

Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen über die Infraciliatur von *Loxodes striatus* (Engelmann, 1862) und *Loxodes magnus* Stokes, 1887 (Protozoa: Ciliophora)

Light and Scanning Electronmicroscopical Studies about the Infraciliature of *Loxodes striatus* (Engelmann, 1862) and *Loxodes magnus* Stokes, 1887 (Protozoa: Ciliophora)

VON WILHELM FOISSNER UND NORBERT RIEDER

Zoologisches Institut der Universität Salzburg und Zoologisches Institut der Universität Karlsruhe (T. H.)

Mit 7 Abbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 11. Februar 1982)

A b s t r a c t

Scanning electronmicroscopy and silver impregnation showed some new details of the infraciliature of *Loxodes striatus* and *Loxodes magnus*. There is a particularly differentiated kinety ("lateral kinety") bordering the right margin of the body. The somatic kineties of the right side border on this lateral kinety at the posterior end of the animal. At the left side there is a ciliated kinety whose basal bodies show an intimate contact with the mineral concretions of the Müller's vesicles. The silverline system is a very fine meshed network. The postciliary fibrils are branched and form a net-like structure. The intimate contact of the Müller's vesicles with the basal bodies and the systematic position of the Loxodidae are briefly discussed.

Einleitung

Die somatische und orale Infraciliatur verschiedener *Loxodes*-Arten ist sehr ähnlich organisiert (DRAGESCO 1960, 1965, 1966, 1970, NJINÉ 1970, PUYTORAC und NJINÉ 1970, DRAGESCO und NJINÉ 1971, PÄTSCH 1974). Zur Unterscheidung der Species werden daher vorwiegend biometrische Parameter benutzt (Anzahl der Somakineten und der Makronuclei, Größe usw.). Die bisher veröffentlichten Zeichnungen der Infraciliatur von *Loxodes striatus* (Engelmann, 1862) und *Loxodes magnus* Stokes, 1887 sind ziemlich stark schematisiert und in einigen Details unrichtig. Auch ihr Silberliniensystem wurde bisher nicht beschrieben. Eine sehr genaue Kenntnis der Morphologie erscheint uns aber gerade bei dieser hinsichtlich des Kernapparates sehr urtümlich organisierten Gattung notwendig, da ihre systematische Stellung noch nicht geklärt ist (RAIKOV 1969, CORLISS 1979).

Material und Technik

Loxodes striatus (Engelmann, 1862) und *Loxodes magnus* Stokes, 1887 fanden wir in der H₂S-hältigen Fallaubschicht am Ufer eines Baggersees am Stadtrand von Karlsruhe (Bundesrepublik Deutschland). Die Determination erfolgte nach KAHL (1931). Die Infraciliatur

wurde mit der Protargolmethode nach FOISSNER und SCHUBERT (1977) dargestellt. Das Silberliniensystem imprägnierten wir mit einem nassen und einem trockenen Versilberungsverfahren (CORLISS 1953, FOISSNER 1976).

Zur rasterelektronenmikroskopischen Beobachtung wurden die Tiere mit dem Gemisch nach PARDUZ (1967) fixiert, CPA-getrocknet (Acetonentwässerung, CO₂-Trocknung), mit Gold bedampft und mit dem Cambridge Stereoscan Mark II untersucht.

Tabelle 1. Biometrische Charakteristik von *Loxodes striatus* und *Loxodes magnus*. Wenn nicht anders angegeben, basieren die Daten auf protargolimprägnierten Individuen. Mittelwerte in Klammern

Merkmal	<i>Loxodes striatus</i>	<i>Loxodes magnus</i>	Anzahl der untersuchten Individuen
Länge in μm (<i>in vivo</i>)	209–250 (222,7)	340–440 (400)	3/6
Breite in μm (<i>in vivo</i>)	41–50 (44,3)	80–84 (80,7)	3/6
Länge in μm	113–175 (139,8)	225–330 (274,2)	6/6
Breite in μm	36–53 (45)	63–86 (71,5)	6/6
Länge der intravestibularen Kinete in μm	37–53 (46,5)	67–102 (87,7)	6/6
Länge der Mundöffnung in μm	23–33 (27,8)	46–66 (55,7)	6/6
Durchmesser eines Makronucleus in μm	6,6–9,3 (8)	7–8 (7,5)	6/6
Durchmesser eines Mikronucleus in μm	2,6–2,9 (2,65)	2,8–3,6 (3,1)	6/6
Anzahl der Makronuclei	2 (2)	18–26 (23,5)	6/6
Anzahl der Mikronuclei	2 (2)	10–16 (12,8)	6/6
Anzahl der Somakineten der rechten Seite (inclusive Lateralkinete)	10–13 (11,5)	25–32 (28,8)	6/6
Anzahl der Kineten der linken Seite	2–2 (2)	2–2 (2)	6/6
Anzahl der Basalkörperpaare der 6. Somakinete rechts des Oralapparates	70–120 (94,2)	150–240 (183,3)	6/3
Anzahl der Basalkörperpaare der Lateralkinete	115–160 (137)	etwa 220	6/3
Anzahl der Basalkörperpaare der linken Buccalkinete	etwa 40	etwa 80	6/6
Anzahl der Basalkörperpaare der linken inneren Buccalkinete	4 (4)	10–12 (11)	2/2
Anzahl der Basalkörperpaare der intravestibularen Kinete	50–70 (59)	70–150 (123,3)	3/3

