrophilen Substanz zurückzuführen. Die Abb. 25—27 zeigen 3 Serienschnitte im Bereich der Lippe, aus denen eindeutig hervorgeht, daß die Zone der Silberanlagerung hier mindestens $150\text{--}200\ \text{nm}$ hoch ist. Der dritte Ast steigt dagegen in die Grube hinab (Abb. 3a, b, 23—27 abS) und teilt sich unmittelbar vor dem Basalkörper wieder in 3 Äste auf. Die 2 äußeren umrunden den Basalkörper und bilden so die innere Zirkularfibrille (Abb. 3a, b, 21, 23 iZ), der mittlere Ast durchsetzt den Basalkörper (Abb. 3a, b, 21, 23 dS). Auf der anderen Seite des Basalkörpers vereinigen sich die die 3 Äste wieder und steigen als eine Silberlinie die Grube hinauf (Abb. 3a, b, 23—27 aS), um sich dort mit den beiden Ästen der äußeren Zirkularfibrille zu vereinen. Ein anschauliches Bild dieser komplizierten Verhältnisse bieten die Abb. 3a, b. Es ist nun klar, daß die auf- und absteigende Silberlinie im Lichtmikroskop als die oben erwähnte, die äußere Zirkularfibrille durchziehende Silberlinie erscheint.

Wie bereits oben erwähnt worden ist, sind die sekretorischen Ampullen der Dorsal-seite mit der äußeren Zirkularfibrille, die der Ventralseite mit den cirrennahen Silberlinien in Verbindung. Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen bestätigten die lichtmikroskopisch festgestellten Verhältnisse weitgehend (siehe Abb. 19, 22, 29). Nicht selten erhält man jedoch Anschnitte (Abb. 31), die scheinbar das Gegenteil zeigen (vgl. auch FAURÉ-FREMIET et al. 1968). Ich glaube jedoch, daß derartige Bilder durch eine nicht optimale Schnittlage entstehen. Bei einem leicht seitlichen Anschnitt dieser schräggestellten, zylinderförmigen Ampullen müssen sich Bilder ergeben, die so aussehen, als wären die Ampullen weder mit der äußeren Zirkularfibrille noch mit dem Cortex in Kontakt. Der Inhalt der Ampullen ließ manchmal einen sehr dichten, feinkörnigen Silberniederschlag erkennen (Abb. 29, 31).

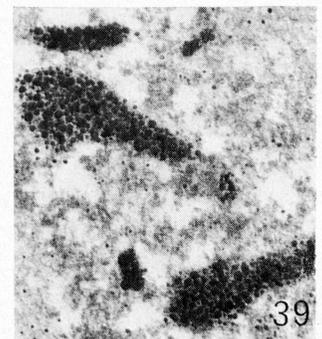
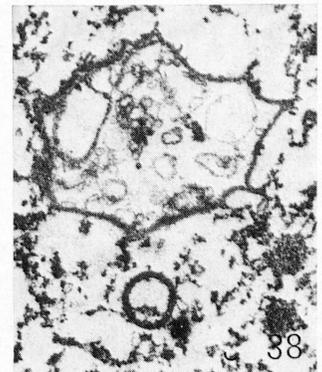
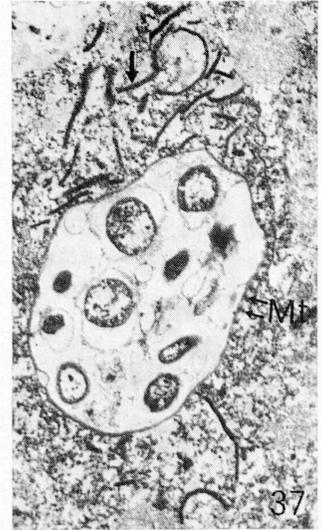
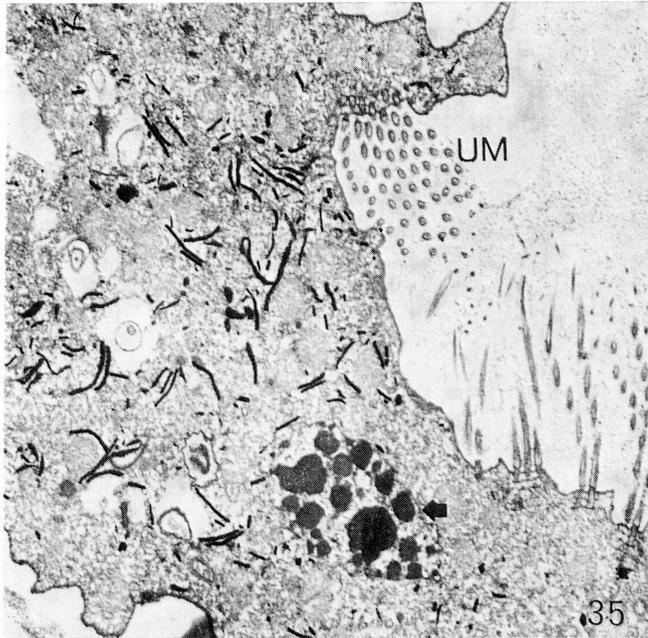
3. Die Cirren und die adoralen Membranellen

a) Untersuchung von nach Methode a präparierten *Euplotes moebiusi*

Der Aufbau der Cirren und der adoralen Membranellen und ihre Verbindungen mit den corticalen und subcorticalen Fibrillensystemen, ist durch die Untersuchungen von ROTH (1957), GLIDDON (1966), GRIM (1966, 1967, 1968) und RUFFOLO (1972) weitgehend aufgeklärt worden. Bei *Euplotes moebiusi* bestehen die Membranellen ebenfalls aus 2 vollständigen und einer verkürzten Cilienreihe (Abb. 35), und die Basalkörper werden durch ein proximales und distales Fibrillensystem verbunden (Abb. 45, 48). Die undulierende Membran besteht aus 7—9 Reihen dicht gepackter Cilien (Abb. 35). Bei *Euplotes eurystomus* soll diese aus 4 (GLIDDON 1966) bzw. 12 (GRIM 1968) Cilienreihen aufgebaut sein.

Wenig und zum Teil Widersprüchliches ist dagegen über die Struktur der Basalkörper der Cirren und Membranellen bei *Euplotes* bekannt. Während ROTH (1957) feststellte, daß die 2 Zentralfibrillen der Cilien auch in die Basalkörper hinabreichen und nicht wie gewöhnlich am Axosom enden, hat GLIDDON (1966) diesen Befund nicht bestätigen können. Auch die vorliegende Studie bringt keine Bestätigung der Rothschen Beobachtung. Es war lediglich feststellbar, daß sich im Zentrum der Basalkörper elektronendichte Granula befinden (Abb. 45—47), die auch außerhalb der Basalkörper vereinzelt anzutreffen sind und auch bei vielen anderen Ciliaten nachgewiesen worden sind. Bei *Tetrahymena pyriformis* sind diese Granula in Form eines zusammenhängenden Stranges angeordnet (ALLEN 1967), was wahrscheinlich dem natürlicheren Zustand entspricht. Möglicherweise hat ROTH (1957) diese granuläre Masse, die, wie seine Aufnahmen erkennen lassen, in Form von 2 Strängen angeordnet ist, als Mikrotubuli interpretiert.

