

## Die Morphogenese von *Urosomoida agiliiformis* Foissner, 1982 (Ciliophora, Oxytrichidae)

### The Morphogenesis of *Urosomoida agiliiformis* Foissner, 1982 (Ciliophora, Oxytrichidae)

Von WILHELM FOISSNER und HANS ADAM

Zoologisches Institut der Universität Salzburg

Mit 26 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 6. August 1982)

#### Abstract

The morphogenesis of the hypotrichous ciliate *Urosomoida agiliiformis* Foissner, 1982 was investigated. 11 stages which occur during 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 some details which are different. The morphogenesis starts with a proliferation of the basal bodies for the oral primordium close to the left transversal cirrus and closely below the 2 posterior postoral cirri. The 6 anlagen of the frontoventral cirri of the proter and the opisthe are of different origin and evolve separately. 2 anlagen of the proter evolve from the posterior parental frontal cirri, 1 from the buccal cirrus, 1 from the paroral membrane, and 2 develop "de novo". In the opisthe 3 anlagen evolve each from the oral primordium and the postoral ventral cirri. The anlagen 1 to 6 generate 1,2,2,3,3,3 frontoventral cirri. The development of the dorsal kineties proceeds according to typ 2 and shows no special features. The macronucleus-fragments become more voluminous and strongly deformed during the migration of the reorganization band. The micronuclei can be impregnated with protargol silver only during the fission period. A comparison with the morphogenesis of other species of the genera *Oxytricha* and *Urosomoida* showed that morphogenetic details (e. g. the site of the origin of the oral primordium, the origin of the anlagen of the frontoventral cirri, the mode of development of the dorsal kineties) are not useful for separating groups at the genus level at the present state of knowledge. The character "start of the morphogenesis at the site of the 3 ventral cirri" which HEMBERGER (1981) includes in the genus diagnosis of *Urosomoida* is proved to be meaningless, because our investigations show that *U. agiliiformis* also develops a primordium close to the left transversal cirrus as it is characteristic for "true" species of the genus *Oxytricha*.

#### Einleitung

Zur Klassifikation der mittleren und höheren Kategorien der hypotrichen Ciliaten werden in zunehmendem Ausmaß morphogenetische Kriterien verwendet (BORROR 1972, 1979, HEMBERGER 1981, HEMBERGER und WILBERT 1982). Dabei treten beträchtliche Schwierigkeiten auf, da nur sehr wenige brauchbare Daten über die Konstanz bzw. Variabilität dieser Merkmale vorliegen. Von vielen Genera ist die Morphogenese noch nicht bekannt, von den meisten anderen ist nur eine einzige Art untersucht. Wir haben daher bereits früher darauf hingewiesen, daß zur Zeit keine hinreichenden Grundlagen erarbeitet sind, um in die Genus- und zum Teil auch in die Familiendiagnosen der Hypotrichida morphogenetische Daten

aufzunehmen (FOISSNER 1982, FOISSNER und ADAM 1983). Dies soll hier an Hand einer sehr detaillierten Darstellung des Ablaufes der Morphogenese von *Urosomoida agiliformis* ausführlicher dargelegt werden.

### Material, Technik und Terminologie

*Urosomoida agiliformis* fanden wir am 11.9.1978 in der oberen Bodenschicht (0–5 cm) einer alpinen Mähwiese in der Nähe von Heiligenblut (Kärnten). Sie trat 5 Tage nach Wassersättigung der luftgetrockneten Bodenprobe so zahlreich auf, daß eine Reinkultur nicht nötig war. Die Infraciliatur und der Kernapparat wurden mit Protargolsilber nach FOISSNER (1982) imprägniert.

Alle Zeichnungen wurden mit einem Zeichenapparat der Firma Reichert hergestellt und sind leicht schematisiert. 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).

### Ergebnisse

#### 1. Morphologie des Interphaseindividuums

Die von uns untersuchte Population stimmt morphologisch und biometrisch weitgehend mit der von FOISSNER (1982) beschriebenen überein, weshalb eine erneute Darstellung nicht nötig ist. Das ist bemerkenswert, weil die beiden Populationen von sehr verschiedenen Fundorten stammen, nämlich aus dem Boden einer alpinen Mähwiese in den Hohen Tauern (Kärnten) und aus dem Boden eines Buchenwaldes am Ostrand des Tullnerfeldes (Niederösterreich). Zum besseren Verständnis des Morphogenese-Ablaufes und zur Vertiefung der Speciesdiagnose geben wir Zeichnungen der Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite eines Interphaseindividuums und eine detaillierte biometrische Charakteristik der alpinen Population (Abb. 1, 2, Tab. 1).

#### 2. Morphogenese von *Urosomoida agiliformis*

An Hand der charakteristischen Veränderungen der ventralen und dorsalen Infraciliatur und des Kernapparates kann man die Teilung von *U. agiliformis* in 11 Stadien zerlegen. Jede 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.

##### 2.1. Stadium 1 (Abb. 3, 4, 25)

Die Morphogenese beginnt mit der Proliferation von Basalkörpern links unterhalb des mittleren und hinteren postoralen Ventralcirrus und dicht neben dem linken Transversalcirrus. Es werden daher 3 Oralprimordien ausgebildet, die aus ungeordneten Anhäufungen von Basalkörpern bestehen.

Die Dorsalkineten zeigen in dieser Phase keine Veränderungen. Die Makronucleus-Teile weisen ein dunkel imprägniertes Reorganisationsband auf und sind ausgeprägt birnenförmig geworden.

##### 2.2. Stadium 2 (Abb. 5, 6)

Durch weitere Vermehrung der Basalkörper vereinigen sich die beiden vorderen Anlagen und bilden ein langes, schmales Oralprimordium. Die hintere Anlage ist gegenüber Stadium 1 nur wenig vergrößert und von der vorderen noch durch eine breite Lücke getrennt.

Tabelle 1. Biometrische Charakteristik von *Urosomoida agiliformis*. Alle Daten basieren auf protargolimprägnierten Individuen. M = Median,  $n$  = Stichprobenanzahl,  $s$  = Standardabweichung,  $s_{\bar{x}}$  = Standardfehler,  $V_r$  = Variationskoeffizient,  $\bar{x}$  = arithmetisches Mittel

Merkmal	$\bar{x}$	M	$s_{\bar{x}}$	$s$	$V_r$	Extrem- werte	$n$
Länge in $\mu\text{m}$	69,5	70,0	7,2	1,5	10,4	55–87	25
Größte Körperbreite in $\mu\text{m}$	21,7	21,0	3,2	0,6	14,9	16–28	25
Anzahl der Makronucleus-Teile	2,0	2,0	0,2	0,04	9,8	2–3	25
Länge eines Makronucleus in $\mu\text{m}$	14,3	14,0	1,9	0,4	13,6	11–20	25
Breite eines Makronucleus in $\mu\text{m}$	6,6	7,0	1,1	0,2	16,9	4–8,5	25
Anzahl der adoralen Membranellen	22,2	22,0	1,3	0,3	6,0	20–26	25
Länge der adoralen Membranellenzone in $\mu\text{m}$	21,0	21,0	1,6	0,3	7,6	18–24	25
Anzahl der Dorsalkineten	4,0	4,0	0,3	0,1	7,2	3–5	25
Anzahl der Cirren der rechten Marginalreihe	24,1	24,0	2,3	0,5	9,7	20–29	25
Anzahl der Cirren der linken Marginalreihe	21,6	22,0	2,0	0,4	9,2	18–25	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	0,4	0,1	15,0	2–5	25
Anzahl der Transversalcirren (inclusive evtl. vorhandener Ventralcirren dicht vor ihnen)	2,9	3,0	0,6	0,1	20,8	1–4	25
Anzahl der Caudalcirren	2,1	2,0	0,5	0,1	24,8	1–4	25

