

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Österreich

Die Morphogenese von *Urosoma macrostyla* (WRZEŚNIEWSKI, 1870)  
(Ciliophora: Oxytrichidae)<sup>1)</sup>

The Morphogenesis of *Urosoma macrostyla* (WRZEŚNIEWSKI, 1870)  
(Ciliophora: Oxytrichidae)

VON WILHELM FOISSNER

Mit 26 Abbildungen

### Summary

The morphogenesis of the hypotrichous ciliate *Urosoma macrostyla* (WRZEŚNIEWSKI, 1870) was investigated. 12 stages of the cortical and nuclear fission are described and depicted. The overall pattern of the morphogenetic events is similar to that known from other Oxytrichidae. However, there are 2 details which enable us to elucidate the systematic position of this genus within the Oxytrichidae. The morphogenesis starts with a proliferation of the basal bodies for the oral primordium close by the 3 postoral ventral cirri. 5 primary primordia which are situated predominately at the frontal area of the parental animal evolve from the oral primordium, the postoral ventral cirri, and the lowest of the posterior frontal cirri. The primary primordia break up during the middle stages of the morphogenesis and form secondary primordia: the anterior ones become the anlagen of the frontoventral cirri of the proter, the posterior ones become the anlagen of the frontoventral cirri of the opisthe. Anlage 1 evolves from the oral primordium in the opisthe, but in the proter it develops from the buccal cirrus. The anlagen 1 to 6 generate 1, 2, 3, 3 (4), 4, 5 (4) frontoventral cirri. The development of the dorsal kineties proceeds according to type 2 and shows no special features. The peculiar mode of the origin of the anlagen of the frontoventral cirri and of the anlage 1 of the proter shows that the closest related genus is *Gonostomum* whose morphogenetic pattern coincide in this respect with that one of *Urosoma*. Some other features, e.g. the structure of the oral apparatus and the fact that 6 frontal cirri are not transformed into anlagen during the morphogenesis, support the view that these 2 genera are very closely related. However, in spite of these similarities, both genera are valid, because they differ in the mode of the origin of the dorsal kineties, the development of the cirri within the anlagen, the body form, the postoral ventral cirri, and the pattern of the frontal cirri.

### 1. Einleitung

Das Genus *Urosoma* KOWALEWSKI, 1882 hatte eine wechselvolles Schicksal. Es wurde von KAHL (1932) und CORLISS (1979) anerkannt, von BORROR (1972) und HEMBERGER (1981) dagegen aufgelöst. Sie synonymisierten außerdem die meisten der von KAHL (1932) und anderen dazu gestellten Taxa mit Arten der Gattung *Oxytricha* EHRENBURG, 1830. Diese Unsicherheit ist verständlich, da bis vor kurzem keine ge-

---

1) Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz. Für die sorgfältige fototechnische Assistenz danke ich Frau KARIN ANRATHEE.

naue Darstellung der Infraciliatur typischer *Urosoma*-Arten vorlag. Erst FOISSNER (1982) beschrieb 3 charakteristische Species neu und trat für die Beibehaltung der Gattung ein, da die hinteren Frontalcirren eine von anderen Genera der Familie abweichende Stellung einnehmen.

Um die Kenntnis dieser Gattung weiter zu vertiefen und ihre Stellung innerhalb der Oxytrichidae aufzuklären, wurde die Morphogenese von *Urosoma macrostyla* (WRZEŚNIEWSKI, 1870) untersucht.

## 2. Material, Technik und Terminologie

*Urosoma macrostyla* fand ich am 17. 2. 1982 in der oberen Bodenschicht (0—2 cm) eines Auwaldes bei Grafenwörth in Niederösterreich (vgl. FOISSNER 1982). Sie trat 6 d nach Wassersättigung der luftgetrockneten Bodenprobe mit mäßig häufiger Abundanz auf. Einige Individuen dieser Rohkultur wurden in mit Mineralwasser (Eau de Volvic) verdünntes Salatmedium (1:1) übertragen, dem zur Förderung des Bakterienwachstums einige zerdrückte, sterilisierte Weizenkörner zugesetzt wurden. Die Art vermehrte sich in diesem Medium mäßig rasch. Hohe Individuendichten traten nach 5—10 d auf.

Die Infraciliatur wurde mit der bei FOISSNER (1982) beschriebenen Protargolversilberungsmethode imprägniert. Die Fixierung erfolgte aber mit dem Sublimat-Formol-Eisessig-Gemisch nach STIEVE (s. ROMEIS 1968, § 333), da die Tiere in Bouinscher Lösung so schlecht stabilisiert werden, daß sie sich beim Auswaschen im destillierten Wasser auflösen.

Alle Zeichnungen sind sehr leicht schematisiert. Sie wurden mit einem Zeichenapparat der Firma Reichert angefertigt. Um die während der Morphogenese ablaufenden Veränderungen der Infraciliatur zu verdeutlichen, sind neugebildete Cirren ausgefüllt, alte dagegen nur im Umriß gezeichnet. Zur Methodik der biometrischen Charakterisierung siehe FOISSNER (1982).

Die Terminologie orientiert sich an den Arbeiten von WALLENGREN (1900); KAHL (1932); BORROR (1972) und HEMBERGER (1981).

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Morphologie des Interphaseindividuums (Abb. 1, 2, 21, Tabelle 1)

Die vorliegende Population stimmt morphologisch weitgehend mit der von FOISSNER (1982) untersuchten überein, weshalb eine Neubeschreibung nicht nötig ist. Zum besseren Verständnis des Morphogenese-Ablaufes ist die Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite eines Interphaseindividuums nochmals dargestellt (Abb. 1, 2, 21). Die biometrischen Werte weichen dagegen zum Teil beträchtlich ab (Tabelle 1). Bei den kultivierten Exemplaren sind viele Merkmale größer als bei jenen, die direkt aus der Boden-Rohkultur stammen (vgl. FOISSNER 1982). Die wichtigsten Speciescharakteristika (Anzahl der Dorsalkineten und der Frontalcirren, Anzahl der Makronucleus-Teile, Stellung der hinteren Frontalcirren, Lage der Transversalcirren) stimmen aber zufriedenstellend überein.

Die Cysten sind kugelförmig, etwa  $45\ \mu\text{m}$  groß, farblos, glatt und von einer bis  $20\ \mu\text{m}$  dicken, mehr oder minder kugelförmigen Schleimhülle umgeben.

