

Mikroskopie (Wien) 38, 16–26 (1981)  
Verlag Georg Fromme & Co., Wien (Oesterreich)

**Mikroskopie**

(Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Oesterreich)

## Das Silberliniensystem der Ciliaten: Tatsachen, Hypothesen, Probleme<sup>1)2)</sup>

(The Silverline System of Ciliates: Facts, Hypotheses, Problems)

Von Wilhelm FOISSNER<sup>3)</sup>

Mit 20 Abbildungen

(Manuskript eingelangt am 6. Mai 1980)

### Einleitung

Der Aufbau und die Funktion des von KILB (1924, 1947) entdeckten Silberliniensystems der Ciliaten waren schon früher heftig umstritten (KILB, 1947, 1968) und sind auch in neuerer Zeit gelegentlich wieder mehr oder weniger emotional als wissenschaftlich geführter Diskussionen gewesen (FOISSNER, 1976a; FOISSNER und SIMONSSON, 1980). Die letzte zusammenfassende Darstellung über das Silberliniensystem liegt schon fast 40 Jahre zurück (KILB, 1947). In der vorliegenden Arbeit wird daher vorzugsweise der Stand der Forschung überblicksartig skizziert. Der Aufbau des Silberliniensystems wird in der ersten Hälfte der Arbeit (Kapitel 1–4) dargestellt. Die folgenden Kapitel (Kapitel 5–8) behandeln die Funktion des Silberliniensystems. Die letzten Kapitel (Kapitel 9–10) behandeln die Zusammenhänge zwischen dem Silberliniensystem und der Fortbewegung der Ciliaten. Die Zusammenhänge zwischen dem Silberliniensystem und der Fortbewegung der Ciliaten werden in der letzten Hälfte der Arbeit (Kapitel 5–8) dargestellt. Die Zusammenhänge zwischen dem Silberliniensystem und der Fortbewegung der Ciliaten werden in der letzten Hälfte der Arbeit (Kapitel 5–8) dargestellt.

<sup>1)</sup> Mit dankenswerter Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt 3204), der Jubiläumstiftung der Oesterreichischen Nationalbank, der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur, der Naturkundlichen Station der Stadt Linz und des MAB-6-Programms der Oesterreichischen Akademie der Wissenschaften.

<sup>2)</sup> Die Arbeit basiert auf Vorträgen, die ich am 13. September 1979 bei der „IV. European Conference on Ciliates“ in Camerino (Italien) und am 16. Juni 1980 vor der Oesterreichischen Gesellschaft für Elektronenmikroskopie (Wien) gehalten habe.

<sup>3)</sup> Dr. Wilhelm FOISSNER, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Oesterreich.

## Zusammenfassung

Es werden einige das Silberliniensystem der Ciliaten betreffende Tatsachen, Hypothesen und Probleme angeführt und diskutiert. Die folgenden Erkenntnisse werden als gesichert betrachtet: a) Alle Ciliaten besitzen ein Silberliniensystem, das nur durch Imprägnation mit Silbernitrat klar dargestellt werden kann. b) Die elektronenmikroskopische Untersuchung versilberter Ciliaten zeigte, daß die Silberlinien unterhalb der pelliculären Membranen im Bereich des Epiplasmas liegen, und zwar meist dicht unterhalb der Alveolenstoßpunkte. c) Bei *Tetotrochidium*, *Euplotes* und *Paramecium*, nicht aber bei *Colpidium*, liegen die Silberaggregate in und rund um ein fibro-grnuläres Material, das nach konventioneller Präparation ebenfalls nachweisbar ist. d) Zwischen den Silberlinien und vielen pelliculären Organellen (z. B. Basalkörpern, Trichocysten) kann licht- und elektronenmikroskopisch ein enger Kontakt festgestellt werden. e) Im Verlaufe von Prozessen, bei denen die Struktur der Pellicula verändert wird (z. B. Morphogenese), zeigt das Silberliniensystem charakteristische Umbildungen. Es reagiert mit Form- und/oder Strukturveränderungen außerdem sehr schnell auf externe Stimuli (z. B. mechanischen Druck).

Wegen des nunmehr auch elektronenmikroskopisch gesicherten engen Kontaktes zwischen Silberliniensystem und lokomotorischen und effektorischen Organellen und wegen seiner charakteristischen Umbildung während der Morphogenese werden die Hypothesen von KLEIN, daß das Silberliniensystem eine neuroide und formbildende Funktion besitzt, neu belebt. Sie werden im Lichte moderner Forschungsergebnisse über die Metachronieregulation und Morphogenese bei den Ciliaten diskutiert. Obwohl derzeit kein direkter Nachweis für die neuroide und formbildende Leistung geführt werden kann, sollen diese Hypothesen nicht aufgegeben werden, da es viele indirekte Hinweise dafür gibt, daß das Silberliniensystem in irgendeiner Weise bei diesen Prozessen beteiligt ist. Einige Möglichkeiten zur Überprüfung werden besprochen. Es wird darauf hingewiesen, daß das Silberliniensystem in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht eine sehr konservative Struktur ist.

### Summary

Some facts, hypotheses, and problems dealing with the silverline system of ciliated protozoa are reviewed and discussed. The following facts are considered: a) All ciliates have a silverline system that becomes clearly visible only by impregnation with silver nitrate. b) Electron microscopical investigations of silvered ciliates proved the silverlines to be located underneath the pellicular membranes in the region of the epiplasm, mostly underneath the rims of adjacent alveoles. c) In *Telotrochidium*, *Euplotes* and *Paramecium*, but not in *Colpidium* the silver aggregates are situated in and around a fibro-granular material seen in conventionally prepared specimens, too. d) An intimate contact between silverlines and many ectoplasmatic organelles (e. g. basal bodies, trichocysts) can be demonstrated light and electronmicroscopically. e) The silverline system shows characteristic transformations during processes that change the structure of the pellicle (e. g. morphogenesis) and reacts quickly to external stimuli (e. g. mechanical pressure) by changing its form and/or structure.

