

Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp.n. (Ciliophora, Oxytrichidae)

WILHELM FOISSNER und HANS ADAM

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Salzburg, Österreich

Accepted 29 November 1982

Foissner, W. & Adam, H. 1983. Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp.n. (Ciliophora, Oxytrichidae). [Morphology and morphogenesis of the soil ciliate *Oxytricha granulifera* sp.n. (Ciliophora, Oxytrichidae).]—*Zool. Scr.* 12: 1–11.

Oxytricha granulifera sp.n. differs from other members of the genus by its subpellicular granules and the strongly shortened dorsal kinety 4. The overall pattern of the morphogenetic events is similar to that known from other Oxytrichidae. However, the oral primordium evolves *de novo* between the left marginal cirral row and the postoral cirri. The six anlagen of the frontoventral cirri are of different origin. Two anlagen of the proter evolve from parental frontal cirri, two from the opisthe, and one includes basal bodies of the proter and opisthe. Two anlagen of the opisthe evolve from the oral primordium, and three primordia originate from the postoral cirri. Frontal cirrus 1 evolves from the paroral membrane in the proter, and from the oral primordium and the anlagen of the frontoventral cirri in the opisthe. The genus *Oxytricha* can be subdivided into several groups with regard to the origin of its oral primordium and the development of the frontoventral cirri. The morphogenesis of the dorsal kineties in the Hypotrichida is reviewed. Seven different modes of origin are distinguished. We conclude that morphogenetic features cannot be used in the classification of the Hypotrichida at the generic level, because we have too little information to decide whether special morphogenetic features are important at the generic or species level.

Wilhelm Foissner & Hans Adam, Institut für Zoologie der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Austria.

1. Einleitung

Die Artabgrenzung ist beim Genus *Oxytricha* sehr schwierig, weshalb viele Species synonymisiert worden sind (Borror 1972; Hemberger 1981). Dies ist aber weniger auf eine besondere Merkmalsarmut der Gattung zurückzuführen, als vielmehr darauf, daß die meisten Artbeschreibungen ziemlich oberflächlich sind. Die älteren Beobachtungen stützen sich fast ausschließlich auf Lebenduntersuchungen, die neueren fast nur mehr auf Silberimprägnationen. Aber nur eine sinnvolle Kombination beider Methoden ermöglicht nach unserer Meinung eine exakte Darstellung einer Art (Foissner 1982). Dies beweist die hier beschriebene Species, bei der die charakteristischen subpelliculären Granula in den Protargolpräparaten nicht mehr nachweisbar sind. Fehlte hier die Lebendbeobachtung, wäre die Art nicht mehr richtig determinierbar!

Für die systematische Einordnung mancher Hypotrichida ist die Kenntnis ihrer Morphogenese notwendig (Borror 1979; Hemberger 1981). Wenn wir auch nicht so weit gehen wie Hemberger (1981), der die Genera nur mehr nach ihrer Morphogenese definieren möchte, steht doch außer Zweifel, daß es damit und mit Hilfe der Infraciliatur möglich ist, nicht congenerische Formen auszuscheiden und die Speciesdiagnose zu präzisieren und zu erleichtern. Deshalb und weil nur von wenigen Arten dieser Gattung modernen Ansprüchen genügende Morphogenesedarstellungen existieren (Grimes 1972; Hemberger 1981), studierten wir bei der neuen Species auch die Teilung. Sie wird in einer bisher nicht erreichten Vollständigkeit dargestellt.

2. Material, Methoden, Terminologie

Oxytricha granulifera fanden wir am 8. 11. 1981 in der oberen Bodenschicht (0–5 cm) eines Buchenwaldes bei Baumgarten in Niederösterreich. Sie trat 5 Tage nach Wassersättigung der luftgetrockneten Bodenprobe mit mäßig häufiger Abundanz auf. Eine zweite Population beobachteten wir am 1. 8. 1981 im Boden einer Heißblände bei Grafenwörth in Niederösterreich. Die Untersuchungen führten wir an der Population von Baumgarten durch.

Etwa 10 Individuen der Rohkultur wurden in mit Mineralwasser (Eau de Volvic) verdünntes Salatmedium (1:1) übertragen, dem zur Förderung des Bakterienwachstums einige zerdrückte Weizenkörner zugesetzt wurden. Die Art vermehrte sich in diesem Medium ziemlich langsam. Hohe Individuendichten traten nach 10–14 Tagen auf.

Die Infraciliatur wurde mit der bei Foissner (1982) beschriebenen Protargolversilberungsmethode imprägniert. Das Silberliniensystem imprägnierten wir mit der von Corliss (1953) beschriebenen nassen Versilberungsmethode nach Chatton–Lwoff. Zur Untersuchung der subpelliculären Granula diente Methylgrün–Pyronin (Foissner 1979a). Die Beobachtungen an den Präparaten wurden durch sorgfältige Lebenduntersuchungen ergänzt. Zur Methodik der biometrischen Charakterisierung siehe Foissner (1982).

Alle Zeichnungen sind sehr leicht schematisiert. Sie wurden mit Ausnahme jener, die auf *in vivo* Untersuchungen basieren, 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.

Die Terminologie orientiert sich an den Arbeiten von Wallengren (1900), Kahl (1932), Borror (1972) und Hemberger (1981).

3. Beschreibung von *Oxytricha granulifera* sp.n.

3.1. Diagnose

In vivo etwa 80–130 × 35–50 µm große, ellipsoide *Oxytricha* mit vielen, mehr oder weniger deutlich in Reihen angeordneten, farblosen, subpelliculären Granula. Dorsalkinete 4 stark verkürzt, verläuft am linken Rand der hinteren Körperhälfte.