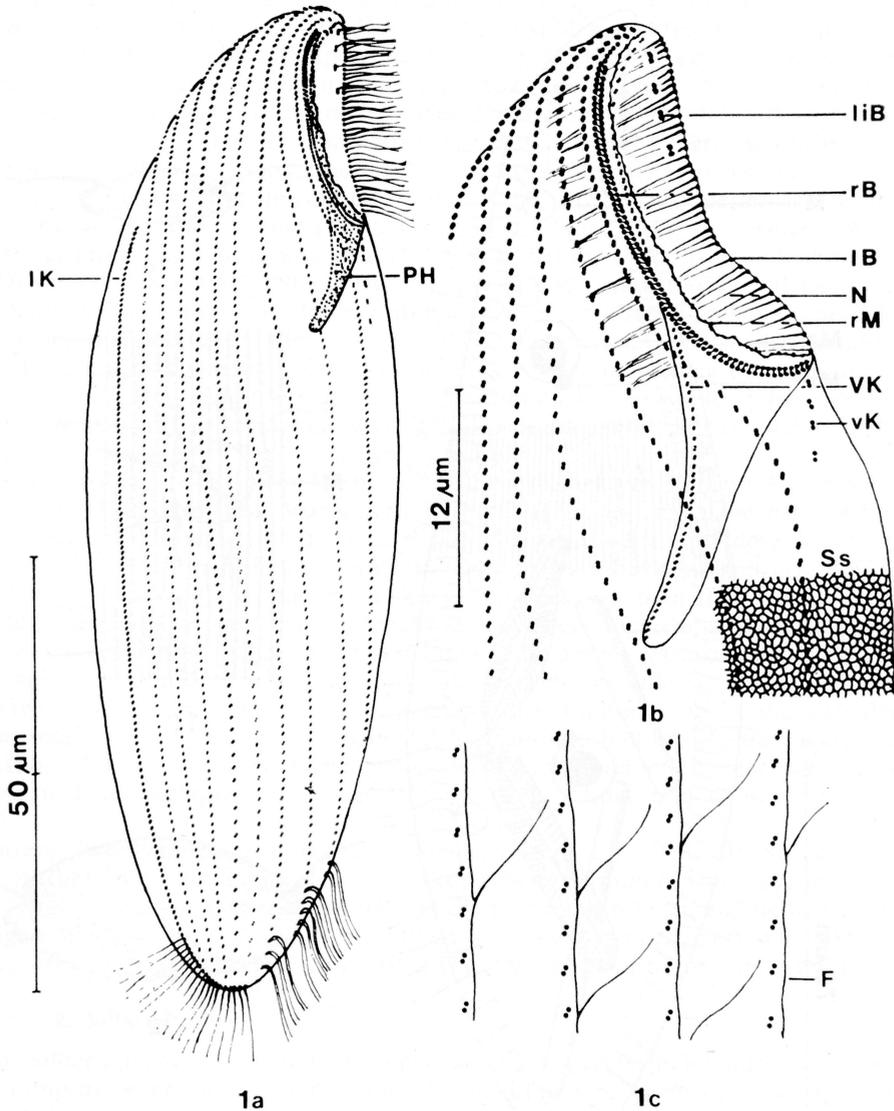


Abb. 1 a–c. *Loxodes striatus* nach Protargolimprägnation. 1 a) Infraciliatur der rechten Seite. IK = Lateralkinete, PH = Pharynx. 1 b) Infraciliatur des Oralapparates. Rechts unten ein Teil des Silberliniensystems (Ss) nach nasser Silberimprägnation. lB = linke Buccalkinete, liB = linke innere Buccalkinete, N = Nematodesmen, rB = rechte Buccalkinete, rM = rechter Mundrand, VK = intravestibuläre Kinete, vK = ventrales Kinetensegment. 1 c) Teil der Pellicula mit Basalkörperpaaren und argyrophilen Fibrillen (F)

