

Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestr. 26, A-5020 Salzburg, Austria, und Institut für Allgemeine und Systematische Zoologie der Universität Hohenheim, 7000 Stuttgart-Hohenheim, BRD

Wilhelm FOISSNER und Gottfried SCHUBERT

Morphologie der Zooide und Schwärmer von *Heteropolaria colisarum* gen. nov., spec. nov. (Ciliata, Peritrichida), einer symphorionten *Epistylidae* von *Colisa fasciata* (Anabantoidei, Belontiidae)

Synopsis. Es wurde die Morphologie und Ökologie der Zooide und Schwärmer von *Heteropolaria colisarum* spec. nov., einer symphorionten *Epistylidae* von *Colisa fasciata*, untersucht. Das Myonemsystem und der Oralapparat wurden mit Hilfe von Protargolversilberungen analysiert. Die biometrischen Daten des Silberliniensystems werden angegeben. Die Lebendbeobachtungen und die Analyse von Protargol- und Silbernitratpräparaten zeigten klar, daß die Zooide einen epistyliformen Bauplan besitzen. Die Schwärmer sind dagegen horizontal polarisiert, ähnlich wie jene von *Heteropolaria horizontalis* Chatton (1936) und *Heteropolaria lwoffii* Fauré-Fremiet (1943). Dieses Merkmal veranlaßte uns, jene drei Arten aus der Gattung *Epistylis* Ehrenberg (1838) herauszunehmen und in einer neuen Gattung, *Heteropolaria* gen. nov., zu vereinigen. Dieser Schritt wird ausführlich diskutiert. Danach sehen wir im Genus *Heteropolaria Epistylidae*, die von *Peritrichida* des Typus *Platycola* abstammen könnten.

Einige Beobachtungen über die Konjugation und Morphogenese von *Heteropolaria colisarum* werden mitgeteilt. Während der Morphogenese ist das Myonemsystem nicht mehr nachweisbar.

Nach Scheubel (1973) sind bisher nur drei *Epistylidae* bekannt, die auf den Kiemen und der Körperoberfläche von Fischen und Amphibienlarven leben: *Epistylis lwoffii* Fauré-Fremiet, 1943, *Epistylis apiosomae* Scheubel, 1973 und *Epistylis phoxini* Scheubel, 1973. Wir fanden nun auf der Körperoberfläche mehrerer Exemplare von *Colisa fasciata* eine neue sehr interessante *Epistylidae*, die hier bereits makroskopisch sichtbare bäumchenartige Überzüge bildet. Wegen der besonderen heteropolaren Schwärmerbildung, ein phylogenetisch sehr schwierig zu deutendes Merkmal, das auch bei zwei anderen Arten der Gattung *Epistylis*

Ehrenberg, 1838 beobachtet worden ist, schien es uns notwendig, solche *Epistylidae* in einer eigenen Gattung, *Heteropolaria* gen. nov., zusammenzufassen.

Untersuchungsmethoden

Um ein möglichst vollständiges Bild über die Morphologie dieser neuen *Epistylidae* zu bekommen, wurden neben einer gründlichen Lebendbeobachtung verschiedene Silberimprägnationsverfahren angewendet. Die Darstellung des Silberliniensystems erfolgte mit einer trockenen Versilberungsmethode (Foissner 1976), die der Oralstrukturen und des Myonemsystems mit der Protargolmethode nach Wilbert (1975). Es wurde allerdings nicht mit Natriumhypochlorit gebleicht, sondern mit 0.5%-iger Kaliumpermanganatlösung (10 Minuten) und 5.0%-iger Oxalsäurelösung (s. Zagon et al. 1970). Zur Darstellung des Kernapparates diente Orcein-Essigsäure.

Morphologie der Zooide

Körperform: Ein sehr auffälliges Merkmal dieser 180–260 μm langen und 30–50 μm breiten *Epistylidae* ist die fast rechteckige Körperform der völlig gestreckten Zooide (Abb. 1, Taf. I 1, 2, Taf. II 9), die an der Stielbasis etwa halb so breit wie beim Peristomkragen sind. Längere Zeit in Kultur gehaltene Individuen verkleinern sich auf 130–180 μm und werden etwas breiter. Diese auffällige Variabilität der Länge und Breite mag zum Teil darin begründet sein, daß auch Zooide gemessen worden sind, die nicht vollständig gestreckt waren, da es bei dieser Species schwer zu entscheiden ist, ob die Zooide völlig gestreckt sind oder nicht. Bei der Kontraktion bilden sich nämlich in der ganzen Länge des Tieres sehr viele Falten, die aber so dicht hintereinander liegen, daß der Umriß der kontrahierten Zooide fast glatt erscheint (Abb. 1, Taf. I 1). Die Länge der völlig kontrahierten Zooide beträgt 95–120 μm . Eine Überwallung des Stieles bei der Kontraktion, wie sie bei anderen großen Epistyliden beobachtet worden ist (Matthes et al. 1970), tritt nicht ein.

Oralapparat: Die Zooide sind im Bereich des ziemlich schmalen Peristomkragens merkbar verbreitert. Der kleine Peristomdiskus ist beim strudelnden Tier deutlich über den Peristomkragen herausgehoben und besitzt in seiner Mitte eine stets deutlich sichtbare zapfenartige Aufwölbung ("Nabelung") (Abb. 1). Die kontraktile Vakuole liegt an der rechten Wand des Vestibulums, etwa in der Höhe des Peristomkragens. Die Bewimperung gleicht der anderer *Epistylidae* (vgl. Lom 1964, Foissner 1977) (Abb. 3): Haplo- und Polykinete beschreiben am

Peristomdiskus etwa $1\frac{1}{2}$ Umdrehungen (etwa 560°), bevor sie in das steil nach dorsal gerichtete Vestibulum hinabsteigen. Dort zweigt sich die Polykinete in einen 1. und 2. Peniculus auf, von der Haplokinete zweigt sich die germinale Kinete ab. Das Vestibulum geht in den großen, nun wieder nach ventral gerichteten Cytopharynx über, in dessen unterem Abschnitt sich von der Polykinete der 3. Peniculus abzweigt. Der zweite Peniculus endet etwa $10\mu\text{m}$ vor dem ersten und dritten, erreicht also das Cytostom nicht. Die Haplokinete wird im Gebiet des Cytopharynx von einer kräftig imprägnierbaren Struktur begleitet. Haplo- und Polykinete beschreiben im Vestibulum und Cytopharynx $1\frac{3}{4}$ Umgänge, bevor sie beim Cytostom enden.