### 3.2. Morphogenese von *Urosoma macrostyla*

An Hand der charakteristischen Veränderungen der ventralen und dorsalen Infraciliatur und des Kernapparates kann man 12 Teilungsstadien unterscheiden. Jede

Tabelle 1. Biometrische Charakteristik von *Urosoma macrostyla*. Alle Daten basieren auf protargol-imprägnierten Individuen. M = Median, n = Stichprobenumfang, s = Standardabweichung,  $s_{\bar{x}}$  = Standardfehler,  $V_r$  = Variationskoeffizient,  $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel

Merkmal	$\bar{x}$	M	s	$s_{\bar{x}}$	$V_r$	Extremwerte	n
Länge in $\mu\text{m}$	109,4	106,0	13,7	2,7	12,5	83 — 140	25
Breite in $\mu\text{m}$	26,8	27,0	1,9	0,4	6,9	22 — 31	25
Anzahl der Makronucleus-Teile	2,2	2,0	0,6	0,1	25,6	2 — 4	25
Länge eines Makronucleus in $\mu\text{m}$	16,0	16,0	4,1	0,8	25,6	8 — 24	25
Breite eines Makronucleus in $\mu\text{m}$	6,2	5,6	0,8	0,2	13,0	4,6 — 7	25
Anzahl der Mikronuclei	2,9	3,0	0,8	0,2	26,0	2 — 4	25
Länge eines Mikronucleus in $\mu\text{m}$	3,5	3,5	0,6	0,1	15,8	2,6 — 4,5	25
Breite eines Mikronucleus in $\mu\text{m}$	2,3	2,1	0,3	0,1	11,3	2 — 2,8	25
Anzahl der adoralen Membranellen	31,9	32,0	1,6	0,3	5,1	26 — 34	25
Länge der adoralen Membranellenzone in $\mu\text{m}$	31,8	31,0	3,8	0,3	12,1	26 — 39	25
Anzahl der Dorsalkineten	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	4 — 4	25
Anzahl der Cirren der rechten Marginalreihe	37,9	38,0	2,9	0,6	7,6	31 — 43	25
Anzahl der Cirren der linken Marginalreihe	36,3	35,0	3,2	0,6	8,9	27 — 40	25
Anzahl der postoralen Ventralcirren	3,0	3,0	0,0	0,0	0,0	3 — 3	25
Anzahl der vorderen Frontalcirren	3,0	3,0	0,0	0,0	0,0	3 — 3	25
Anzahl der hinteren Frontalcirren	4,0	4,0	0,0	0,0	0,0	4 — 4	25
Anzahl der Buccalcirren	1,0	1,0	0,0	0,0	0,0	1 — 1	25
Anzahl der Ventralcirren in der Nähe der Transversalcirren	2,0	2,0	0,0	0,0	0,0	2 — 2	25
Anzahl der deutlich verstärkten Transversalcirren	4,9	5,0	0,3	0,1	5,6	4 — 5	25
Anzahl der Caudalcirren	3,1	3,0	0,3	0,1	9,0	3 — 4	25
Distanz vom untersten Transversalcirrus bis bis zum posterioren Körperende in $\mu\text{m}$	8,4	8,4	1,3	0,3	15,2	6 — 11	25
Distanz zwischen den Makronucleus-Teilen in $\mu\text{m}$	10,4	9,0	3,8	0,8	36,3	4 — 20	25

der abgebildeten Phasen wurde bei mindestens 2 Individuen beobachtet. Der Ablauf der Morphogenese ist weitgehend konstant. Alle Anlagen sind bereits kurz nach ihrer Bildung aus Basalkörperpaaren aufgebaut.

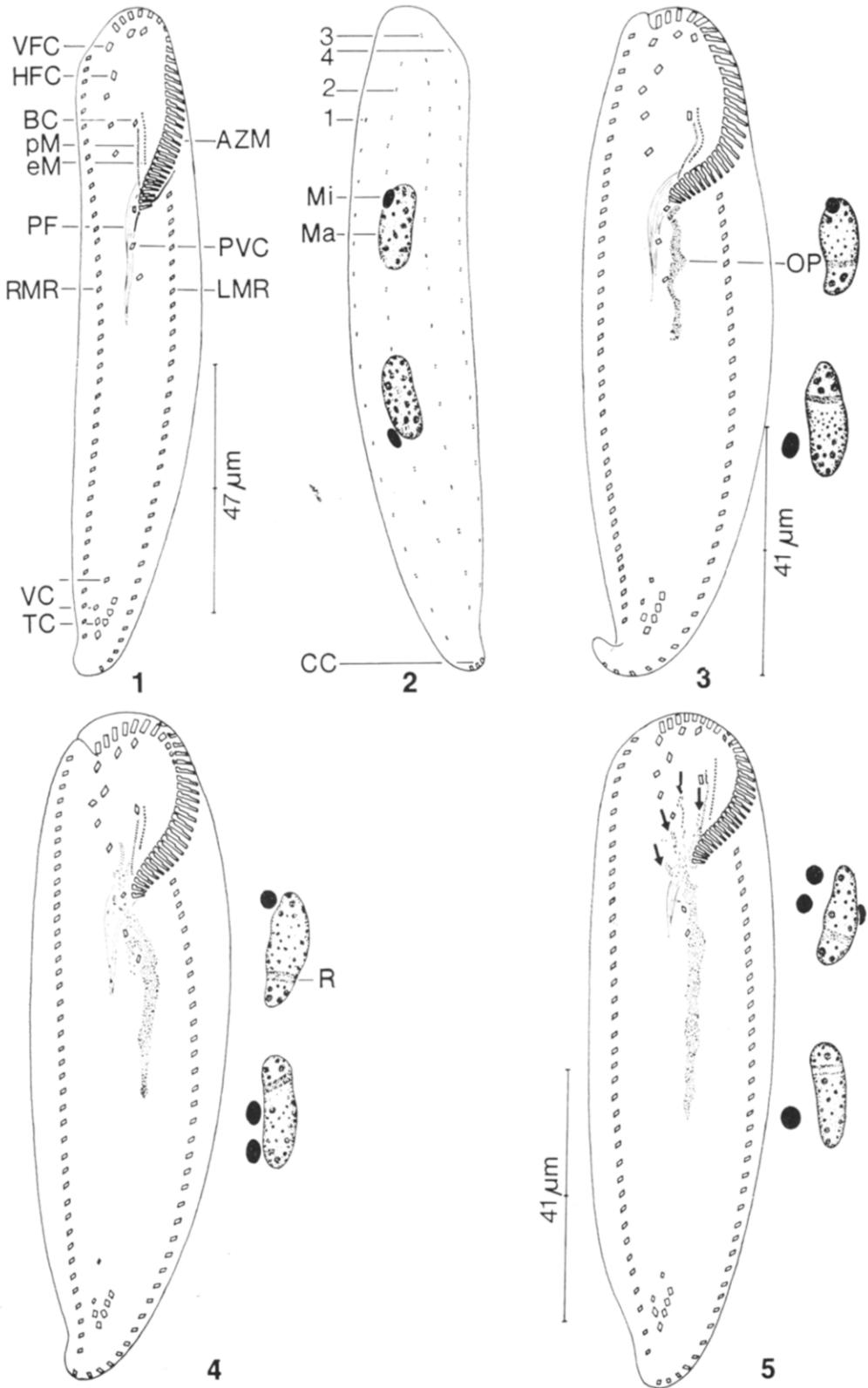
### 3.2.1. Stadium 1 (Abb. 3)

Die Morphogenese beginnt mit der Proliferation von Basalkörpern dicht neben den postoralen Ventralcirren, die unverändert erhalten bleiben. Es entsteht das aus unregelmäßig angeordneten Basalkörperpaaren aufgebaute Oralprimordium.

Die Dorsalkineten zeigen in dieser Phase keine Veränderungen. Die Makronucleus-Teile weisen ein Reorganisationsband auf und sind leicht verformt.

### 3.2.2. Stadium 2 (Abb. 4)

Durch weitere Vermehrung der Basalkörper entsteht ein langes, schmales Oralprimordium, von dem einzelne Basalkörperpaare bis zum untersten der hinteren Frontalcirren des Proter wandern. Dorsalkineten und Kernapparat wie bei Stadium 1.