In consideration of its intimate contact with the locomotoric and effectoric organelles and of the characteristic patterns during morphogenesis the hypotheses of KLEIN that the silverlines perform a neuroid and morphogenetic function are revived and reinterpreted in the light of modern results about metachronal coordination and morphogenesis in ciliated protozoa. Presently, there is no convincing proof for these hypotheses. Nevertheless, I think they should be not abolished because there are a lot of indirect evidences that the silverline system is involved in some way in these processes. Some ideas to overcome the above mentioned failure are discussed. There are some evidences that the silverline system is very conservative during evolution.

### Einleitung

Der Aufbau und die Funktion des von KLEIN (1926, 1942) entdeckten Silberliniensystems der Ciliaten waren schon früher heftig umstritten (KLEIN, 1942, 1968) und sind auch in neuerer Zeit Gegenstand einiger manchmal mehr emotional als wissenschaftlich geführter Diskussionen gewesen (FOISSNER, 1976a; FOISSNER und SIMONSBERGER, 1980). Die letzte zusammenfassende Darstellung über das Silberliniensystem liegt schon fast 40 Jahre zurück (KLEIN, 1942). In der vorliegenden Arbeit wird daher versucht, den derzeitigen Stand der Forschung überblicksmäßig darzustellen. Hinsichtlich der neuen Literatur verweise ich auch auf FOISSNER (1974, 1975, 1976a, 1977a, b, c, 1978a) und FOISSNER und SIMONSBERGER (1975 a, b).

### Material und Methoden

Genauere Angaben über das Tiermaterial und über die zur elektronenmikroskopischen Untersuchung versilberter Ciliaten ausgearbeiteten Methoden finden sich bei FOISSNER (1975, 1977a, c, 1978a) und FOISSNER und SIMONSBERGER (1975a, b). An dieser Stelle sei nur das zum Verständnis der Arbeit Notwendige angeführt. Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen bewährten sich vor allem naß versilberte (CORLISS, 1953) Ciliaten, da bei ihnen neben den Silberlinien auch die pelliculären Membranen zufriedenstellend erhalten sind. Die Imprägnationen müssen fein, aber kräftig sein. Die dem Mikroskopobjektiv abgewandte Seite der Tiere, die tiefer in die Gelatine eingebettet und häufig nur sehr schwach imprägniert ist, lieferte meist keine klaren Resultate. Das Silber dringt hier offensichtlich nur teilweise durch die pelliculären Membranen und somit bis zu den Silberlinien vor. Um die Silberanlagerung mit bestimmten kortikalen Strukturen korrelieren zu können, wurden von jeder Spezies auch Präparate mit der konventionellen elektronenmikroskopischen Präparations-technik hergestellt.

## Ergebnisse und Diskussion

### 1. Gesicherte Erkenntnisse

a) Alle Ciliaten besitzen ein Silberliniensystem. Dagegen wurden nur vereinzelt Einwände erhoben (CHATTON und LWOFF, 1935; VILLENEUVE-BRACHON, 1940), die durch andere Untersuchungen aber entkräftet werden konnten (KLEIN, 1933; FOISSNER, 1980b). In den fraglichen Fällen liegt wohl meist ein engmaschiges Silberliniensystem vor. Dieser Systemtyp ist sowohl nach den Erfahrungen von KLEIN (1933) als auch meinen (FOISSNER, 1976b) häufig sehr schwierig zu imprägnieren.

b) Eine klare Darstellung des Silberliniensystems ist bisher nur mit Silbernitrat ( $\text{AgNO}_3$ ) möglich. Nach KLEIN (1937) und PUYTORAC (1952) gelingt auch mit Janusgrün eine mehr oder minder elektive Anfärbung. Es wäre allerdings zu prüfen, ob dieser Farbstoff wirklich die Silberlinien und nicht vielleicht eine mit diesen kongruent verlaufende Pelliculastruktur anfärbt, etwa die Stoßpunkte der pelliculären Alveolen. Besonders bei *Paramecium* wurde häufig behauptet, daß das indirekt verbindende Silberliniensystem *in vivo* und rasterelektronenmikroskopisch sichtbar wäre (z. B. PUYTORAC, 1952; PITELKA, 1963; VIVIER, 1974). Das ist eine durch die sechseckige Felderung der Pellicula hervorgerufene Täuschung. Die Silberlinien liegen in den Spitzen der die Felderung verursachenden Pelliculaleisten (Abb. 14, 15, 17), die *in vivo* leicht sichtbar sind. Die in ihnen verlaufenden, nur etwa  $0,1 \mu\text{m}$  dicken, aus fibrogranulärem Material aufgebauten Silberlinien sind lichtmikroskopisch sicherlich nicht erkenn-

Abb. 1: *Tetotrochidium elongatum*. Teil des Silberliniensystems nach nasser Silberimprägnation. Die Silberlinien umkreisen die Pelliculaporen (Pfeile). Vergrößerung etwa 4.500 : 1.

Abb. 2: *Tetotrochidium elongatum*. Teil des Cortex nach konventioneller Präparation. Unterhalb der leistenförmigen Erhebungen der Pellicula liegt eine in das Epiplasma (E) eingebettete Fibrille (Pfeile). Vergrößerung etwa 23.000 : 1.

Abb. 3: *Tetotrochidium elongatum*. Längsschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar. Die Silberaggregate liegen rund um die subpelliculären Fibrillen (Pfeile, vgl. Abb. 2!). Um die Pelliculaporen (P) findet sich eine ringförmige Silberanlagerung. Vergrößerung etwa 30.000 : 1.

Abb. 4: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s. Teil des Silberliniensystems der Dorsalseite nach nasser Silberimprägnation. In Bildmitte drei Dorsalborstenapparate, die mit den horizontal und meridional verlaufenden Silberlinien kontaktieren. Vergrößerung etwa 2.600 : 1.