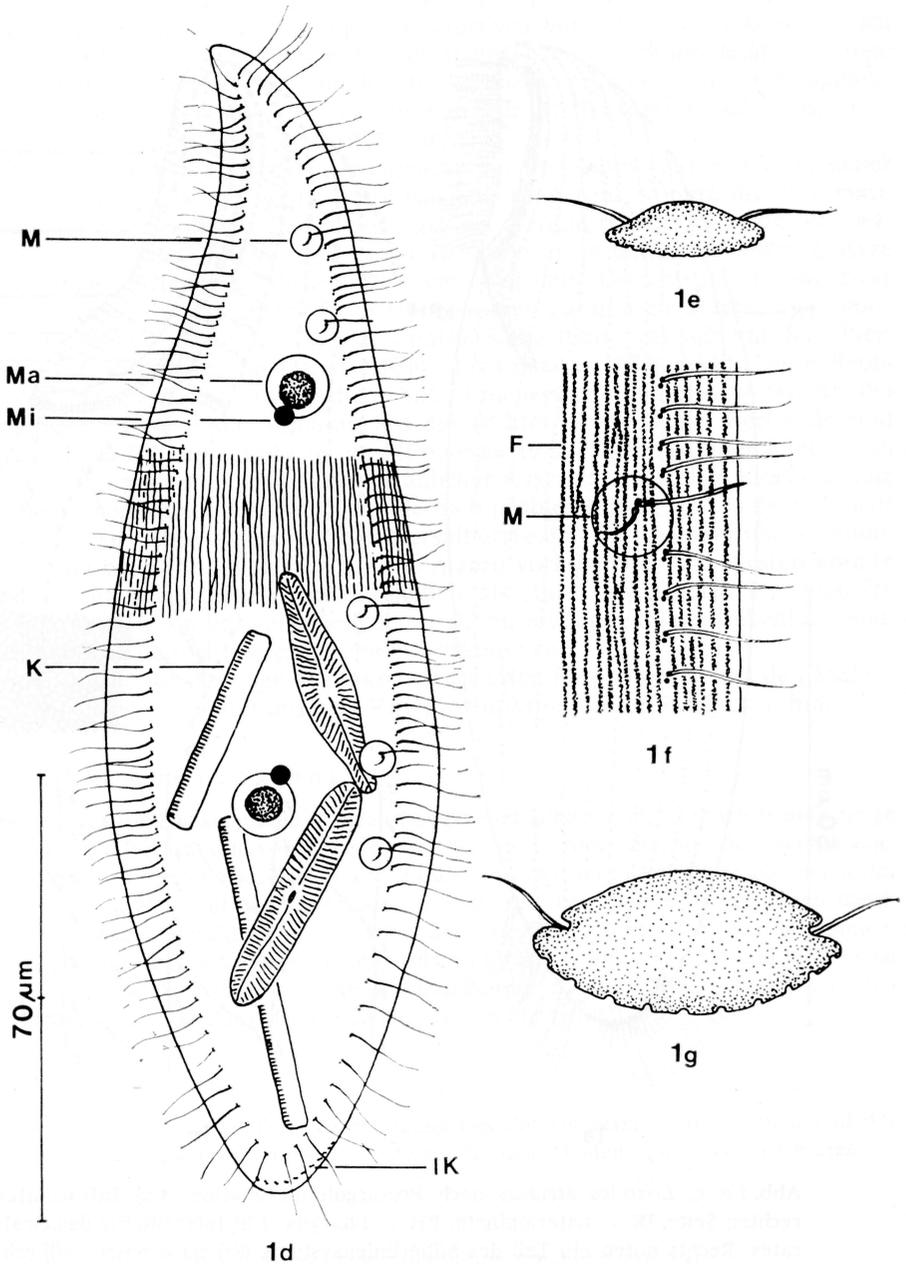


Abb. 1 d–g. *Loxodes striatus* nach Protargolimprägung. 1 d) Infraciliatur der linken Seite. K = gefressene Kieselalgen, IK = Lateralkinete, M = Müllersches Organell, Ma = Makronucleus, Mi = Mikronucleus. 1 e, g) Körperquerschnitt vorne und hinten. 1 f) Teil der Infraciliatur der linken Seite. F = argyrophile Fibrillen, M = Müllersches Organell