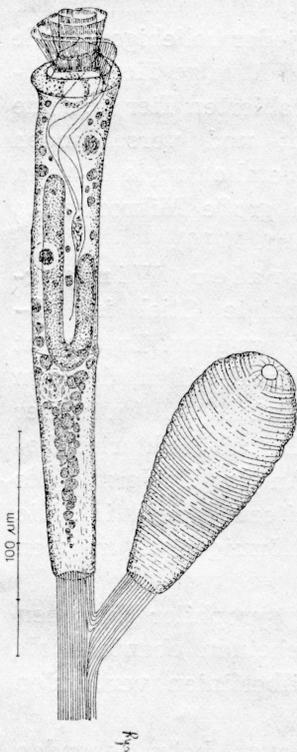


Abb. 1. *Heteropolaria colisarum* gen. nov., sp. nov. Typische Form eines schlanken Zooids im gestreckten und kontrahierten Zustand

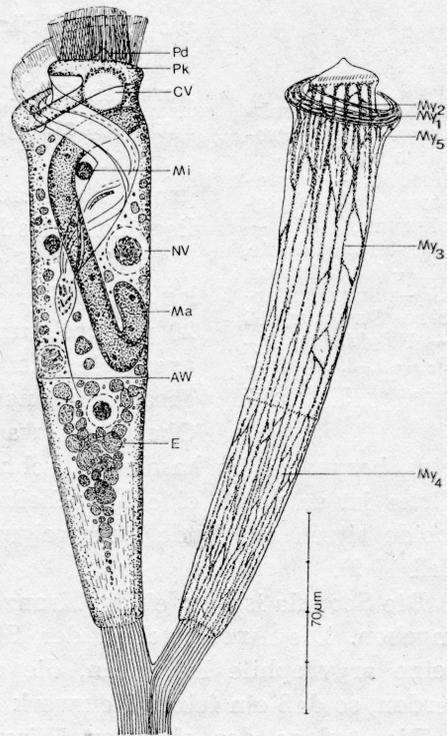


Abb. 2. Typische Form eines breiteren Zooids. Beim rechten Tier ist nur das nach Protargolimprägation sichtbare Myonemsystem eingezeichnet worden. AW — Anlage des aboralen Wimperkranzes, CV — kontraktile Vakuole, E — cytoplasmatische Einschlüsse, Ma — Makronucleus, Mi — Mikronucleus, My₁₋₅ — Teile des Myonemsystems, NV — Nahrungsvakuole, Pd — Peristomdiskus, Pk — Peristomkragen

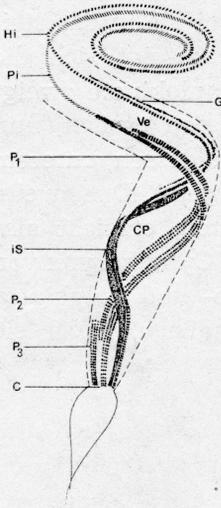


Abb. 3. Oralstrukturen nach Protargolpräparation. C — Cytostom, Cp — Cytopharynx, G — germinale Kinetete, Hi — Haplokinete, is — imprägnierbare Struktur, Pi — Polykinete, P₁–P₃ — 1.–3. Peniculus, Ve — Vestibulum

Heteropolaria colisarum unterscheidet sich also hinsichtlich des Oralapparates ganz deutlich von *H. lwoffii*, bei der der 2. Peniculus bis zum Cytostom reicht (s. Lom 1966). Auch sonst ist eine Identität dieser Art mit *H. lwoffii* nicht anzunehmen, selbst unter Einbeziehung der großen Neigung von *H. lwoffii* sehr unterschiedliche Ökoformen auszubilden (Lom et al. 1961).

Kernapparat: Der Makronucleus ist etwa 130 μm lang, 10–12 μm breit und liegt stets in der vorderen Hälfte des Tieres. Seine Form ist auch beim völlig gestreckten Zootid ziemlich wechselnd, indem meist ein Ende hakenförmig gekrümmt ist, wobei die Krümmung aber an jeder beliebigen Stelle auftreten kann, so daß auch U-förmige Kerne vorkommen (Abb. 1,2). Beim kontrahierten Tier ist seine Form mannigfaltig gekrümmt und verschlungen (Taf. II 10). Er enthält stets ziemlich viele 1–3 μm große Nucleolen. Der 4–5 μm große Mikronucleus liegt nahe des Makronucleus (Taf. II 10).

Stiel, Scopula, aboraler Wimperkranz: Der dichotom verzweigte Stiel ist 15–20 μm breit und wird bis 2000 μm lang. Er besteht aus vielen deutlich erkennbaren Fibrillen, die sein gesamtes Inneres ausfüllen (Taf. I 8). An seiner Oberfläche war er häufig dicht mit Bakterien besetzt, besonders im basalen Abschnitt (Taf. I 1). An der Epidermis des Wirtes ist er durch eine haftscheibenartige Verbreiterung befestigt. Die Zooide sitzen am Ende Aufzweigungen in bündelförmigen Aggregaten (Taf. II 9).

Die Scopula ist von einem Kranz kleiner, stark argyrophiler Körnchen umgeben. Die Ansatzstellen der Stiel fibrillen erscheinen ebenfalls als kleine argyrophile Körnchen, die durch kleine Silberlinien verbunden werden, so daß ein feines Netzwerk entsteht (Taf. I 7).

Die Anlage des aboralen Wimperkranzes ist auch beim lebenden Tier an einer leichten Verbreiterung des Körpers erkennbar (Abb. 2). Nach trockener Silberimprägnation finden sich hier zwei sehr nahe nebeneinanderliegende stark argyrophile Silberlinien. In den Protargolpräparaten zeigen sich dagegen viele etwa 1 μm lange, schräggestellte, argyrophile Stäbchen, von denen nicht festgestellt werden konnte, ob es Basalkörper sind oder nicht (Taf. I 6).

Myonemsystem: Das Myonemsystem von *Heteropolaria colisa-*

rum besteht aus zwei beinahe vollständig isolierten Teilen (Abb. 2). Der erste Teil des Systems, der offensichtlich der Kontraktion und Retraktion des Peristomkragens dient, ist ein die ganze Breite des Peristomkragens einnehmendes, dicht unter der Pellicula verlaufendes Myonemband, das sich aus vier bis fünf dicht nebeneinanderliegenden Myonemsträngen aufbaut (Abb. 2 My₁). Von diesem Myonemband zweigen viele kleine, schwach imprägnierbare Myoneme ab, die hauptsächlich in die lippenartige Vorwölbung des Vestibulums ziehen (Abb. 2 My₅, Taf. III 13) und sich dann mit dem zweiten Teil des Myonemsystems (My₃) vereinigen. Von den Myonemen des Peristomkragens zweigt sich außerdem am Eingang zum Vestibulum ein mäßig dicker, sich verjüngender, im Uhrzeigersinn verlaufender Myonemstrang ab und zieht zur Mitte des Peristomdiskus, wo er sich manchmal etwas auffasert (Abb. 2 My₂, Taf. III 16). Der Peristomdiskus ist aber ansonsten frei von Myonemen. Dieses besondere Myonemband ermöglicht vermutlich eine koordinierte Kontraktion und Retraktion von Peristomkragen und Peristomdiskus. Der zweite Teil des Myonemsystems besteht aus den meridional dicht unter der Pellicula verlaufenden Körpermyonemen, die bei der Scopula beginnen (Abb. 2 My₄), unter der Anlage des aboralen Wimperkranzes hindurchziehen (Taf. I 6) und bei der Haplokinete enden (Abb. 2 My₃, Taf. III 12, 14). Unmittelbar unterhalb der Haplokinete sind die Myoneme, die eine fasrig-körnige Struktur aufweisen, am stärksten ausgebildet (Taf. III 12). Am Eingang zum Vestibulum sind sie torbogenartig ausgespart (Taf. III 12); hier verlaufen ja die oben erwähnten sehr feinen, vom Peristomkragen abzweigenden Myoneme. In dem Bereich vom aboralen Wimperkranz bis zur Scopula werden die Myoneme durch ausgeprägte Anastomosierung so zahlreich, daß fast eine zusammenhängende plattenförmige Schicht entsteht (Taf. I 8). Dieser zweite Teil des Myonemsystems dient offensichtlich der Retraktion und Kontraktion des Körpers und des Peristomdiskus, da ja die Myoneme direkt bei der Haplokinete beginnen und dort auch sehr kräftig ausgebildet sind.