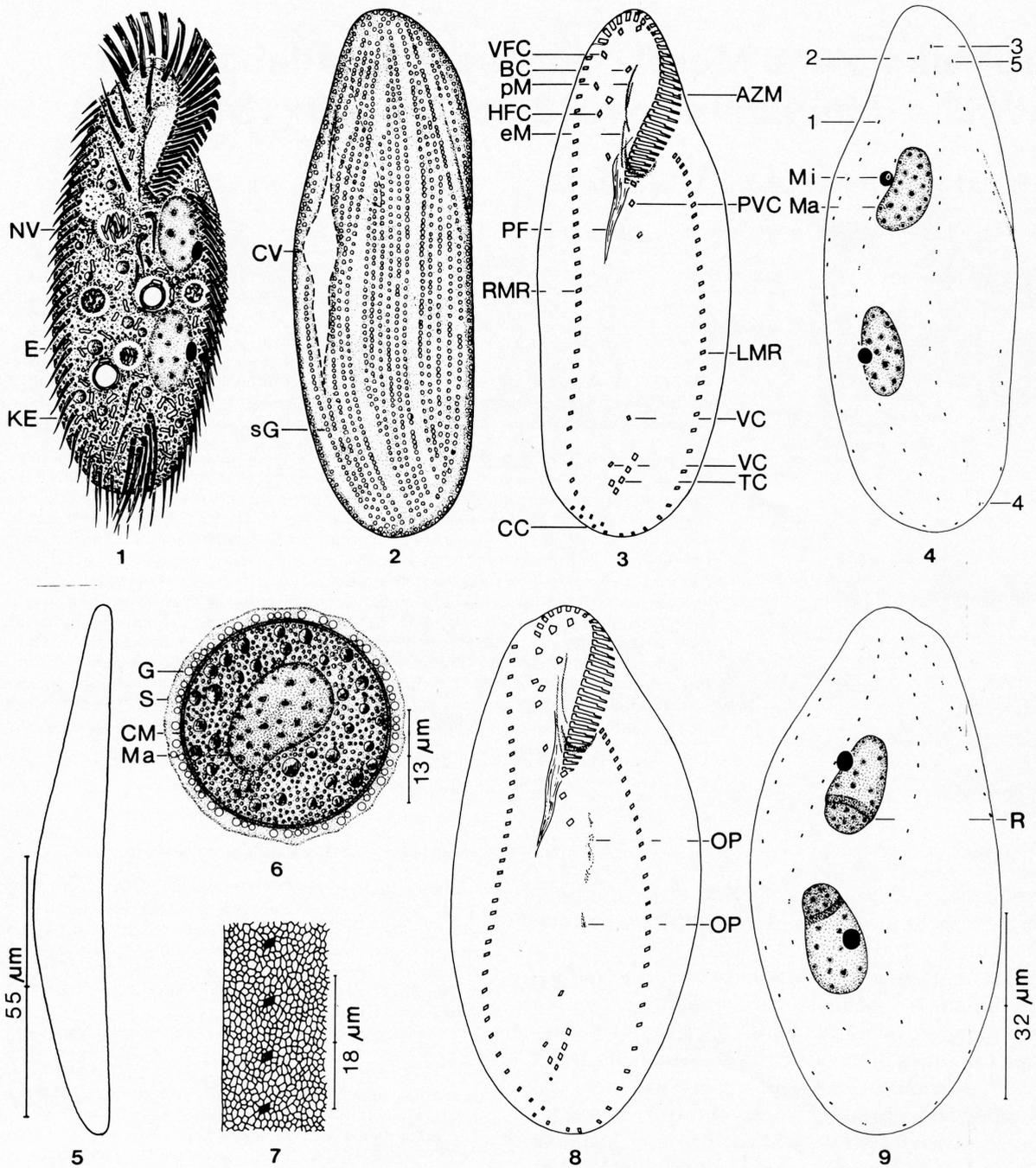


Abb. 1–9. *Oxytricha granulifera* nach Lebendbeobachtungen (1, 2, 5, 6), Protargolimprägung (3, 4, 8, 9) und Chatton–Lwoff Silberimprägung (7).—1, 2. Ventral- und Dorsalansicht.—3, 4. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite.—5. Seitenansicht.—6. Cyste.—7. Teil des Silberliniensystems der Ventralseite.—8, 9. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 1.

3.2. *Locus typicus*

Mäßig häufig im Boden eines Buchenwaldes bei Baumgarten in Niederösterreich.

3.3. Aufbewahrungsort des Typenmaterials

1 Holotypus- und 1 Paratypuspräparat sind in der Sammlung der mikroskopischen Präparate des Oberösterreichischen Landesmuseums in Linz deponiert.

3.4. Beschreibung

Die in Tabelle I zusammengestellten biometrischen Daten charakterisieren die meisten Artmerkmale und werden hier nicht gesondert angeführt.

Körperumriß wenig variabel, breit bis schlank oval, posterior meist breit gerundet, sehr selten leicht zugespitzt, frontal häufig auffallend stark verschmälert. Rechter Körperrand leicht konvex bis schwach konkav, linker stets ausgeprägt konvex (Abb. 1, 2). Etwa 2: 1 abgeflacht, ventral annähernd eben, dorsal deutlich konvex (Abb. 5). Makronucleus-Teile ellipsoid bis nierenförmig, in vivo ungefähr $22 \times 9 \mu\text{m}$ groß, stets deutlich voneinander getrennt, liegen im mittleren Körperabschnitt links der Medianen. Viele mäßig große, kugelförmige Nucleolen. Mikronuclei in vivo etwa $5 \times 4 \mu\text{m}$ groß, kompakt, glänzend, liegen den Makronucleus-Teilen dicht an (Abb. 1,

Tabelle I. *Biometrische Charakteristik von Oxytricha granulifera. Alle Daten basieren auf protargolimprägnierten Individuen*

Merkmal	arithmetisches Mittel	Median	Standardabweichung	Standardfehler des Mittelwertes	Variationskoeffizient	Extremwerte	Anzahl der untersuchten Individuen
Länge in μm	80.6	80.0	8.9	1.8	11.1	70–103	25
größte Körperbreite in μm	33.6	32.0	4.6	0.9	13.8	28–43	25
Anzahl der Makronucleus-Teile	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	2–2	25
Länge eines Makronucleus in μm	14.4	14.0	2.0	0.4	14.2	10–20	25
Breite eines Makronucleus in μm	7.7	7.5	0.7	0.1	9.4	7–9	25
Distanz zwischen den Makronuclei in μm	10.7	11.0	2.1	0.4	19.9	7–17	25
Anzahl der Mikronuclei	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	2–2	25
Länge eines Mikronucleus in μm	3.5	3.5	0.5	0.1	14.0	2.8–4.2	25
Breite eines Mikronucleus in μm	2.6	2.6	0.2	0.04	7.2	2.3–3.0	25
Anzahl der adoralen Membranellen	31.2	31.0	1.3	0.3	4.1	29–32	25
Länge der adoralen Membranellenzone in μm	26.5	27.0	1.9	0.4	7.2	24–32	25
Anzahl der Dorsalkineten	5.0	5.0	0.0	0.0	0.0	5–5	25
Anzahl der Cirren der rechten Marginalreihe	32.1	32.0	2.5	0.5	7.7	29–41	25
Anzahl der Cirren der linken Marginalreihe (incl. der Caudalcirren!)	34.0	34.0	2.6	0.5	7.6	30–43	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 postoralen Ventralcirren	3.0	3.0	0.0	0.0	0.0	3–3	25
Anzahl der Ventralcirren in der Nähe der Transversalcirren	2.0	2.0	0.0	0.0	0.0	2–2	25
Anzahl der Transversalcirren	5.0	5.0	0.0	0.0	0.0	5–5	25

4). Kontraktile Vakuole ungefähr in Körpermitte am linken Körperend, während der Diastole mit 2 kurzen, lakunenartigen Zuführungskanälen (Abb. 2). Cytopyge am rechten hinteren Körperend, Fäkalienballen locker. Pellicula farblos, flexibel, dicht unter ihr zahlreiche, etwa 0.5–1 μm große, farblose bis leicht gelbe, in Reihen angeordnete Granula, die nur entlang der Dorsalkineten und der Marginalreihen fehlen. Granula mit Methylgrün-Pyronin schwach rot anfärbbar, werden nicht ausgestoßen, verleihen dem Tier in vivo bei kleiner Vergrößerung eine leicht gelbbraune Färbung (Abb. 2). Entoplasma farblos, besonders in der hinteren Körperhälfte oft dicht gefüllt mit gelblichen, 2–4 μm großen, hantelförmigen Kristallen. Vereinzelt 2–5 μm große, glänzende Kügelchen und zahlreiche 1–2 μm große Granula, wodurch die Tiere sehr undurchsichtig werden. Nahrungsvakuolen mit Bakterien, Pilzen, Zooflagellaten, in den Kulturen auch mit Weizenstärke (Abb. 1). Bewegung mäßig rasch, steht häufig fast still, kann sich dicht an die Bodenpartikel anschmiegen.

Marginalreihen hinten fast geschlossen. Cirren etwa 12 μm lang, im posterioren Fünftel der Reihen merklich verkleinert. Caudalcirren zart, etwa 15 μm lang, von der linken Marginalreihe meist kaum abgesetzt, wodurch ein Übergreifen derselben auf die rechte Körperhälfte vorgetauscht wird und eine Zählung der Caudalcirren beim Interphaseindividuum nicht möglich ist (Tab. I). Nach der Morphogenese sind 3–4 Caudalcirren ausgebildet. Transversalcirren wenig verstärkt, etwa 22 μm lang, überragen den posterioren Körperend etwa so weit wie die Marginal- und Caudalcirren, wodurch hinten ein dichter Cirrensaum entsteht. Anordnung der Frontoventralcirren genustypisch, 3. vorderer und 4. hinterer Frontalcirrus auffallend weit nach hinten verlagert. Der Buccal-

cirrus inseriert links neben dem oberen Ende der paroralen Membran (Abb. 3).