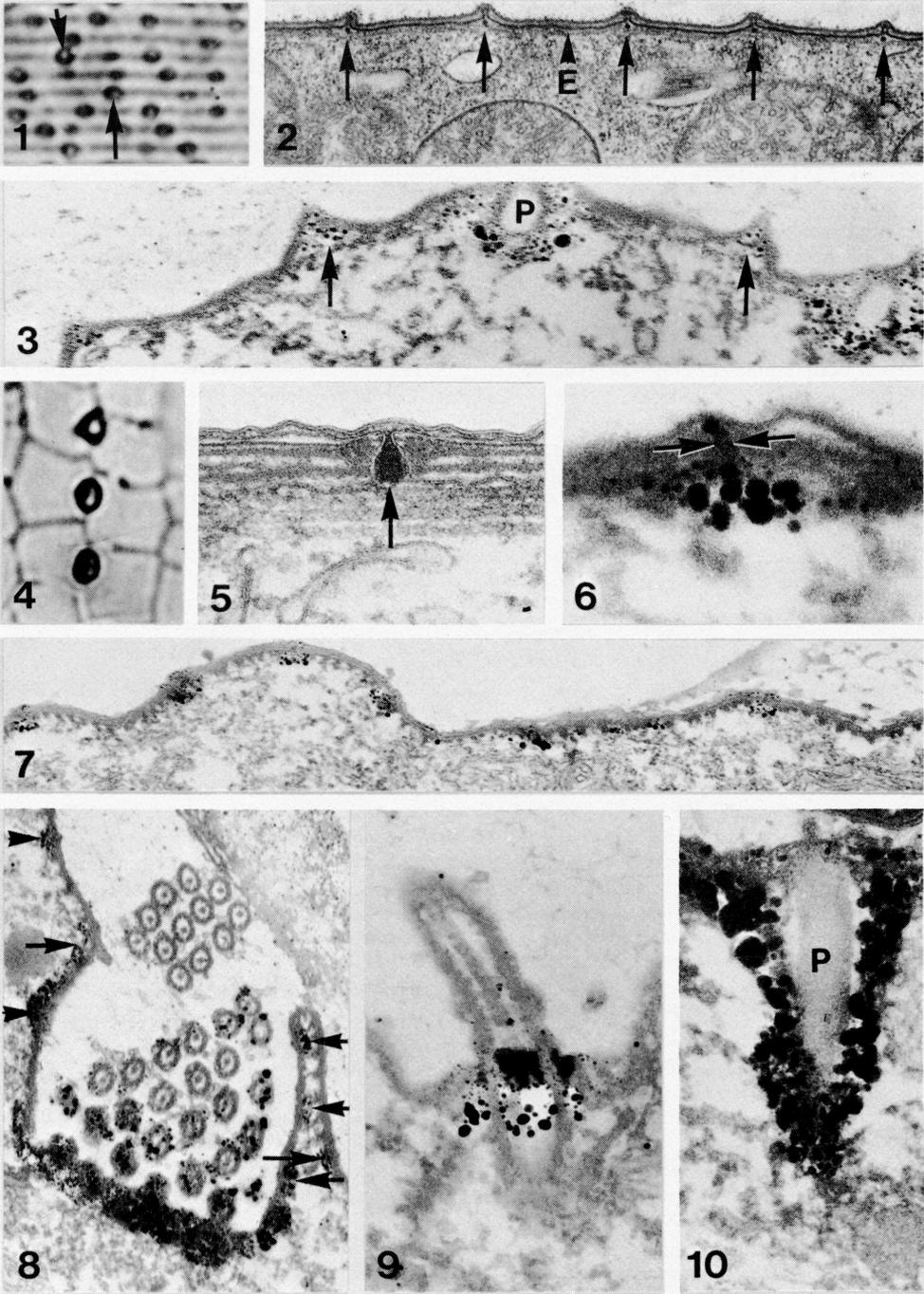
Abb. 5: *Euplotes vannus*. Teil des Cortex nach konventioneller Präparation. Das dreieckförmige Inter-alveolareseptum wird von stark kontrastierbarem, fibrogranulärem Material ausgefüllt (Pfeil). Diese Aufnahme wurde mir freundlicherweise von Herrn Dr. K. HAUSMANN zur Verfügung gestellt. Vergrößerung etwa 90.000 : 1.

Abb. 6, 7: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s. Querschnitte durch den Cortex naß imprägnierter Exemplare. Die Silberaggregate liegen in und dicht unterhalb der noch erkennbaren Inter-alveolarepten (Pfeile), die das fibrogranuläre Material enthalten (vgl. Abb. 5!). Vergrößerung etwa 143.000 : 1 und etwa 38.000 : 1.

Abb. 8: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar im Bereich eines Cirrus. Längs und quer geschnittene Silberlinien (Pfeile) und die Silberanlagerung im distalen Teil der Cilien sind erkennbar. Vergrößerung etwa 30.000 : 1.

Abb. 9: *Colpidium colpoda*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar. Bei den Basalkörpern erfolgt die Silberanlagerung vorwiegend im oberen und mittleren Teil und kreisförmig um sie herum. Vergrößerung etwa 52.000 : 1.