Die auffälligste Struktur der Basalkörper von *E. moebiusi* ist ein 40—45 nm dicker Ring granulärer, stark kontrastierbarer Substanz dicht oberhalb des Axosoms. Ein derartiger Ring ist bisher wohl nicht beschrieben worden; meist findet sich oberhalb des Axosoms nur eine dünne, etwas elektronendichtere Zone (siehe zusammenfassende Darstellung bei PITEKKA et al. 1964). GLIDDON (1966) hat in seiner schematischen Darstellung der Cirren von *Euplotes eurystomus* ebenfalls einen der-



artigen dicken Ring gezeichnet, aber im Text nicht besprochen. Das Axosom ist kugelförmig und wird mit den peripheren Mikrotubuli des Basalkörpers über schräg verlaufende Brücken, die aus fibro-granulärem Material bestehen, verbunden (Abb. 44, 47). Diese Brücken sind in Wirklichkeit kegelförmige Strukturen, wie die Analyse von Serienschnitten zeigte. Eine Basalplatte, die für die Basalkörper vieler anderer Ciliaten charakteristisch ist, fehlt bei *E. moebiusi*.

Die Cilien weisen das typische 9+2-Muster auf und erschienen bei der hier angewendeten Fixierungstechnik stets isoliert, was aber sicherlich ein Präparationsartefakt ist, da GRIM (1967) klar gezeigt hat, daß die Cilien der Cirren und der adoralen Membranellen eng miteinander verbunden sind. Die Cilienmembran besitzt allerdings viele knopfartige Vorwölbungen (Abb. 45, 47), die im natürlichen Zustand die Cilien vielleicht zahnradartig verbinden. Die beiden Zentralfibrillen lassen häufig eine wellenförmige Verbiegung erkennen (Abb. 45, 47). Am distalen Ende sind die Cilien ziemlich plötzlich verjüngt und die Mikrotubuli sind in diesem Bereich ganz unregelmäßig angeordnet und werden immer weniger (Abb. 40—43). An der äußersten Spitze findet sich nur ein elektronendichtes Granulum (Abb. 44) (vgl. ROTH et al. 1964).

Im Bereich der Cirren und Membranellen enden die pelliculären Alveolen (Abb. 45 bis 47), und zwischen den Cilien breitet sich nur die Pelliculamembran aus. ROTH (1957) hat in einer Bildbeschreibung (Fig. 3) ebenfalls einen derartigen Aufbau der Pellicula in diesem Bereich erwähnt. Nicht unterbrochen ist dagegen der Verlauf der für die Argyrophilie verantwortlichen Strukturen. Diese bilden am Ende der Alveolen eine dichte, etwa 60—90 nm große, fibro-granuläre Anhäufung (vgl. ROTH 1957!) und breiten sich dann in sehr dünner Schichte über die ganze Cirren- bzw. Membranellenbasis aus (Abb. 45, 47 arS, vS). Diese fein verteilte, fibrilläre Masse, die also aus den Inter-alveolarsepten hervorgeht, dringt auch in die Basalkörper ein und bildet dort die oben beschriebene, mit dem Axosom verbundene kegelförmige Struktur (Abb. 45, 47). Abb. 4 zeigt diese recht komplizierten und bisher nicht bekannt gewesenen Struktureinheiten in einer schematischen Darstellung.

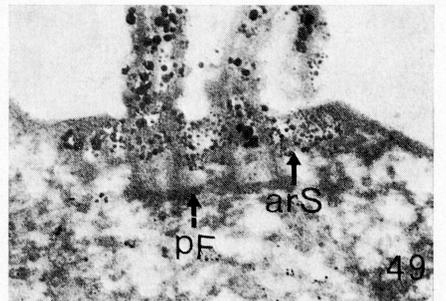
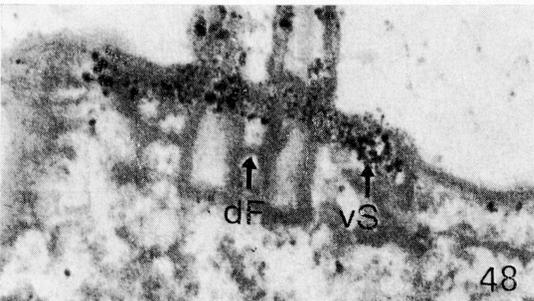
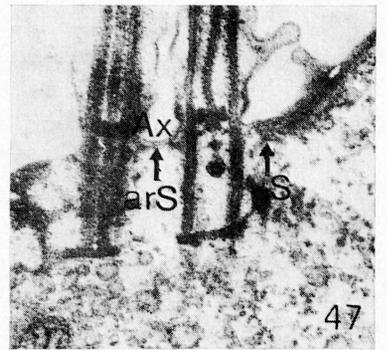
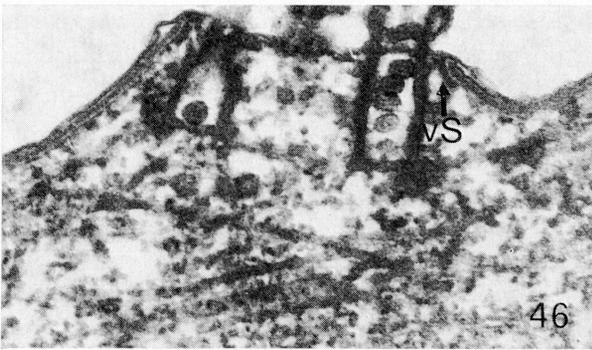
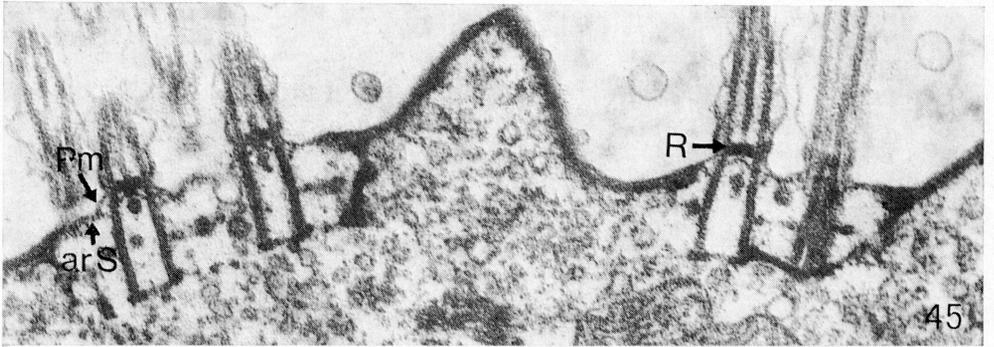
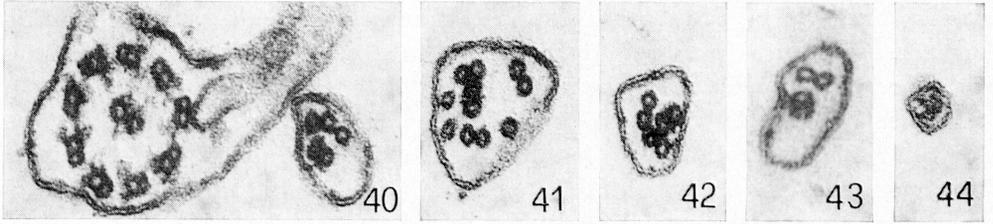
b) Untersuchung von nach Methode b und c präparierten *Euplotes moebiusi*

Wie bereits oben erwähnt worden ist, stammt die argyrophile Komponente der Cirren- und Membranellenbasen von jener dünnen, fibro-granulären Schichte, die sich als direkte Fortsetzung von den in den Inter-alveolarsepten verlaufenden Fibrillen

Abb. 35. Querschnitt in der Höhe der undulierenden Membran (UM), die aus 8 Cilienreihen aufgebaut ist (Methode a). Die adoralen Membranellen lassen 2 durchgehende Cilienreihen und eine verkürzte erkennen. Die epipharyngealen Organellen fallen durch ihre starke Kontrastierbarkeit auf und sind im Cytoplasma ziemlich regellos verstreut. Der Pfeil weist auf den querschnittenen Makronucleus. Vergr. 6100:1.