Pellicula, Cytoplasma: Die Pellicula ist derb (etwa 0.6 µm dick) und so fein gestreift, daß der Rand der Tiere glatt erscheint (Taf. I 1, Taf. II 9). Dicht unter der Pellicula liegen in einer Zone von sehr zähem Ektoplasma die etwa 1 µm großen Mitochondrien und darunter die Myoneme.

Das Cytoplasma ist von leicht gelblichen Granula erfüllt, die besonders in der Umgebung der kontraktiven Vakuole gehäuft auftreten. Neben den 10–15 µm großen Nahrungsvakuolen, die im Cytoplasma eine deutliche Cyclose zeigen, enthalten gut ernährte Zooide noch viele schollenartige, stark lichtbrechende 2–8 µm große Einschlüsse, die besonders

im Basalteil der Zooide gehäuft auftreten. Die trichterförmige Anordnung dieser Einschlüsse (Abb. 1, 2, Taf. I 1, 2, Taf. II 9) ist sehr auffällig und typisch für gut ernährte Individuen. Bei schlecht ernährten Zooiden oder solchen, die sich zu Schwärmern umbilden, sind diese Einschlüsse nicht feststellbar. Dagegen sind sie bei sich teilenden Tieren noch vorhanden. Sie werden auch dann über die Cytopyge entfernt, wenn die Tiere längere Zeit unter dem Deckglas beobachtet und etwas gequetscht worden sind.

Silberliniensystem: Das Silberliniensystem ist ein typisches Engstreifensystem und gleicht dem anderer *Epistylidae* (vgl. Foissner 1977, Foissner et al. 1974). Die Silberlinien verlaufen in konzentrischen Kreisen um das Tier und liegen sehr nahe nebeneinander, da es bei der Präparation häufig zu einer starken Kontraktion der Zooide kommt (Taf. I 4). Zwischen, an und auf den Silberlinien, die sich manchmal auch gabelförmig aufzweigen oder blind in der Pellicula enden, d. h. keinen vollständigen Kreis bilden, liegen die Pelliculaporen (Taf. I 4). Infolge der eigenartigen Kontraktionsweise (s. oben) und des sehr geringen Abstandes der Silberlinien (s. unten) kommt es sowohl in den trockenen Silberpräparaten als auch in den Protargolpräparaten zu einer uns bisher unbekannt gewesenen Erscheinung: Die Silberlinien kommen in den gefalteten Pelliculateilen so nahe nebeneinander zu liegen, daß mehrere Silberlinien als *eine* etwas dickere Silberlinie erscheinen (Taf. I 5). Auf dieses Phänomenon, das wir als *Pseudostreifung* bezeichnen, ist bei der Untersuchung des Silberliniensystems und der Bestimmung der biometrischen Daten unbedingt zu achten. Für die biometrische Analyse der argyrophilen Strukturen dürfen nur solche Tiere verwendet werden, die wenig kontrahiert sind und daher keine Pseudostreifung zeigen.

Biometrische Charakteristik: Für die Errechnung und Bestimmung der unten angeführten Werte s. Foissner et al. (1974). Anzahl der untersuchten Individuen: 15. Länge der lebenden Tiere in μm : 180–260. Silberliniensystemtyp: Engstreifensystem (EST). Anzahl der Silberlinien vom Oralapparat (O) bis zum aboralen Wimperkranz (W) (Extremwerte): 180–206. Anzahl der Silberlinien vom O bis zum W (Mittelwert): 194.0. Anzahl der Silberlinien vom W bis zur Scopula (S) (Extremwerte): 123–150. Anzahl der Silberlinien vom W bis zur S (Mittelwert): 130.3. Abstand der Silberlinien in μm : 0.1–0.7. Errechneter Abstand der Silberlinien in μm : 0.7. Durchschnittliche Gesamtanzahl der Silberlinien (DGS): 324.3. Anzahl der Pelliculaporen pro 100 μm^2 (Extremwerte): 13–25. Anzahl der Pelliculaporen pro 100 μm^2 (Mittelwert): 16.6.

An den biometrischen Daten ist vor allem die große Anzahl der Silberlinien (DGS) auffällig, wie sie bisher bei anderen *Peritrichida* nicht festgestellt worden ist. Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß andere große *Epistylidae*, z. B. *Epistylis galea*, bisher nicht auf ihre DGS untersucht worden sind.

Locus typicus und Ökologie: *Heteropolaria colisarum* wurde zweimal auf mehreren Exemplaren von *Colisa fasciata* festgestellt, wo sie vorwiegend unterhalb des Maules, oberhalb der Augen und an den Spitzen der Flossen bis 1 cm große weißlich-graue Kolonien bildete. In der Aquaristik wird diese Fischart als *Colisa labiosa* bezeichnet, wobei aber sehr strittig ist, ob sie nicht mit *Colisa fasciata* synonym ist. Die Flossenformel unserer Exemplare betrug: D XV–XVIII/8–10, A XVI–XVIII/17–20, mLR 29–31. Die Fische stammten sicher von Nachzuchten aus Ostasien, das Herkunftsland war aber nicht zu erfahren.

Nach vorsichtiger Entfernung der Kolonien, zwischen deren Stielen sich massenhaft Bakterien und *Tetrahymena sp.* befanden, wurde eine weißlich-rötliche Veränderung der Epidermis festgestellt. Diese Schädigung muß aber nicht zwangsläufig durch *H. colisarum* hervorgerufen worden sein, da derzeit die Frage nicht zu beantworten ist, ob primär (a) eine bakterielle Infektion vorlag und sich *H. colisarum* nur sekundär auf der geschädigten Hautstelle ansiedelte, oder (b) es umgekehrt war oder (c) beide Infektionen sekundär waren und auf eine andere, vielleicht mechanische Noxe zurückgehen.

Vom Wirt mitsamt den Schuppen herabgelöste Kolonien von *H. colisarum* konnten tagelang im Blockschälchen am Leben erhalten werden. Fast alle Tiere gingen jedoch im Verlaufe der Zeit in das Schwärmstadium über und setzten sich dann auf den Boden des Blockschälchens fest. Eine Vermehrung wurde aber nie beobachtet. Ebenso versuchten wir vergeblich, die Tiere zur Cystenbildung zu bringen (vgl. Lom 1966 bei *H. lwoffii*).

Morphologie der Schwärmer

Die ersten Anzeichen der Schwärmerbildung sind eine merkbare Kontraktion des Zooiden, die Ausbildung einer Einschnürung bei der Anlage des aboralen Wimperkranzes, eine Vergrößerung und erhöhte Pulsationsfrequenz der kontraktilen Vakuole und die Defäkation der cytoplasmatischen Einschlüsse, wodurch die Tiere ziemlich durchsichtig werden (Abb. 6). Das Anfangsstadium der Schwärmerbildung gleicht also im wesentlichen dem vieler anderer *Peritrichida*.