## 3.2.3. Stadium 3 (Abb. 5)

Das Oralprimordium verlängert sich bis zum hinteren Körperdrittel. Am anterioren Ende des Primordiums differenzieren sich im Frontalfeld des Proter 4 Frontoventralcirren-Anlagen, die aus noch ungeordneten Basalkörperpaaren bestehen. Der vorderste der 3 postoralen Ventralcirren ist zu einer Anlage umorientiert. Dorsalkineten und Kernapparat wie bei Stadium 1.

## 3.2.4. Stadium 4 (Abb. 6, 7, 22)

Am anterioren Ende des Oralprimordiums beginnt die Differenzierung der adoralen Membranellen des Opisthen. Die 2 hinteren der 3 postoralen Ventralcirren und der unterste der 4 hinteren Frontalcirren des Proter sind zu Anlagen umorientiert. Man erkennt in diesem Stadium daher 5 schräg nach vorne gerichtete, auffallend lange Primärprimordien, die bereits aus geordneten Basalkörperpaaren bestehen. Rechts neben den sich bildenden adoralen Membranellen befinden sich noch ungeordnete Basalkörperpaare, aus denen später die Anlage 1 und die undulierenden Membranen des Opisthen entstehen (Abb. 8, 9).

In den Dorsalkineten 1 und 2 entstehen ober- und unterhalb der Körpermitte Anlagen. Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 1. Die Reorganisationsbänder nähern sich den Enden der Kernteile und sind sehr blaß imprägniert.

## 3.2.5. Stadium 5 (Abb. 8)

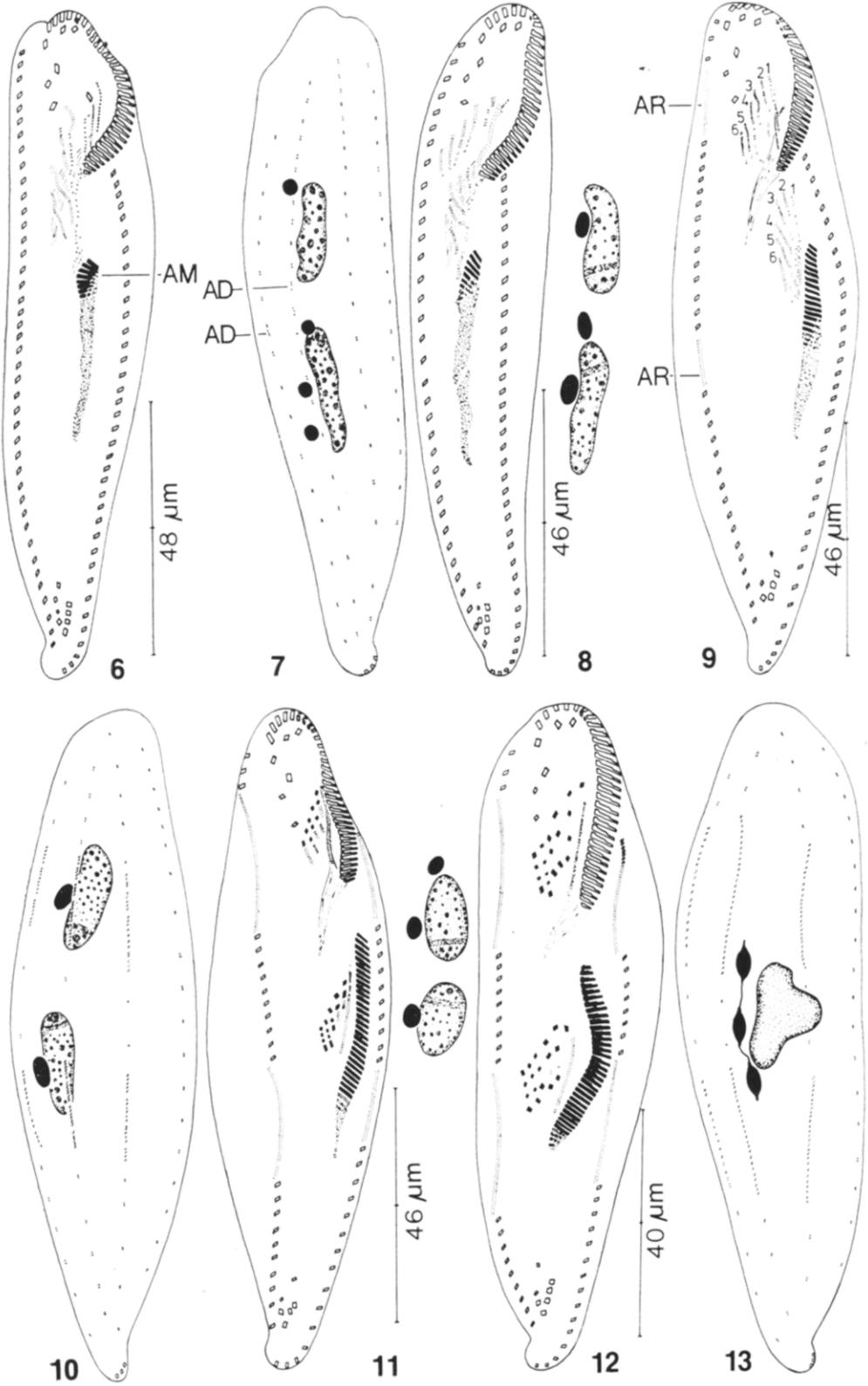
Das Oralprimordium ist gegenüber Stadium 4 nicht auffallend verändert. Die Primärprimordien trennen sich dagegen in der Mitte durch, so daß 2 Sekundärprimordien entstehen: die vorderen Hälften bilden die Frontoventralcirren-Anlagen des Proter, die hinteren jene des Opisthen. Der Buccalcirrus und die undulierenden Membranen des Proter bilden sich zu Anlagen um. Dorsalkineten und Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 4. Auch in der 3. Kinete entstehen Anlagen.

## 3.2.6. Stadium 6 (Abb. 9, 10)

Im Oralprimordium des Opisthen sind bis zur Mitte adonale Membranellen ausgebildet, die aus 2 Reihen von Basalkörpern bestehen. Die Sekundärprimordien sind deutlich voneinander getrennt. In dieser Phase sind in beiden Teilungshälften je 6 Primordien erkennbar. Rechts neben den neugebildeten adoralen Membranellen differenzieren sich die undulierenden Membranen des Opisthen. Innerhalb der rechten Marginalreihe orientieren sich mehrere Cirren zu Anlagen um.

---

Abb. 1—5. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimprägung. 1, 2: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite eines Interphaseindividuum. 3, 4, 5: Infraciliatur der Ventralseite und Kernapparat der Teilungsstadien 1, 2 und 3. Die Pfeile in Abb. 5 weisen auf 4 sich bildende Anlagen im Frontalfeld des Proter. Nähere Erklärungen im Text. AZM = Adorale Membranellenzone, BC = Buccalcirrus, CC = Caudalcirren, eM = Endorale Membran, HFC = Hintere Frontalcirren, LMR = Linke Marginalreihe, Ma = Makronucleus, Mi = Mikronucleus, OP = Oralprimordium, PF = Pharynxfibrillen, pM = Parorale Membran, PVC = Postorale Ventralcirren, R = Reorganisationsband des Makronucleus, RMR = Rechte Marginalreihe, TC = Transveralecirren, VC = Ventralcirren, VFC = Vordere Frontalcirren, 1, 2, 3, 4 = Dorsalkineten 1—4.