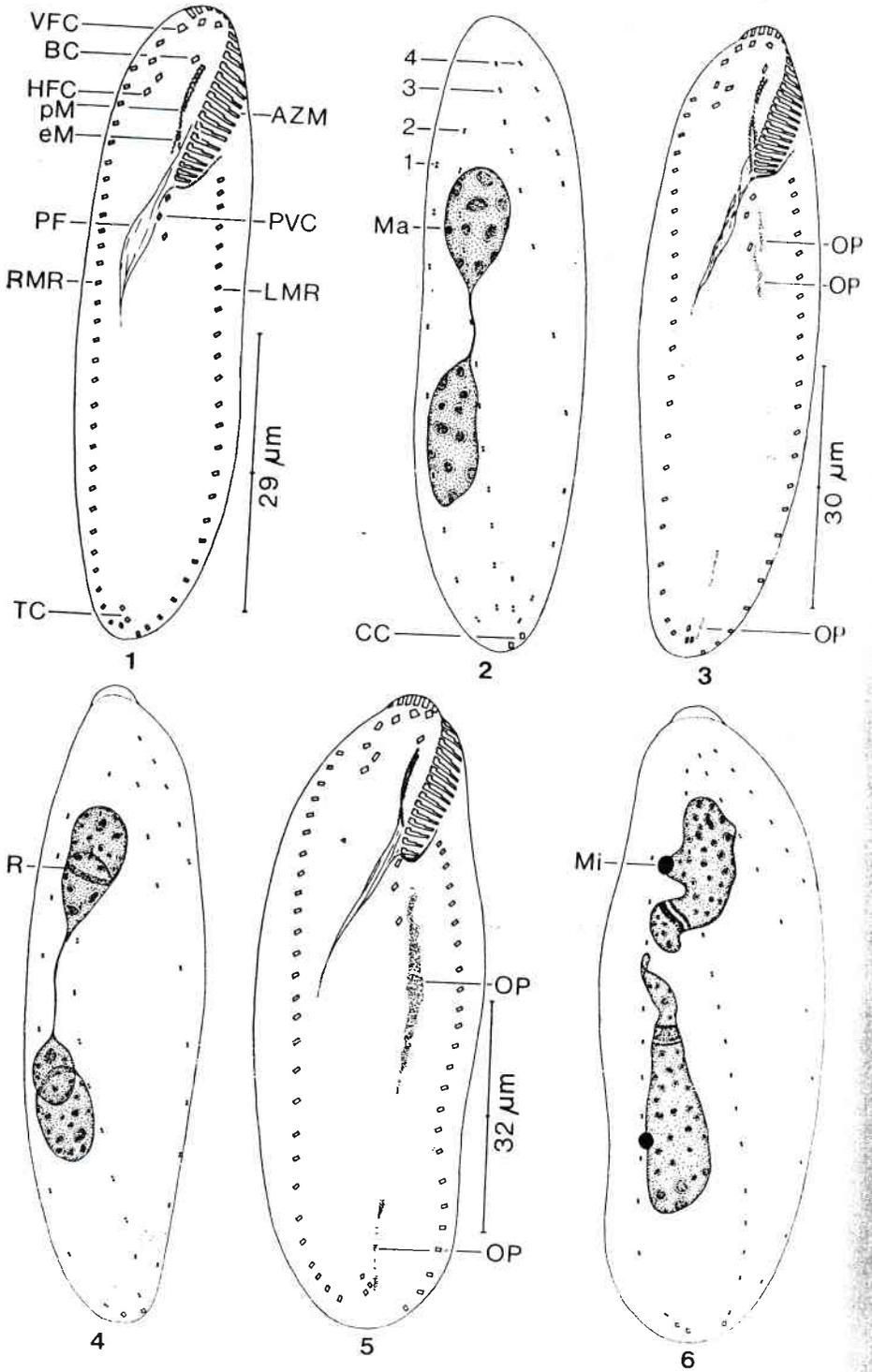
Dorsalkineten wie bei Stadium 1. Die Makronucleus-Teile sind dagegen auffallend stark vergrößert und unregelmäßig verformt. Nun imprägnieren sich auch die beiden Mikronuclei, die beim Interphaseindividuum mit Protargolsilber nicht darstellbar sind.

### 2.3. Stadium 3 (Abb. 7, 8)

Die Oralprimordien werden durch weitere Vermehrung der Basalkörper so stark vergrößert, daß sie zusammenstoßen und ein einziges langes, schmales Band bilden. Am anterioren Ende der Anlage sondern sich einige Basalkörperpaare ab, die später in die Anlagen der Cirren und der undulierenden Membranen des Opisthen eingliedert werden (Abb. 9). Dorsalkineten und Kernapparat ähnlich wie beim Stadium 2. Die Reorganisationsbänder nähern sich den proximalen Enden der Kernteile. Die Nucleolen sind sehr klein.

### 2.4. Stadium 4 (Abb. 9, 10)

Das Oralprimordium verkürzt sich durch Verbreiterung und besitzt keinen Kontakt mehr mit dem linken Transversalcirrus. Am anterioren Ende beginnt die



Differenzierung der adoralen Membranellen des Opisthen. Die 2 hinteren der 3 postoralen Ventralcirren orientieren sich zu Anlagen um. Zwei weitere Cirrenprimordien und die Anlagen für die undulierenden Membranen bilden sich links neben dem vorderen postoralen Ventralcirrus aus den bereits früher abgesonderten Basalkörpern (Abb. 7). Der unterste der 4 hinteren Frontalcirren des Proter ist zu einer Anlage umorientiert.

Dorsalkineten wie bei Stadium 1. Die Reorganisationsbänder der Makronucleus-Teile sind in dieser und der nächsten Phase meist, aber nicht immer verschwunden (Abb. 12).

### 2.5. Stadium 5 (Abb. 11, 12, 26)

Das Oralprimordium ist gegenüber Stadium 4 nicht auffallend verändert. Der vordere der 3 postoralen Ventralcirren ist aber nun ebenfalls zu einer Anlage umorientiert, so daß man beim Opisthen in diesem Stadium 5 schräg nach vorne gerichtete Frontoventralcirren-Anlagen erkennt. Sie stoßen hinten an das Primordium für die undulierenden Membranen. Im Frontalfeld des Proter bildet sich der dritte der 4 hinteren Frontalcirren zu einer Anlage um. Eine weitere entsteht „de novo“ rechts unterhalb des vierten hinteren Frontalcirrus, der bereits früher zu einer Anlage umorientiert worden ist (Abb. 9).