Adorale Membranellenzone fragezeichenartig geformt, greift vorne weit nach rechts über, endet hinten in der Medianen. Basen der längsten adoralen Membranellen in vivo etwa 7 μm lang, aus 2 langen, 1 leicht und 1 stark verkürzten Reihe von Basalkörpern aufgebaut, frontal vermutlich aus nur 3 gleich langen Reihen. Buccalfeld schmal, deutlich eingesenkt, vorne von einer nach links gebogenen Lippe begrenzt. Parorale und endorale Membran leicht nach rechts gebogen, inserieren am rechten Rand des Buccalfeldes (Abb. 3).

5 leicht gebogene Dorsalkineten, die aus Basalkörperpaaren bestehen, von denen jeweils der vordere Basalkörper eine in vivo etwa 3 μm lange Cilie besitzt. Kinete 1 vorne, Kinete 3 hinten deutlich verkürzt. Kinete 5 verläuft in der vorderen Körperhälfte nahe dem linken Körperend. Dorsalkörper rechts derselben kräftig aufgewölbt (Abb. 2, 4). Kinete 4 beginnt leicht unterhalb der Körpermitte und biegt am posterioren Körperend nach rechts um, wodurch die Kineten 2 und 3 annähernd rechtwinkelig an sie stoßen (Abb. 4).

Silberliniensystem am ganzen Körper engmaschig, aus polygonalen, ungefähr 1–2 μm großen Maschen aufgebaut (Abb. 7).

Cysten kugelförmig, etwa 32 μm groß, farblos bis leicht gelbbraun. Cystenmembran glatt, dünn, ziemlich dicht mit 1.4–2.8 μm großen, leicht orange gefärbten Granula bedeckt, die in einer Schleimhülle liegen, die die Cyste umgibt. Diese Granula entstehen vermutlich durch Verschmelzen der subpelliculären Granula des Interphaseindividuum. Plasma der Cyste dicht granuliert, mit mäßig vielen, etwa 5 μm großen, glänzenden Einschlüssen. Makronucleus unregelmäßig kugelförmig (Abb. 6).

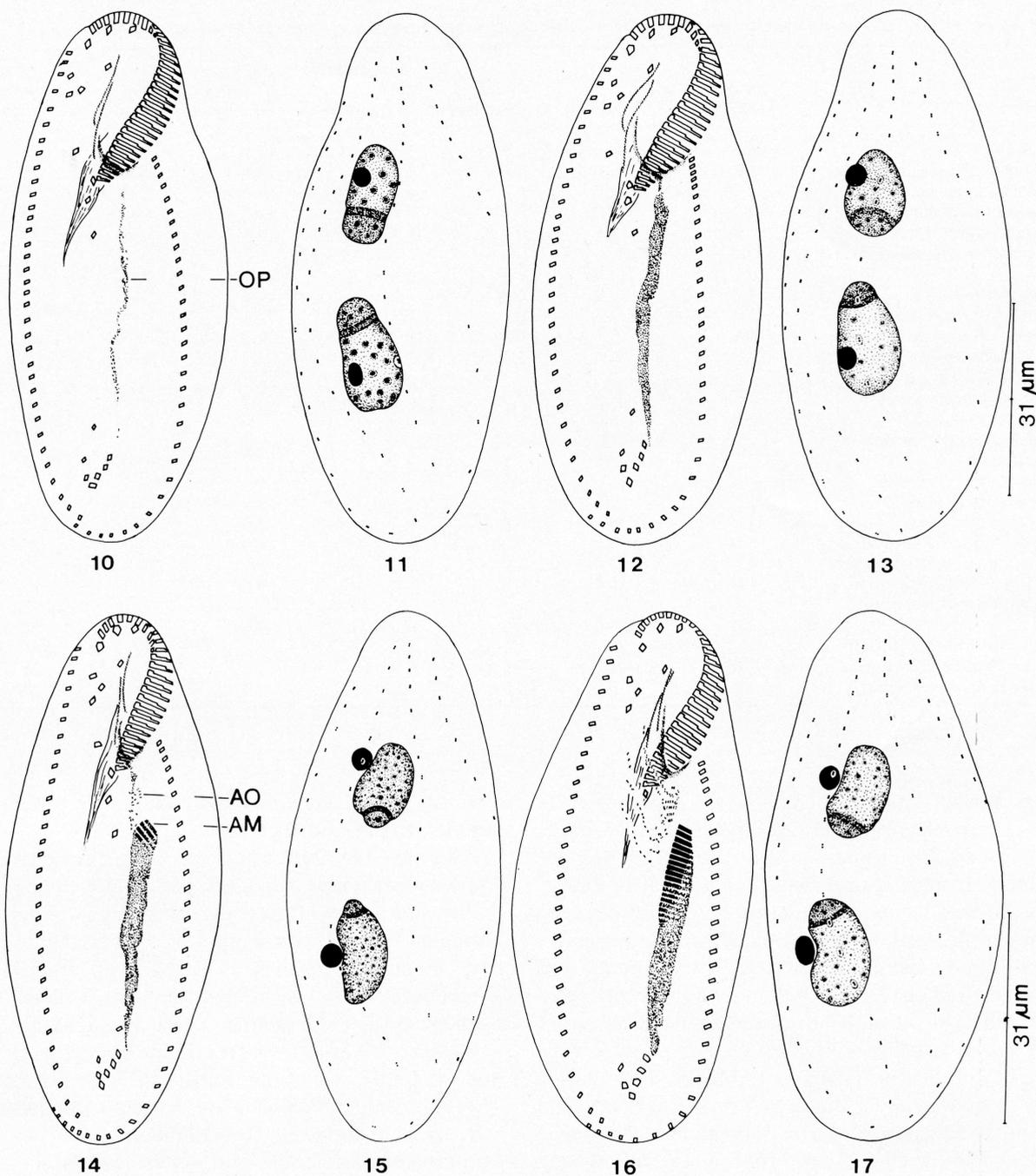


Abb. 10–17. *Oxytricha granulifera*. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 2 (10, 11), 3 (12, 13), 4 (14, 15) und 5 (16, 17) nach Protargolimprägung. Nähere Erklärungen im Text.

4. Morphogenese von *Oxytricha granulifera*

An Hand der charakteristischen Veränderungen der ventralen und dorsalen Infraciliatur und des Kernapparates kann man die Teilung in 14 Stadien gliedern. Jede der abgebildeten Phasen wurde bei mindestens 2 Individuen beobachtet. Der Ablauf der Morphogenese ist weitgehend konstant. Alle Anlagen bestehen bald nach ihrer Bildung aus Basalkörperpaaren.

4.1. Stadium 1 (Abb. 8, 9, 34)

Die Morphogenese beginnt mit der Proliferation von Basalkörpern zwischen den postoralen Ventralcirren und der linken Marginalreihe. Das Oralprimordium besteht aus mehreren kleinen Basalkörperanhäufungen. Das

Buccalfeld flacht sich aus, so daß die undulierenden Membranen (parorale und endorale Membran), die beim Interphaseindividuum stets mehr oder minder deutlich übereinander liegen, durch einen verhältnismäßig breiten Zwischenraum getrennt werden.

Die Dorsalkineten zeigen keine Veränderungen. Die Makronucleus-Teile weisen ein dunkel imprägniertes Reorganisationsband auf. Die proximalen, vor den Bändern liegenden Kernabschnitte sind kräftiger imprägniert als die distalen, die auch weniger Nucleolen besitzen.