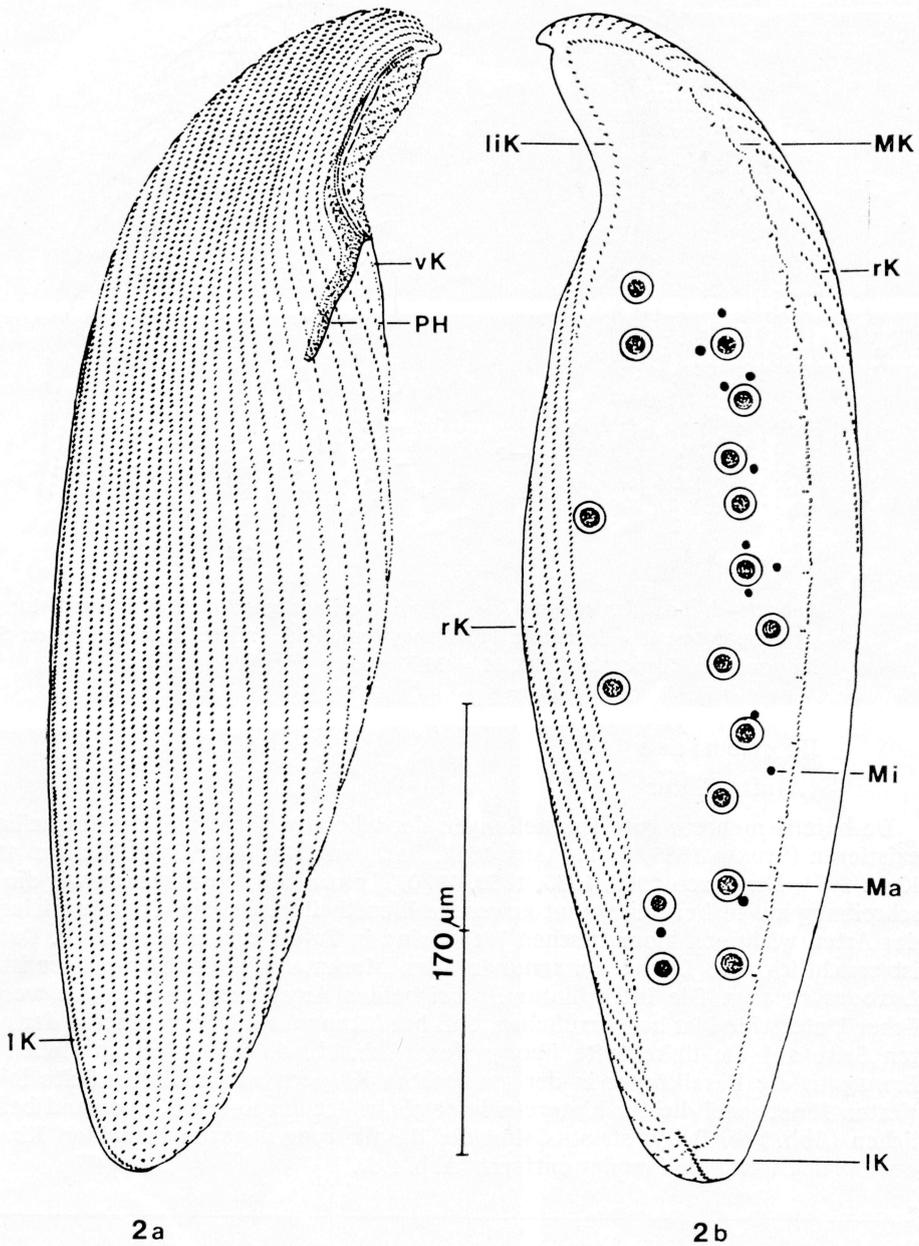


Abb. 2 a–b. *Loxodes magnus*. Körperform nach einem naß versilberten Individuum, Infraciliatur nach Protargolimprägnation. 2 a) Infraciliatur der rechten Seite. IK = Lateralkinete, PH = Pharynx, vK = ventrales Kinetensegment. 2 b) Infraciliatur der linken Seite. IK = Lateralkinete, liK = linke Kinete der linken Seite, Ma = Makronucleus, Mi = Mikronucleus, MK = Kinete mit den Müller'schen Organellen, rK = übergreifende Somakineten der rechten Seite

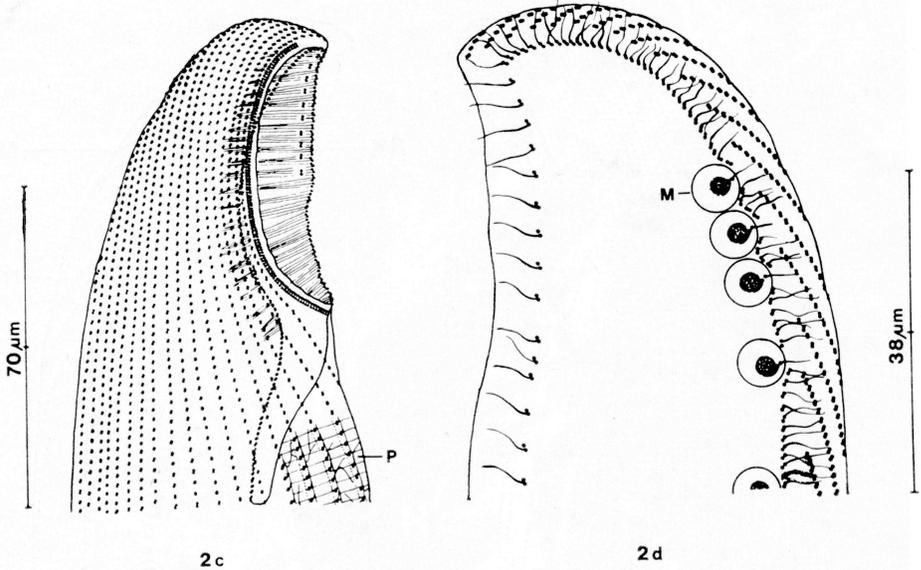


Abb. 2 c–d. *Loxodes magnus* nach Protargolimprägung. 2 c) Infraciliatur des Oralapparates. P = corticale Fibrillensysteme. 2 d) Infraciliatur der linken Seite im vorderen Körperabschnitt. M = Müllersches Organell

Ergebnisse

1. Infraciliatur

Da bereits mehrere gute Darstellungen der lebenden Tiere und der Infraciliatur existieren (STOKES 1888, ENGELMANN 1862, BALBIANI 1890, ROUX 1901, PENARD 1917, KAHL 1931, DRAGESCO 1960, 1965, 1966, 1970, NJINÉ 1970), beschränken wir die Beschreibung auf bisher unbekannt gewesene Einzelheiten. Die zur Charakterisierung der Arten wichtigen biometrischen Werte sind in Tab. 1 zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, daß *Loxodes magnus* in allen Merkmalen wesentlich größer ist als *Loxodes striatus*. Die Infraciliatur ist bei beiden Arten sehr ähnlich. Als wesentlicher Unterschied ist hervorzuheben, daß bei *L. magnus* die Somakineten der rechten Seite auf die linke Seite übergreifen (Abb. 2 b, d, 4). Außerdem stehen bei *L. magnus* die Basalkörper in der am rechten Körperperrand der linken Seite lokalisierten Kinete viel dichter hintereinander als in der am linken Körperperrand befindlichen (Abb. 2 d). Bei *L. striatus* sind die Basalkörper dagegen in beiden Kineten etwa gleich weit voneinander entfernt (Abb. 1 d).