Im mittleren Stadium der Schwärmerbildung (Abb. 7) setzt nun

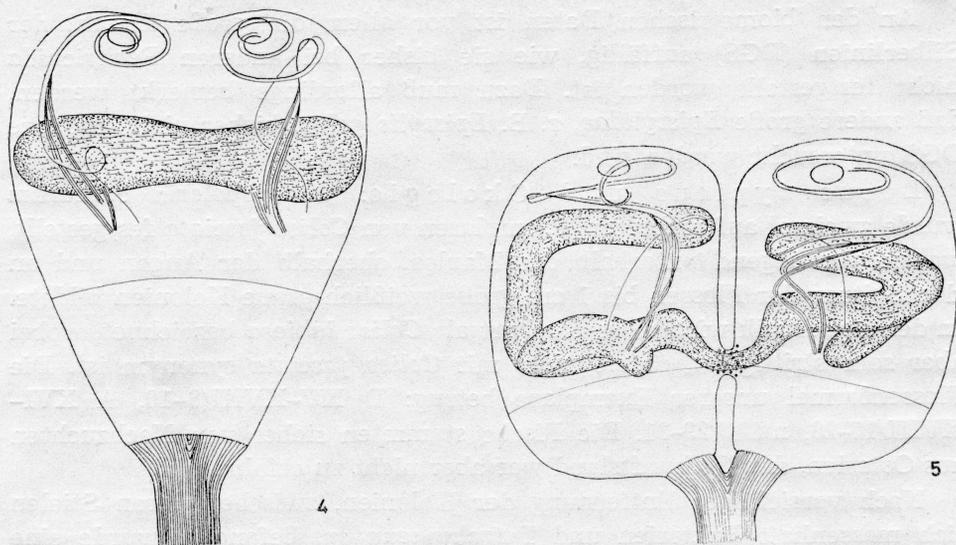


Abb. 4, 5. Mittleres und spätes Teilungsstadium. Der Makronucleus zeigt fädige Strukturen. Das Myonemsystem ist nicht mehr nachweisbar. Protargolimprägation

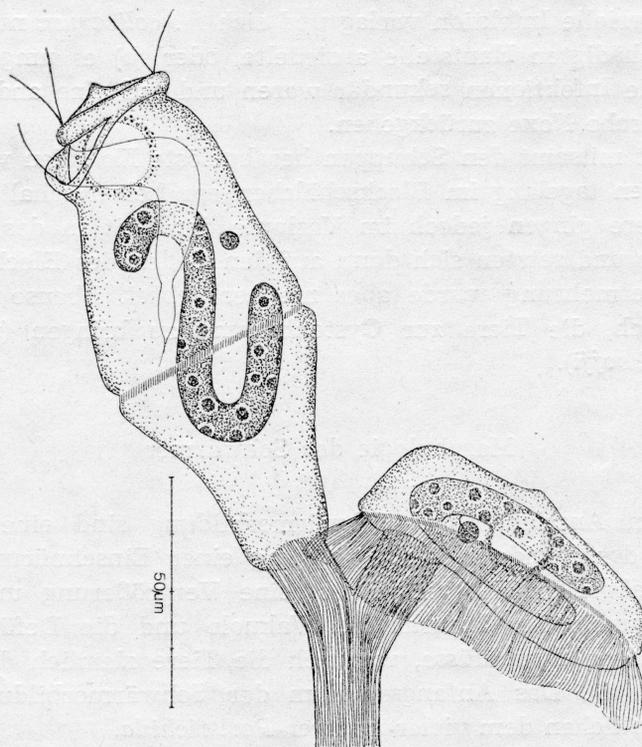


Abb. 6. Frühes und spätes Stadium der Schwärmerbildung. Die Scopula wird an den Rand des Schwärmers verlagert. Nach Lebendbeobachtungen

ein eigenartiger, bisher nur von wenigen Peritrichida bekannter Prozeß ein, der dazu führt, daß die Scopula ihre zentrale Lage verliert und immer mehr an den Rand des Schwärmers verlagert wird. Der aborale Wimperkranz, der mittlerweile schon Cilien trägt, die aus sehr vielen, eng nebeneinanderliegenden, schräg gestellten Basalkörperreihen entspringen, verschiebt sich nämlich dorsal in Richtung des Peristomkragens, so wie dies Kralik (1961) bei den Schwärmern von *Platycola truncata* beschrieben hat. Während dieses Vorganges kon-

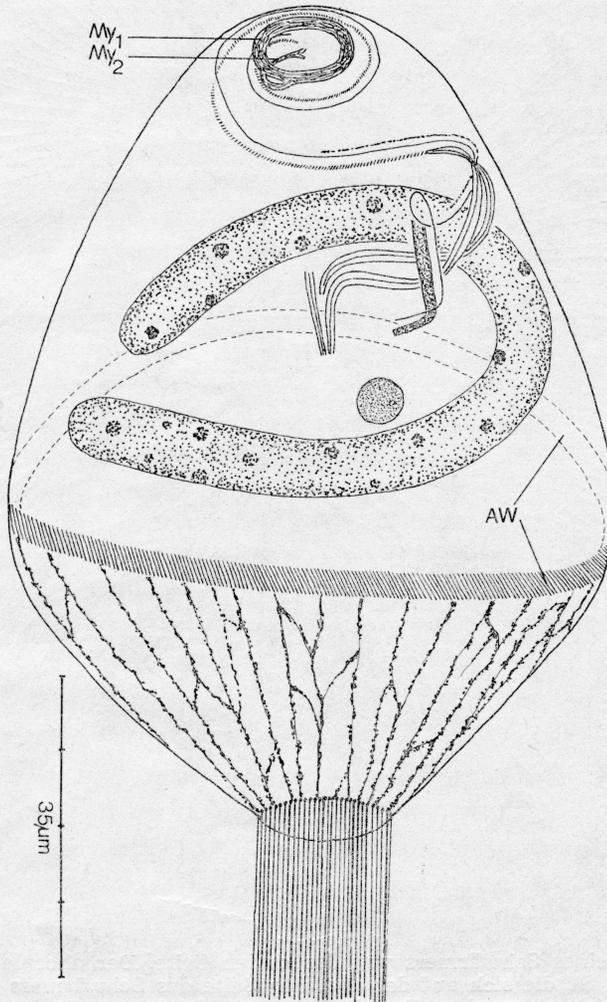


Abb. 7. Mittleres Stadium der Schwärmerbildung. Die Dezentralisierung der Scopula erfolgt durch Verschiebung des aboralen Wimperkranzes in Richtung des Peristomkragens (AW). Das Myonemsystem erscheint im aboralen Teil des Tieres aufgelockert, bleibt aber im wesentlichen unverändert erhalten (My_1 , My_2). Protargol-imprägnation

trahiert sich das Tier immer mehr, bis es die in Abb. 6 dargestellte Form erreicht hat. Der aborale Wimperkranz verläuft beinahe diagonal um den Schwärmer.