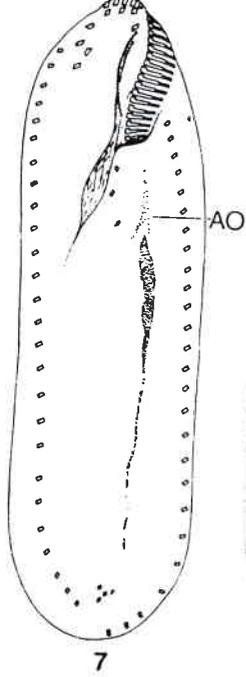
In den Dorsalkineten 1, 2 und 3 entstehen ober- und unterhalb der Körpermitte Anlagen. Vermutlich bildet sich zuerst je ein zusätzliches Basalkörperpaar ober- und unterhalb eines bereits bestehenden aus. Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 4.

### 2.6. Stadium 6 (Abb. 13, 14)

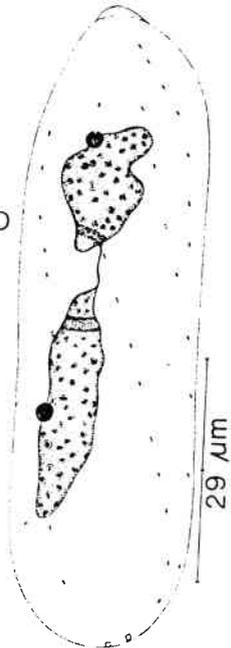
Im Oralprimordium des Opisthen sind bis zum posterioren Drittel adonale Membranellen erkennbar. Im vorderen Abschnitt wird an die 2 Basalkörperreihen eine dritte, etwas kürzere angefügt. Zu den 5 Anlagen für die Frontoventralcirren kommt eine weitere hinzu, die sich vom Primordium für die undulierenden Membranen abspaltet, das bereits deutlich von den Frontoventralcirren-Anlagen getrennt ist. Der anteriore Abschnitt der undulierenden Membranen des Proter und der Buccalcirrus sind nun ebenfalls zu Anlagen umorientiert. Rechts neben den zu Primordien umgebildeten 2 hinteren Frontalcirren entsteht eine weitere Anlage „de novo“. In dieser Phase sind daher sowohl beim Proter als auch beim Opisthen je 6 Primordien erkennbar. Innerhalb der rechten Marginalreihe orientieren sich mehrere Cirren zu Anlagen um.

Die Anlagen innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 haben sich durch weitere Vermehrung der Basalkörper beträchtlich vergrößert. Die Makronucleus-Teile be-

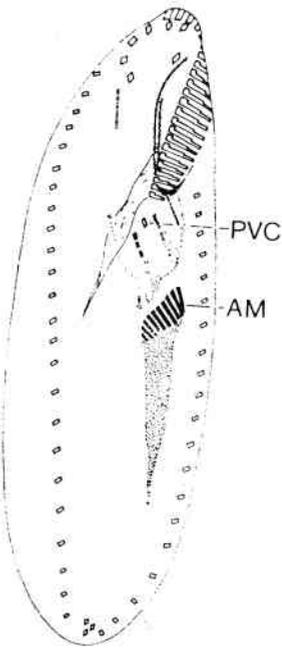
Abb. 1–6. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimprägung. 1, 2) Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite eines Interphaseindividuums. 3, 4) Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 1. 5, 6) Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 2. Nähere Erklärungen 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 = Transversalcirren, VFC = Vordere Frontalcirren, 1, 2, 3, 4 = Dorsalkineten 1–4



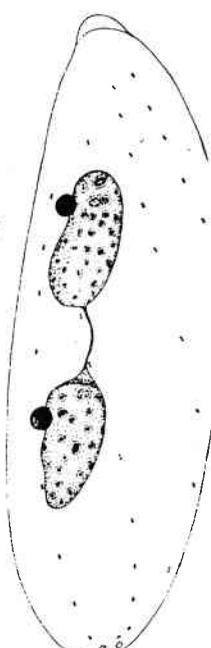
7



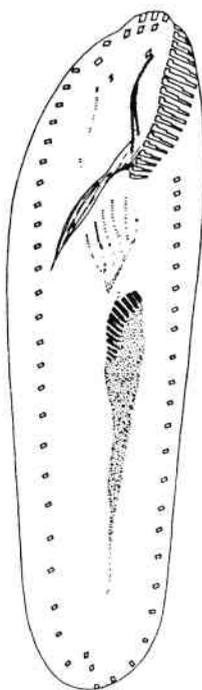
8



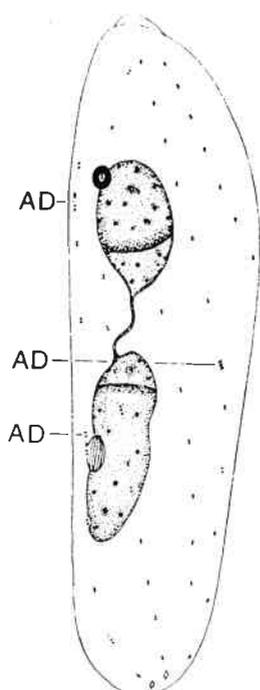
9



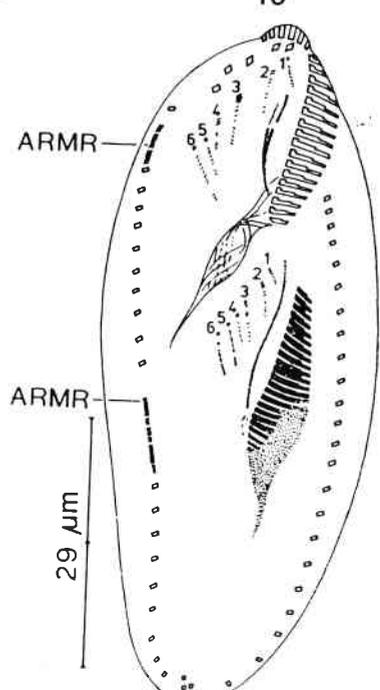
10



11



12



13

ginnen zu verschmelzen und bilden eine stabförmige Struktur. Im Zentrum dieses unregelmäßigen Gebildes erkennt man einige von Pol zu Pol reichende Fibrillen.

### 2.7. Stadium 7 (Abb. 15, 16)

Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist vollständig ausgebildet, jedoch sind nur die Membranellen der vorderen Hälfte dreireihig. Die Anlage für die undulierenden Membranen des Opisthen spaltet sich der Länge nach auf. Die Pharynxfibrillen und die vierte, stark verkürzte Basalkörperreihe der adoralen Membranellen des Proter sind in Resorption begriffen. Aus den Primordien für die Frontoventralcirren sind Cirren entstanden, die in dieser Phase aber so unregelmäßig angeordnet sind, daß nicht erkennbar ist, wie viele sich in den einzelnen Anlagen differenziert haben. Innerhalb der Marginalreihen sind zahlreiche Cirren zu Anlagen umorientiert, in deren anterioren Abschnitten sich bereits neue Cirren bilden. Der posteriore Cirrus der beiden vorderen Fragmente der alten rechten Marginalreihe bildet sich zu einem Primordium um, aus dem später die vierte Dorsalkinete entsteht (Abb. 17, 19).