Abb. 36, 39. Querschnitt in der Höhe des Pharynx (Methode b). In den epipharyngealen Organellen läßt sich ein feiner Silber Niederschlag nachweisen. Vergr. 22700:1, 45000:1.

Abb. 37, 38. Genese der epipharyngealen Organellen aus den Egestionsvakuolen. Nähere Erklärungen im Text. Vergr. 45000:1 (Methode a), 55000:1 (Methode b).



verstehen läßt. Tatsächlich findet sich bei fein imprägnierten Cirren- und Membranellenbasen nur dicht unterhalb der Pellicula eine Silberanlagerung (Abb. 19, 29, 48, 49). Die Abb. 48 und 49 zeigen nicht nur querschnittene Silberlinien dicht neben der Cirrenbasis (Abb. 48 vS), die unzweifelhaft an derselben Stelle liegen wie die oben erwähnten fibro-granulären Anhäufungen, sondern lassen auch klar erkennen, daß diese Silberlinien kontinuierlich in die eigentliche Cirrenbasis übergehen.

Bei den Basalkörpern findet sich der Großteil der Silberanlagerung in der Umgebung des Axosoms, und vermutlich ist die oben beschriebene kegelförmige Struktur die eigentliche argyrophile Komponente. Die Cilien weisen einen sehr unregelmäßigen, wohl unspezifischen Silber Niederschlag auf (Abb. 19, 48, 49). Wie die Abb. 29, 48 und 49 weiter zeigen, sind weder das proximale und distale Fibrillensystem noch die „neuromotorischen“ Fasern argyrophil.

Die elektronenmikroskopische Untersuchung von trocken versilberten Tieren ergab völlig übereinstimmende Resultate. Abb. 10 zeigt ebenfalls, daß sich das Silber nur dicht unterhalb der Pellicula anlagert.

4. Die epipharyngealen Organellen

Diese erstmals von ROTH (1957) bei *Euplotes patella* und später von FAURÉ-FREMIET et al. (1968) bei *Euplotes eurystomus* genauer untersuchten Organellen, sind neuerdings von KLOETZEL (1974) auch funktionell weitgehend aufgeklärt worden. Bei *Euplotes moebiusi* sind diese Organellen in gleicher Ausbildung wie bei den oben angeführten Arten vorhanden. Schnitte von versilberten Tieren zeigten einen sehr feinen Silber Niederschlag in den einzelnen diskusartigen Strukturen (Abb. 35, 36, 38, 39). Auch lichtmikroskopisch ist an günstig versilberten Tieren eine leichte Argyrophilie dieser Organellen erkennbar.

Abb. 40–44. Querschnitte durch Cilien der adoralen Membranellen in verschiedener Höhe (Methode a). Im oberen Teil der Cilien wird das Mikrotubulimuster unregelmäßig (Abb. 41–43). In der Cilienspitze findet sich ein elektronendichtes Granulum (Abb. 44). Alle Vergr. 106000:1.

Abb. 45–47. Schnitte durch Membranellen (Abb. 45, 46) und Cirren (Abb. 47) (Methode a). Zwischen den Cilien findet sich nur die Pelliculamembran (Pm), unter der eine dünne Zone fibro-granulärer Substanz (arS) liegt, die argyrophil ist (vgl. Abb. 48, 40). Am Rande der Alveolen liegt eine Anhäufung argyrophiler, fibro-granulärer Substanz (vS) (vgl. Abb. 48). Von dieser Anhäufung ziehen Stränge in das Innere der Basalkörper und bilden dort eine kegelförmige Struktur, die am Axosom (Ax) angeheftet ist. Oberhalb des Axosoms liegt ein dichter Ring (R) fibro-granulärer Substanz. Vergr. 33000:1, 46000:1, 39000:1.

Abb. 48, 49. Schnitte durch versilberte Cirrenbasen (Methode b). Die Silberanlagerung findet sich nur dicht unter der Pelliculamembran und im oberen Teil der Basalkörper. Die dicht neben den Cilien liegenden Silberlinien (vS) gehen kontinuierlich in die unter der Pelliculamembran liegende argyrophile Substanz (arS) über. Das proximale (pF) und distale (dF) Fibrillensystem sind nicht argyrophil. Vergr. 46000:1, 46000:1.

ROTH (1957) und FAURÉ-FREMIET et al. (1968) beschrieben diese diskusförmigen Organellen (siehe KLOETZEL 1974) nur aus der unmittelbaren Umgebung des Pharynx. In Übereinstimmung mit KLOETZEL (1974) konnte ich feststellen, daß sie sich auch im ganzen Tier verstreut finden (Abb. 35), mit einer deutlichen Konzentration in der Nähe des Pharynx (Abb. 36) und der Egestionsvakuolen (Abb. 37). Vereinzelt wurde auch eine rohrartige, halbkreisförmige (Abb. 37, 38) oder trommelschlägelartige (Abb. 39) Ausbildung dieser Organellen beobachtet. Die von RIEDER (1970) beschriebenen blattartigen Zellbestandteile von *Didinium nasutum*, die den Granula der Langerhanszellen der menschlichen Epidermis ähnlich sind, entsprechen vermutlich ebenfalls epipharyngealen Organellen.

KLOETZEL (1974) vermutete, daß sich diese intracellulären Membranpools aus den Resten der Egestionsvakuolen bilden, wie dies BRADBURY (1973) bei einem apostomaten Ciliaten auf Grund von Peroxidase-Untersuchungen schon früher angenommen hatte. Ich habe weitere Hinweise für die Richtigkeit dieser Vorstellung gefunden. Die Abb. 38 läßt eine Egestionsvakuole erkennen, in der sich ein polygonaler Ring von derselben elektronenmikroskopischen Dichte wie die epipharyngealen Organellen befindet. Dicht unterhalb dieses polygonalen Ringes liegt ein kleiner, kreisrunder Ring, den man für ein fortgeschritteneres Stadium der Zusammenziehung einer Egestionsvakuole halten kann. Diese kleinen Ringe sind in Wirklichkeit Röhren, die sich später offensichtlich aufspalten (Abb. 37, Pfeil) und so die typischen diskusartigen Organellen bilden. Für diese fortgesetzte Zusammenziehung der Egestionsvakuolen könnten vielleicht die dicht an der äußeren, Vakuolenmembran befindlichen Mikrotubuli verantwortlich sein (Abb. 37, Mt).