Kurz vor der Ablösung des Schwärmers erscheint der Stiel dicht unterhalb der Scopula eingeschnürt. Die Ablösung selbst erfolgt unter heftiger Rotation in der Horizontalen. Der fertige Schwärmer schwimmt

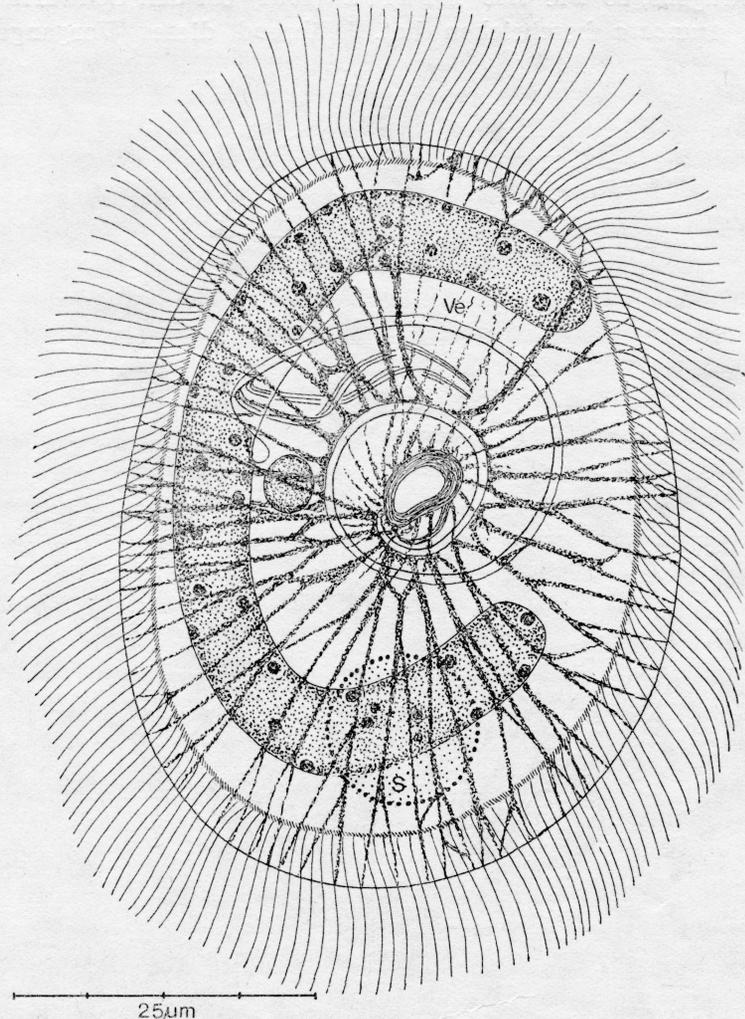


Abb. 8. Ansicht eines Schwärmers von der oralen Seite. Der aborale Wimperkranz und die Scopula (S), die sich auf der aboralen Seite des Schwärmers befinden, sind ebenfalls eingezeichnet worden. Der Oralapparat bleibt unverändert erhalten. Der Eingang zum Vestibulum ist durch eine torbogenartige Aussparung im Myonemsystem gekennzeichnet (Ve). Die das Vestibulum begrenzende Peristomlippe wird aber von feinen Ausläufern des Myonembandes des Peristomkragens durchzogen.
Protargolimprägation

sofort nach der Ablösung vom Stiel mit so ungeheurer Schnelligkeit umher, daß es unmöglich ist, seine Bewegungsweise zu beobachten. Stößt er aber auf eine feste Unterlage, so sistiert die Bewegung oft augenblicklich und er kriecht mit Hilfe der aboralen Wimpern umher, wobei die Scopula am Bewegungspol ist.

Die Form des 50–75 μm langen, 40–60 μm breiten und etwa 30 μm dicken Schwärmers ist in Aufsicht unregelmäßig oval (Abb. 8 Taf. I 1, Taf. III 17, 18), die breiteste Stelle ist meist der mittlere Teil. Das Vorderende und Hinterende sind merkbar verschmälert. Der bis auf eine winzige Öffnung geschlossene Peristomkragen ist etwas nach aussen gewölbt, so daß auch der Schwärmer genabelt erscheint (Abb. 6).

Die Protargolimprägationen zeigten klar, daß der Schwärmer die Oralstrukturen und das Myonemsystem des vegetativen Individuums unverändert beibehält (Abb. 8, Taf. III 17, 18). Lediglich die Myoneme im aboralen Teil erscheinen wegen dessen vergrößerter Oberfläche mehr aufgelockert (Taf. III 15). Die Lage des Oralapparates scheint beim Schwärmer nicht streng fixiert zu sein, sehr im Gegensatz zu den Angaben von Chatton (1936). Er kann längs, quer oder schräg zur Längsachse orientiert sein. Der Makronucleus nimmt die in den Abbildungen eingezeichnete, dreiviertelkreisförmige Gestalt an. Der Mikronucleus liegt meist im Zentrum dieses Kreises.

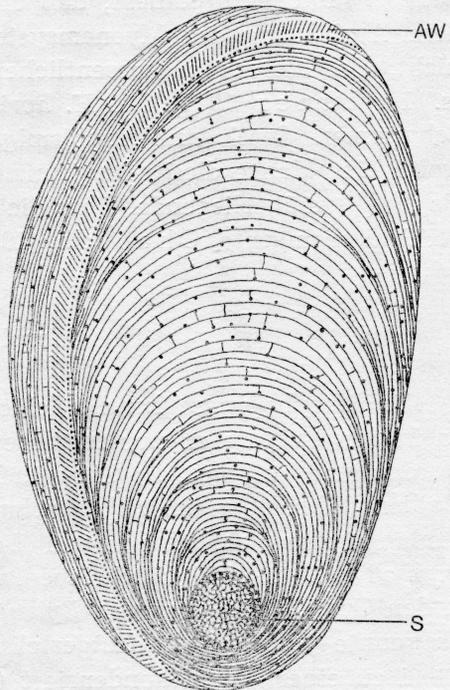


Abb. 9. Seitliche Ansicht eines Schwärmers nach trockener Silberimprägation. Die Scopula (S) wird von stark argyrophilen Körnchen begrenzt. In ihrem Inneren findet sich ein sehr engmaschiges Silberliniennetz. Unterhalb des aboralen Wimperkranzes (AW) verläuft eine Reihe sehr regelmäßig angeordneter argyrophiler Körnchen. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden nur etwa die Hälfte der Silberlinien und Pelliculaporen eingezeichnet

Das Silberliniensystem des Schwärmers bietet das in Abb. 9 dargestellte Bild. Die azentral verlagerte Scopula wird von den Silberlinien elliptisch umgeben, wobei diese am Bewegungspol so nahe nebeneinanderliegen, daß sie eine homogene argyrophile Schicht bilden. Ob es in diesem Gebiet zu einem Verschmelzen oder einer Reduktion der Silberlinien kommt, konnte nicht entschieden werden.

Die Schwärmer schwimmen mehrere Stunden umher, bis sie sich am Boden des Glasschälchens festsetzen. Dabei wird zuerst eine scheibenförmige Haftplatte, die etwa den halben Durchmesser des Schwärmers besitzt, abgeschieden. Hierauf erfolgt die Sekretion des Stieles, auf dem der Schwärmer zuerst noch rechtwinkelig orientiert ist, ähnlich wie bei der Endphase der Schwärmerbildung (Abb. 6). Dann beginnt die Rückverwandlung zum normalen Zooid, die genau umgekehrt wie die Schwärmerbildung verläuft. Der Schwärmer bzw. das junge Zooid wird dabei immer mehr vertikal zum Stiel orientiert, der 50–100 μm lang ist.