Die Primordien innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 haben sich durch weitere Vermehrung der Basalkörper beträchtlich vergrößert. Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 4.

### 3.2.7. Stadium 7 (Abb. 11)

Im Oralprimordium sind bis zum posterioren Fünftel adorale Membranellen erkennbar. An die Membranellen der vorderen Hälfte wird an die 2 Basalkörperreihen eine dritte, etwas kürzere angefügt. In den Anlagen der Frontoventralcirren differenzieren sich Cirren, die bereits deutlich von den sich bildenden undulierenden Membranen getrennt sind. Innerhalb der Marginalreihen sind zahlreiche Cirren zu Anlagen umorientiert. Dorsalkineten und Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 6.

### 3.2.8. Stadium 8 (Abb. 12, 13)

Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist bereits deutlich nach links gebogen. Im vorderen Abschnitt wird an die 3 Basalkörperreihen eine vierte, stark verkürzte angefügt. Die Pharynxfibrillen des Proter sind in Resorption begriffen. Die Differenzierung der neuen Frontoventralcirren ist abgeschlossen. Sie sind in dieser Phase noch so ungeordnet, daß nicht erkennbar ist, wie viele sich in den einzelnen Anlagen differenziert haben. In der vorderen Anlage der linken Marginalreihe bilden sich neue Cirren.

Die Anlagenentwicklung innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 ist abgeschlossen. Die Makronucleus-Teile sind zu einer unregelmäßig kugelförmigen Masse verschmolzen, in der keine Nucleolen erkennbar sind. Die Mikronuclei sind ellipsoid und durch eine faserartige Struktur miteinander verbunden.

### 3.2.9. Stadium 9 (Abb. 14)

Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist gegenüber Stadium 8 nicht auffallend verändert. Die Anlagen für die undulierenden Membranen des Proter und Opisthen spalten sich der Länge nach auf. Die Pharynxfibrillen und der unterste der 3 verbliebenen hinteren Frontalcirren des Proter sind resorbiert worden. In beiden Teilungshälften beginnen die neuen Cirren an ihre vorbestimmten Orte zu wandern. In diesem Stadium ist erkennbar, wie viele Cirren sich in den einzelnen Anlagen differenzieren (s. Diskussion). Meist sind einige überzählige Cirren angelegt, die später resorbiert werden. Die Anlagen der neuen Marginalreihen sind zu Cirren differenziert, die sehr dicht hintereinander liegen. Der posteriore Cirrus der beiden vorderen Frag-

---

Abb. 6—13. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimprägung. 6, 7: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 4. 8: Infraciliatur der Ventralseite und Kernapparat des Teilungsstadiums 5. 9, 10: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 6. 11: Infraciliatur der Ventralseite und Kernapparat des Teilungsstadiums 7. 12, 13: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 8. Nähere Erklärungen im Text. AD = Anlagen der Dorsalkineten, AM = Adorale Membranellen des Opisthen, AR = Anlage der rechten Marginalreihe, 1, 2, 3, 4, 5, 6 = Frontoventralcirren-Anlagen 1—6.

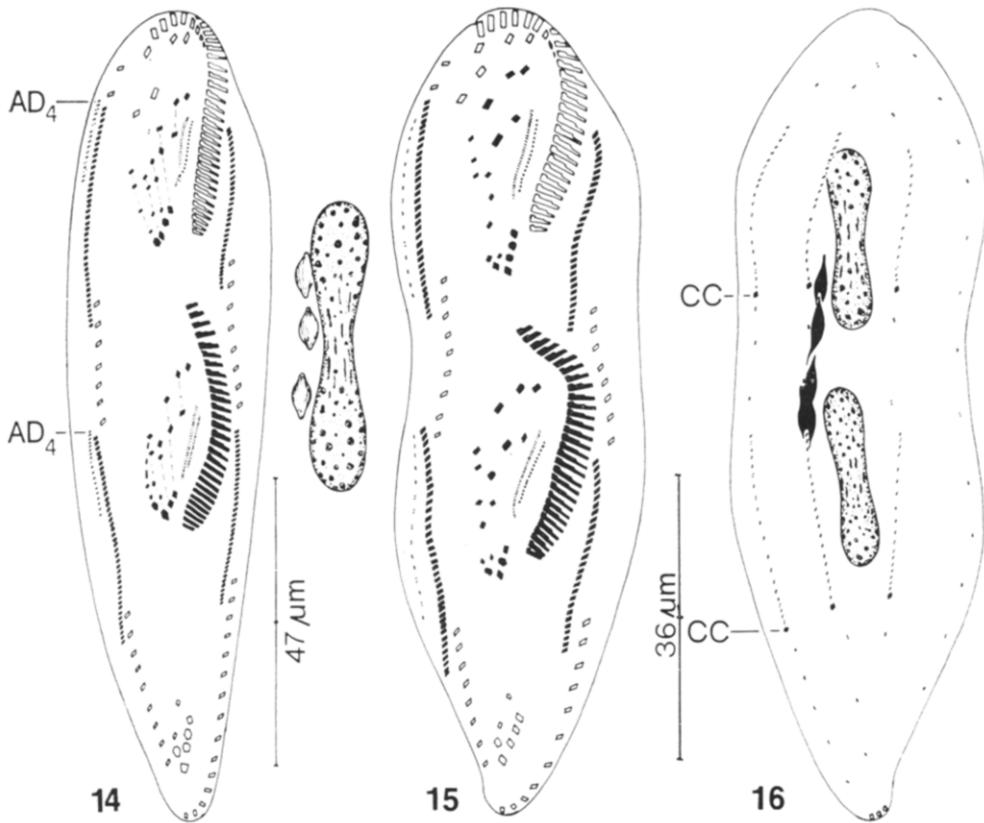


Abb. 14—16. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimprägung. 14: Infraciliatur der Ventralseite und Kernapparat des Teilungsstadiums 9. 15, 16: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 10. Nähere Erklärungen im Text.  $AD_4$  = Anlage der Dorsalkinete 4, CC = Caudalcirren.

mente der alten rechten Marginalreihe bildet sich zu einem Primordium um, aus dem später die 4. Dorsalkinete entsteht (Abb. 15, 17).

Dorsalkineten ähnlich wie bei Stadium 8. Der Makronucleus beginnt sich zu teilen und ist ausgeprägt hantelförmig. Er enthält viele kleine, kugelförmige Nucleolen, die in der Teilungszone ellipsoid sind. Im Innern der Mikronuclei erkennt man faserartige Strukturen.