IV. Diskussion

1. Die „bar-like structures“ der Pellicula von *Euplotes*

NOBILI (1967) hat „bar-like structures“ erstmals bei *Euplotes vannus* und *E. crassus* beschrieben. Es sind in der Pellicula liegende, 800–1000 Å durchmessende, elektronendichte Strukturen, die auf der Dorsalseite in regelmäßigeren Abständen als auf der Ventralseite angeordnet sind. Alle Membranen des Cortex sollen an diesen Stellen unterbrochen sein. Die Abbildungen von NOBILI (1967) zeigen aber lediglich, daß die Alveolenmembranen unterbrochen sind und die Pelliculamembran an diese Strukturen angeheftet ist.

Diese „bar-like structures“ entsprechen nun offensichtlich den in den Inter-alveolar-septen verlaufenden Fibrillen (Abb. 11–14), worauf ihre Lage und Form deutlich hinweisen. Die Inter-alveolar-septen wurden von NOBILI (1967) nicht festgestellt, und sind wohl nur nach Champy-Fixierung deutlich zu erkennen. Daß es sich bei diesen „bar-like structures“ um sehr labile Gebilde handelt, die durch die Einwirkung der Reaktionsmittel bei der Präparation leicht vollständig dissoziieren, geht auch daraus hervor, daß es den Autoren vor NOBILI nicht gelungen ist, diese darzustellen.

2. Die Lage und Struktur des Silberliniensystems bei *Euplotes*

Alle hier vorgelegten Abbildungen beweisen unzweifelhaft, daß das Silberliniensystem an der Grenze von Pellicula und Cytoplasma lokalisiert ist, und zwar jeweils genau dort, wo sich die Inter-alveolarepten mit den in ihnen liegenden „bar-like structures“ befinden. Schon NOBILI (1967) hat vermutet, daß diese Strukturen das lichtmikroskopisch sichtbare Silberliniensystem aufbauen. Da ich diese „bar-like structures“ als Fibrillen identifiziert habe, ist somit erstmals der elektronenmikroskopische Nachweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems bei einem hypotrichen Ciliaten geglückt. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen außerdem, daß bei trockener und bei nasser Silberimprägnation dieselben Strukturen imprägniert werden (vgl. Abb. 8, 9 mit Abb. 15–20). Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den vor kurzem bei *Tetotrochidium elongatum* erhobenen Befunden (FOISSNER 1976). Bei den peritrichen Ciliaten sind allerdings die argyrophilen Fibrillen wegen ihrer Lagerung im Epiplasma viel klarer als bei *Euplotes* erkennbar.

Der Großteil der Silberanlagerung findet sich meist nur am unteren Rand der Fibrillen, während im Zentrum nur ein sehr feiner Silberniederschlag feststellbar ist. Für die Erklärung dieser Beobachtung bieten sich mehrere Möglichkeiten an. 1. Die chemischen Bindungen, die die Argyrophilie dieser Fibrillen bewirken, liegen nur an deren Peripherie. 2. Um diese Fibrillen befindet sich eine bisher nicht darstellbare Hülle, die für die Argyrophilie verantwortlich ist. 3. Das Silber wird rein mechanisch gehindert, sich rund um die Fibrillen anzulagern, weil diese oben und links und rechts den Inter-alveolarepten sehr dicht anliegen. Von diesen 3 Möglichkeiten sehe ich die dritte als die wahrscheinlichste an, da man immerhin bei vielen Silberlinien auch innerhalb der Fibrillen eine Silberanlagerung beobachten kann (Abb. 16, 18, 20). Jedoch ist auch eine Kombination von allen 3 oben erwähnten Möglichkeiten nicht auszuschließen.

Die vorliegenden Untersuchungen lieferten keinen Hinweis dafür, daß die Silberlinien den von KLEIN (1942) und FOISSNER et al. (1975 b) vermuteten 2-Komponenten-Aufbau besitzen. Warum man sowohl bei der lichtmikroskopischen als auch bei der rasterelektronenmikroskopischen Analyse den Eindruck bekommt, als wären die Silberlinien aus 2 Komponenten aufgebaut, ist nicht leicht zu erklären. Möglicherweise wird dieser 2-Komponenten-Aufbau durch eine unregelmäßige Silberanlagerung oder durch eine besondere Dissoziationsart der Silberlinien vorgetäuscht.

3. Überlegungen zur Funktion des Silberliniensystems

Durch die nunmehr auch elektronenmikroskopisch festgestellte Fibrillennatur der Silberlinien, wird die Frage nach ihrer Funktion erneut aufgeworfen. Wenn auch hiezu außer den von KLEIN (1934–35) und FOISSNER (1969) durchgeführten Experimenten, die auf eine erregungsleitende und formbildende Funktion des Silberliniensystems hingewiesen haben, keine neueren, speziellen Untersuchungen vorliegen, gibt es in der Literatur der letzten Jahre einige deutliche Hinweise, daß dem Silberliniensystem tatsächlich diese Funktionen zukommen könnten. So hat RUFFOLO (1972) zeigen

können, daß die „bar-like structures“ bei der Morphogenese zuerst gebildet werden, womit der schon von KLEIN (1936) erhobene Befund, daß das Silberliniensystem vor der Bildung anderer ektoplasmatischer Organellen entsteht, eine Bestätigung erfahren hat, wenn man bedenkt, daß sich diese „barlike-structures“ nun als die Silberlinien herausgestellt haben. GELEI (1934) hat dies noch präziser ausgedrückt, indem er feststellte: „Die einzelnen Maschen des Silberliniensystems bilden Einheiten, die die umrahmten Feldchen des Ektoplasmas unter ihrem physiologischen Einfluß halten.“ So wie KLEIN (1936) hat auch WISE (1965a) festgestellt, daß seine Beobachtungen dafür sprechen, daß das Material für die neuen Basalkörper der adoralen Membranellen von den Silberlinien geliefert wird. Auch haben eine große Anzahl von experimentellen Untersuchungen über die Morphogenese der Ciliaten klar gezeigt, daß der Cortex die Kernaktivität in einem gewissen Ausmaß beeinflussen kann (z. B. TARTAR 1941, YOW 1958, UHLIG 1960, WISE 1965c) und daß bei experimentell gesetzten Verletzungen das Silberliniensystem bei der Wundheilung eine wichtige Rolle spielt (RAABE 1934, WISE 1965c, FOISSNER 1969). Alle diese Befunde sprechen dafür, daß das Silberliniensystem die morphogenetischen Prozesse des Cortex in einem gewissen Ausmaß beeinflußt und steuert.

Neuere Untersuchungen über die Steuerung der Cilienaktivität weisen darauf hin, daß die Pellicula dabei eine entscheidende Funktion besitzt und die Fibrillen des neuromotorischen Apparates auf die Koordination keinen Einfluß nehmen (NATOH et al. 1969). Die von vielen Autoren geforderten metachronie-regulierenden physiologischen Differenzierungen der Zellmembran (siehe MACHEMER 1969) und die heute schon gut gesicherte Beobachtung, daß der normale und „umgekehrte“ Cilienschlag mit bestimmten Membranpotentialen korreliert ist (z. B. EPSTEIN et al. 1973), schließen nun keineswegs neuroide Faktoren bei der Regulation der Cilienkoordination aus; im Gegenteil, es müssen sehr differenzierte, untereinander koordinierte Wechselwirkungen von Membrangradienten angenommen werden, wenn man diese Phänomene verstehen will (vgl. MACHEMER 1969). Diese Koordination könnten nun die Silberlinien ausführen, die durch ihr die ganze Zelle umspannendes Maschenwerk jeden Teil der Pellicula unter ihrem physiologischen Einfluß halten können. Schon die Befunde von GELEI (1934) wiesen darauf hin, daß die Silberlinien auch auf die Permeabilität der Pellicula einen Einfluß haben (vgl. auch DILLER et al. 1966).