Der Schwärmer bietet somit insgesamt den Eindruck eines extrem abgeflachten und verkleinerten vegetativen Zooiden (vgl. Chatton 1936). Die Verkleinerung wird wohl durch die Defäkation der cytoplasmatischen Einschlüsse und eine erhöhte Flüssigkeitsabgabe erreicht bzw. ermöglicht. Dagegen konnte der Mechanismus, der zur Dezentralisation der Scopula führt, nicht entdeckt werden. Die zunächst sehr wahrscheinliche Hypothese, daß die Dezentralisation durch eine besondere Ausbildung des Myonemsystems ermöglicht wird, bestätigte sich nicht, da dieses im wesentlichen dem anderer *Epistylidae* gleicht (s. Foissner 1977). Bei *H. horizontalis* entsteht die Asymmetrie des Schwärmers durch eine ringförmige Wulstbildung um den Stiel herum, wobei eine Hälfte dieses Ringwulstes sehr viel mehr an Größe zunimmt als die gegenüberliegende. Über die der Wulstbildung zugrunde liegenden Strukturen machte Chatton (1936) keine Angaben.

Morphogenese

Die Morphogenese konnte leider nicht vollständig studiert werden, da in den Präparaten nur mittlere und späte Teilungsstadien gefunden worden sind und sich die Tiere in Kultur nicht vermehrten. Aus diesen Stadien (Abb. 4, 5) ist zu entnehmen, daß sich die Morphogenese des Oralapparates wohl so, wie von Lom (1964) bei *Opisthonecta minima* (s. Foissner 1975) beschrieben, vollzieht. Der Teilungsvorgang gleicht in den Grundzügen dem von *Epistylis galea* (s. Matthes et al. 1970). Es konnte jedoch nicht festgestellt werden, ob sich der Makronucleus dabei zu einer Kugel kondensiert (Matthes et al. 1970), Oder ob er

seine Form behält (s. Dass 1953). Die Tochtertiere bleiben bis zuletzt über eine schmale Plasmabrücke verbunden, durch die der Makronucleus zieht. Diese Brücke enthält viele etwa $0.5 \mu\text{m}$ große argyrophile Körnchen (Abb. 5).

Eine sehr bemerkenswerte, in der Literatur unseres Wissens bisher noch nicht beschriebene Beobachtung muß hervorgehoben werden: Bei allen gefundenen Teilungsstadien (15) waren keine Myoneme mehr nachweisbar! Auch das Myonemband im Peristomkragen verschwindet. Diese Beobachtung stimmt gut mit der Tatsache überein, daß die mit Teilungsbeginn birnenförmig kontrahierten Individuen keine oder eine sehr stark herabgesetzte Kontraktilität zeigen.

Konjugation

In den Protargolpräparaten wurden auch mehrere konjugierende Tiere festgestellt. Die Mikrogamonten sind etwa $30 \mu\text{m}$ groß, besitzen nur ein spärlich entwickeltes Myonemsystem und ließen keinerlei Oralstrukturen erkennen, was darauf hinweist, daß sie durch multiple Teilung aus vegetativen Zooiden entstehen (Taf. II 11). Der Makronucleus liegt zu Beginn der Konjugation horizontal im Mikrogamonten (Taf. II 11, Pfeil), löst sich später aber in viele Bruchstücke auf. Ein Mikronucleus liegt im Zentrum des vom Makronucleus gebildeten Kreises. Da nur festgeheftete Mikrogamonten beobachtet worden sind, konnte nicht festgestellt werden, ob ihre Scopula zentral oder azentral gelagert ist. Die Mikrogamonten waren in allen vier beobachteten Fällen stets etwas oberhalb der Mitte des Makrogamonten festgeheftet.

Diskussion

Die Verbreitung von heteropolaren Schwärmern unter den peritrichen Ciliaten

Heteropolare Schwärmer wurden erstmals von Chatton (1936) bei *Heteropolaria horizontalis* beschrieben, die epizoisch auf *Balanus* lebt. Diese Art wurde kürzlich von Jankowski (1967), ebenfalls auf *Balanus*, mit allen typischen Merkmalen wiedergefunden. Von Fauré-Fremiet (1943) wurde später *Heteropolaria lwoffii* entdeckt, die epizoisch auf *Gasterosteus aculeatus* und anderen Fischen lebt. Lom (1966) und Scheubel (1973) haben dann beobachtet, daß diese Art ebenfalls heteropolare Schwärmer ausbildet. Wie bereits erwähnt (s. S. 239) hat Kralik (1961) bei *Platycola truncata* ebenfalls hetero-

polare Schwärmer festgestellt, deren Genese sehr der von *Heteropolaria colisarum* gleicht. Bei *Platycola* wird allerdings nicht nur die Scopula, sondern auch das Peristom und der Makronucleus verlagert, so daß diese drei Strukturen fast übereinander liegen (Kralik 1961). Chatton (1936) will auch bei *Zoothamnium* sp. heteropolare Schwärmer festgestellt haben. Eine Heteropolarität weisen auch die Schwärmer von *Ellobiophrya donacis* (Chatton et al. 1929) auf, indem es bei dieser Art durch eine starke Vorwölbung auf einer Seite des aboralen Abschnittes zu einer Verlagerung der Scopula kommt. Weitere Berichte über heteropolare Schwärmer sind mir ebensowenig wie Chatton (1936) und Kralik (1961) bekannt geworden.

Begründung der Errichtung einer eigenen Gattung für *Epistylidae* mit heteropolaren Schwärmern

Die heteropolare Schwärmerbildung stellt bei den *Epistylidae* offensichtlich ein phylogenetisch sehr schwierig zu deutendes Merkmal dar, da sie, wie schon Chatton (1936) bemerkte, nicht nur als Anpassung an ihre, wie es scheint, obligat symphorionte Lebensweise verstanden werden kann. Chatton (1936) betrachtete daher diesen Typus als primitiv und gründete darauf seinen Ableitungsversuch der *Peritrichida* von gymnostomen Vorfahren. Raabe (1952) sah dagegen in den horizontal polarisierten Schwärmern das Ergebnis einer sekundären Anpassung an die symphorionte Lebensweise, ohne dies allerdings zu begründen. Diesen Schwärmertyp primär nur als das Ergebnis einer ökologischen Gegebenheit verstehen zu wollen, erscheint uns verfehlt, wenn man bedenkt, daß viele andere symphorionte peritriche Ciliaten diesen nicht besitzen (s. z. B. Nenninger 1948, Matthes 1950, Lust 1950). Freilich existieren auch keine stichhaltigen Hinweise dafür, daß dieses Merkmal als primitiv und ev. als phylogenetisches Relikt im Sinne gymnostomer Vorfahren zu deuten ist. Wir neigen eher der Auffassung zu, daß es sich hier um gehäuselos gewordene Peritrichida vom Typus der *Platycola* handelt, die in ihrer Ontogenie die Dezentralisation der Scopula noch beibehalten haben. Bei *Peritrichida* des Typus *Platycola* ist eine Verlagerung der Scopula als Folge des ziemlich flachen Gehäuses schon leichter verständlich, da durch die damit verbundene dorsale Verschiebung des aboralen Wimperkranzes die Abflachung des Schwärmers in Richtung der Abflachung des Gehäuses erfolgt (s. Abb. 9 bei Kralik 1961) und so die Schwärmerbildung ohne räumliche Behinderung vollzogen werden kann.

Welche der oben diskutierten Hypothesen auch immer zutreffen mag, so scheint es doch gerechtfertigt, *Epistylidae* mit horizontal polarisierten

Schwärmern als eigene Gattung abzutrennen, da sie zweifellos eine besondere Entwicklungslinie innerhalb der *Epistylidae* darstellen.