Abb. 10: *Colpidium campylum*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar. Die ruhende Protrichocyste (P) wird von den Silberaggregaten sackartig umgeben. Sie liegen an der Außenseite der die Protrichocyste umgebenden Membran. Vergrößerung etwa 75.000 : 1.



bar (FOISSNER, 1977c). Ähnlich zu interpretieren sind entsprechende Befunde bei *Euplotes* und den peritrichen Ciliaten (FOISSNER, 1975, 1978 a).

c) Die Silberlinien liegen dicht unterhalb der pelliculären Membranen (Abb. 2, 3, 5–8, 13, 15–17). Sie sind meist in das Epiplasma eingebettet und verlaufen häufig, aber nicht immer, kongruent mit den Stoßpunkten der pelliculären Alveolen (FOISSNER, 1975, 1976 a, 1977 a, c, 1978 a; FOISSNER und SIMONSBERGER, 1975 b). Letzteres konnte bei *Paramecium* nachgewiesen werden (ALLEN, 1971). Da bei dieser Art die Alveolenstoßpunkte eine viel unregelmäßigere Konfiguration als die indirekt verbindenden Silberlinien aufweisen, folgerte ALLEN (1971) richtig, daß das in den Pelliculareisten lokalisierte fibro-granuläre Material die Argyrophilie verursacht und das indirekt verbindende Silberliniensystem definiert. Die besonders von PITELKA (1963) vertretene Ansicht, daß sich das Silber an die Alveolenstoßpunkte anlagert und so die lichtmikroskopisch sichtbaren Silberlinien bildet, muß daher aufgegeben werden.

d) Zwischen Silberliniensystem und vielen lokomotorischen und effektorischen Organellen besteht ein sehr enger Kontakt (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1975, 1976 a, 1977 a, c, 1978 a; FOISSNER und SIMONSBERGER, 1975 a, b). Die Basalkörper werden von den Silberlinien durchdrungen und umgeben (Abb. 8, 9, 13). Die Protrichocysten und die Exkretionspori der kontraktiven Vakuole werden von der argyrophilen Substanz sackartig umhüllt (Abb. 10, 17). Bei den Trichocysten findet sich dagegen nur eine kappenförmige Silberanlagerung an der Spitze (Abb. 18, 19).

Abb. 11: *Colpidium colpoda*. Teil des Silberliniensystems der Ventralseite nach nasser Silberimprägnation. Zwischen den Somakineten (Pfeile) befinden sich viele Protrichocysten (P). Vergrößerung etwa 3.600 : 1.

Abb. 12: *Colpidium colpoda*. Teil des Cortex nach konventioneller Präparation. Unterhalb der pelliculären Alveolen (A) liegt das Epiplasma (E). Vergrößerung etwa 23.000 : 1.

Abb. 13: *Colpidium colpoda*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar. Die Silberlinien liegen im Epiplasma (E, vgl. Abb. 12!) und sind manchmal von einer zarten Membran umgeben (Pfeile). Um den Basalkörper (B) der Cilie findet sich eine ringförmige Anlagerung der Silberaggregate. Vergrößerung etwa 30.000 : 1.

Abb. 14: *Paramecium aurelia*. Teil des Silberliniensystems nach nasser Silberimprägnation. Das indirekt verbindende Silberliniensystem bildet hexagonale Maschen. Im Zentrum jeder Masche liegen die Basalkörper und die parasomalen Säcke, die in den im Bild diagonal verlaufenden, direkt verbindenden Silberlinien liegen. Vergrößerung etwa 3.800 : 1.

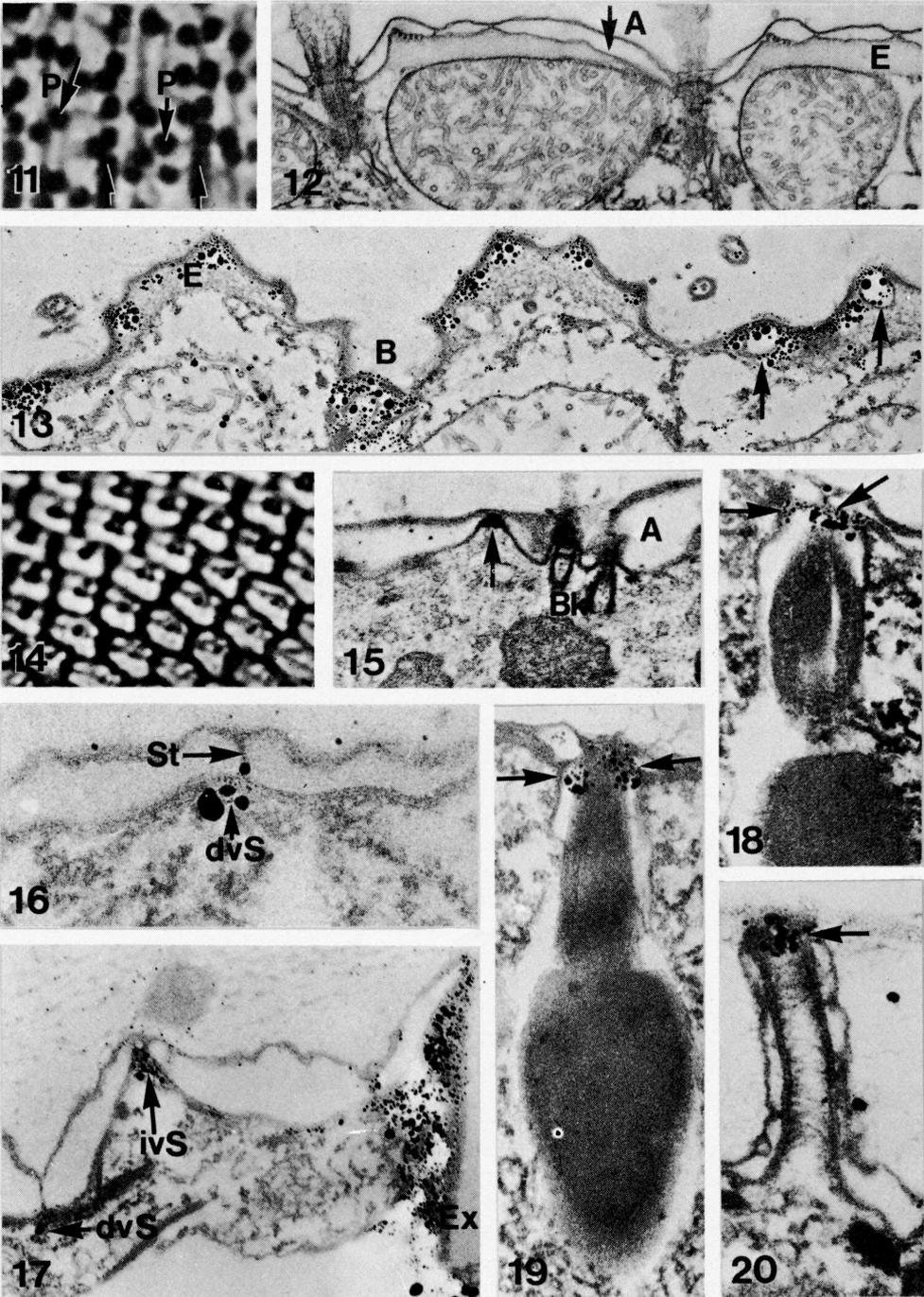
Abb. 15: *Paramecium aurelia*. Teil des Cortex nach konventioneller Präparation. In der Spitze der leistenförmigen Erhebungen der Pellicula, welche die in vivo lichtmikroskopisch leicht erkennbare Pelliculastruktur bilden, befindet sich fibro-granuläres Material (Pfeil). A = Alveolen, Bk = Basalkörper. Vergrößerung etwa 17.000 : 1.