Abb. 3–6. *Loxodes magnus*. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Infraciliatur der linken Seite. 3. Übersichtsaufnahme. liK = linke Kinete der linken Seite. M = Kinete mit den Müllerschen Organellen. 4. Detailaufnahme. Die Pfeile weisen auf die versenkten Cilien bei den Müllerschen Organellen. 5. Detailaufnahme des posterioren Pols. Der Pfeil weist auf die Lateralkinete. 6. postciliäre Fibrillen nach Silbercarbonatimprägung (Diese lichtmikroskopische Aufnahme wurde uns freundlicherweise von Herrn OTT zur Verfügung gestellt)

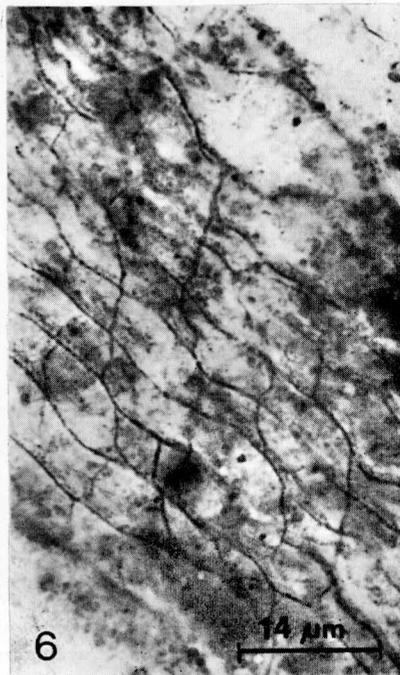
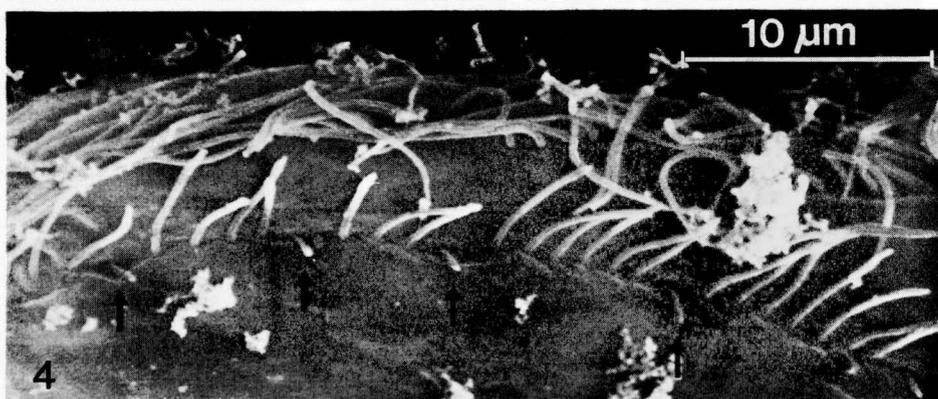
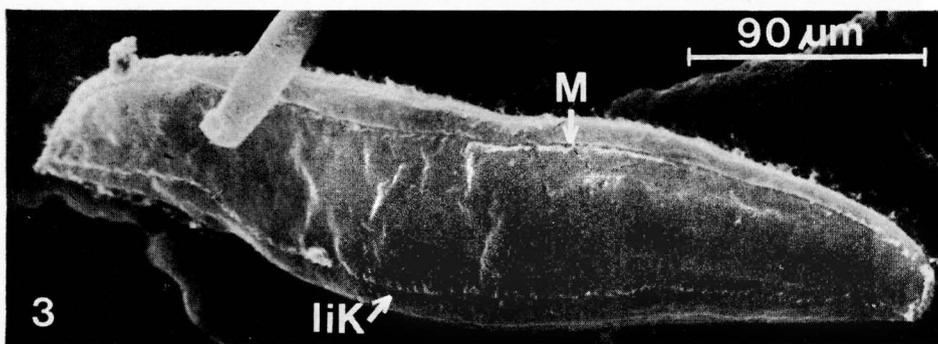