Die hier durchgeführte generische Trennung auf Grund der Schwärmermorphologie wurde bereits früher von Lust (1950) und Matthes (1958) erfolgreich angewandt. So betont Lust (1950), daß sich die Genera *Opercularia*, *Orbopercularia* und *Operculariella* hinsichtlich der Schwärmermorphologie ganz deutlich unterscheiden. Aus diesem Grund halten wir es auch für ungerechtfertigt, das Genus *Operculariella* Stammer, 1948 aufzulösen, wie dies Matthes et al. (1973) vorgeschlagen haben. Matthes (1958) hat ja selbst bei seinem Genus *Cyclo-donta* als wesentlichstes Genuskriterium den eigenartigen Schwärmer, der einen besonderen Haftring ausbildet, angeführt.

Diagnose von *Heteropolaria* gen. nov. (*Epistylidae* Kahl, 1930–1935)

Epistylidae, deren Scopula beim Schwärmer eine deutlich azentrale Lage einnimmt, so daß dieser horizontal polarisiert wird.

Genotypus: *Heteropolaria horizontalis* (Chatton, 1936).

Das neue Genus enthält bisher drei sichere Arten: *Heteropolaria horizontalis* (Syn.: *Epistylis horizontalis* Chatton, 1936), *Heteropolaria lwoffii* (Syn.: *Epistylis lwoffii* Fauré-Fremiet, 1943) und *Heteropolaria colisarum* nov. spec.

DANKSAGUNG

Mit dankenswerter Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, der Jubiläumsstiftung der Österreichischen Nationalbank und der Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur.

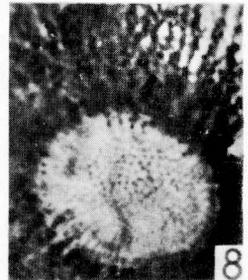
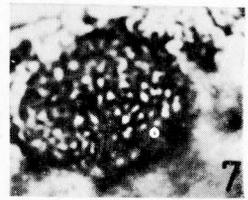
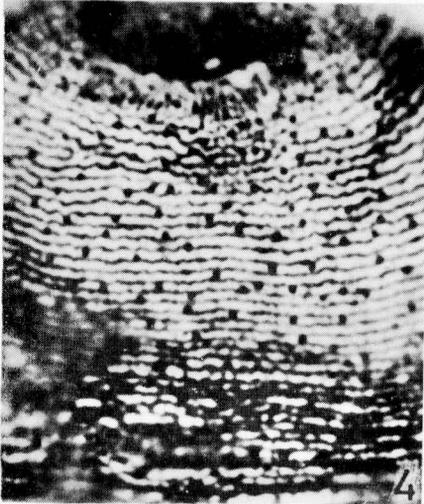
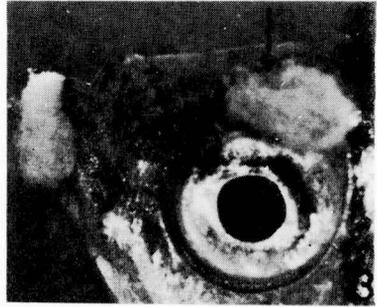
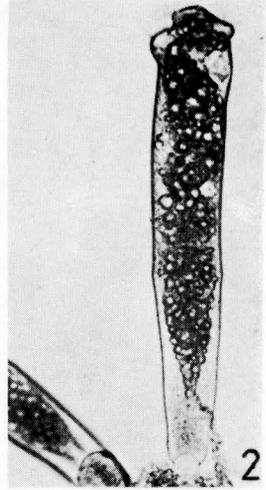
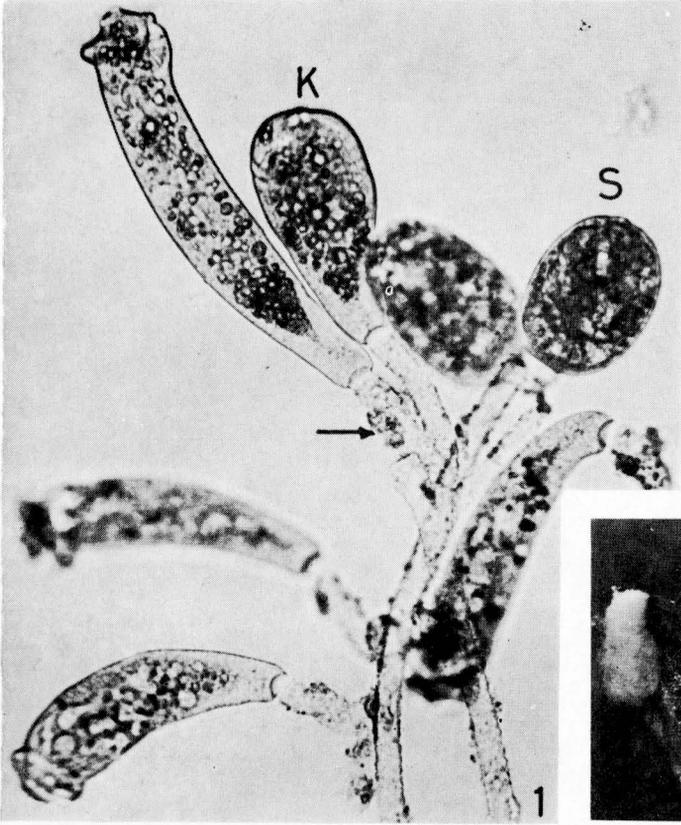
SUMMARY

The morphology of the zooids and telotrochs of *Heteropolaria colisarum* spec. nov., an *Epistylidae* which lives symphoriontly on *Colisa fasciata* is described. The myonem system and the oral structures were analyzed by means of protargol silvered specimens. The biometrical values of the silverline system are stated. The observations of living animals and the analysis of protargol and silvernitrat stained specimens show clearly that the zooids are epistyliform. However the telotrochs are horizontally polarized like the telotrochs of *Heteropolaria horizontalis* (Chatton, 1936) and *Heteropolaria lwoffii* (Fauré-Fremiet, 1943). This feature motivated us to take out this three species from the genus *Epistylis* (Ehrenberg, 1838) and to unite them into a new genus, *Heteropolaria* gen. nov. This step is discussed in detail. Accordingly, we think that the genus *Heteropolaria* includes *Epistylidae* whose ancestors could have been *Peritrichida* of the typus *Platycola*.

Some observations on the morphogenesis and conjugation of *Heteropolaria colisarum* are noticed. The myonem system is not demonstrable during the morphogenesis.