### 3.2.10. Stadium 10 (Abb. 15, 16, 23)

Diese Phase ist durch die einsetzende Furchung gekennzeichnet. Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist vollständig ausgebildet und anterior bereits stark nach rechts gekrümmt. Die Membranellen sind aus 2 gleich langen, 1 leicht und 1 stark verkürzten Reihe von Basalkörpern aufgebaut. Lediglich die vordersten bestehen vermutlich nur aus 3 Reihen. In beiden Teilungshälften sind die undulierenden Membranen fertig ausgebildet. Die Wanderung der neuen Frontoventralcirren ist so weit fortgeschritten, daß einzelne Gruppen (vordere Frontalcirren, Transversalcirren

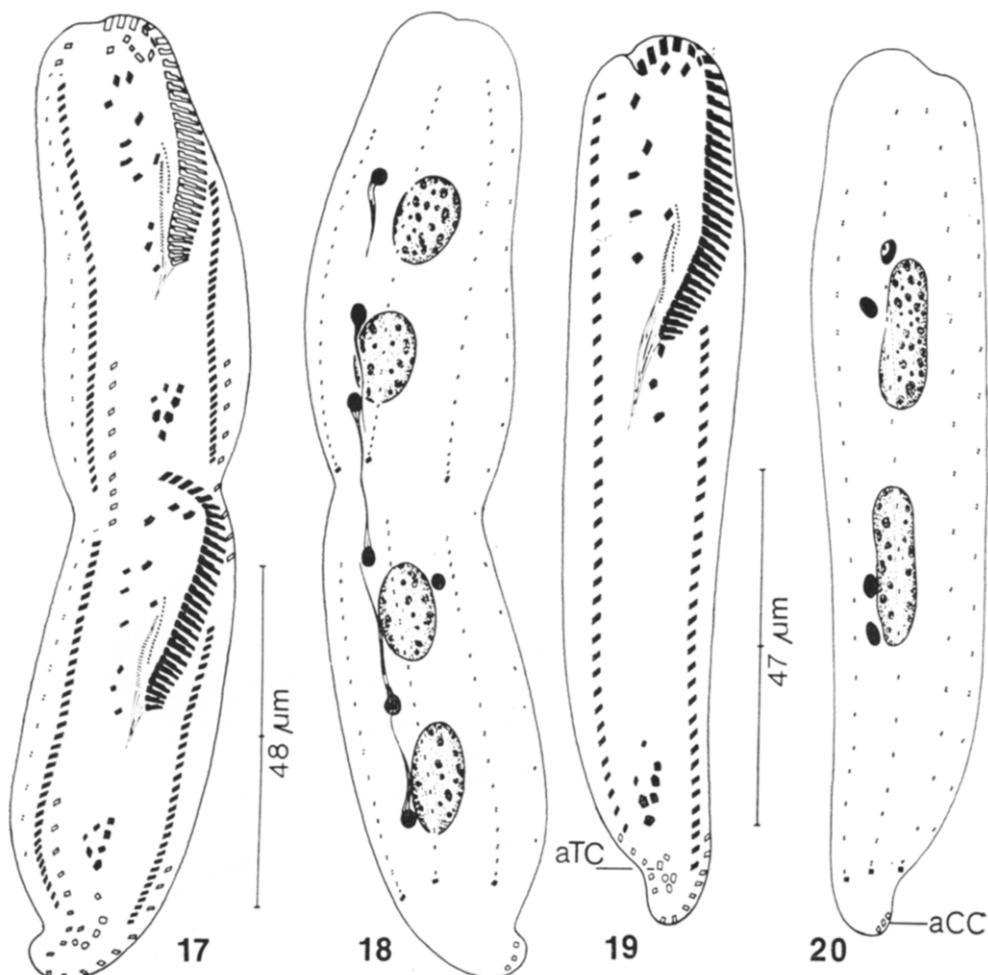


Abb. 17—20. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimprägung. 17, 18: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 11. 19, 20: Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 12. Nähere Erklärungen im Text. aCC = Alte Caudalcirren, aTC = Alte Transversalcirren.

usw.) erkennbar werden. Die Basalkörperpaare der Primordien für die 4. Dorsalkinete ordnen sich entlang der neuen Marginalreihen an.

Am posterioren Ende der Anlagen der Dorsalkineten 1, 2 und 3 hat sich durch den Zusammenschluß mehrerer Basalkörperpaare je 1 Caudalcirrus differenziert. Die nicht zu Anlagen umorientierten Basalkörperpaare befinden sich in Resorption. Durch die Teilung des Makronucleus sind 2 Kernteile entstanden, je einer im Proter und Opisthen. Die Mikronuclei befinden sich in Teilung.

### 3.2.11. Stadium 11 (Abb. 17, 18, 24—26)

Die Furchung ist weiter fortgeschritten, und die beiden Teilungshälften strecken sich. Die adorale Membranellenzone des Opisthen nimmt die speciestypische Form

an. Sowohl beim Proter als auch beim Opisthen sind kurze Pharynxfibrillen erkennbar. Die Wanderung der neuen Cirren ist fast abgeschlossen. Nur die postoralen Ventralcirren liegen noch vor den Pharynxfibrillen. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Cirren befinden sich in Resorption.

Die neuen Dorsalkineten sind fertig ausgebildet. Die nicht zu Anlagen umorientierten Basalkörperpaare sind resorbiert, mit Ausnahme der Kinete 4, die noch unverändert ist. Durch eine weitere Teilung des Makronucleus sind 4 Kernteile entstanden, je 2 im Proter und Opisthen. Sie enthalten viele kugelförmige und ellipsoide Nucleolen. Die Teilung der Mikronuclei ist weitgehend abgeschlossen; die Teilungsspindeln sind aber noch erkennbar.

### 3.2.12. Stadium 12 (Abb. 19, 20)

Kurz nach der Teilung sind die Tiere meist etwas kleiner, weisen aber bereits die charakteristische Körperform auf. Die nicht zu Anlagen umorientierten Cirren sind häufig noch nicht vollständig resorbiert, besonders die alten Transversal- und Caudalcirren.

Die alte Dorsalkinete 4 ist resorbiert. Sie wird durch die neue ersetzt, die vermutlich infolge der Streckung des Tieres von ventro-lateral nach dorso-lateral verlagert wird. Kernapparat wie beim Interphaseindividuum.

## Diskussion

### 4.1. Das Oralprimordium

Bei den typischen Oxytrichidae beginnt die Morphogenese mit der Proliferation von Basalkörpern dicht neben dem linken Transversalcirrus (GROLIERE 1969; GRIMES 1972; WALKER und GRIM 1973; HEMBERGER 1981). Für eine andere Artengruppe, bei der sie in der Höhe der postoralen Ventralcirren einsetzt, errichtete HEMBERGER (1981) die Gattung *Urosomoida*. Mittlerweile stellte sich jedoch heraus, daß das Kriterium „Morphogenesebeginn“ bei den Oxytrichidae für die Gattungsabgrenzung wertlos ist, da zu viele Übergänge vorkommen (FOISSNER und ADAM 1983a, b). Bereits HEMBERGER (1981) vermutete, daß bei allen langgestreckten Arten mit *Oxytricha*-typischer Cirrenausstattung die Morphogenese mit einer apokinetalen Anlage auf der Ventralfläche beginnt. Dies wird durch die vorliegenden Untersuchungen an *Urosoma macrostyla* weiter erhärtet (Abb. 3).