4.2. Stadium 2 (Abb. 10, 11)

Durch weitere Vermehrung der Basalkörper entsteht ein langgestrecktes, sehr schmales Primordialfeld, das vom obersten postoralen Ventralcirrus bis zum linken Trans-

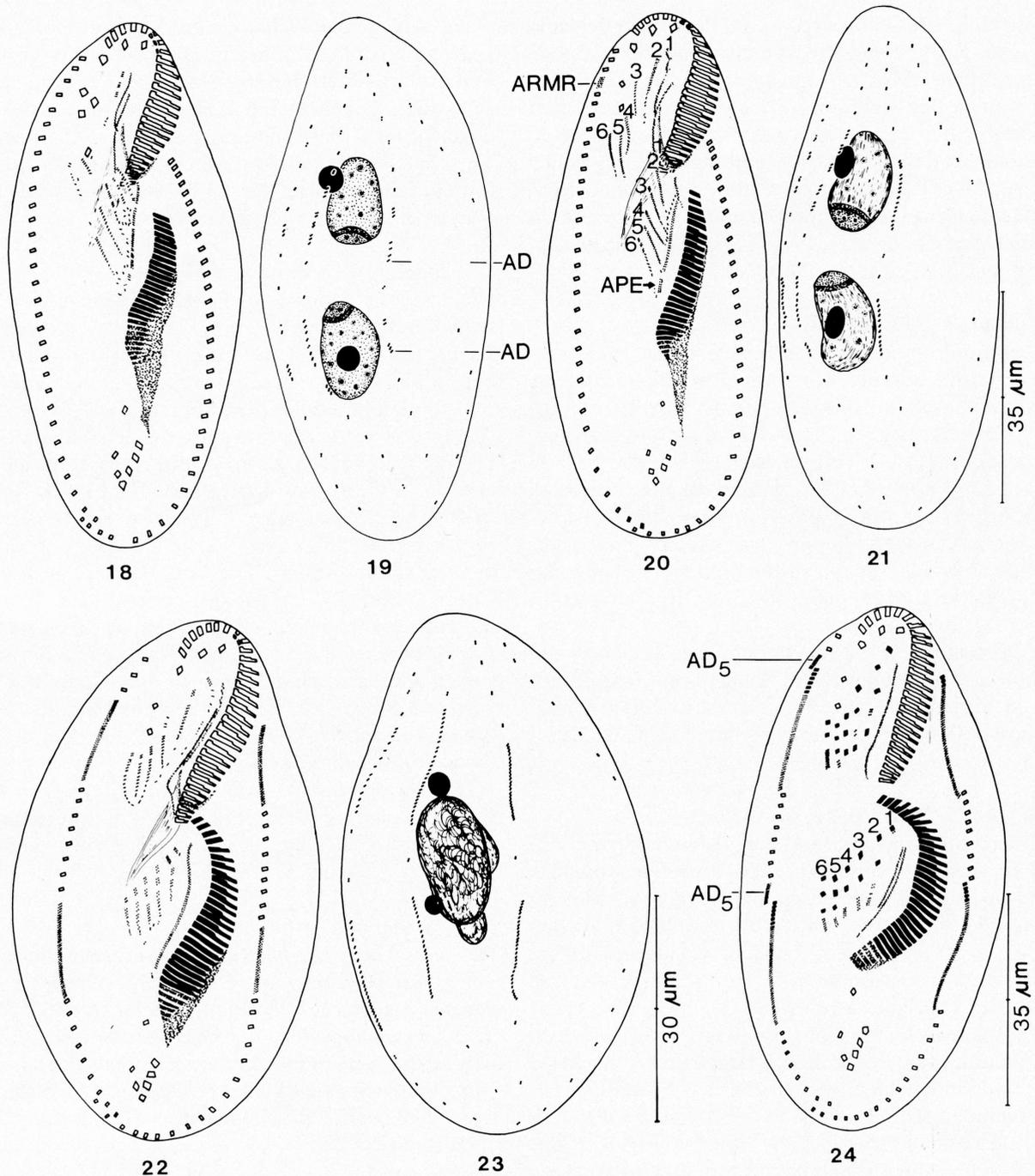


Abb. 18–24. *Oxytricha granulifera*. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 6 (18, 19), 7 (20, 21), 8 (22, 23) und 9 (24) nach Protargolimprägung. Nähere Erklärungen im Text.

versalcirrus reicht. Dorsalkineten und Kernapparat wie bei Stadium 1.

4.3. Stadium 3 (Abb. 12, 13)

Das Oralprimordium wird durch weitere Vermehrung der Basalkörper stark verbreitert. Am anterioren Ende sondert sich eine kleine Gruppe von Basalkörpern ab, die ein schmales Band bilden, das bis zum Mundrand reicht. Es entspricht der späteren Anlage 2 (Abb. 20). Dorsalkineten und Kernapparat wie bei Stadium 1.

4.4. Stadium 4 (Abb. 14, 15, 35)

Am anterioren Ende des Primordialfeldes beginnt die Differenzierung der adoralen Membranellen des Opisthen. Rechts daneben erkennt man verstreut angeordnete

Basalkörperpaare, aus denen später ein Teil der Cirren und undulierenden Membranen des Opisthen entstehen. Dorsalkineten wie bei Stadium 1. Makronucleus-Teile mit vielen, sehr kleinen Nucleolen. Die Reorganisationsbänder nähern sich den proximalen Enden der Kernteile.

4.5. Stadium 5 (Abb. 16, 17)

Die Differenzierung von adoralen Membranellen aus dem Primordialfeld schreitet von vorne nach hinten fort. Die 2 hinteren der 3 postoralen Ventralcirren sind zu Anlagen umorientiert, deren vordere Anteile auf das Frontalfeld wandern und dort die Anlagen 5 und 6 des Proter bilden (Abb. 18). Eine weitere Anlage entsteht aus dem bereits bei Stadium 3 erkennbaren schmalen Basalkörperband am anterioren Ende des Primordialfeldes. Auch von ihm

wandern einige Basalkörperpaare auf das Frontalfeld und vereinigen sich dort mit dem zu einer Anlage umgebildeten Buccalcirrus (Abb. 18). Am unteren Ende der Primordien befinden sich viele ungeordnete Basalkörperpaare, aus denen später weitere Anlagen für die Frontoventralcirren und die undulierenden Membranen des Opisthen entstehen. Der unterste der 4 hinteren Frontalcirren orientiert sich zu einem Primordium um. Bei einem Individuum beobachteten wir allerdings, daß die Anlage dicht neben dem Cirrus entsteht (Abb. 18).

4.6. Stadium 6 (Abb. 18, 19)

Im Oralprimordium des Opisthen sind bis zum posterioren Drittel adonale Membranellen erkennbar. Im anterioren Abschnitt sind sie bereits in voller Länge ausgebildet und bestehen aus 2 oder 3 Basalkörperreihen. Der vordere postorale Ventralcirrus ist nun ebenfalls zu einer Anlage umorientiert. Insgesamt erkennt man beim Opisthen jetzt 5 schräg nach vorne gerichtete Frontoventralcirren-Anlagen, die hinten an die sich gerade formierenden undulierenden Membranen stoßen. Im Frontalfeld des Proter bildet sich der Buccalcirrus zu einer Anlage um.

Die Dorsalkineten 1, 2 und 3 orientieren sich ober- und unterhalb der Körpermitte zu Anlagen um. Vermutlich bildet sich zuerst je ein zusätzliches Basalkörperpaar ober- und unterhalb eines bereits bestehenden aus. Kernapparat wie bei Stadium 4.

4.7. Stadium 7 (Abb. 20, 21, 36)

Die Differenzierung der adoralen Membranellen des Opisthen schreitet weiter fort. Im vorderen Abschnitt wird an die 2 Basalkörperreihen eine dritte, etwas kürzere angefügt. Lediglich die vordersten 3–5 Membranellen sind davon ausgenommen. Zu den 5 Anlagen für die Frontoventralcirren kommt eine weitere hinzu, die sich beim Proter vom anterioren Ende der paroralen Membran abspaltet, beim Opisthen dagegen aus Basalkörperpaaren entsteht, die sich zwischen den Anlagen für die undulierenden Membranen und den Frontoventralcirren befinden. Die 2 untersten der 4 hinteren Frontalcirren, der Buccalcirrus und die anterioren Enden der undulierenden Membranen des Proter sind zu Anlagen umgebildet. In diesem Stadium sind daher in beiden Teilungshälften je 6 Primordien erkennbar. Der vierte vordere Cirrus der rechten Marginalreihe ist zu einer Anlage umorientiert.