Die Anlagenentwicklung innerhalb der Dorsalkineten 1, 2 und 3 ist abgeschlossen. Die Makronucleus-Teile sind zu einer mehr oder minder ausgeprägt kugelförmigen, schwach imprägnierbaren Masse verschmolzen, in der man zahlreiche wirbelförmig angeordnete Fasern erkennt. Nucleolen sind nicht mehr nachweisbar. Die Mikronuclei sind ellipsoid und zeigen in ihrem Innern stabförmige Strukturen.

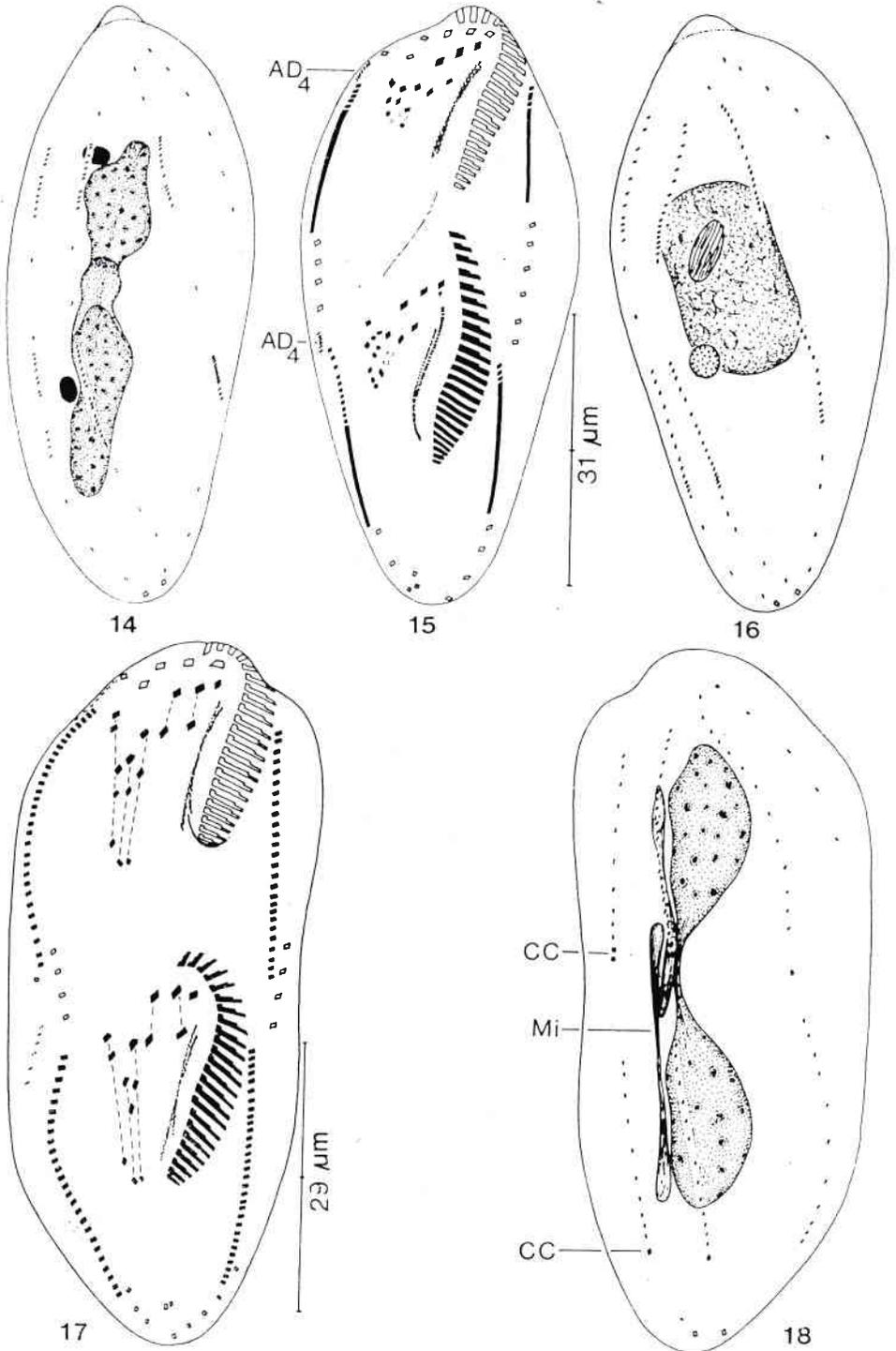
### 2.8. Stadium 8 (Abb. 17, 18)

Diese Phase ist durch die einsetzende Furchung gekennzeichnet. Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist vollständig ausgebildet und anterior bereits leicht nach rechts gekrümmt. Die Membranellen sind aus 2 gleich langen, 1 leicht und 1 stark verkürzten Reihe von Basalkörpern aufgebaut. Sowohl beim Proter als auch beim Opisthen sind die undulierenden Membranen fertig ausgebildet, ihre Basalkörper aber noch ziemlich unregelmäßig angeordnet. In beiden Teilmitteln 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. Aus den Primordien für die vierte Dorsalkinete sind Basalkörperpaare entstanden.

Am posterioren Ende der Dorsalkineten 1 und 2, selten auch bei der dritten Reihe, beginnen sich durch den Zusammenschluß mehrerer Basalkörperpaare je 1–2 Caudalcirren zu differenzieren. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Basalkörperpaare sind weitgehend resorbiert, mit Ausnahme der vierten Dorsalkinete, die noch vollständig erhalten ist. Der Makronucleus ist in 2 lange, ellipsoide Frag-

---

Abb. 7–13. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimprägung. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 3 (Abb. 7, 8), 4 (Abb. 9, 10), 5 (Abb. 11, 12) und 6 (Abb. 13). Nähere Erklärungen im Text. AD = Anlagen der Dorsalkineten, AM = Adorale Membranellen des Opisthen, AO = Anlagen der Cirren und der undulierenden Membranen des Opisthen, ARMR = Anlage der rechten Marginalreihe, PVC = Postoraler Ventralcirrus, 1, 2, 3, 4, 5, 6 = Frontoventralcirren-Anlagen 1–6