Abb. 16: *Paramecium aurelia*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar. Die direkt verbindende Silberlinie (dvS) liegt im Bereich des Epiplasmas, deutlich unterhalb des Stoßpunktes (St) der pelliculären Alveolen. Vergrößerung etwa 45.000 : 1.

Abb. 17: *Paramecium aurelia*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar im Bereich des Exkretionsporus (Ex) der kontraktiven Vakuole, der von Silberaggregaten sackartig umgeben wird. Eine direkt verbindende (dvS) und eine indirekt verbindende (ivS) Silberlinie, die in der Spitze der Pelliculareiste liegt (vgl. Abb. 15!), sind erkennbar. Vergrößerung etwa 33.000 : 1.

Abb. 18, 19: *Paramecium aurelia*. Querschnitte durch naß versilberte Exemplare. Die Trichocysten werden nur an der Spitze von Silberaggregaten kappenförmig umhüllt (Pfeile). Vergrößerung bei beiden Abbildungen etwa 42.000 : 1.

Abb. 20: *Paramecium aurelia*. Querschnitt durch ein naß versilbertes Exemplar in der Höhe der Cytopyge. Die Cytopygensilberlinie (Pfeil) verläuft in der Spitze der großen, blattartigen Pelliculadifferenzierung, welche die ruhende Cytopyge verschließt. Vergrößerung etwa 33.000 : 1.



e) Die Silberlinien erscheinen nach konventioneller elektronenmikroskopischer Präparation als etwa  $0,1 \mu\text{m}$  dicke, aus fibro-granulärem Material aufgebaute Fibrillen mit annähernd kreisrundem Querschnitt (FOISSNER, 1975, 1977b, c, 1978a). Bei *Telotrochidium elongatum* sind sie in das Epiplasma eingebettet und liegen dicht unterhalb der Pelliculaleisten (Abb. 2, 3). In genau derselben Lage finden sich bei vielen anderen peritrichen Ciliaten diese Fibrillen (z. B. BRADBURY, 1965; LOM und CORLISS, 1968). Die Pellicula von *Euplotes moebiusi* ist aus plattenförmigen Elementen aufgebaut. Zwischen den Platten befinden sich annähernd dreieckförmige Interleveolaresepten, in denen die stark kontrastierbaren Silberlinien verlaufen (NOBILI, 1967; FOISSNER, 1978 a; HAUSMANN und KAISER, 1979). Sie sind besonders von HAUSMANN und KAISER (1979) sehr klar dargestellt worden (Abb. 5, 6). Die indirekt verbindenden Silberlinien von *Paramecium aurelia* liegen in den leistenförmigen Erhebungen der Pellicula (Abb. 15, 17). Sehr klare Abbildungen wurden bereits früher von ALLEN (1971) und SIBLEY und HANSON (1974) veröffentlicht. LYNN (1977) führte ebenfalls elektronenmikroskopische Untersuchungen an naß versilberten *Paramecien* aus. Nach einer persönlichen Mitteilung von LYNN sind seine Ergebnisse den meinen vergleichbar (FOISSNER, 1977c). Ein genauer Vergleich sowohl dieser als auch der Befunde von DIPPELL (1962) mit meinen Untersuchungen (FOISSNER, 1977c) ist nicht möglich, da diese Autoren lediglich ein „Abstract“ ohne jeden Bildbeweis veröffentlichten! Bei *Colpidium colpoda* und *Colpidium campylum* sind die Silberlinien in das Epiplasma eingebettet (Abb. 12, 13). Sie erscheinen manchmal von einer zarten Membran umgeben (FOISSNER und SIMONSBERGER, 1975 b; FOISSNER, 1976 a). Dennoch war es bisher nicht möglich, bei konventionell präparierten Tieren eine besondere Struktur an den Stellen nachzuweisen, wo sich das Silber anlagert (FOISSNER und SIMONSBERGER, 1975 b). Das trifft auch für die direkt verbindenden Silberlinien von *Paramecium* zu (FOISSNER, 1977c).

f) Im Verlaufe von Prozessen, bei denen sich die Struktur der Pellicula ändert (z. B. Morphogenese, Konjugation, Regeneration), treten im Silberliniensystem charakteristische Umbildungen auf (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1968, 1969 a, b, 1970 a, b, c, 1972, 1974; WISE, 1965). Die sich neu bildenden Basalkörper stehen stets in engem Kontakt mit Silberlinien (KLEIN, 1936, 1942; FOISSNER, 1970 a). Meist wird dies durch die Neubildung eines engmaschigen Silberliniennetzes ermöglicht.

g) Das Silberliniensystem reagiert mit strukturellen und/oder formativen Reaktionen auf verschiedene schädigende äußere Einwirkungen (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1968, 1969 a, b, 1970 c, 1974). Eine häufig auftretende Strukturveränderung ist der Zerfall in viele kleine, argyrophile Granula. Die häufigste formative Reaktion der streifenförmigen Silberliniensysteme, zum Beispiel jener der tetrahymeniden Ciliaten, ist die Umbildung zu einem mehr oder minder engmaschigen Silberliniennetz.