Die Anlagen innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 haben sich beträchtlich vergrößert. Die Makronucleus-Teile der meisten Tiere besitzen noch immer ein Reorganisationsband, aber nur mehr wenige Nucleolen. Distal des Reorganisationsbandes zeigen die Kernteile zahlreiche faserförmige Strukturen.

4.8. Stadium 8 (Abb. 22, 23)

Die adonale Membranellenzone des Opisthen ist vorne bereits deutlich nach rechts gekrümmt. Nur in der posterioren Hälfte sind die Membranellen noch nicht vollständig entwickelt. Die Anlagen für die Frontoventralcirren bilden Gruppen, die sich später zu Cirren differenzieren (Abb. 24). Innerhalb der bestehenden Marginalreihen sind zahlreiche Cirren zu Anlagen umorientiert.

Die Anlagenentwicklung innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 ist abgeschlossen. Die beiden Makronucleus-Teile verschmelzen miteinander, wobei zuerst eine unregelmäßige, kugelförmige Masse entsteht, aus der kurze, fingerförmige Fortsätze herausragen. Im Innern des Verschmelzungsproduktes erkennt man zahlreiche faserförmige Strukturen, die wirbelartig angeordnet sind. Nucleolen sind nicht mehr nachweisbar.

4.9. Stadium 9 (Abb. 24, 25, 37)

Die adonale Membranellenzone des Opisthen ist halbmondförmig gekrümmt. Nur am unteren Ende kommt es noch zur Bildung von Membranellen, die bereits bis zur Mitte der Zone dreireihig sind. Die Anlage für die undulierenden Membranen des Opisthen spaltet sich in den vorderen zwei Dritteln der Länge nach auf. Die Pharynxfibrillen des Proter sind resorbiert. Die Anlagen der Frontoventralcirren sind in beiden Teilungshälften bereits weitgehend zu Cirren umgebildet. Beim Proter treten einige überzählige Basalkörperpaare auf, die resorbiert werden. Die Differenzierung der neuen Cirren innerhalb der Anlagen erfolgt von vorne nach hinten, auch bei den Marginalreihen, an deren anterioren Enden bereits einige sehr dicht hintereinander liegende Cirren erkennbar sind. Der posteriore Cirrus der beiden vorderen Fragmente der alten rechten Marginalreihe bildet sich zu einem Primordium um, aus dem die fünfte Dorsalkinete entsteht (Abb. 27).

Dorsalkineten 1, 2 und 3 wie bei Stadium 8. Die Kernteile sind zu einer ellipsoiden Masse verschmolzen, in der zahlreiche längs orientierte, faserförmige Strukturen erkennbar sind.

4.10. Stadium 10 (Abb. 26)

Die ventrale und dorsale Infraciliatur dieser Phase ähnelt jener des Stadiums 11 (Abb. 27). Größere Veränderungen gegenüber Stadium 9 zeigt nur der Kernapparat. Das ellipsoide Verschmelzungsprodukt beginnt sich zu strecken und in der faserförmigen Grundsubstanz entstehen viele, sehr kleine Nucleolen. Die Mikronuclei werden ellipsoid und zeigen in ihrem Innern faserförmige Strukturen.

4.11. Stadium 11 (Abb. 27, 28, 38)

Diese Phase ist durch die einsetzende Furchung gekennzeichnet. Die adonale Membranellenzone des Opisthen ist vollständig ausgebildet und anterior stark nach rechts gekrümmt. Unterhalb der Krümmung sind alle Membranellen aus 2 gleich langen und 1 leicht verkürzten Reihe von Basalkörpern aufgebaut. In beiden Teilungshälften sind die undulierenden Membranen fertig ausgebildet. Die neuen Cirren beginnen sich zu gruppieren und zu ihren vorbestimmten Orten zu wandern. Die Anlagen der neuen Marginalreihen sind zu Cirren umorientiert, die sehr dicht hintereinander liegen. Aus den Primordien für die fünfte Dorsalkinete sind Basalkörperpaare entstanden.

Am posterioren Ende der Dorsalkineten 1, 2 und 3 beginnen sich durch den Zusammenschluß mehrerer Basalkörperpaare je 1–2 Caudalcirren zu differenzieren. Das hintere Fünftel der dritten Dorsalkinete wandert nach links aus, wodurch die stark verkürzte Dorsalkinete

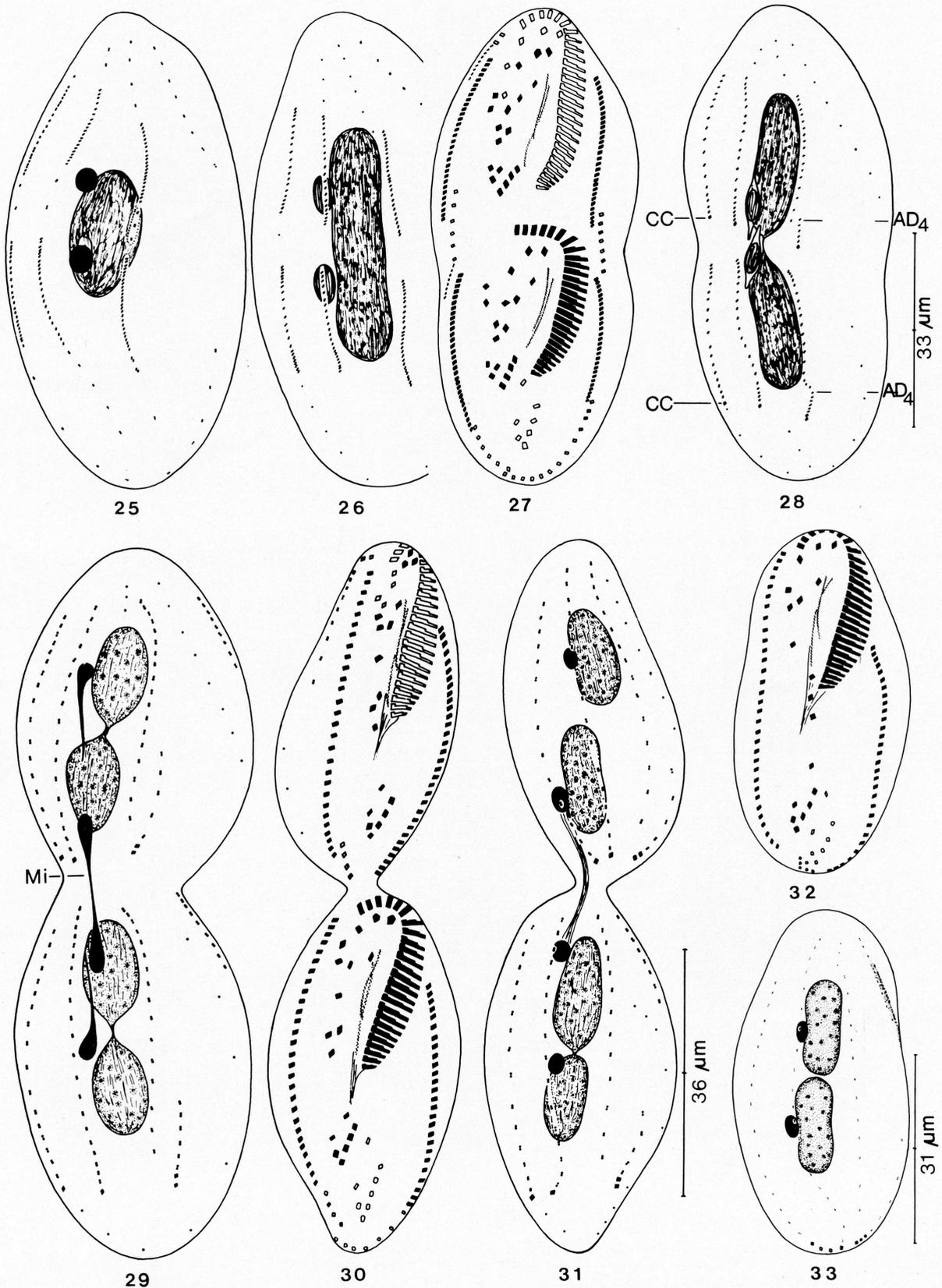


Abb. 25–33. *Oxytricha granulifera*. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 9 (25), 10 (26), 11 (27, 28), 12 (29), 13 (30, 31) und 14 (32, 33) nach Protargolimprägung. Nähere Erklärungen im Text.