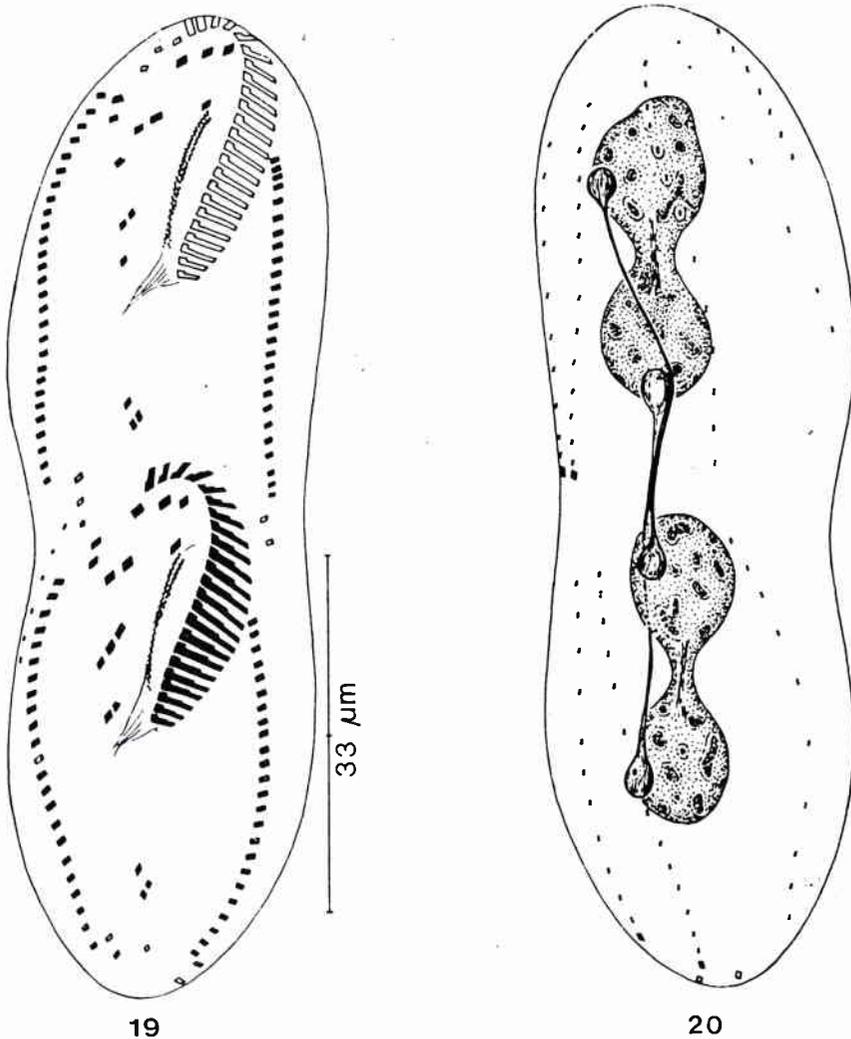
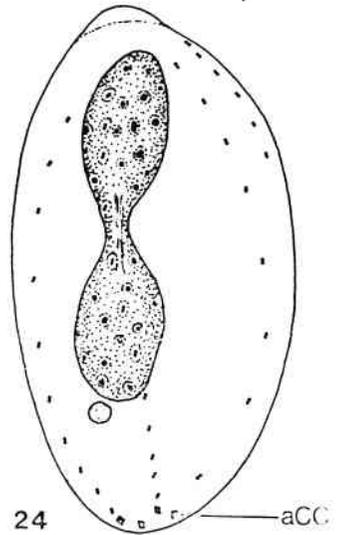
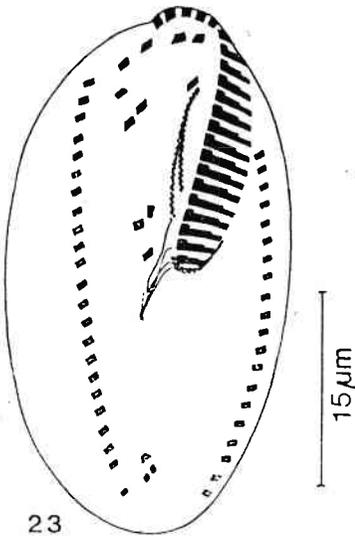
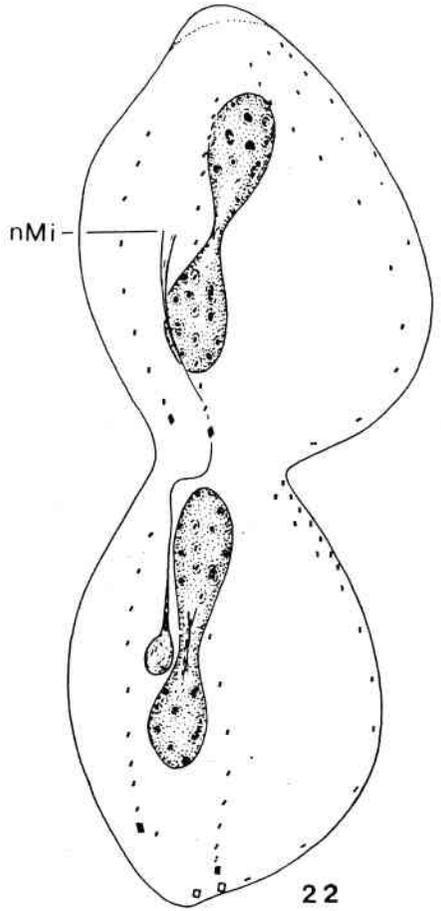
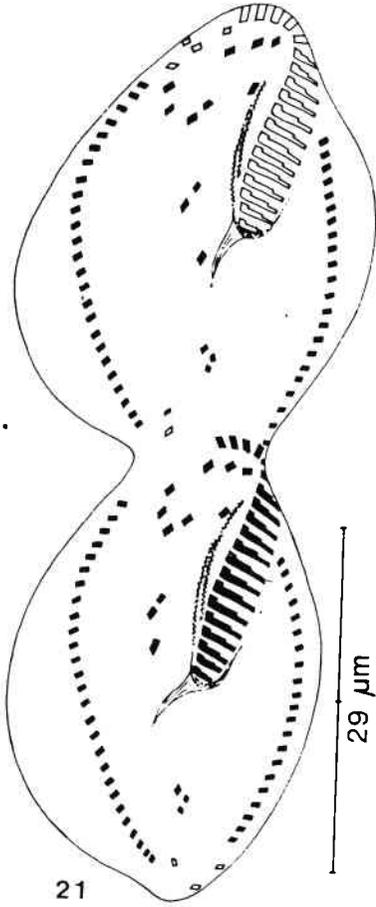


Abb. 19, 20. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimprägung. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite des Teilungsstadiums 9. Nähere Erklärungen im Text

Abb. 14–18. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimprägung. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 6 (Abb. 14), 7 (Abb. 15, 16) und 8 (Abb. 17, 18). Nähere Erklärungen im Text.  $AD_4$  = Anlage der Dorsalkinete 4, CC = Caudalcirren, Mi = Mikronucleus



mente geteilt, die durch eine fadenförmige Struktur miteinander verbunden sind. Beide Teile enthalten zahlreiche Nucleolen. Die Mikronuclei befinden sich in Teilung. In ihrem Innern erkennt man viele faserartige Strukturen.