Die Anzahl der Basalkörper im Oralprimordium ist bei dem in Abb. 3 dargestellten sehr frühen Teilungsstadium auffallend groß. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß es ein noch früheres Stadium gibt, obwohl dies wenig wahrscheinlich ist, da ich Hunderte in Frage kommende Individuen sorgfältig daraufhin prüfte. Bei einem sehr frühen Teilungsstadium von *Urosoma cienkowski* KOWALEWSKI, 1882 konnte ebenfalls festgestellt werden, daß die Morphogenese mit einer massiven Proliferation von Basalkörpern in der Höhe der 3 postoralen Ventralcirren beginnt.

#### 4.2. Die Anlagen der Frontoventralcirren

Die Anlagen 2 bis 6 des Proter und Opisthen entstehen aus der Durchtrennung von 5 langen Primärprimordien (Abb. 6, 8). Dadurch ist es nicht möglich, ihre Herkunft konkret zu bestimmen. Sie bestehen aber offensichtlich überwiegend aus Basalkörpern des Oralprimordiums und den zu Anlagen umgebildeten postoralen Ventralcirren. Die Frontalcirren des Proter können nur sehr wenig dazu beitragen, da lediglich der unterste Cirrus in eine Anlage umorientiert und in die Primordien eingegliedert wird (Abb. 5). „De novo“-Anlagen, wie sie bei anderen Oxytrichidae beobachtet wurden (HEMBERGER 1981; FOISSNER und ADAM 1983b), treten bei *U. macrostyla* nicht auf. Bemerkenswert ist die Anlage 1, aus der der erste Frontalcirrus entsteht. Sie entwickelt sich beim Opisthen wie üblich aus dem Oralprimordium, beim Proter aber aus dem Buccalcirrus, eventuell mit geringer Beteiligung der zu einer Anlage umorientierten paroralen Membran (Abb. 8, 9).

Wir wiesen bereits früher darauf hin, daß sich bei den Oxytrichidae hinsichtlich der Herkunft der Frontoventralcirren-Anlagen 2 Artengruppen unterscheiden lassen (FOISSNER und ADAM 1983a): Bei der einen entwickeln sich die Anlagen des Proter und Opisthen unabhängig voneinander (z. B. *Oxytricha fallax*; GRIMES 1972, *O. terrestris*; HEMBERGER 1981), bei der anderen tragen die Primordien des Opisthen zu jenen des Proter mehr oder minder stark bei (z. B. *Oxytricha granulifera*, *Urosomoida agiliformis*; FOISSNER und ADAM 1983a, b). Für *Gonostomum affine*, *Tachysoma pellionella* und *Urosoma macrostyla* ist nach den vorliegenden und den Untersuchungen von HEMBERGER (1981) eine dritte Gruppe zu errichten, die sich dadurch auszeichnet, daß die Frontoventralcirren-Anlagen von Proter und Opisthe in Primärprimordien gebildet werden. Diese weichen in den mittleren Stadien der Morphogenese in der Mitte auseinander und bilden so die Sekundärprimordien: die vorderen werden zu den Frontoventralcirren-Anlagen des Proter, die hinteren zu jenen des Opisthen. Ob diese Gruppen eine phylogenetische Bedeutung haben, kann beim derzeitigen Stand der Kenntnisse nicht entschieden werden.

#### 4.3. Die Differenzierung der Cirren

Die Interphaseindividuen besitzen 17—18 (meist 18) Frontoventralcirren. Diese entwickeln sich innerhalb der Anlagen wie folgt (Abb. 12, 14):

Anlage	1	2	3	4	5	6
Cirrenzahl	1	2	3	3 (4)	4	5 (4)

Bei den Anlagen 4 und 6 herrscht eine geringe Variabilität aus der sich 4 mögliche Kombinationen ergeben: 1, 2, 3, 3, 4, 5; 1, 2, 3, 4, 4, 5; 1, 2, 3, 4, 4, 4; 1, 2, 3, 3, 4, 4. Die ersten 3 Möglichkeiten sind bei keiner anderen daraufhin untersuchten Oxytrichidae verwirklicht (HEMBERGER 1981; FOISSNER und ADAM 1983a, b). Die seltene Kombination 1, 2, 3, 3, 4, 4, bei der nur 17 Cirren gebildet werden, besitzen auch *Oxytricha longa* und *O. terrestris* (HEMBERGER 1981).

#### 4.4. Die Genese der Dorsalkineten

Die Dorsalkineten entstehen nach Typ 2, der bei den Oxytrichidae weit verbreitet ist (HEMBERGER 1981; FOISSNER und ADAM 1983a, b). Besonderheiten treten nicht auf.

#### 4.5. Die systematische Stellung des Genus *Urosoma* KOWALEWSKI, 1882

Die Gattung *Urosoma* kann auf Grund ihrer Infraciliatur und der 6 Frontoventralcirren-Anlagen problemlos in die Familie der Oxytrichidae EHRENBERG, 1830 eingeordnet werden. An Hand des Morphogenese-Ablaufes ist es auch leicht möglich, das nächst verwandte Genus zu ermitteln. Die Morphogenese von *U. macrostyla* zeigt nämlich 2 Besonderheiten, die in dieser Kombination bisher nur von der Gattung *Gonostomum* STERKI bekannt sind (HEMBERGER 1981): a) Die Anlagen für die Frontoventralcirren des Proter und Opisthen entstehen aus langen Primärprimordien und überwiegend auf dem Frontalfeld des Ausgangstieres (Abb. 4, 5, 8). b) Die Anlage I des Proter entwickelt sich aus dem Buccalcirrus (Abb. 8, 9). Bei *Gonostomum* ist allerdings noch zu klären, ob die Anlage 1 „de novo“ oder aus dem parentalen Buccalcirrus entsteht; letzteres scheint mir nach den Zeichnungen von HEMBERGER (1981) wahrscheinlicher. Weitere Merkmale, die für die nahe Verwandtschaft dieser beiden Genera sprechen: a) Während der Morphogenese orientieren sich 6 Frontalcirren nicht zu Anlagen um (Abb. 8, 9, 10, 11). Sie werden bei *Gonostomum* später resorbiert als bei *Urosoma* (Abb. 14, 15). b) Die endorale Membran besteht aus einer einfachen Reihe mehr oder minder ausgeprägt locker angeordneter Basalkörper und ist von der paroralen Membran durch einen verhältnismäßig breiten Zwischenraum getrennt (Abb. 1, FOISSNER 1982). c) *Gonostomum affine* bildet Formen aus, die in der Anordnung der Frontalcirren den *Urosoma*-Arten stark ähneln (Abb. 18i in FOISSNER 1982).

Trotz dieser bemerkenswerten Gemeinsamkeiten, ist es nicht empfehlenswert, eine der beiden Gattungen aufzuheben, da sie durch folgende Merkmale hinlänglich gut zu trennen sind: a) Die Körperform ist bei *Urosoma* langgestreckt, bei *Gonostomum* breit oval. b) *Gonostomum* besitzt keine postoralen Ventralcirren. c) Die Anordnung der hinteren Frontalcirren ist bei *Gonostomum* meist viel unregelmäßiger als bei *Urosoma*. d) Die Dorsalkineten von *Gonostomum* entstehen nach dem vermutlich sehr ursprünglichen Typ 1, jene von *Urosoma* nach dem evolvierteren Typ 2, der auch bei vielen anderen Oxytrichidae auftritt (GRIMES und ADLER 1976, HEMBERGER 1981, FOISSNER und ADAM 1983b). e) Die Differenzierung der Cirren innerhalb der Anlagen ähnelt bei *Urosoma* mehr der Gattung *Oxytricha* als der Gattung *Gonostomum*, bei der sich aus den Anlagen 1, 2, 2, 2, 4, 4—5 Cirren differenzieren (HEMBERGER 1981).