## 2. Hypothesen

a) Das Silberliniensystem besitzt eine neuroide Funktion. KLEIN (1932, 1942) stellte diese Hypothese vor allem wegen der pelliculären Lage und der innigen Verbindung des Silberliniensystems mit den Basalkörpern der Cilien und den Extrusomen auf. Bekräftigt wurde diese Vorstellung durch experimentelle Untersuchungen. Nach partieller Zerstörung oder Veränderung des Silberliniensystems kommt es zu einer mehr oder minder starken Einschränkung der Bewegungsfähigkeit der Ciliaten, auch dann, wenn die Cilien in den zerstörten oder veränderten Arealen ungeschädigt erscheinen (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1969 a, b). Da diese Experimente wegen der in Kapitel 3. b) angeführten Gründe keine eindeutige Aussage ermöglichen, ist diese Hypothese vorerst nicht verifizierbar.

Heute wird angenommen, daß die Metachronie durch eine mechanische Kupplung der Cilien entsteht. Temporale und lokale Modifikationen der Metachronie werden auf membran-

kontrollierte Prozesse zurückgeführt (MACHEMER, 1974). Eine detaillierte Diskussion dieser Hypothesen ist hier nicht möglich. Es scheint mir aber, daß gerade diese membrankontrollierten Prozesse eine definierte morphologische Basis benötigen. Diese Basis könnte das Silberliniensystem sein, da es von den vielen Fibrillensystemen in der Pellicula der Ciliaten als einziges ein Kontinuum bildet und zugleich mit den lokomotorischen und effektorischen Organellen in sehr engem Kontakt steht (Abb. 9, 10, 19). Im Lichte moderner elektrophysiologischer und cytochemischer Befunde (z. B. MACHEMER und OGURA, 1979; PLATTNER und FUCHS, 1975; BEISSON *et al.*, 1980) sollte diskutiert werden, ob das Silberliniensystem bei der Kontrolle gewisser, für den geordneten Ablauf des Cilienschlages notwendiger Stoffe, zum Beispiel divalenten Kationen, eine Rolle spielt. Der innige Kontakt des Silberliniensystems mit den Basalkörpern der Cilien und seine zumindest für einige Arten belegte fibrilläre Zustandsform verführen leicht zu der Annahme, daß es ein miniaturisiertes Äquivalent zum Nervensystem der Metazoen sein könnte. Dafür liegen aber keine Hinweise vor, da im Nervensystem immer Zellen und Zellfortsätze vorkommen, im Falle des Silberliniensystems dagegen Bestandteile einer Zelle.

b) Das Silberliniensystem besitzt eine formbildende Funktion. Diese Hypothese stützt sich auf die starken Veränderungen des Silberliniensystems im Verlaufe von formbildenden Prozessen (KLEIN, 1936, 1942). Zum Beispiel entstehen bei *Colpidium* die neuen Basalkörper des Oralapparates des Tochtertieres in speziellen, neugebildeten Silberlinien, die ein engmaschiges Netz bilden. Während der Neubildung des Oralapparates sind die Basalkörper und die sich bildenden Oralstrukturen in innigem Kontakt mit diesem sich entsprechend dem Fortschritt der Morphogenese verändernden Silberliniennetz (FOISSNER, 1970a). Gerade dieser innige Kontakt spricht zugunsten der oben angeführten Hypothese, auch wenn es dafür keine sicheren experimentellen Hinweise gibt.

Wir wissen heute, daß in der Pellicula ein Mechanismus vorhanden sein muß, der die Anordnung der kortikalen Organellen determiniert (FRANKEL, 1975; GRAIN und KACZANOWSKA, 1977; GRIMES *et al.*, 1980). Vielleicht spielt bei diesem komplizierten und bislang unverstandenen Prozeß das Silberliniensystem eine wesentliche Rolle, da es alle sich neu bildenden Organellen untereinander verbindet. Jedenfalls kann nach den vorliegenden Daten (z. B. KLEIN, 1942; FOISSNER, 1970a; WISE, 1965) kaum bezweifelt werden, daß entweder die neugebildeten Organellen, besonders die Basalkörper, in den Silberlinien wandern oder daß sie durch entsprechende Veränderungen des Silberlinienmusters passiv bewegt werden.

c) Das Silberliniensystem ist eine konservative Struktur des Cortex der Ciliaten. Diese Hypothese ist für einige Gruppen, zum Beispiel die Colpodida, bereits gut belegt (FOISSNER, 1978b, 1980a) und verspricht bei gründlicher Ausarbeitung wertvolle Aufschlüsse über die Phylogenie der Ciliaten. Sie deckt sich formal mit der auf Grund elektronenmikroskopischer Studien aufgestellten „Structural Conservatism Hypothesis“ von LYNN (1976), nach der Strukturmerkmale des Cortex im Verlaufe der Phylogenie stärker konserviert wurden als die einem größeren Selektionsdruck ausgesetzten Oralstrukturen.