4. Der Aufbau des Cortex bei *Euplotes*

Aus den bisherigen Untersuchungen über den Aufbau des Cortex verschiedener *Euplotes*-Arten geht scheinbar hervor, daß größere artspezifische Unterschiede bestehen. Ein genaues Studium dieser Arbeiten brachte mich aber zu der Überzeugung, daß der Aufbau des Cortex bei den verschiedenen Arten grundsätzlich derselbe ist und die festgestellten Verschiedenheiten lediglich auf Dickenunterschieden der Alveolen und mehr oder weniger großen Präparationsartefakten beruhen. Diese Annahme wird auch dadurch gestützt, daß die Anordnung der besser fixierbaren subpelliculären Mikrotubuli bei allen Arten übereinstimmend beschrieben wird. Im fol-

genden soll nun versucht werden, die bisher veröffentlichten Befunde über den Aufbau des Cortex verschiedener *Euplotes*-Arten miteinander zu vergleichen, und mit der in Abb. 2 für *Euplotes moebiusi* gegebenen Darstellung in Einklang zu bringen.

a. *Euplotes patella*: ROTH (1957) hat bei dieser Species nur 2 pelliculäre Elementarmembranen festgestellt, was ich auf eine nicht ausreichende Fixierung und Auflösung zurückführe. Die von ROTH nicht festgestellte äußere Alveolenmembran, ist ja überhaupt nicht leicht zu erkennen. Einige seiner Abbildungen (Abb. 3, 4) zeigen einen deutlichen Zwischenraum zwischen innerer und äußerer Pelliculamembran, der teilweise mit elektronendichter Substanz gefüllt ist, die man als Alveoleninhalt interpretieren kann. Mit einiger Phantasie lassen sich auch „bar-like structures“ erkennen. Somit erscheint für diese Species das in Abb. 2 gegebene Schema anwendbar.

b. *Euplotes eurystomus*: WISE (1965) beschrieb in einer kurzen Mitteilung erstmals die Feinstruktur dieser Art. Die bei PTEJKA (1969) publizierten Abbildungen lassen leider den Aufbau der Pellicula nicht erkennen.

GLIDDON (1966) gab dann die erste genaue Beschreibung des Cortex dieser Art. Seine Ergebnisse weichen von den vorliegenden nur insofern ab, als GLIDDON eine blasenförmig aufgeworfene Pellicula beschrieb, was aber sicherlich ein Präparationsartefakt ist (vgl. NOBILI 1967). Daß er keinen Alveoleninhalt festgestellt hat, führe ich ebenfalls auf eine nicht ausreichende Fixierung zurück, da ja die Darstellung des Alveoleninhaltes ebenfalls weitgehend fixierungsabhängig ist (vgl. FOISSNER 1975a). Mit einiger Phantasie lassen sich auch in den Abbildungen von GLIDDON „bar-like structures“ erkennen, womit auch für diese Art das in Abb. 2 gegebene Schema anwendbar erscheint.

Die Abb. 4–8 in GRIM (1967), die nach Glutaraldehyd-Osmiumsäure-Fixierung erhalten worden sind, lassen den Aufbau der Pellicula nicht sicher erkennen. Auffällig ist jedoch das vollständige Fehlen von blasenartig aufgetriebenen Alveolen. Seine Abb. 9, die einen Dünnschnitt durch ein „kritisch-Punkt“ getrocknetes Individuum zeigt, läßt dagegen deutlich die Pelliculamembran, äußere und innere Alveolenmembran, den stark kontrastierten Alveoleninhalt und eine „bar-like structure“ erkennen. Die pelliculären Membranen bilden große blasige Alveolen, die sicherlich wieder ein Präparationsartefakt sind. Die Befunde von GRIM (1967) lassen sich daher gut mit den vorliegenden Ergebnissen vergleichen.

FAURÉ-FREMIET et al. (1968) beschrieben einen von GLIDDON (1966) und GRIM (1967) recht abweichenden Aufbau der Pellicula von *E. eurystomus*. Von den festgestellten 4 Pelliculamembranen soll nur die äußerste eine Elementarmembran sein, während die anderen einfache Membranen sein sollen. Diese Autoren haben aber zweifellos die Struktur der Pellicula falsch aufgefaßt, indem sie nämlich den Alveoleninhalt als das bei vielen anderen Ciliaten vorkommende Epiplasma interpretierten. Wie schon RUFFOLO (1972) feststellte, fehlt das Epiplasma bei *Euplotes* aber. Unter diesem Gesichtspunkt ist ihre Darstellung leicht mit den anderen und der vorliegenden vergleichbar. Das zwischen 2 Membranen eingebettete Epiplasma ist in Wirklichkeit der Alveoleninhalt. Daß diese 2 Membranen einfach sein sollen, geht aus ihren Ab-

bildungen nicht hervor. Viel eher läßt ihre Abbildung 21 hier je eine typische Elementarmembran erkennen. Für diese Deutung spricht auch, daß ihre Abbildungen einen scheinbar recht wechselnden Aufbau der Pellicula zeigen, vor allem auch in Hinsicht auf die Darstellung der einfachen Membranen. „Bar-like structures“ sind kaum erkennbar.

Aus der kurzen Beschreibung von RUFFOLO (1972) ist erkennbar, daß er keine „bar-like structures“ festgestellt hat.

c. *Euplotes vannus* und *Euplotes crassus*: Bei diesen 2 von NOBILI (1967) untersuchten Arten soll die Pellicula aus 3 Elementarmembranen und 2 einfachen Membranen bestehen. Die unregelmäßige Abhebung der Pelliculamembran wurde bereits von NOBILI als Präparationsartefakt gedeutet. Die 3 festgestellten Elementarmembranen stimmen in der Lage und Dicke genau mit den vorliegenden Ergebnissen überein, so daß noch die 2 einfachen Membranen zu diskutieren sind. Diese Membranen, die durchaus nicht in allen Abbildungen von NOBILI zu erkennen sind, halte ich für Spezialisierungen des Alveoleninhaltes und es ist schwer zu entscheiden, inwieweit ihre Darstellung fixierungsabhängig ist. In diese Richtung weisen auch die Befunde von CHEISSIN et al. (1962) bei *Colpidium colpoda*. Diese Autoren haben im Epiplasma membranähnliche Strukturen festgestellt, die in einer neueren Studie nicht wiedergefunden werden konnten (FOISSNER et al. 1975c). Vielleicht ist diese Erscheinungsform des Alveoleninhaltes auch tatsächlich auf das marine Biotop zurückzuführen, wie dies von NOBILI vermutet wurde.

d. *Euplotes minuta*: JURAND et al. (1973) haben keine Beschreibung des Aufbaues des Pellicula dieser Art gegeben. Ihre Abb. 2 läßt jedoch denselben Aufbau des Cortex wie bei *E. moebiusi* erkennen.