4 entsteht. Die alten Dorsalcilien sind in Reduktion begriffen. Der Makronucleus ist in 2 lange, ellipsoide Fragmente geteilt, die durch eine fadenförmige Struktur miteinander verbunden sind. Beide Fragmente enthalten in der faserförmigen Grundsubstanz zahlreiche winzige Nucleolen. Die Mikronuclei erscheinen spindelförmig. In ihrem Innern erkennt man stäbchenartige Strukturen.

4.12. Stadium 12 (Abb. 29, 39)

Die Furchung ist weiter fortgeschritten und die Tiere sind ausgeprägt hantelförmig. Die ventrale und dorsale Infraciliatur ähnelt jener des Stadiums 13. Die Dorsalkinete 5 wandert von rechts lateral nach dorsal. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Dorsalcilien sind zum Großteil resorbiert. Durch eine weitere Teilung sind 4 Kernteile

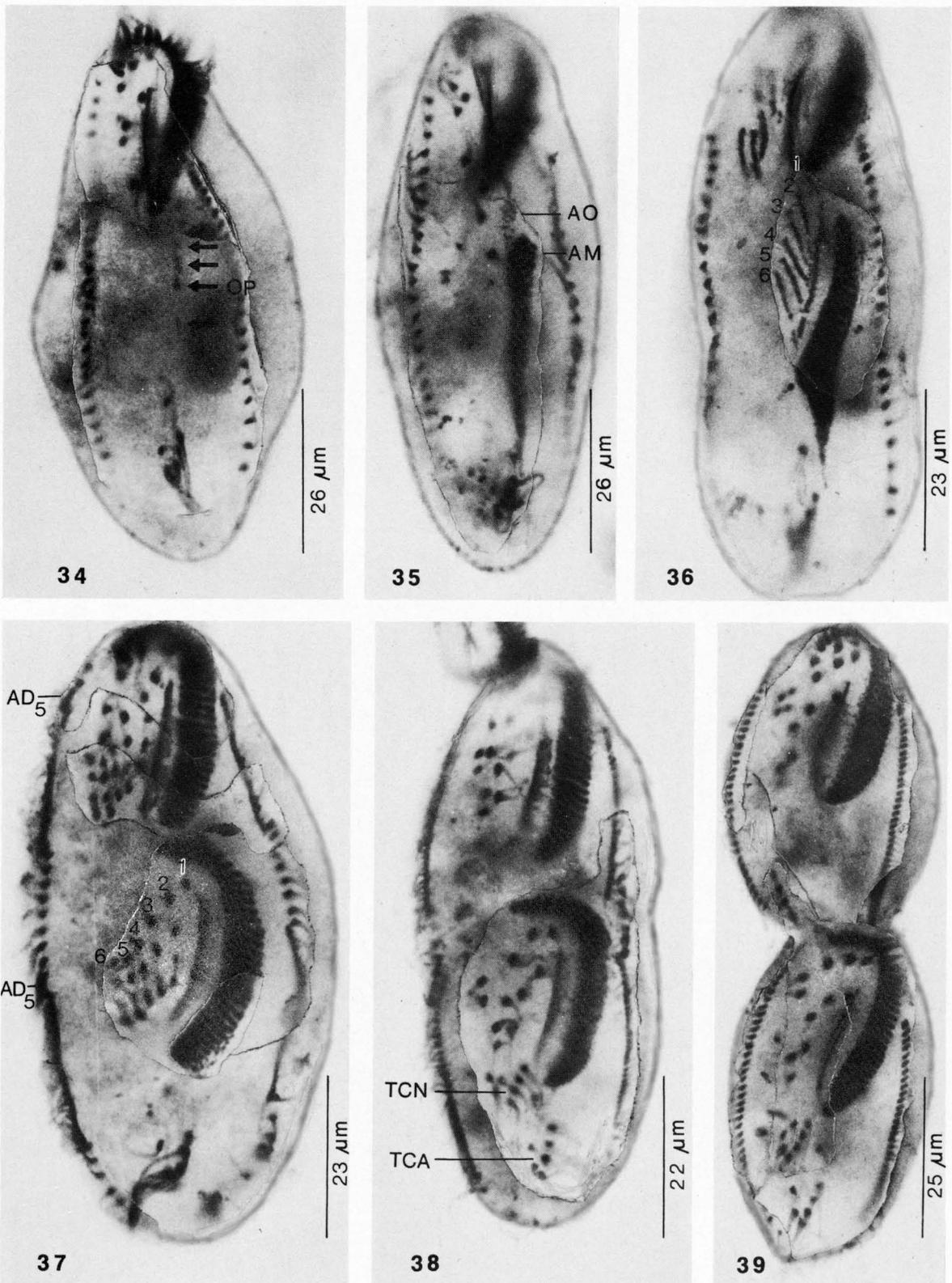


Abb. 34–39. *Oxytricha granulifera*. Lichtmikroskopische Aufnahmen protargolimprägnierter Individuen in den Teilungsstadien 1 (34), 4 (35), 7 (36), 9 (37), 11 (38) und 12 (39). Nähere Erklärungen im Text.

entstanden, je 2 im Proter und im Opisthen. Die Mikronuclei sind in Teilung begriffen.

4.13. Stadium 13 (Abb. 30, 31)

Proter und Opisthe sind kurz vor der Trennung. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Cirren befinden sich in Resorption. Die Wanderung der neuen Cirren ist weitgehend abgeschlossen. Bei beiden Teilungshälften sind nun kurze Pharynxfibrillen erkennbar. An die adoralen Membranel-

len wird eine vierte, sehr kurze Reihe von Basalkörpern angefügt.

Dorsale Infraciliatur und Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 12. Die Teilung der Mikronuclei ist weitgehend abgeschlossen.

4.14. Stadium 14 (Abb. 32, 33)

Kurz nach der Teilung sind die Tiere deutlich kleiner und von plumper Gestalt. Die nicht zu Anlagen umgebildeten

Cirren sind häufig noch nicht vollständig resorbiert. Die postoralen Ventralcirren, die Transversalcirren und die Caudalcirren haben ihre endgültige Position noch nicht erreicht. Der Kernapparat und die dorsale Infraciliatur gleichen dem der Interphaseindividuen.

5. Diskussion

5.1. Artvergleich

Oxytricha granulifera unterscheidet sich von den bei Kahl (1932), Borror (1972) und Hemberger (1981) angeführten *Oxytricha*-Arten vor allem durch die subpelliculären Granula. Da diese nicht nur im Freiland sondern auch unter Kulturbedingungen auftreten, halten wir sie für ein brauchbares Speciescharakteristikum. Hinsichtlich der bemerkenswert starken Verkürzung der vierten Dorsalkinete ist ein Vergleich mit den meisten anderen Arten nicht möglich, da auf dieses Merkmal bisher kaum geachtet wurde. Hemberger (1981) zeichnet eine ähnlich stark verkürzte Kinete bei *O. crassistilata*. Eine Tendenz zur Verkürzung dieser Kinete, die durch Fragmentation der dritten Dorsalkinete entsteht (Abb. 28), ist auch bei anderen *Oxytrichidae* festzustellen (Jerka-Dziadosz & Frankel 1969; Foissner 1979b, 1982; Hemberger 1981).

5.2. Morphogenese

Der allgemeine Ablauf der Morphogenese bedarf keiner Diskussion, da er mit dem anderer Arten dieser Gattung und den Species nahe verwandter Genera übereinstimmt (vgl. Hashimoto 1961; Grolière 1969; Grimes 1972; Hemberger 1981). In den Einzelheiten finden sich dagegen zahlreiche Unterschiede, von denen die bemerkenswerteren im folgenden genauer analysiert werden.