### 3. Einige wesentliche Probleme

a) Die Ursache der hoch selektiven Argyrophilie des Silberliniensystems ist unbekannt, da wir keine Informationen über die chemische Beschaffenheit des fibro-granulären Materials besitzen, aus dem es aufgebaut ist (siehe Kapitel 1.). Diese Schwierigkeit könnte durch die Erprobung verschiedener Färbemethoden, besonders solcher, die in der Neurohistochemie verwendet werden, oder durch die histochemische Analyse des fibro-granulären Materials, an das sich das Silber anlagert (Abb. 2, 3, 5, 6, 15, 17), vielleicht überwunden werden. Einen bemerkenswerten Ansatz dazu lieferte HAUSMANN (persönliche Mitteilung). Nach ihm be-

stehen die Platten der Pellicula von *Euplotes* aus Proteinen, das fibro-granuläre Material der Inter-alveolarsepten und die Silberlinien (Abb. 5, 6) lassen sich mit Proteinaseen dagegen nicht wegdaunen.

b) Nach Identifizierung der chemischen Zusammensetzung des fibro-granulären Materials könnte eine spezifische Blockierung der Silberlinien versucht werden. Vermutlich wird man auf diese Weise auch dem Ziel, die Funktion des Silberliniensystems zu erklären, näher kommen. Alle bisher dazu ausgeführten Experimente (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1969a, b) krankten daran, daß neben den Silberlinien sicherlich auch andere kortikale Strukturen (z. B. kinetodesmale Fibrillen, Zellmembran) mehr oder minder stark geschädigt wurden. Man kann daher nicht sicher sein, ob die beobachteten Ausfallserscheinungen ursächlich mit den aufgetretenen Veränderungen des Silberliniensystems zusammenhängen.

c) Zu finden wäre noch das feinstrukturelle Korrelat der Silberlinien der tetrahymeniden Ciliaten und des direkt verbindenden Silberliniensystems von *Paramecium* (siehe Kapitel 1. e). Ob es sich lediglich um ein Versagen der Präparationsmethode handelt oder ob diese Silberlinien einen anderen Aufbau als jene von *Telotrichidium*, *Euplotes*, *Euglena* und die indirekt verbindenden Silberlinien von *Paramecium* besitzen, ist derzeit nicht zu entscheiden. Ich neige zu der ersten Ansicht, weil gerade bei den tetrahymeniden Ciliaten die lichtmikroskopischen Befunde auf eine fibrilläre Natur der Silberlinien hindeuten (KLEIN, 1942; FOISSNER, 1969a, b).

#### Literatur

- ALLEN R. D.: Fine structure of membranous and microfibrillar systems in the cortex of *Paramecium caudatum*. J. Cell Biol. **49**, 1–20 (1971).
- BEISSON J., J. COHEN, M. LEFORT-TRAN, M. POUPHILE and M. ROSSIGNOL: Control of membrane fusion in exocytosis. Physiological studies on a *Paramecium* mutant blocked in the final step of the trichocyst extrusion process. J. Cell Biol. **85**, 213–227 (1980).
- BRADBURY P. C.: The infraciliature and argyrome of *Opisthonecta henneguyi* FAURÉ-FREMIET. J. Protozool. **12**, 345–363 (1965).
- CHATTON E. et A. LWOFF: Les ciliés apostomes. Morphologie, cytologie, éthologie, évolution, systématique. Première partie. Aperçu historique et général. Étude monographique des genres et des espèces. Arch. Zool. exp. gén. **77**, 1–453 (1935).
- CORLISS J. O.: Silver impregnation of ciliated protozoa by the CHATTON-LWOFF technic. Stain Tech. **28**, 97–100 (1953).
- DIPPELL R. V.: The site of silver impregnation in *Paramecium aurelia*. J. Protozool. **9** (Suppl.): 24 (Abstr. 84 [1962]).
- FOISSNER W.: Schäden am Silberliniensystem der Wimpertiere. Das „neuroformative“ System reagiert empfindlich. Mikrokosmos **12**, 364–370 (1968).
- FOISSNER W.: Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Insulte I. Teil. Proto-plasma **68**, 23–45 (1969a).
- FOISSNER W.: Reaktionen des Silberliniensystems der Ciliaten auf mechanische Insulte II. Teil. Proto-plasma **68**, 433–456 (1969b).
- FOISSNER W.: Corticale Morphogenese bei *Colpidium kleini* (Ciliata, Holotricha). Acta Protozool. **8**, 129–142 (1970a).
- FOISSNER W.: The physiological regeneration (reorganization) of the oral apparatus in the *Colpidium kleini* (Ciliata, Tetrahymenidae). Acta biol. Acad. Sci. hung. **21**, 355–367 (1970b).
- FOISSNER W.: Silberliniensystem und Formbildung. Experimente mit dem Wimpertier *Colpidium*. Mikrokosmos **2**, 52–57 (1970c).
- FOISSNER W.: The cytophyge of ciliata. I. Its function, regeneration and morphogenesis in *Uronema parduczi*. Acta biol. Acad. Sci. hung. **23**, 161–174 (1972).
- FOISSNER W.: Die Wimpertiere (Ciliata) und ihr Silberliniensystem. Das neuroformative System als Urstufe des Nervensystems in der Haut Einzelliger (Protozoa). Ausstellungskatalog des Oberösterreichischen Landesmuseums **89**, 1–68 (1974).