V. Folgerungen

Daß dem hier vorgeschlagenen Konzept des Aufbaues des Cortex von *Euplotes* (siehe Abb. 2) große Wahrscheinlichkeit zukommt, darf man auch daraus folgern, daß sich mit seiner Hilfe einige bisher unverstandene oder falsch interpretierte Beobachtungen zwanglos erklären lassen.

1. Die lichtmikroskopische Unsichtbarkeit des Silberliniensystems beim lebenden Tier (vgl. KLEIN 1942, FOISSNER 1974). Diese wird leicht verständlich, wenn man die Lokalisation der Fibrillen in den Inter-alveolarsepten und ihren geringen Durchmesser in Erwägung zieht. Außerdem werden sie noch von der Pelliculamembran überdeckt und besitzen eine sehr ähnliche Elektronendichte wie der Alveoleninhalt.

2. Die lichtmikroskopisch feststellbare große Labilität des Silberliniensystems, die sich in einem mehr oder weniger ausgeprägten körnigen Strukturaspekt und in einer Verbreiterung der Silberlinien äußert (vgl. KLEIN 1942, FOISSNER 1969). Diese Labilität zeigt sich auch elektronenmikroskopisch sehr eindrucksvoll, da die Fibrillen meist mehr oder weniger dissoziiert erscheinen (Abb. 12) und sie bei den früheren

Untersuchungen über die Pellicula von *Euplotes* überhaupt nicht als solche erkannt worden sind.

3. Die Beobachtung von JACOBSON (1931), daß mit der Opalblau-Methode bei *Euplotes* manchmal dem Silberliniensystem ähnliche Strukturen dargestellt werden können. Dies ist nunmehr leicht damit zu erklären, daß die Platten der Pellicula bei der Präparation manchmal auseinanderweichen (siehe Abb. 12) und die so entstandenen Spalten sich dann mit Opalblau füllen.

4. Die sehr unterschiedliche Erscheinungsform der Alveolen der Pellicula von *Euplotes*. Die blasenförmigen Abhebungen der pelliculären Membranen sind nach den vorliegenden Untersuchungen als Präparationsartefakte aufzufassen. Die Abhängigkeit dieser „Alveolen“ von der verwendeten Fixierungstechnik ist schon wiederholt eindrucksvoll demonstriert worden (z. B. BARDELE 1968, MILLECCHIA et al. 1970).

5. Die Möglichkeit, eine über dem Silberliniensystem liegende Schichte mit Hilfe einer feinen Nadel abzutragen (FOISSNER et al. 1975 b). Dies ist eben dadurch möglich, weil es sich bei den Silberlinien um selbständige, an der Grenze von Pellicula und Cytoplasma lokalisierte Fibrillen handelt.

6. Die außergewöhnlich große Ähnlichkeit des Silberliniensystems mit den von RUFFOLO (1972) rasterelektronenmikroskopisch nachgewiesenen Auffaltungen und Furchen der pelliculären Membranen von *E. eury stomus*. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen eindeutig, daß diese Auffaltungen mit den Inter-alveolaresepten, in denen die Silberlinien verlaufen, zusammenfallen (Abb. 11–13). Daher ist die von RUFFOLO 1972 vertretene Auffassung, daß das Silberliniensystem durch Anlagerung von Silber an diese Membranen gebildet wird, ebenfalls widerlegt (vgl. FOISSNER et al. 1975 b).

7. Viele Autoren sind zu dem Schluß gekommen, daß die Stoßpunkte der pelliculären Alveolen und nicht Fibrillen das Silberliniensystem bilden (siehe Einleitung). Dieser Schluß ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, daß das Silberliniensystem tatsächlich mit den Oberflächenstrukturen und den pelliculären Alveolargrenzen kongruent verläuft — eine Möglichkeit, auf die ich schon früher hingewiesen habe (FOISSNER 1971).

Mit dankenswerter Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 1838 und N 39), der Jubiläumstiftung der Oesterreichischen Nationalbank, der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur und der Naturkundlichen Station der Stadt Linz.

Zusammenfassung

Es wurde die Feinstruktur des Cortex und der argyrophilen Strukturen von *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratus* (KAHL 1930–1935) untersucht. (1) Die Art wird neu beschrieben. Sie unterscheidet sich durch die Anzahl der dorsalen Kineten, die Zahl der Caudalcirren und das dorsale Silberliniensystem eindeutig von *Euplotes charon* (O. F. MÜLLER 1773). (2) Die Pellicula besteht aus einer das ganze Tier kontinuierlich überziehenden Pelliculamembran und membranbegrenzten Alveolen. Unterhalb der inneren Alveolenmembran liegen 2 Lagen von Mikrotubuli. Zwischen den Alveolen befinden sich dreieckförmige Inter-alveolaresepten, in denen jeweils eine Fibrille verläuft. Die etwa

30 nm durchmessenden Fibrillen bestehen aus fibro-granulärem Material, sind argyrophil und bilden das lichtmikroskopisch sichtbare Silberliniensystem. Die Ergebnisse wurden durch die elektronenmikroskopische Untersuchung von Dünnschnitten trocken und naß versilberter Tiere verifiziert. Diese Befunde ermöglichten eine dreidimensionale Rekonstruktion des Cortex von *E. moebiusi*. In der Diskussion wird gezeigt, daß der Cortex aller *Euplotes*-Arten grundsätzlich denselben Aufbau aufweist. Mit Hilfe des hier vorgeschlagenen Konzeptes des Aufbaues des Cortex von *Euplotes* (Abb. 2) lassen sich viele bisher unverstandene oder falsch interpretierte Beobachtungen zwanglos erklären. (3) Der Verlauf des Silberliniensystems im Bereich des dorsalen Cilienapparates konnte elektronenmikroskopisch aufgeklärt werden. Das Silberliniensystem bildet hier eine äußere und eine innere Zirkularfibrille. Beide Zirkularfibrillen werden durch Silberlinien miteinander verbunden und bilden mit dem übrigen Silberliniensystem ein Kontinuum. Die äußere Zirkularfibrille ist mit den sekretorischen Ampullen verbunden und besteht aus einem etwa 130 bis 160 nm hohen Ring argyrophiler Substanz. Durch diese Konzentration von argyrophiler Substanz wird auch die starke Argyrophilie der äußeren Zirkularfibrille befriedigend erklärt. Die Basalkörper der Cilien sind mit der inneren Zirkularfibrille in enger Verbindung. Eine dreidimensionale Rekonstruktion der Beziehungen zwischen Silberliniensystem und dorsalem Cilienapparat wurde versucht (Abb. 3). (4) Zwischen den Cilien der Cirren und der adoralen Membranellen fehlen die Alveolen. Unter der Pelliculamembran ist eine dünne, fibro-granuläre, argyrophile Schichte, die aus den Fibrillen der Interalveolarsepten hervorgeht und mit den Basalkörpern in Verbindung steht. Bisher unbekannte Strukturen in den Basalkörpern der Cilien der Cirren und adoralen Membranellen werden beschrieben. Das Silber wird hauptsächlich in der Umgebung des Axosoms angelagert. Die Verbindung des Silberliniensystems mit den Basalkörpern wurde in Abb. 4 schematisch dargestellt. (5) Die epipharyngealen Organellen besitzen eine geringe Argyrophilie. Ihre Genese aus den Egestionsvakuolen wird aufgezeigt. (6) Struktur und Funktion des Silberliniensystems werden diskutiert. Es wird darauf hingewiesen, daß die neueren Ergebnisse über die Morphogenese und Erregungsleitung bei den Ciliaten keineswegs im Widerspruch zu der von KLEIN formulierten Hypothese einer formbildenden und erregungsleitenden Funktion des Silberliniensystems stehen.