5.2.1. *Das Oralprimordium und der Oralapparat.* Das apokinetales Oralprimordium von *O. granulifera* entsteht offensichtlich „de novo“. Ein Zusammenhang mit dem linken Transversalcirrus oder den postoralen Ventralcirren ist zumindest in den ersten Stadien der Teilung nicht nachweisbar (Abb. 8, 10). Darin gleicht unsere Species *O. selvatica*, *O. similis* und *O. agilis* (Hemberger 1981; Buitkamp 1975). Bei *O. fallax* und vielen anderen *Oxytrichidae* setzt die Stomatogenese dagegen mit einer Proliferation von Basalkörpern dicht neben dem linken Transversalcirrus ein (Grolière 1969; Grimes 1972; Walker & Grim 1973; Hemberger 1981). Ein dritter Typ findet sich bei *O. longa* und *Urosomoida agiliformis*. Bei ihnen entstehen gleichzeitig an 3 Stellen Primordien, nämlich beim linken Transversalcirrus und bei den 2 hinteren postoralen Ventralcirren (Hemberger 1981; Foissner & Adam 1983).

Übereinstimmend mit den Beobachtungen von Grimes (1972) und Hemberger (1981) liefert das Oralprimordium nicht nur Basalkörper für die neuen adoralen Membranellen sondern auch für die Anlagen der Frontoventralcirren und der undulierenden Membranen, die sich bei *O. granulifera* erst nach der Bildung des ersten Frontalcirrus voneinander trennen (Abb. 12, 14, 16, 22, 24). Der Differenzierungsprozeß der Membranellenzone verläuft so wie bei *Paraurostyla weissei* (Jerka-Dziadosz 1981a). Vermutlich besitzen aber die vordersten Membranellen (Frontal-membranellen) keine verkürzten Basalkörperreihen. Im

Gegensatz zu den Urostylidae (Borror 1979) wird bei den *Oxytrichidae* die adorale Membranellenzone des Proter während der Teilung nicht reorganisiert (Grolière 1969; Grimes 1972; Buitkamp 1975; Hemberger 1981). Wir hatten allerdings den Eindruck, daß die stark verkürzte vierte Reihe der Membranellen neugebildet wird, was auch Grimes (1972) bei einem Individuum elektronenmikroskopisch beobachtete. Sicher ist, daß während der Stadien 9–12 beim Proter keine Pharynxfibrillen nachweisbar sind (Abb. 24, 27). Es wird daher auch bei den *Oxytrichidae* ein Teil des alten Oralapparates reorganisiert.

5.2.2. *Die Anlagen für die Frontoventralcirren.* Die Anlagen für die Frontoventralcirren des Proter und Opisthen von *O. granulifera* besitzen eine sehr unterschiedliche Herkunft. Für den Opisthen ermittelten wir folgende Entstehungsweise:

Anlage 1: von den unteren Enden der Anlagen 2 bis 5 und vermutlich vom Oralprimordium.

Anlagen 2 und 3: vom Oralprimordium.

Anlage 4: vom vorderen postoralen Ventralcirrus.

Anlage 5: vom mittleren postoralen Ventralcirrus.

Anlage 6: vom hinteren postoralen Ventralcirrus.

Für den Proter fanden wir dagegen:

Anlage 1: von der paroralen Membran des Proter.

Anlage 2: vom Buccalcirrus des Proter und von einem Ausläufer der Anlage 2 des Opisthen.

Anlage 3: vom zweiten hinteren Frontalcirrus des Proter.

Anlage 4: vom vierten hinteren Frontalcirrus des Proter.

Anlage 5: von einem Ausläufer der Anlage 5 des Opisthen.

Anlage 6: von einem Ausläufer der Anlage 6 des Opisthen.

Da ähnlich detaillierte Angaben für andere Arten fehlen, ist ein genauerer Vergleich nicht möglich. Aus den Angaben von Grimes (1972) und Hemberger (1981) ist aber zu schließen, daß bei *Oxytricha* 2 Artengruppen auftreten: Bei der einen entwickeln sich die Anlagen des Proter und Opisthen unabhängig voneinander (z. B. *O. fallax*), bei der anderen tragen die Primordien des Opisthen zu jenen des Proter mehr oder minder stark bei (z. B. *O. granulifera*). Eine besondere Stellung nimmt die Anlage 1 ein, aus der der erste Frontalcirrus entsteht. Sie entwickelt sich beim Proter aus der paroralen Membran, beim Opisthen dagegen aus zuerst ungeordneten Basalkörperpaaren neben der Anlage für die undulierenden Membranen (Abb. 18, 20, 22). Dies stellte auch Hemberger (1981) bei einigen Arten fest. Bei *Paraurostyla weissei* soll der erste Frontalcirrus dagegen in beiden Teilungshälften durch Abspaltung von den Primordien für die undulierenden Membranen entstehen (Jerka-Dziadosz 1981b).

5.2.3. *Die Differenzierung der Cirren.* Aus Abb. 24 ist ersichtlich, daß sich innerhalb der Anlagen folgende Cirren differenzieren:

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

Dieser Modus ist für alle bisher daraufhin untersuchten *Oxytricha*-Arten mit 5 Transversalcirren und für einige

Stylonychia- und *Tachysomaspecies* charakteristisch (Hemberger 1981).

5.2.4. *Die Genese der Dorsalkineten der Hypotrichida.* Der Genese der Dorsalkineten wurde bisher vergleichsweise wenig Aufmerksamkeit zuteil. Wir haben daher die bis jetzt dazu bekannten Daten zusammengestellt und 7 Typen unterschieden.

Typ 1: Die neuen Dorsalkineten entstehen ausschließlich durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. Beispiele dafür sind *Gonostomum affine* (Hemberger 1981) und *Gonostomum franzi* (Foissner, unveröff.).

Typ 2: Ein Teil der neuen Dorsalkineten entsteht durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. Weitere, meist verkürzte Kineten bilden sich aus zu Primordien umorientierten Cirren der rechten Marginalreihe. Diesen Modus beschreibt Hemberger (1981) für *Oxytricha longa*.

Typ 3: Ein Teil der neuen Dorsalkineten entsteht durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. Eine weitere, verkürzte Kinete bildet sich durch Fragmentation der Anlage der am weitesten links gelegenen, unverkürzten Dorsalkinete. Dieser Modus findet sich bei *Pseudouroleptus caudatus* (Hemberger 1981).

Typ 4: Ein Teil der neuen Dorsalkineten entsteht durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. Weitere, meist verkürzte Kineten bilden sich aus zu Primordien umorientierten Cirren der rechten Marginalreihe und durch Fragmentation der Anlage der am weitesten links gelegenen, unverkürzten Dorsalkinete. *Oxytricha granulifera*, *O. terrestris* (Hemberger 1981), *O. fallax*, *Stylonychia pustulata* (Grimes & Adler 1976) und *Paraurostyla weissei* (Jerka-Dziadosz & Frankel 1969) sind charakteristische Vertreter dieses Typs.

Typ 5: Die Anlagen fragmentieren sich in kurze Reihen, zu denen weitere Kinetenfragmente stoßen, die aus den zu Primordien umgebildeten Cirren der rechten Marginalreihe entstehen. Bisher nur bei *Kerona polyporum* nachgewiesen (Hemberger & Wilbert 1982).

Typ 6: Ein Teil der neuen Dorsalkineten entsteht durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. Eine weitere, stark verkürzte Kinete bildet sich „de novo“. Bisher nur bei *Engelmanniella mobilis* bekannt (Foissner, unveröff.).

Typ 7: Die neuen Dorsalkineten entstehen durch Anlagenentwicklung innerhalb der bestehenden. In jeder Kinete wird nur 1 Primordium ausgebildet. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Dorsalcilien, die bei allen anderen Typen resorbiert werden, bleiben den Tochtertieren erhalten. Beispiele sind die *Euplotis*-Arten (Wise 1965; Heckmann & Frankel 1968).