Nähme man zur Gattungsabgrenzung bei den Hypotrichida ausschließlich oder überwiegend morphogenetische Kriterien, wie dies neuerdings HEMBERGER (1981) vorgeschlagen hat, müßten nicht nur *Gonostomum* und *Urosoma* vereinigt werden, sondern auch viele andere Genera der Oxytrichidae. Die verbleibenden Taxa wären extrem artenreich. In Anbetracht der ohnehin schwierigen Determinierbarkeit der

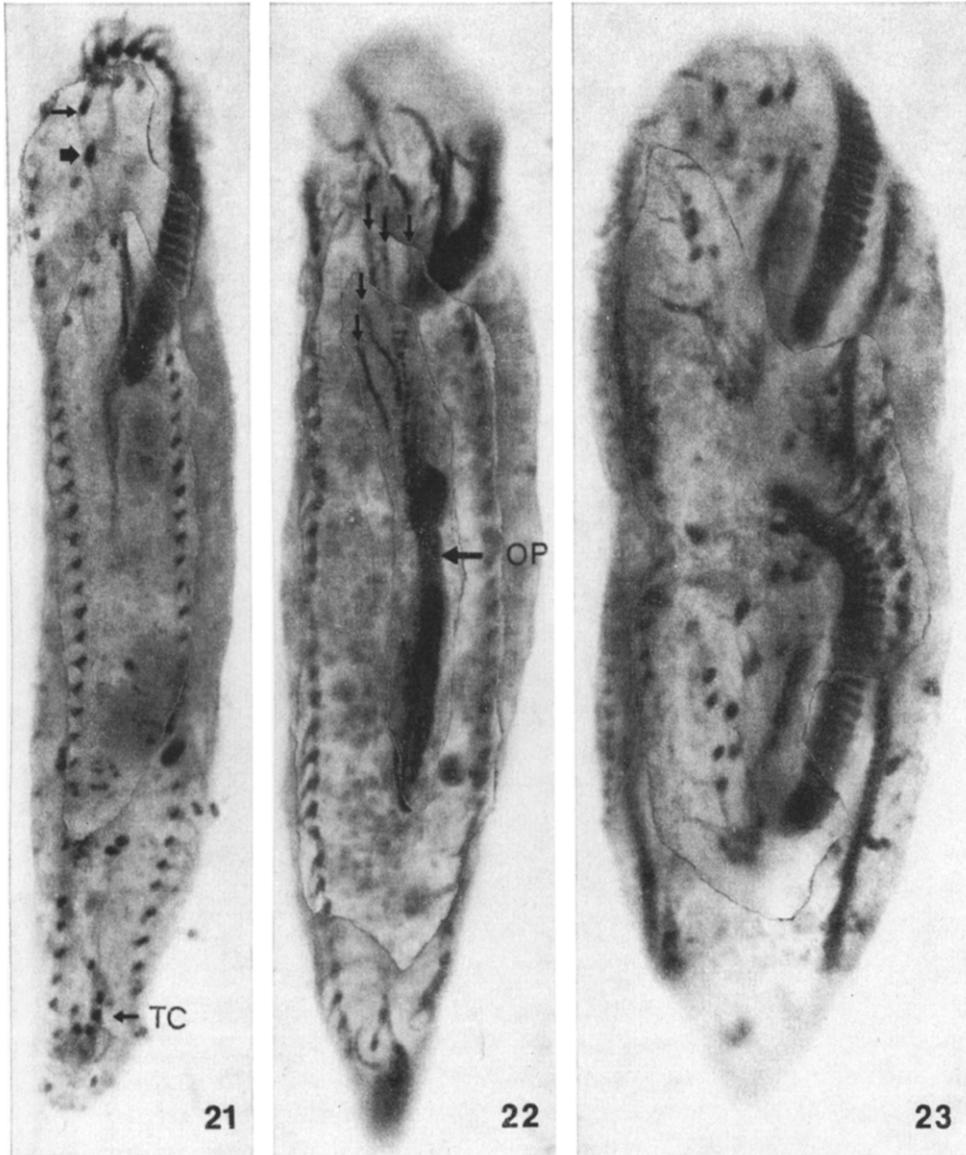


Abb. 21—23. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimpregnation. 21: Infraciliatur der Ventralseite eines Interphaseindividuums. Der dünne Pfeil weist auf den hinteren der vorderen Frontalcirren, der dicke Pfeil markiert den vordersten der hinteren Frontalcirren. 22: Infraciliatur der Ventralseite des Teilungsstadiums 4. Die Pfeile weisen auf die Primärprimordien. 23: Infraciliatur der Ventralseite des Teilungsstadiums 10. OP = Oralprimordium, TC = Transversalcirren.

Oxytrichen und der bewährten taxonomischen „Regel“, daß sich das Ausmaß der Lücke zwischen den Gattungen einer Familie umgekehrt proportional zur Größe der Familie verhalten soll (MAYR 1975), scheint uns das der falsche Weg zu sein. Eine ausgewogene Bewertung möglichst vieler Merkmale ist notwendig (FOISSNER und ADAM 1983a, b).