Erklärung der Abkürzungen in alphabetischer Reihenfolge. Die in dieser Arbeit nicht erwähnten, aber in den schematischen Darstellungen eingezeichneten Strukturen, werden im zweiten Teil der Arbeit besprochen. Ai = Alveoleninhalt, Ax = Axosom, aA = äußere Alveolenmembran, aS = aufsteigende Silberlinie, aZ = äußere Zirkularfibrille, abS = absteigende Silberlinie, arS = argyrophile Substanz unterhalb der Pelliculamembran, Bk = Basalkörper, C = Cortex, dF = distales Fibrillensystem, dS = den Basalkörper durchziehende Silberlinie, ER = endoplasmatisches Retikulum, eB = endosymbiotische Bakterien, hS = horizontal verlaufende Silberlinie, iA = innere Alveolenmembran, iM = intramitochondriale Einschlüsse, iZ = innere Zirkularfibrille, kS = kegelförmige Struktur innerhalb des Basalkörpers, Li = Lithosom, Mi = Mitochondrium, Mt₁ = Dreiergruppen von corticalen Mikrotubuli, Mt₂ = Mikrotubulilage unterhalb der Mt₁, mS = meridional verlaufende Silberlinie, P = Pellicula, Pm = Pelliculamembran, pF = proximales Fibrillensystem, R = Ring fibro-granulärer Substanz oberhalb des Axosoms, S = Silberlinie, sA = sekretorische Ampulle, vS = Anhäufung argyrophiler Substanz in der Umgebung der Cirren- und Membranellenbasen.

Literatur

- ALLEN, R. D.: Fine structure, reconstruction and possible functions of components of the cortex of *Tetrahymena pyriformis*. J. Protozool. **14** (1967): 553—565.
- BARDELE, C. F.: *Acineta tuberosa*. I. Der Feinbau des adulten Suktors. Arch. Protistenk. **110** (1968): 403—421.

- BONNER, J. T.: The development of cirri and bristles during binary fission in the ciliate *Euplotes eurystomus*. J. Morphol. **95** (1954): 95—108.
- BORROR, A. C.: Morphology and ecology of the benthic ciliated protozoa of Alligator Harbor, Florida. Arch. Protistenk. **106** (1963): 465—534.
- Systematics of *Euplotes* (Ciliophora, Hypotrichida); Toward union of the old and the new. J. Protozool. **15** (1968): 802—808.
- BRADBURY, P. C.: The fine structure of the cytostome of the apostomatous ciliate *Hyalophysa chattoni*. J. Protozool. **20** (1973): 405—414.
- BURKOVSKY, I. V.: Ciliates of the sand littoral and sublittoral of Kandalaksha Gulf (White Sea) and the analysis on the fauna of benthic ciliates of other seas. Acta Protozool. **8** (1970): 183 to 201.
- CHATTON, E., et SÉGUÉLA, J.: La continuité génétique des formations ciliaires chez les ciliés hypotriches. Le cinétome et l'argyrome au cours de la division. Bull. biol. France Belg. **74** (1940): 349—442.
- CHEISSIN, E. M., and MOSEVICH, T. N.: An electron microscope study of *Colpidium colpoda* (Ciliata, Holotricha). Arch. Protistenk. **106** (1962): 181—200.
- CORLISS, J. O.: Silver impregnation of ciliate protozoa by the CHATTON-LWOFF technic. Stain Technol. **28** (1953): 97—100.
- DILLER, W. F., and KOUNARIS, D.: Description of a zoochlorella-bearing form of *Euplotes*, *E. daidaleos* n. sp. (Ciliophora, Hypotrichida). Biol. Bull. **131** (1966): 437—445.
- DIPPELL, R. V.: The site of silver impregnation in *Paramecium aurelia*. J. Protozool. **9**, Suppl. 24 (1962).
- EHRET, C. F., and POWERS, E. L.: The cell surface of *Paramecium*. Int. Rev. Cytol. **8** (1959): 97—133.
- EPSTEIN, M., and ECKERT, R.: Membrane control of ciliary activity in the protozoa *Euplotes*. J. Exp. Biol. **58** (1973): 473—462.
- FAURÉ-FREMIET, E., and ANDRE, J.: Structure fine de l'*Euplotes eurystomus* (WRZ.). Arch. Anat. Microscop. **57** (1968): 53—78.
- FOISSNER, W.: Wimpertiere im Silberpräparat. Ein verbessertes „trockenes“ Verfahren zur Darstellung des Silberliniensystems. Mikrokosmos **56** (1967): 122—126.
- Die Ausstoßung und Regeneration der Schleuderorganellen bei Ciliaten, beobachtet am Silberlinien- oder neuroformativen System. Mitteilungsblatt der Mikrographischen Ges. Wien **3** (1968): 30—40.
- Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Insulte. I. und II. Teil. Protoplasma **68** (1969): 23—45 und 433—456.
- Das Silberliniensystem von *Uronema parduczi* sp. n. (Ciliata, Hymenostomatida, Uronematiidae). Arch. Protistenk. **113** (1971): 34—50.
- und SCHIFFMANN, H.: Vergleichende Studien an argyrophilen Strukturen von vierzehn peritrichen Ciliaten. Protistologica **10** (1974): 489—508.
- Die Wimpertiere (Ciliata) und ihr Silberliniensystem. Das neuroformative System als Urstufe des Nervensystems in der Haut Einzelliger (Protozoa). Ausstellungskatalog des Oberösterreichischen Landesmuseums Nr. **89** (1974): 1—70.
- und SIMONSBERGER, P.: Vergleichende licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an trocken präparierten Silberliniensystemen von Ciliaten (Protozoa). Mikroskopie **31** (1975b): 193—205.
- — Elektronenmikroskopischer Nachweis der subpelliculären Lage des Silberliniensystems bei *Colpidium colpoda* (Ciliata, Tetrahymenidae). Protoplasma **86** (1975c): 65—82.
- Der elektronenmikroskopische Nachweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems bei peritrichen Ciliaten. Z. Naturforschung **30c** (1975a): 818—822.
- GARNJOBST, L.: A comparative study of protoplasmic reorganization in two hypotrichous ciliates, *Stylonethes sterkii* and *Euplotes taylora*, with special reference to cystment. Arch. Protistenk. **89** (1937): 317—381.