Abb. 3-6

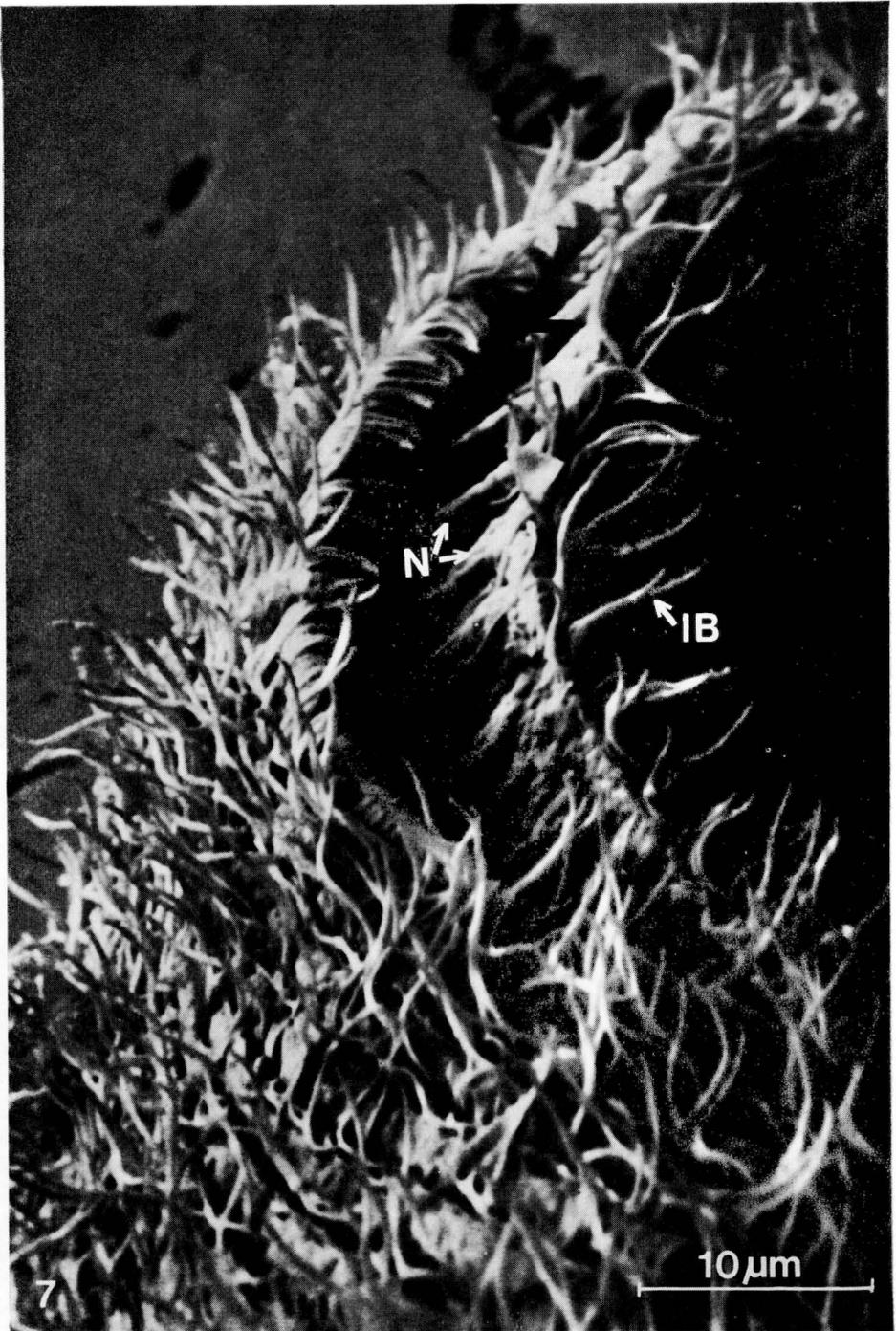


Abb. 7. *Loxodes magnus*. Infraciliatur des Oralapparates im Rasterelektronenmikroskop. Der Pfeil weist auf die verkürzten, leicht membranoid verschmolzenen Cilien der rechten Buccalkinete. IB = Cilien der linken Buccalkinete. N = Nematodesmen

Unsere neuen Beobachtungen betreffen die somatische Infraciliatur. Hinsichtlich der Oralstrukturen stimmen unsere Befunde mit denen von PUYTORAC und NJINÉ (1970) überein (Abb. 1 b, 2 c, 7). Das Kinetenfeld der rechten Körperseite wird rechts von einer speziellen Wimperreihe begrenzt, für die wir den Terminus „Lateralkinete“ vorschlagen. Sie beginnt in der Höhe des Pharynx, biegt am hinteren Pol verkehrt J-förmig um und endet links der Medianen auf der linken Körperseite (Abb. 1 a, d, 2 a, b, 5). Die Basalkörper stehen in dieser Kinete viel dichter hintereinander als bei den Somakineten (Tab. 1). Außerdem ist von jedem Paar nur der vordere Basalkörper bewimpert, während bei den Somakineten der rechten Seite aus beiden Basalkörpern eine etwa 10 µm lange Cilie entspringt. PÄTSCH (1974) zeichnete die Lateralkinete auch bei *L. rostrum*, weshalb wir glauben, daß sie DRAGESCO (1960, 1965, 1966, 1970), PUYTORAC und NJINÉ (1970) und DRAGESCO und NJINÉ (1971) bei den von ihnen untersuchten Arten übersehen haben. Bei allen Somakineten stehen die vorderen 10 bis 20 Basalkörperpaare meist dichter hintereinander als die folgenden. Diese Verdichtung ist bei *L. magnus* nicht immer erkennbar und ist vielleicht durch eine ungleichmäßige Schrumpfung bei der Präparation verursacht. Der Abstand zwischen den Somakineten ist rechts der Medianen stets enger als links derselben (Abb. 1 a, 2 a).