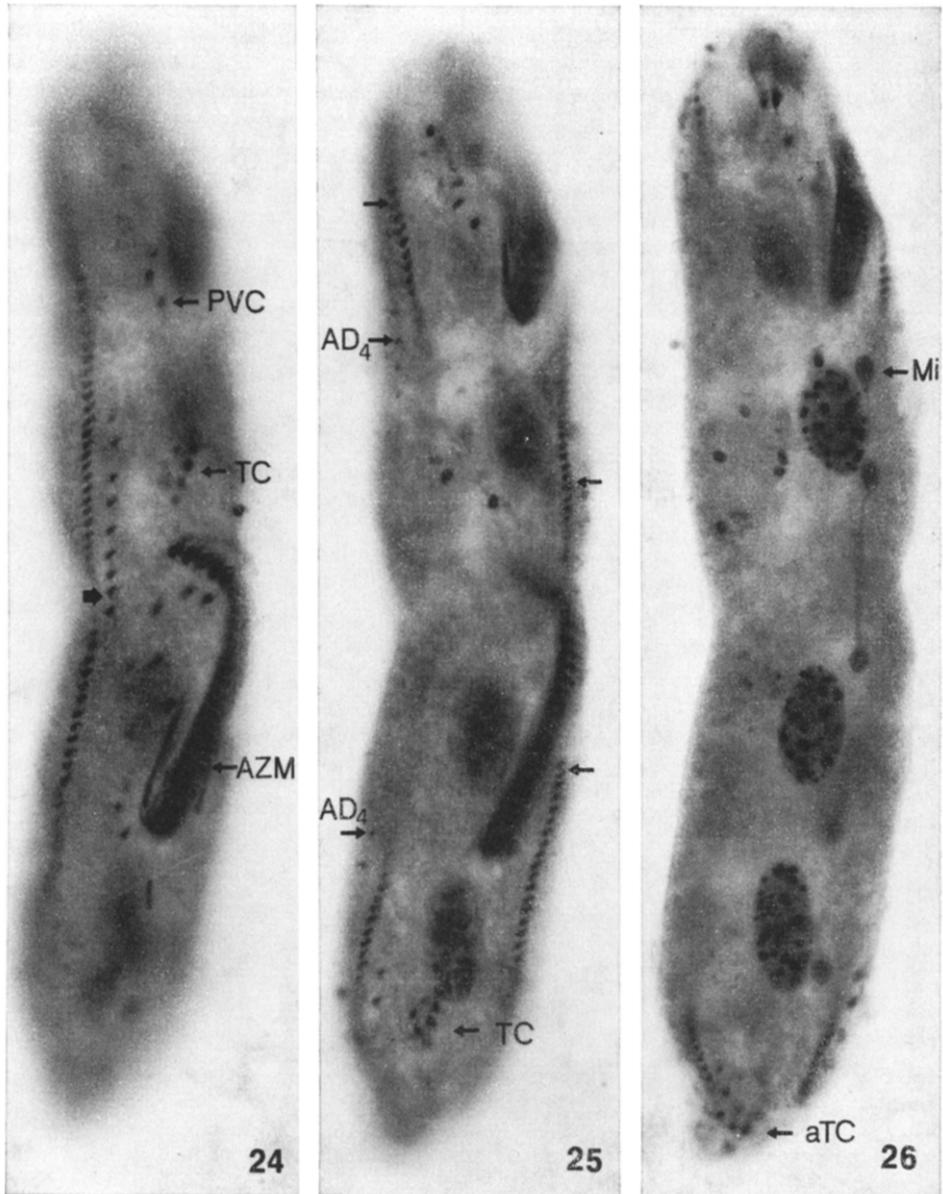


Abb. 24—26. *Urosoma macrostyla* nach Protargolimprägung. Infraciliatur der Ventralseite und Kernapparat des Teilungsstadiums 11. Der Pfeil in Abb. 24 weist auf ein Fragment der alten rechten Marginalreihe. Die Pfeile in Abb. 25 markieren die neuen Marginalreihen.  $AD_4$  = Anlage der Dorsalkinete 4, aTC = Alte Transversalcirri, AZM = Adorale Membranellenzone des Opisthen, Mi = Mikronucleus, PVC = Postorale Ventralcirri, TC = Neugebildete Transversalcirri des Opisthen.

### Zusammenfassung

Es wurde die Morphogenese des hypotrichen Ciliaten *Urosoma macrostyla* (WRZEŚNIEWSKI, 1870) untersucht. Von den dabei ablaufenden Veränderungen der Infraciliatur und des Kernapparates werden 12 Stadien beschrieben und abgebildet. Der allgemeine Ablauf der Morphogenese unterscheidet sich nicht von dem anderer Oxytrichidae. Es treten jedoch 2 Besonderheiten auf, die es ermöglichen, die systematische Stellung dieser Gattung innerhalb der Oxytrichidae aufzuklären. Die Morphogenese beginnt mit der Proliferation von Basalkörpern für das Oralprimordium dicht neben den postoralen Ventralcirren. Vom Oralprimordium, den postoralen Ventralcirren und dem untersten der hinteren Frontalcirren entwickeln sich 5 Primärprimordien, die sich überwiegend auf dem Frontalfeld des Ausgangstieres befinden. Die Primärprimordien weichen in den mittleren Stadien der Morphogenese auseinander und bilden so die Sekundärprimordien: die vorderen werden zu den Frontoventralcirren-Anlagen des Proter, die hinteren zu jenen des Opisthen. Die Anlage 1 entwickelt sich beim Opisthen aus dem Oralprimordium, beim Proter dagegen aus dem Buccalcirrus. Aus den Anlagen 1 bis 6 entstehen 1, 2, 3, 3 (4), 4, 5 (4) Frontoventralcirren. Die Genese der Dorsalkineten erfolgt nach Typ 2. Die eigenartige Bildungsweise der Frontoventralcirren-Anlagen und der Anlage 1 des Proter zeigen, daß die nächst verwandte Gattung *Gonostomum* ist, deren Morphogenese-Ablauf dieselben Besonderheiten aufweist. Einige andere Merkmale, z. B. der Aufbau des Oralapparates und die Tatsache, daß sich während der Morphogenese 6 Frontalcirren nicht zu Anlagen umorientieren, sprechen ebenfalls für die enge Verwandtschaft dieser beiden Genera. Trotz der vielen Gemeinsamkeiten sind beide Gattungen valid, da sie sich in der Genese der Dorsalkineten, der Differenzierung der Cirren innerhalb der Anlagen, der Körperform, den postoralen Ventralcirren und in der Anordnung der Frontalcirren unterscheiden.

### Literatur

- BORROR, A. C.: Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa). *J. Protozool.* **19** (1972): 1—23.
- CORLISS, J. O.: The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. 2nd ed. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt 1979.
- EHRENBERG, C. G.: Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. *Abh. Akad. Wiss. Berlin*, Jahr 1830, pp. 1—88.
- FOISSNER, W.: Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Böden. *Arch. Protistenk.* **126** (1982): 19—143.
- und ADAM, H.: Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp. n. (Ciliophora, Oxytrichidae). *Zool. Ser.* **12** (1983a): 1—11.
- Die Morphogenese von *Urosomoida agiliformis* FOISSNER, 1982 (Ciliophora, Oxytrichidae). *Zool. Anz.* (1983b, im Druck).
- GRIMES, G. W.: Cortical structure in nondividing and cortical morphogenesis in dividing *Oxytricha fallax*. *J. Protozool.* **19** (1972): 428—445.
- and ADLER, J. A.: The structure and development of the dorsal bristle complex of *Oxytricha fallax* and *Stylonychia pustulata*. *J. Protozool.* **23** (1976): 135—143.
- GROLIÈRE, C.-A.: Etude comparée de la morphogenese au cours de la bipartition, chez plusieurs espèces de cilies hypotriches. *Annals Stn. limnol. Besse* **4** (1969): 335—365.
- HEMBERGER, H.: Revision der Ordnung Hypotrichida STEIN (Ciliophora, Protozoa) an Hand von Protargolpräparaten und Morphogenesedarstellungen. Diss. Erlang. Doktorg. naturw. Fak. Univ. Bonn, Bonn 1981.
- KAHL, A.: Wimpertiere oder Ciliata. In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands **25** (1932): 399—650.
- KOWALEWSKI, M.: Beiträge zur Naturgeschichte der Oxytrichinen. *Physiogr. Denkschr. Warschau* **2** (1882): 395—413.

- MAYR, E.: Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg und Berlin 1975.
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. 16. Aufl. München und Wien 1968.
- WALKER, G. K., and GRIM, J. N.: Morphogenesis and polymorphism in *Gastrostyla steinii*. J. Protozool. **20** (1973): 566—573.
- WALLENGREN, H.: Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie der hypotrichen Infusorien. Bih. K. svenska Vetensk Akad. Handl. **26** (1900): 1—31.
- WRZEŚNIEWSKI, A.: Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Z. wiss. Zool. **20** (1870): 467—511.

Anschrift des Verfassers: Dr. WILHELM FOISSNER, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A - 5020 Salzburg (Austria).