- GELEI, J. v.: Sensorischer Basalapparat der Tastborsten und der Syncilien bei Hypotrichen. Zool. Anzeiger **83** (1929): 275—280.
- Die Vermehrung der Sinneshaare von *Euplotes* während des Teilungsprozesses. Zool. Anzeiger **105** (1934a): 258—266.
- Über den Zusammenhang zwischen Protoplasma und Silberlinien, zugleich ein Vergleich der Schreckung des Ektoplasmas von *Euplotes* und des Ektoderms der Turbellarien. Biol. Zentralbl. **54** (1934b): 277—284.
- GLIDDON, R.: Ciliary organelles and associated fibre systems in *Euplotes eurystomus* (Ciliata, Hypotricha). I. Fine structure. J. Cell Sci. **1** (1966): 439—448.
- GRIM, J. N.: Isolated ciliary structure of *Euplotes patella*. Exp. Cell Res. **41** (1966): 206—210.
- Ultrastructure of pellicular and ciliary structures of *Euplotes eurystomus*. J. Protozool. **14** (1967): 625—634.
- GRIM, J. N.: Functional analysis of the infraciliature in complex ciliary structures of ciliate protozoa. Exp. Cell Res. **53** (1968): 459—470.
- GRIMSTONE, A. V.: Fine structure and morphogenesis in Protozoa. Biol. Rev. **36** (1961): 97—150.
- HAMMOND, D. M.: The neuromotor system of *Euplotes patella* during binary fission and conjugation. Quart. J. Microsc. Sc. **79** (1937): 507—557.
- HARTWIG, E.: Die Ciliaten des Gezeiten-Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. I. Systematik. Mikrofauna des Meeresbodens **18** (1973): 387—453.
- HASHIMOTO, K.: Stomatogenesis and formation of cirri in fragments of *Oxytricha fallax* STEIN. J. Protozool. **8** (1961): 433—442.
- JACOBSON, J.: Fibrilläre Differenzierungen bei Ciliaten. Arch. Protistenk. **75** (1931): 32—100.
- JURAND, A., and LIPPS, H. J.: Two types of mitochondria in *Euplotes minuta*. Arch. Protistenk. **115** (1973): 133—136.
- KAHL, A.: Urtiere oder Protozoa I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In: DAHL, F., *Die Tierwelt Deutschlands*. Fischer, Jena 1930 bis 1935.
- KLEIN, B. M.: Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. Arch. Protistenk. **56** (1926): 243—279.
- Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Ihr Verhalten während Teilung und Konjugation, neue Silberbilder, Nachträge. Arch. Protistenk. **58** (1927): 55—142.
- Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Weitere Resultate. Arch. Protistenk. **62** (1928): 163—246.
- Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. Arch. Protistenk. **65** (1929): 183—258.
- Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. Erg. Biol. **8** (1932): 75—171.
- Strukturelle und formative Reaktionen des Silberliniensystems. Ann. Protistol. **4** (1934): 55 bis 68.
- Reaktionen des Silberliniensystems auf Schädlichkeiten. I. und II. Boll. Zool. Sup. Agr. Mil. **4** und **6** (1934/35): 1—36 und 1—46.
- Beziehungen zwischen Maschenweite und Bildungsvorgängen im Silberliniensystem der Ciliaten. Arch. Protistenk. **88** (1936): 1—22.
- Das Silberlinien- oder neuroformative System der Ciliaten. Ann. naturhist. Mus. Wien **53** (1942): 156—336.
- KLOETZEL, J. A.: Feeding in ciliated protozoa. I. Pharyngeal disks in *Euplotes*: A source of membrane for food vacuole formation? J. Cell Sci. **15** (1974): 379—401.
- MACHEMER, H.: Eine 2-Gradienten-Hypothese für die Metachronieregulation bei Ciliaten. Arch. Protistenk. **111** (1969): 100—128.
- MILLECCHIA, L. L., and RUDZINSKA, M. A.: The ultrastructure of brood pouch formation in *Tokophrya infusionum*. J. Protozool. **17** (1970): 574—583.
- NAITOH, Y., and ECKERT, R.: Ciliary orientation: Controlled by cell membrane or by intracellular fibrils? Science **166** (1969): 1633—1635.

- NOBILI, R.: Ultrastructure of the fusion region of conjugating *Euplotes* (Ciliata Hypotrichida). *Mon. Zool. Ital.* **1** (1967): 73–89.
- PITELKA, D. R.: Fine structure of the silverline and fibrillar systems of three tetrahymenid ciliates. *J. Protozool.* **8** (1961): 75–89.
- Fibrillar systems in Protozoa. In: *Research in Protozoology*, ed. TZE-TUAN CHEN. Vol. III., pp. 279–388. Pergamon Press 1969.
- and CHILD, F. M.: The locomotor apparatus of ciliates and flagellates: Relations between structure and function. In: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, ed. HUTNER, S. H., Vol. III., pp. 131–198. Academic Press 1964.
- PUYTORAC, P. DE: Nouvelles observations sur l'argyrome des ciliés astomes, par l'emploi du microscope électronique. *C. R. Ass. Anat.* **46** (1959): 675–679.
- RAABE, Z.: Weitere Untersuchungen an einigen Arten des Genus *Conchophthirus* STEIN. *Mém. Acad. pol. Sci. B* (1934): 221–235.
- REYNOLDS, E.: The use of lead citrate at high pH as electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **17** (1963): 208–212.
- RIEDER, N.: Elektronenmikroskopische Darstellung bisher unbekannter Zellbestandteile aus dem Protozoon *Didinium nasutum* O. F. MÜLLER (Holotricha, Gymnostomata), die den Granula in den Langerhanszellen der menschlichen Epidermis ähneln. *Zt. Naturforschung* **25b** (1970): 1494–1495.
- ROTH, L. E.: An electron microscopy study of the cytology of the protozoan *Euplotes patella*. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **3** (1957): 985–1000.
- and SHIGENAKA, Y.: The structure and formation of cilia and filaments in rumen protozoa. *J. Cell Biol.* **20** (1964): 249–270.
- RUFFOLO, J. J., Jr.: Fine structure of cell development in *Euplotes*. Abstract of Ph. D. Thesis, University of Iowa City 1972.
- SMALL, E. B., MARSZALEK, D. S., and ANTIPA, G. A.: A survey of ciliate surface patterns and organelles as revealed with scanning electron microscopy. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **90** (1971): 283–294.
- TARTAR, V.: Intracellular patterns: Facts and principles concerning patterns exhibited in the morphogenesis and regeneration of ciliate protozoa. *Growth, Third Growth Symposium* **5** (1941): 21–40.
- TAYLOR, C. V.: Fibrillar systems in ciliates. In: *Protozoa in Biological Research*, eds. CALKINS, G. N., and SUMMERS, F. N., pp. 191–270. New York, Columbia University Press 1941.
- TUFFRAU, M.: Révision du genre *Euplotes*, fondée sur la comparaison des structures superficielles. *Hydrobiol.* **15** (1960): 1–77.
- TURNER, J. P.: The external fibrillar system of *Euplotes* with notes on the neuromotor apparatus. *Biol. Bull.* **64** (1933): 53–66.
- UHLIG, G.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Morphogenese von *Stentor coeruleus* EHRBG. *Arch. Protistenk.* **105** (1960): 1–108.
- WISE, B. N.: The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. *J. Protozool.* **12** (1965a): 626–648.
- Fine structure of *Euplotes*: Filaments, Vesicles, and Kinetosomes. *J. Cell. Biol.* **27** (1965b): 113A–114A.
- Effects of ultraviolet microbeam irradiation on morphogenesis in *Euplotes*. *J. Exp. Zool.* **159** (1965c): 241–268.
- YOW, F. W.: A study of the regeneration pattern of *Euplotes eurystomus*. *J. Protozool.* **5** (1958): 84–88.
- ZAGON, I. S.: *Carchesium polypinum*: Cytostructure after protargol silver deposition. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **89** (1970): 450–468.

Anschrift des Verfassers: WILHELM FOISSNER, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A - 5020 Salzburg, Österreich.