Die Infraciliatur der linken Körperseite wurde bisher von keinem Autor richtig dargestellt. Allen früheren Bearbeitern ist entgangen, daß die nahe dem rechten Körperrand verlaufende Kinete Unterbrechungen aufweist, die dort lokalisiert sind, wo sich die Müllerschen Organellen befinden. Man hat den Eindruck, daß ein Basalkörperpaar fehlt. Bei tieferer Fokussierung erkennt man jedoch, daß dieses Basalkörperpaar dicht an das Müllersche Körperchen angeschmiegt ist. Der vordere Basalkörper besitzt eine leicht verkürzte Cilie, die im Rasterelektronenmikroskop sehr stark verkürzt erscheint, da sie in das Tier versenkt ist (Abb. 3, 4). Vom hinteren Basalkörper entspringt dagegen eine argyrophile Fibrille, die sich dem Müllerschen Körperchen dicht anschmiegt und deshalb halbkreisförmig gekrümmt ist (Abb. 1 d, f, 2 b, d). Diese Organisation wird auch durch erste elektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigt (RIEDER 1971, RIEDER und OTT, unveröffentlicht).

Unsere Beobachtungen über das Fibrillensystem der Pellicula stimmen im wesentlichen mit den elektronenmikroskopischen Befunden von PUYTORAC und NJINÉ (1970) überein. Bemerkenswert sind die postciliären Fibrillen, die häufig verzweigt sind (Abb. 1 c, 2 c, 6). Auf der linken Körperseite imprägniert sich eine sehr feine, streifenartige Struktur, vermutlich ebenfalls corticale Fibrillen (Abb. 1 d, f).

2. Silberliniensystem

Das Silberliniensystem ist mit trockenen Versilberungsmethoden nur sehr schwierig zu imprägnieren, da die Tiere bei der Entquellung stets mehr oder minder stark zerfließen. Auch mit der nassen Silberimprägnationsmethode gelingt nur selten eine gute Imprägnation. Daraus ist ersichtlich, daß das Silberliniensystem bei beiden Arten am ganzen Körper ein sehr engmaschiges, unregelmäßiges Gitter bildet (Abb. 1 b).

D i s k u s s i o n

Die Anzahl der Somakineten der rechten Seite variiert bei *L. striatus* beträchtlich. Aus unseren und den Angaben von DRAGESCO (1965, 1966, 1970) und PUYTORAC und NJINÉ (1970) ergibt sich eine Variabilität von 10 bis 20 Wimperreihen. Dagegen sind konstant 2 Makronuclei vorhanden, weshalb wir nicht glauben, daß

mehrere Arten vermengt sind. Die starke Interpopulationsvariabilität der Kinetenzahl deutet aber auf die Ausbildung von Ökotypen hin. Für *L. magnus* ergibt sich nach den bis jetzt vorliegenden Befunden dagegen eine verhältnismäßig geringe Variabilität in der Anzahl der Somakineten und eine sehr große des Kernapparates. Ersterer variiert von 25 bis 32, letztere von 3 bis 31 (DRAGESCO 1960, 1966, 1970; PUYTORAC und NJJINÉ 1970, RAIKOV 1975, Tab. 1).

Obwohl die Infraciliatur, der Kernapparat und die Feinstruktur verschiedener *Loxodes*-Arten bereits sehr genau untersucht worden sind, konnte die systematische Stellung der Loxodidae bisher nicht geklärt werden (KAHL 1931, CORLISS 1961, 1979, JANKOWSKI 1967, RAIKOV 1969, NJJINÉ 1970, PUYTORAC und NJJINÉ 1970). Unsere Untersuchungen bringen zu diesem Problem zwei neue Gesichtspunkte, die zwar nicht ausreichen, die systematische Stellung dieser Familie zu klären, aber doch darauf hinweisen, daß sie den Pleurostomatida nahe steht, was sich mit den Überlegungen von PUYTORAC und GRAIN (1976) und CORLISS (1979) deckt. Diese Beobachtungen betreffen das engmaschige Silberliniensystem und die hinten an die Lateralkinete anstoßenden Somakineten der rechten Seite. Beide Merkmale sind charakteristisch für die Amphileptidae (FOISSNER 1977/78), treten aber leider auch bei Ciliaten aus anderen Ordnungen in ähnlicher Ausbildung auf. Die Eingliederung in die Pleurostomatida bleibt vor allem deshalb problematisch, weil es derzeit nicht möglich ist, irgendeine Kinete mit der Dorsalbürste der Pleurostomatida zu homologisieren, da bei *Loxodes* nur Basalkörperpaare vorkommen. Am ehesten könnte die Kinete mit den Müllerschen Organellen als stark modifizierte Dorsalbürste angesehen werden, da bei verschiedenen anderen niederen Ciliaten ebenfalls Sonderbildungen im Bereich dieses Organells vorkommen.

Bemerkenswert ist der enge Kontakt zwischen den Basalkörpern und den Müllerschen Organellen. Er deutet auf eine Rezeptorfunktion dieser Strukturen hin.

Zusammenfassung

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen und Silberimprägnationen zeigten einige neue Details der Infraciliatur von *Loxodes striatus* und *Loxodes magnus*. Am rechten Körperend befindet sich eine spezielle Kinete, an die am posterioren Pol die Somakineten der rechten Seite anstoßen. Auf der linken Seite verläuft eine bewimperte Kinete, deren Basalkörper einen engen Kontakt mit den Müllerschen Körperchen aufweisen. Das Silberliniensystem ist ein engmaschiges Gitter. Die postciliären Fibrillen sind verzweigt und bilden eine netzartige Struktur. Der enge Kontakt der Basalkörper mit den Müllerschen Organellen und die systematische Stellung der Loxodidae werden kurz diskutiert.