### 2.9. Stadium 9 (Abb. 19, 20)

Die Furchung ist weiter fortgeschritten und die Tiere sind deutlich hantelförmig. Die adorale Membranellenzone des Opisthen ist vorne stark nach rechts gekrümmt. In beiden Teilungshälften sind kurze Pharynxfibrillen erkennbar. Die leicht verkürzten dritten Basalkörperreihen der adoralen Membranellen des Proter werden vermutlich gerade reorganisiert, da sie nicht mehr nachweisbar sind. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Cirren befinden sich in Resorption.

Die neugebildete vierte Dorsalkinete wandert von rechts lateral nach dorsal, beim Proter etwas früher als beim Opisthen. Die alte vierte Dorsalkinete befindet sich in Resorption. Die übrigen Dorsalkineten beginnen sich zu strecken. Durch eine weitere Teilung des Makronucleus sind 4 Kernteile entstanden, je 2 im Proter und Opisthen. Sie enthalten viele große, unregelmäßig geformte Nucleolen. Die Teilung der Mikronuclei ist weitgehend abgeschlossen.

### 2.10. Stadium 10 (Abb. 21, 22)

Proter und Opisthe sind kurz vor der Trennung. Die nicht zu Anlagen umgebildeten Cirren sind weitgehend resorbiert. Die Wanderung der neuen Cirren ist fast abgeschlossen. Nur die postoralen Ventralcirren befinden sich noch vor den Pharynxfibrillen.

Dorsale Infraciliatur und Kernapparat ähnlich wie bei Stadium 9. Die Teilung der Mikronuclei ist abgeschlossen. Ihre Imprägnierbarkeit verschwindet etwas früher als die der Teilungsspindel, wodurch sich das in Abb. 22 dargestellte eigenartige Bild ergibt.

### 2.11. Stadium 11 (Abb. 23, 24)

Kurz nach der Teilung sind die Tiere kleiner und breit oval (vgl. Abb. 1 mit Abb. 23). Die nicht zu Anlagen umorientierten Cirren sind häufig noch nicht vollständig resorbiert, besonders die alten Caudalcirren. Ihr hoher Variationskoeffizient weist darauf hin, daß sie manchmal noch beim Interphaseindividuum erhalten sind (Tab. 1). Die postoralen Ventralcirren und die Transversalcirren erreichen ihre endgültige Position erst nach vollendeter Streckung der Tochtertiere.

Die dorsale Infraciliatur gleicht der der Interphaseindividuen. Die Teilung des Makronucleus wird erst während der Streckung der Tochtertiere abgeschlossen. Die Mikronuclei sind manchmal noch sehr schwach imprägniert.

---

Abb. 21–24. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimprägung. Infraciliatur der Ventral- und Dorsalseite der Teilungsstadien 10 (Abb. 21, 22) und 11 (Abb. 23, 24). Nähere Erklärungen im Text. aCC = Alte Caudalcirren, nMi = Nicht mehr anfärbarer Mikronucleus

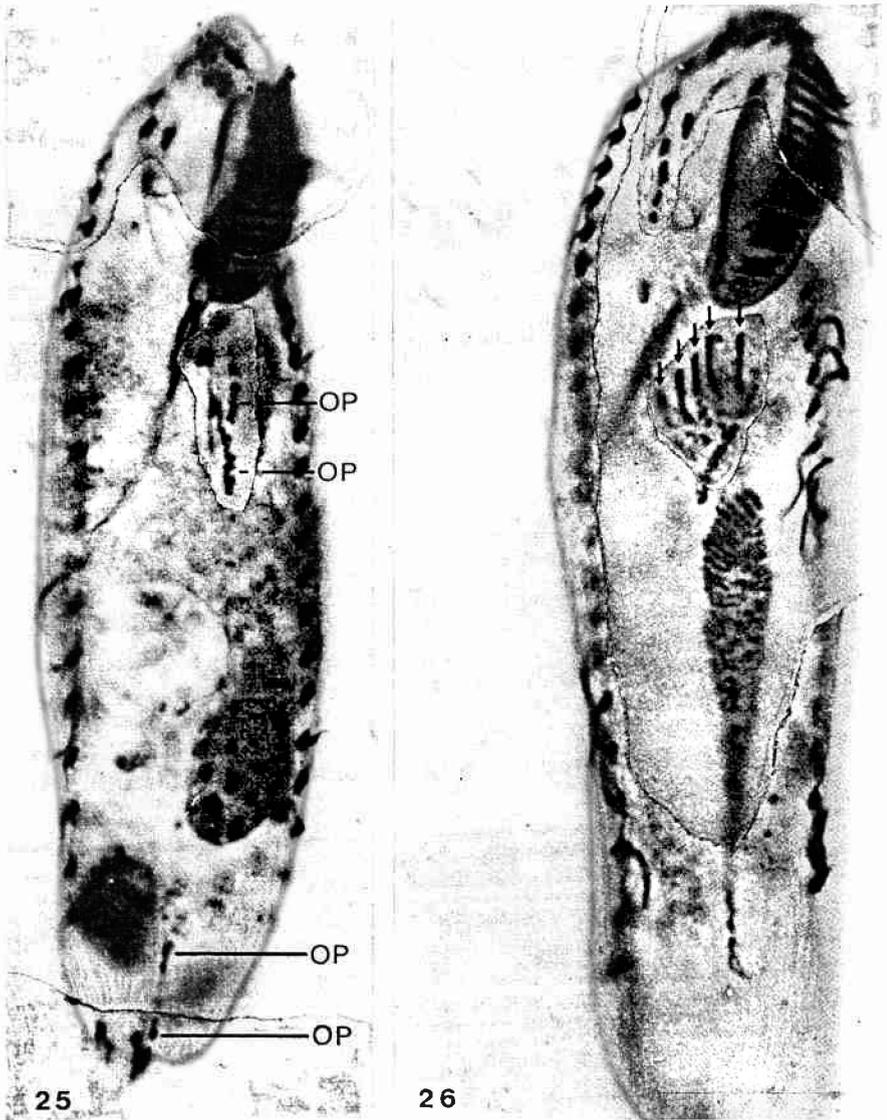


Abb. 25, 26. *Urosomoida agiliformis* nach Protargolimpregnation. Infraciliatur der Ventralseite der Teilungsstadien 1 und 5. Die Pfeile in Abbildung 26 weisen auf die 5 Anlagen für die Frontoventralcirren. OP = Oralprimordium

## Diskussion

### 1. Die Anlagen der Frontoventralcirren

Die Anlagen für die Frontoventralcirren des Proter und Opisthen von *U. agiliformis* besitzen eine sehr unterschiedliche Herkunft. Für den Opisthen ermittelten wir folgende Entstehungsweise: Anlagen 1, 2, 3: vom Oralprimordium, Anlage 4 vom vorderen postoralen Ventralcirrus, Anlage 5: vom mittleren postoralen Ven

tralcirrus, 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, Anlage 3: vom dritten hinteren Frontalcirrus, Anlage 4: vom vierten hinteren Frontalcirrus, Anlagen 5, 6: „de novo“.