- FOISSNER W.: Der elektronenmikroskopische Nachweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems bei peritrichen Ciliaten. *Z. Naturforsch.* **30c**, 818–822 (1975).
- FOISSNER W.: Fünfzig Jahre Forschung am Silberliniensystem der Ciliaten. *Naturk. Jahrb. Stadt Linz* **22**, 103–112 (1976a).
- FOISSNER W.: Erfahrungen mit einer trockenen Silberimprägnationsmethode zur Darstellung argyrophiler Strukturen bei Protisten. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* **115**, 68–79 (1976b).
- FOISSNER W.: Electronmicroscopical studies on the argyrophilic structures of *Colpidium campylum* (Ciliata, Tetrahymenidae). *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **28**, 59–72 (1977a).
- FOISSNER W.: Comparative light and electron microscopical studies on the argyrophilic structures of *Euglena viridis*. *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **28**, 157–174 (1977b).
- FOISSNER W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Lage und Natur des Silberliniensystems von *Paramecium*. *Mikroskopie* **33**, 260–276 (1977c).
- FOISSNER W.: *Euplotes moebiusi* f. *quadricirratu*s (Ciliophora, Hypotrichida) I. Die Feinstruktur des Cortex und der argyrophilen Strukturen. *Arch. Protistenk.* **120**, 86–117 (1978a).
- FOISSNER W.: 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). *Acta Protozool.* **17**, 215–231 (1978b).
- FOISSNER W.: Colpodide Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus alpinen Böden. *Zool. Jb. Syst.* **107**, 391–433 (1980a).
- FOISSNER W.: Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich), IX. Ordnungen Heterotrichida und Hypotrichida. *Ber. Nat.-Med. Ver. Salzburg* **5**, 71–117 (1980b).
- FOISSNER W. und P. SIMONSBERGER: Vergleichende licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an trocken präparierten Silberliniensystemen von Ciliaten (Protozoa). *Mikroskopie* **31**, 193–205 (1975a).
- FOISSNER W. und P. SIMONSBERGER: Elektronenmikroskopischer Nachweis der subpelliculären Lage des Silberliniensystems bei *Colpidium colpoda* (Ciliata, Tetrahymenidae). *Protoplasma* **86**, 65–82 (1975b).
- FOISSNER W. und P. SIMONSBERGER: Reply to the letter of J. W. MCCOY. *Ber. Nat.-Med. Ver. Salzburg* **5**, 121–122 (1980).
- FRANKEL J.: Pattern formation in ciliary organelle systems of ciliated protozoa. *Ciba Found. Symp. (N. S.)* **29**, 25–49 (1975).
- GRAIN J. et J. KACZANOWSKA: Développement des protozoaires: production et positionnement des organites et organelles cellulaires. Fifth Int. Congr. Protozool., 89–112 (1977).
- GRIMES G. W., M. E. MCKENNA, C. M. GOLDSMITH-SPOEGLER and E. A. KNAUPP: Patterning and assembly of ciliature are independent processes in hypotrich ciliates. *Science* **209**, 281–283 (1980).
- HAUSMANN K. and J. KAISER: Arrangement and structure of plates in the cortical alveoli of the hypotrich ciliate, *Euplotes vannus*. *J. Ultrastr. Res.* **67**, 15–22 (1979).
- KLEIN B. M.: Über eine neue Eigentümlichkeit der Pellicula von *Chilodon uncinatus* EHRBG. *Zool. Anz.* **67**, 1–2 (1926).
- KLEIN B. M.: Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. *Ergebn. Biol.* **8**, 75–179 (1932).
- KLEIN B. M.: Silberliniensystem und Infraciliatur. Eine kritische Gegenüberstellung. *Arch. Protistenk.* **79**, 146–169 (1933).
- KLEIN B. M.: Beziehungen zwischen Maschenweite und Bildungsvorgängen im Silberliniensystem der Ciliaten. *Arch. Protistenk.* **88**, 1–22 (1936).
- KLEIN B. M.: Eine einfache Methodik, Schädlichkeiten bzw. Farbstoffe auf lebende Einzeller, insbesondere Ziliaten, einwirken zu lassen. *Z. wiss. Mikroskopie mikros. Technik* **54**, 33–50 (1937).
- KLEIN B. M.: Das Silberlinien- oder neuroformative System der Ciliaten. Eine zusammenfassende Darstellung unter Berücksichtigung eines homologen und eines analogen Zwischensystems bei den Metazoen. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* **53**, 156–336 (1942).
- KLEIN B. M.: Das Schicksal der „Silbernen Linien“. Ein „Curriculum vitae“. *Mitteilungsbl. Mikrogr. Ges. Wien* **4**, 44–48 (1968).
- LOM J. and J. O. CORLISS: Observations on the fine structure of two species of the peritrich ciliate genus *Scyphidia* and on their mode of attachment to their host. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* **87**, 493–509 (1968).

- LYNN D. H.: Comparative ultrastructure and systematics of the colpodida. Structural conservatism hypothesis and a description of *Colpoda steinii* MAUPAS. J. Protozool. **23**, 302–314 (1976).
- LYNN D. H.: Ultrastructural sites of silver deposition in CHATTON-LWOFF stained ciliated protozoa. J. Protozool. **24** (Suppl.): 10A (Abstr. 92 [1977]).
- MACHEMER H.: Ciliary activity and metachronism in protozoa. In: M. A. SLEIGH (Hg.), Cilia and Flagella. Academic Press, London and New York, pp. 199–286 (1974).
- MACHEMER H. and A. OGURA: Ionic conductances of membranes in ciliated and deciliated *Paramecium*. J. Physiol. **296**, 49–60 (1979).
- NOBILI R.: Ultrastructure of the fusion region of conjugating *Euplotes* (Ciliata Hypotrichida). Monit. Zool. Ital. (N. S.) **1**, 73–89 (1967).
- PITELKA D. R.: Electron-microscopic structure of protozoa. Pergamon Press, Oxford, London, New York and Paris, 269 pp. (1963).
- PLATTNER H. and S. FUCHS: X-ray microanalysis of calcium binding sites in *Paramecium*. Histochemistry **45**, 23–47 (1975).
- DE PUYTORAC P.: Observation vitale et colorations de l'argyrome chez les astomes. C. R. Acad. Sc. Paris **234**, 1583–1585 (1952).
- SIBLEY J. T. and E. D. HANSON: Identity and function of a subcortical cytoskeleton in *Paramecium*. Arch. Protistenk. **116**, 221–235 (1974).
- VIVIER E.: Morphology, taxonomy and general biology of the genus *Paramecium*. In: W. J. VAN WAGTEN-DONK (Hg.): *Paramecium* – a current survey. Elsevier, Amsterdam, London und New York, pp. 1–89 (1974).
- VILLENEUVE-BRACHON S.: Recherches sur les ciliés hétérotriches: cinétome, argyrome, myonèmes, formes nouvelles ou peu connues. Arch. Zool. exp. gén. **82**, 1–180 (1940).
- WISE B. N.: The morphogenetic cycle in *Euplotes eurytomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. J. Protozool. **12**, 626–648 (1965).