Dorsalkineten können also auf sehr unterschiedliche Weise entstehen. Sie sind daher nicht nur interessante Objekte für morphogenetische Experimente sondern sicherlich auch von beträchtlicher systematischer Bedeutung. Zum Beispiel ähneln sich die Morphogenesen der dorsalen Infraciliatur von *O. granulifera* und *Paraurostyla weissei* sehr stark, was die von Borror (1979) auf Grund anderer Daten vorgeschlagene Einordnung des Genus *Paraurostyla* in die Oxytrichidae unterstützt.

6. Folgerungen

Die bisher bekannten Morphogenesen bei typischen Oxytrichidae stimmen im großen und ganzen überein. In den Einzelheiten zeigen sich aber große Unterschiede. Daraus kann man schließen, daß morphogenetische Kriterien eine brauchbare Grundlage zur Abgrenzung von Familien sind, obwohl auch hier nach wie vor große Schwierigkeiten bestehen, da die nach morphogenetischen Gesichtspunkten aufgestellten Systeme durchaus nicht übereinstimmen (Borror 1972, 1979; Corliss 1979; Tuffrau 1979; Jankowski 1980; Hemberger 1981; Foissner 1982). Zur Abgrenzung von Gattungen erscheinen uns solche Merkmale zur Zeit ganz ungeeignet, da zu wenig Daten vorliegen, um entscheiden zu können, welche Besonderheiten als genus- und welche als speciesspezifisch gewertet werden müssen (vgl. Kap. 5.2.1–5.2.4). Um dies vielleicht einmal entscheiden zu können, ist es dringend notwendig, die Morphogenese möglichst vieler Arten sehr detailliert zu beschreiben.

Danksagung

Wir danken dem Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit. Frau Karin Anrather danken wir für die ausgezeichnete fototechnische Assistenz.

Abkürzungen in den Abbildungen

AD	Anlagen der Dorsalkineten
AD ₄	Anlage der vierten Dorsalkinete
AD ₅	Anlage der fünften Dorsalkinete
AM	Adorale Membranellen
AO	Anlagen der Cirren und der undulierenden Membranen des Opisthen
APE	Anlage der paroralen und endoralen Membran
ARMR	Anlage der rechten Marginalreihe
AZM	Adorale Membranellenzone
BC	Buccalcirrus
CC	Caudalcirren
CM	Cystenmembran
CV	Kontraktile Vakuole
E	Einschlüsse im Entoplasma
eM	Endorale Membran
G	Granula auf der Cystenmembran
HFC	Hintere Frontalcirren
KE	Kristalline Einschlüsse im Entoplasma
LMR	Linke Marginalreihe
Ma	Makronucleus
Mi	Mikronucleus
NV	Nahrungsvakuole
OP	Oralprimordium
PF	Pharynxfibrillen
pM	Parorale Membran
PVC	Postorale Ventralcirren
R	Reorganisationsband des Makronucleus
RMR	Rechte Marginalreihe
S	Schleimhülle
sG	Subpelliculäre Granula
TC	Transversalcirren
TCA	Alte Transversalcirren
TCN	Neugebildete Transversalcirren
VC	Ventralcirren
VFC	Vordere Frontalcirren
1, 2, 3, 4, 5, 6	Reihen der Dorsalcilien bzw. Anlagen der Frontoventralcirren
■	Neugebildete Cirren und Membranellen der Tochtertiere
□	Cirren und Membranellen des Muttertieres

Literatur

- Borror, A. C. 1972. Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa).—*J. Protozool.* 19: 1–23.
- Borror, A. C. 1979. Redefinition of the Urostylidae (Ciliophora, Hypotrichida) on the basis of morphogenetic characters.—*J. Protozool.* 26: 544–550.
- Buitkamp, U. 1975. The morphogenesis of *Oxytricha agilis* Engelmann (Ciliata, Hypotrichida).—*Acta protozool.* 14: 67–74.
- Corliss, J. O. 1953. Silver impregnation of ciliated protozoa by the Chatton-Lwoff technic.—*Stain Technol.* 28: 97–100.
- Corliss, J. O. 1979. *The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature*, 2nd ed, Pergamon Press, Oxford.
- Foissner, W. 1979a. Methylgrün-Pyronin: Seine Eignung zur supravitalen Übersichtsfärbung von Protozoen, besonders ihrer Protrichocysten.—*Mikroskopie* 35: 108–115.
- Foissner, W. 1979b. Ökologische und systematische Studien über das Neuston alpiner Kleingewässer, mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten.—*Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 64: 99–140.
- Foissner, W. 1982. Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Böden.—*Arch. Protistenk.* 126: 19–143.
- Foissner, W. & Adam, H. 1983. Die Morphogenese von *Urosomoida aguiliformis* Foissner, 1982 (Ciliophora, Oxytrichidae).—*Zool. Anz.* (in Druck).
- Grimes, G. W. 1972. Cortical structure in nondividing and cortical morphogenesis in dividing *Oxytricha fallax*.—*J. Protozool.* 19: 428–445.
- Grimes, G. W. & Adler, J. A. 1976. The structure and development of the dorsal complex of *Oxytricha fallax* and *Stylonychia pustulata*.—*J. Protozool.* 23: 135–143.
- Grolière, C.-A. 1969. Etude comparée de la morphogenese au cours de la bipartition, chez plusieurs especes de cilies hypotriches.—*Annls Stn limnol. Besse* 4: 335–365.
- Hashimoto, K. 1961. Stomatogenesis and formation of cirri in fragments of *Oxytricha fallax* Stein.—*J. Protozool.* 8: 433–442.
- Heckmann, K. & Frankel, J. 1968. Genic control of cortical pattern in *Euplotes*.—*J. exp. Zool.* 168: 11–37.
- Hemberger, H. 1981. *Revision der Ordnung Hypotrichida Stein (Ciliophora, Protozoa) an Hand von Protargolpräparaten und Morphogenesedarstellungen*. Diss. Rhein. Friedrich-Wilhelms- Univ. Bonn.
- Hemberger, H. & Wilbert, N. 1982. Revision der Familie Keronidae Dujardin, 1840 (Ciliophora, Hypotrichida) mit einer Beschreibung der Morphogenese von *Kerona polyporum* Ehrenberg, 1835.—*Arch. Protistenk.* 125: 261–270.
- Jankowski, A. W. 1980. Conspectus of a new system of the phylum Ciliophora. In *Principles of the construction of the macrosystem of the unicellular animals* (eds. M. V. Krylov & Y. I. Starobogatov).—*Proc. Acad. Sci. USSR* 94: 103–121 (in Russian).
- Jerka-Dziadosz, M. 1981a. Ultrastructural study on development of the hypotrich ciliate *Paraurostyla weissei* II. Formation of the adoral zone of membranelles and its bearing on problems of ciliate morphogenesis.—*Protistologica* 17: 67–81.
- Jerka-Dziadosz, M. 1981b. Ultrastructural study on development of the hypotrich ciliate *Paraurostyla weissei* III. Formation of preoral membranelles and an essay on comparative morphogenesis.—*Protistologica* 17: 83–97.
- Jerka-Dziadosz, M. & Frankel, J. 1969. An analysis of the formation of ciliary primordia in the hypotrich ciliate *Urostyla weissei*.—*J. Protozool.* 16: 612–637.
- Kahl, A. 1932. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 3. Spirotricha.—*Tierwelt Dtl.* 25: 399–650.
- Tuffrau, M. 1979. Une nouvelle famille d'hypotriches, Kahliellidae n. fam., et ses conséquences dans la répartition des Stichotrichina.—*Trans. Am. microsc. Soc.* 98: 521–528.
- Walker, G. K. & Grim, J. N. 1973. Morphogenesis and polymorphism in *Gastrostyla steinii*.—*J. Protozool.* 20: 566–573.
- Wallengren, H. 1900. Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie der hypotrichen Infusorien.—*Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl.* 26: 1–31.
- Wise, B. N. 1965. The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis.—*J. Protozool.* 12: 626–648.