Ähnlich detaillierte Angaben fehlen für die meisten Oxytrichidae. Es lassen sich aber 2 Artengruppen unterscheiden (FOISSNER und ADAM 1983): bei der einen entwickeln sich die Anlagen für die Frontoventralcirren des Proter und Opisthen unabhängig voneinander, bei der anderen tragen die Primordien des Opisthen zu jenen des Proter mehr oder minder stark bei. *Urosomoida agiliformis* ist dem ersten Typ zuzuordnen. Da sich die 2 vorderen der 4 hinteren Frontalcirren nicht zu Anlagen umorientieren, müssen die Primordien 5 und 6 „de novo“ entstehen. Bei *U. agilis* sollen die 6 Anlagen des Proter dagegen aus dem Buccalcirrus und den 2 unteren der 4 hinteren Frontalcirren hervorgehen (BUIKAMP 1975). Das ist aber aus seinen Zeichnungen nicht ersichtlich. Danach scheint es uns, daß die Anlage 1 so wie bei *U. agiliformis* von der paroralen Membran des Proter gebildet wird und die Anlagen 5 und 6 „de novo“ entstehen, da sich die beiden vorderen der 4 hinteren Frontalcirren ebenfalls nicht zu Anlagen umorientieren.

## 2. Die Differenzierung der Cirren

Bei einem typischen Individuum mit 14 Cirren auf der Ventralfläche differenzieren sich innerhalb der Anlagen folgende Cirren (Abb. 15, 17):

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

Derselbe Modus ist auch bei *U. agilis* aus den Abb. 6 und 7 von BUIKAMP (1975) ablesbar. Alle anderen bisher untersuchten typischen Oxytrichidae besitzen dagegen das Differenzierungsmuster 1, 3, 3, 3, 4, 4, da sie nicht wie *U. agiliformis* und *U. agilis* 3, sondern 5 Transversalcirren und 2 Ventralcirren dicht vor diesen besitzen (HEMBERGER 1981, FOISSNER und ADAM 1983). Bei *Urosomoida* fällt daher je ein Cirrus bei den Anlagen 2, 3, 5 und 6 aus.

## 3. Die Genese der Dorsalkineten

Die Dorsalkineten entstehen nach Typ 2 (FOISSNER und ADAM 1983). Besonderheiten treten nicht auf. Bei *U. agilis* entstehen sie auf dieselbe Weise (BUIKAMP 1975). Zum Unterschied von *U. agiliformis* bildet *U. agilis* in allen 3 rechten Dorsalkineten Caudalcirren aus.

## 4. Der Kernapparat

Die corticalen Prozesse während der Morphogenese korrelieren mit morphologisch erkennbaren Veränderungen des Kernapparates (WISE 1965, DILLER 1966, GRIMES 1972, HEMBERGER 1981, FOISSNER und ADAM 1983). Bei *U. agiliformis* treten dabei 2 Besonderheiten auf, von denen die erste bisher noch bei keiner anderen Hypotrichen-Art beobachtet wurde. Es ist die starke Verformung der Makronucleus-Teile während des Durchlaufens der Replikationsbänder. Die Makronucleus-Teile nehmen dabei verschiedenste Gestalt an und werden merklich voluminöser. Die Verformungen sind auf die Replikationsphase beschränkt (Abb. 4, 6, 8). Bevor die Teile mit dem Beginn der Cytokinese miteinander verschmelzen (Abb. 14), nehmen sie wieder ihre normale Form an (Abb. 10, 12). Zweck und Ursache dieser Veränderungen sind unbekannt. Als zweite Besonderheit ist das Imprägnationsverhalten der Mikronuclei erwähnenswert. Sie sind beim Interphase-

individuum meist nicht mit Silber imprägnierbar (Abb. 2). Erst kurz nach dem Auftreten der Replikationsbänder werden sie argyrophil (Abb. 6). Mit dem Ende der Teilung verlieren sie ihre Imprägnierbarkeit wieder (Abb. 22, 24). Auch bei manchen anderen Hypotrichen sind die Mikronuclei in der Interphase nicht oder nur sehr schwach imprägnierbar (FOISSNER, unveröff.). Ob sie während der Teilung dasselbe Verhalten zeigen wie jene von *U. agilibiformis*, ist nicht bekannt. Da wir keine Daten über die chemischen Grundlagen der Imprägnierbarkeit des Mikronucleus besitzen, sind nähere Aussagen nicht möglich. Es kann lediglich festgestellt werden, daß mit Beginn der Teilung eine intensive Synthese von argyrophiler Substanz in den Mikronuclei von *U. agilibiformis* erfolgt.

##### 5. Zur Frage der Genuspezifität morphogenetischer Charakteristika

HEMBERGER (1981) definierte die Gattung *Urosomoida* wie folgt: „Je 1 linke und rechte Marginalreihe; 2–3 Transversalcirren; 3 Ventralcirren plus 1–2 unscheinbare vor den Transversalcirren; 3 Caudalcirren; Körper caudal mehr oder weniger zugespitzt; Morphogenesebeginn in der Höhe der 3 Ventralcirren; 2 Makronuclei“. Besonderes Gewicht legt er auf das morphogenetische Charakteristikum, das für ihn der eigentliche Anlaß zur Errichtung dieser neuen Gattung ist. Es bleibt aber zu untersuchen, ob es tatsächlich genuspezifisch ist, was an Hand der bisher vorliegenden Daten (GROLIÈRE 1969, GRIMES 1972, BUITKAMP 1975, HEMBERGER 1981, FOISSNER und ADAM 1983) leicht möglich ist. Für die Entstehung des Oralprimordiums sind bei der Gattung *Oxytricha* s. lato (System nach HEMBERGER 1981!) bisher folgende Möglichkeiten bekannt: a) Das Oralprimordium entsteht dicht neben dem linken Transversalcirrus aus einer einzigen Gruppe von Basalkörpern (*Oxytricha aeruginosa*, *O. fallax*, *O. fennica*, *O. pseudosimilis*, *O. monspessulana*, *O. terrestris*, *O. crassistilata*, *O. fusiformis*). b) Das Oralprimordium entsteht zwischen den postoralen Ventralcirren und der linken Marginalreihe apokintal, d. h. ohne ersichtlichen Zusammenhang mit den Cirren des Elterntieres aus mehreren, zuerst deutlich voneinander getrennten Gruppen von Basalkörpern (*Oxytricha granulifera*, *O. selvatica*, *O. similis*, *Urosomoida agilis*). c) Das Oralprimordium entsteht aus je einer Gruppe von Basalkörpern dicht neben dem linken Transversalcirrus und den 2 hinteren der 3 postoralen Ventralcirren (*Oxytricha longa*, *Urosomoida agilibiformis*).