Danksagung

Mit dankenswerter finanzieller Unterstützung des Forschungsinstitutes Gastein und des Österreichischen MaB-6 Programms der Österreichischen Akademie der Wissenschaften.

Literatur

- BALBIANI, E. G.: Étude sur le *Loxode*. Ann. Micrographie 2 (1890) 401–431.
 CORLISS, J. O.: Silver impregnation of ciliated protozoa by the Chatton-Lwoff technic. Stain Tech. 28 (1953) 97–100.
 —: The ciliated protozoa: Characterization, classification, and guide to the literature. London/New York: Pergamon Press 1961.
 —: The ciliated protozoa: Characterization, classification and guide to the literature. 2nd ed. Oxford/New York/Toronto/Sydney/Paris/Frankfurt: Pergamon Press 1979.

- DRAGESCO, J.: Ciliés mésopsammiques littoraux. Systématique, morphologie, écologie. Trav. Sta. biol. Roscoff (N.S.) **12** (1960) 4–356.
- : Ciliés mésopsammiques d'Afrique noire. Cah. Biol. Mar. **6** (1965) 357–399.
- : Ciliés libres de Thonon et ses environs. Protistologica **2** (1966) 59–95.
- : Ciliés libres du Cameroun. Ann. Fac. Sci. Yaoundé, Yaoundé 1970.
- , und T. NJINÉ: Compléments à la connaissance des ciliés libres du Cameroun. Ann. Fac. Sci. Cameroun **7/8** (1971) 97–140.
- ENGELMANN, T. W.: Zur Naturgeschichte der Infusionsthier. Z. wiss. Zool. **11** (1862) 347–393.
- FOISSNER, W.: Erfahrungen mit einer trockenen Silberimprägnationsmethode zur Darstellung argyrophiler Strukturen bei Protisten. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **115** (1976) 68–79.
- : Taxonomische Studien über die Ciliaten des Großglocknergebietes (Hohe Tauern, Österreich). II. Familie Amphileptidae. Ber. Haus der Natur Salzburg **8** (1977/78) 87–93.
- , und G. SCHUBERT: Morphologie der Zooide und Schwärmer von *Heteropolaria colisarum* gen. nov., spec. nov. (Ciliata, Peritrichida), einer symphorionten Epistylidae von *Colisa fasciata* (Anabantoidei, Belontiidae). Acta Protozool. **16** (1977) 231–247.
- JANKOWSKI, A. W.: A new system of ciliate protozoa (Ciliophora). Akad. Nauk SSSR, Trudy Zool. Inst. **43** (1967) 3–54 (in Russ.).
- KAHL, A.: Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 2. Holotricha (außer den im 1. Teil behandelten Prostomata). In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands. Jena: G. Fischer **21** (1931) 181–398.
- NJINÉ, T.: Étude cytologique de deux espèces de *Loxodes* « ciliés holotriches trichostomes ». Thèse Fac. Sci. Univ. Clermont-Ferrand 1970.
- PARDUCZ, B.: Ciliary movement and coordination in ciliates. Int. Rev. Cytol. **21** (1967) 91–128.
- PÄTSCH, B.: Die Aufwuchsciliaten des Naturlehrparks Haus Wildenrath. Arb. Inst. Landwirtschaft. Zool. Bienenkd. **1** (1974) 1–82.
- PENARD, E.: Le genre *Loxodes*. Rev. Suisse Zool. **25** (1917) 453–489.
- PUYTORAC, P. DE, und J. GRAIN: Ultrastructure du cortex buccal et évolution chez les ciliés. Protistologica **12** (1976) 49–67.
- , und T. NJINÉ: Sur l'ultrastructure des *Loxodes* (Ciliés holotriches). Protistologica **6** (1970) 427–444.
- RAJKOV, I. B.: The macronucleus of ciliates. In: CHEN, T.-T.: Research in Protozoology. Vol. **3**. London/New York: Pergamon Press 1969.
- : Fine structure of the nuclear apparatus of the ciliate *Loxodes magnus*. I. Macronuclei, macronuclear anlagen and interphasic micronuclei. Tsitologia **17** (1975) 1009–1017 (in Russ. with Engl. summ.).
- RIEDER, N.: Struktur der Müllerschen Körperchen von *Loxodes magnus* Stokes (Ciliata, Holotricha). Z. Naturforsch. **26 b** (1971) 859.
- ROUX, J.: Faune infusorienne des eaux stagnantes des environs de Genève. Genève: Kündig 1901.
- STOKES, A. C.: Some new hypotrichous infusoria from American fresh waters. Ann. Mag. Nat. Hist. **20** (1887) 104–114.
- : A preliminary contribution towards a history of the fresh-water infusoria of the United States. J. Trenton nat. Hist. Soc. **1** (1888) 71–344.

DR. WILHELM FOISSNER und Univ.-Prof. DR. NORBERT RIEDER, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg (Austria) und Zoologisches Institut der Universität Karlsruhe, Kornblumenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1 (BRD)