Diese Übersicht zeigt, daß die beiden *Urosomoida*-Arten hinsichtlich des Merkmals „Morphogenesebeginn in der Höhe der 3 Ventralcirren“ in verschiedenen Gruppen stehen und dasselbe Charakteristikum auch bei typischen *Oxytricha*-Arten vorkommt. Es muß daher nach dem heutigen Stand der Kenntnisse als bedeutungslos für die Gattungsdiagnose eingestuft werden. Das Merkmal „2 Makronuclei“ trifft ebenfalls nicht mehr zu, da mittlerweile eine Art mit 4 Kernteilen beschrieben worden ist (FOISSNER 1982). „Je 1 linke und rechte Marginalreihe, 3 Caudalcirren und 3 Ventralcirren plus 1–2 unscheinbare vor den Transversalcirren“ besitzen auch viele andere Genera der Oxytrichidae. Somit bleibt die Merkmalskombination „2–3 Transversalcirren, Körper caudal mehr oder weniger zugespitzt“ übrig. Uns erscheinen die 2–3 Transversalcirren als der verlässlichste Charakter, da *U. dorsincurva* Foissner, 1982 caudal nicht zugespitzt ist. Leider gibt es neben den typischen *Oxytricha*-Arten mit 5 Transversalcirren auch solche mit 4, und bei *U. agilibiformis* variiert die Anzahl der Transversalcirren ziemlich stark (Tab. 1). Daher ist auch dieses Merkmal ziemlich vage, und es ist zu überlegen, ob die Gattung nicht besser eingezogen werden sollte. Wir sehen für ihre Beibehaltung derzeit nur den praktischen Grund, die große Anzahl der *Oxytricha*-Arten etwas zu gliedern und auf diese Weise ihre Determination zu erleichtern.

Wir haben auch andere morphogenetische Charakteristika, wie die Entwicklung der Frontoventralcirren und die Genese der Dorsalkineten, auf ihre Brauchbarkeit zur Gattungsgliederung untersucht. Dabei ergaben sich ebenfalls jeweils mehrere Gruppen, die aber keinen ersichtlichen Zusammenhang untereinander aufwiesen.

Solange wir nicht wissen, welche morphogenetischen Merkmale als plesiomorph und apomorph einzustufen sind, erscheinen sie uns lediglich zur Präzisierung der Speciesdiagnose geeignet. Aber auch dazu muß angemerkt werden, daß noch kaum vergleichende Untersuchungen an verschiedenen Populationen einer Art vorliegen.

### Zusammenfassung

Es wurde die Morphogenese des hypotrichen Ciliaten *Urosomoida agiliformis* Foissner, 1982 untersucht. Von den dabei ablaufenden Veränderungen der Infraciliatur und des Kernapparates werden 11 Stadien beschrieben und abgebildet. Der allgemeine Ablauf der Morphogenese unterscheidet sich nicht von dem anderer Oxytrichidae. In den Einzelheiten finden sich jedoch bemerkenswerte Unterschiede. Die Morphogenese beginnt mit der Proliferation von Basalkörpern für das Oralprimordium an 3 Stellen: dicht neben dem linken Transversalcirrus und dicht unterhalb der 2 hinteren der 3 postoralen Ventralcirren. Die 6 Anlagen für die Frontoventralcirren des Proter und Opisthen haben eine unterschiedliche Genese und entwickeln sich getrennt. 2 Anlagen des Proter entstehen aus den hinteren Frontalcirren, je 1 aus dem Buccalcirrus und der paroralen Membran und 2 „de novo“. Je 3 Anlagen des Opisthen entstehen aus dem Oralprimordium und den postoralen Ventralcirren. Aus den Anlagen 1 bis 6 entstehen 1, 2, 2, 3, 3, 3 Frontoventralcirren. Die Genese der Dorsalkineten erfolgt nach Typ 2 und weist keine Besonderheiten auf. Die Makronucleus-Teile werden während des Durchlaufens des Reorganisationsbandes voluminöser und außergewöhnlich stark verformt. Die Mikronuclei sind nur während der Teilung des Tieres mit Protargol imprägnierbar. Ein Vergleich mit den Morphogenesen anderer *Oxytricha*- und *Urosomoida*-Arten zeigte, daß beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse morphogenetische Details (z. B. Entstehung des Oralprimordiums und der Anlagen für die Frontoventralcirren, Genese der Dorsalkineten) nicht zur Charakterisierung von Gattungen geeignet sind. Das von HEMBERGER (1981) in die Genusdiagnose von *Urosomoida* aufgenommene Charakteristikum „Morphogenesebeginn in der Höhe der 3 Ventralcirren“ erweist sich durch die Untersuchungen an *U. agiliformis* als wertlos, da sich bei dieser Species auch ein Primordium neben dem linken Transversalcirrus entwickelt, ähnlich wie bei den typischen *Oxytricha*-Arten.

### Danksagung

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des MaB-6 Programms der Österreichischen Akademie der Wissenschaften und des Bundesministeriums für Gesundheit und Umweltschutz. Frau KARIN ANRATHER danken wir für die sorgfältige fototechnische Assistenz.

### Literatur

- BORROR, A. C.: Revision of the order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa). *J. Protozool.* **19** (1972) 1–23.
- : Redefinition of the Urostylidae (Ciliophora, Hypotrichida) on the basis of morphogenetic characters. *J. Protozool.* **26** (1979) 544–550.
- BUTKAMP, U.: The morphogenesis of *Oxytricha agilis* Engelmann (Ciliata, Hypotrichida). *Acta protozool.* **14** (1975) 67–74.
- DILLER, W. F.: Correlation of ciliary and nuclear development in the life cycle of *Euplotes*. *J. Protozool.* **13** (1966) 43–54.

- FOISSNER, W.: Ökologie und Taxonomie der Hypotrichida (Protozoa: Ciliophora) einiger österreichischer Böden. Arch. Protistenkd. **126** (1982) 19–143.
- , und H. ADAM: Morphologie und Morphogenese des Bodenciliaten *Oxytricha granulifera* sp. n. (Ciliophora, Oxytrichidae). Zool. Scr. **12** (1983) 1–11.
- GRIMES, G. W.: Cortical structure in nondividing and cortical morphogenesis in dividing *Oxytricha fallax*. J. Protozool. **19** (1972) 428–445.
- GROLIÈRE, C.-A.: Etude comparee de la morphogenese au cours de la bipartition, chez plusieurs especes de cilies hypotriches. Annls Stn limnol. Besse **4** (1969) 335–365.
- HEMBERGER, H.: Revision der Ordnung Hypotrichida Stein (Ciliophora, Protozoa) an Hand von Protargolpräparaten und Morphogenesedarstellungen. Diss. Erlang. Doktorgr. naturw. Fak. Rhein. Friedrich-Wilhelms. Univ. Bonn 1981.
- , und N. WILBERT: Revision der Familie Keronidae Dujardin, 1840 (Ciliophora, Hypotrichida) mit einer Beschreibung der Morphogenese von *Kerona polyporum* Ehrenberg, 1835. Arch. Protistenkd. **125** (1982) 261–270.
- KAHL, A.: Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 3. Spirotricha. Tierwelt Dtl. **25** (1932) 399–650.
- WALLENREN, H.: Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie der hypotrichen Infusorien. Bih. K. svenska VetenskAkad. Handl. **26** (1900) 1–31.
- WISE, B. N.: The morphogenetic cycle in *Euplotes eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. J. Protozool. **12** (1965) 626–648.

Dr. WILHELM FOISSNER und Univ.-Prof. Dr. HANS ADAM, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg (Austria)