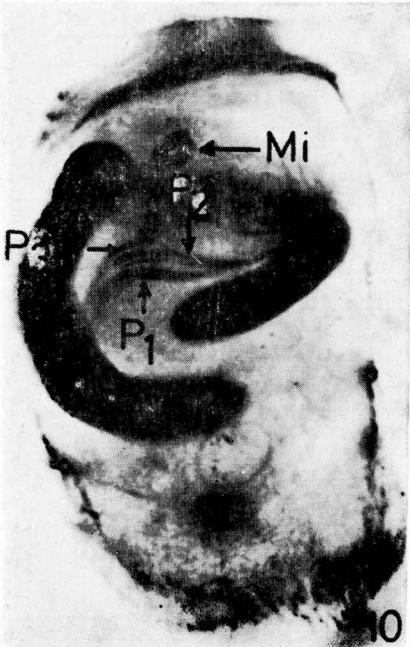
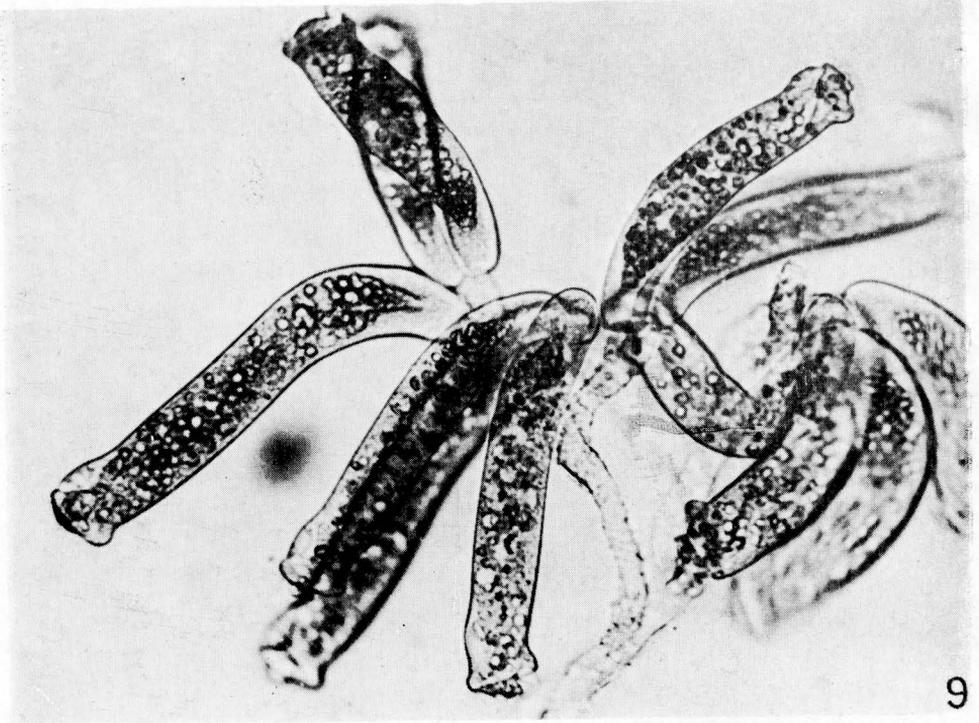
LITERATUR

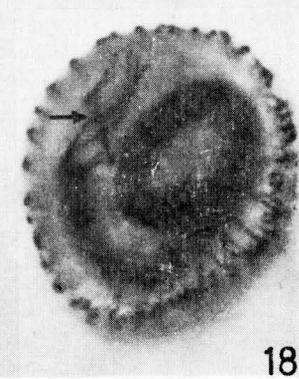
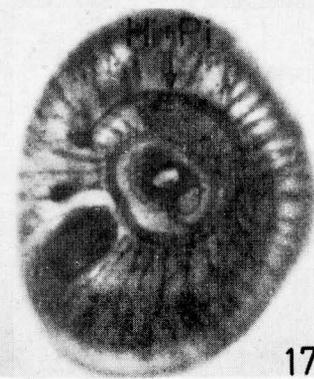
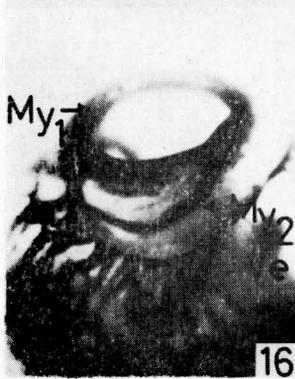
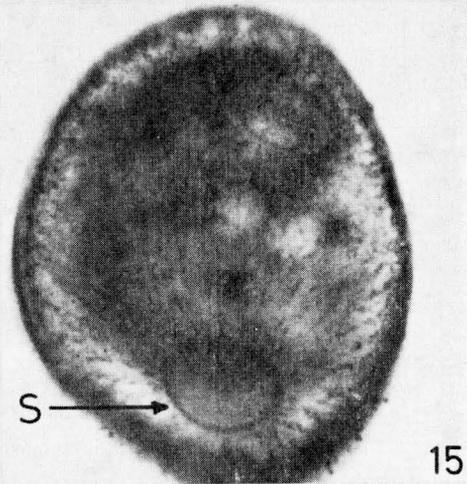
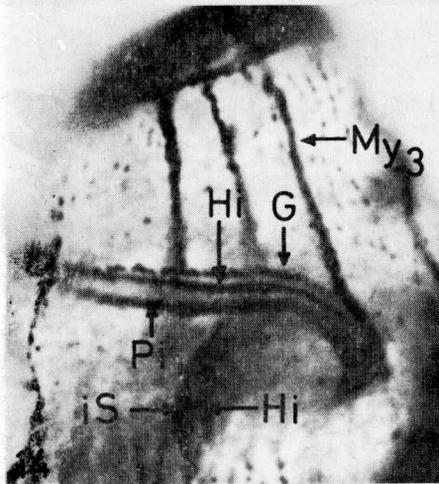
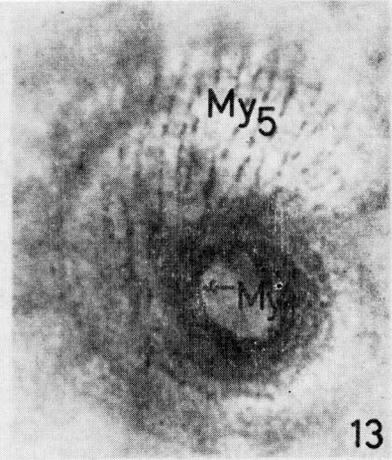
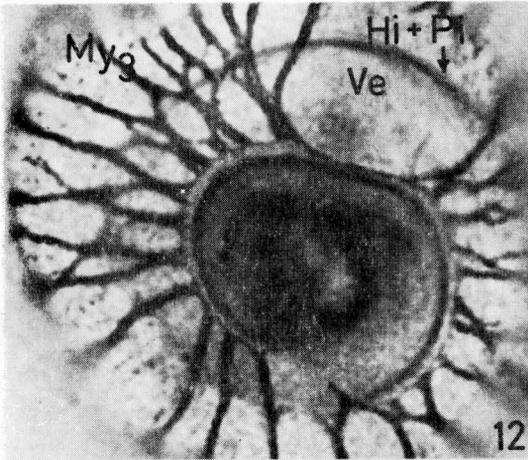
- Chatton E. 1936: Les migrateurs horizontalement polarisés de certains péritriches: De leur signification. Mem. Mus. Hist. Nat. Belg. (Ser. 2), 3, 913-940.
- Chatton E. et Lwoff A. 1929: *Ellobiophrya donacis* Ch. et Lw. péritriche vivant sur les branchies de l'acéphale *Donax vittatus* Da Costa. Bull. Biol. France et Belg., 63, 321-349.
- Dass C. M. S. 1953: Studies on the nuclear apparatus of peritrichous ciliates. Part I. The nuclear apparatus of *Epistylis articulata* (From.). Proc. Nat. Inst. Sci., 19, 389-404.
- Ehrenberg C. G. 1838: Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
- Fauré-Fremiet E. 1943: Commensalisme et adaptation chez une vorticellide: *Epistylis lwoffii* n. sp. Bull. Soc. Zool. France, 68, 154-157.
- Foissner W. 1975: *Opisthnectidae* (Ciliata, Peritrichida) nov. fam. und Revision der Genera *Telotrochidium* (Kent) und *Opisthnecta* (Fauré-Fremiet). Protistologica, 11, 395-414.
- Foissner W. 1976: Erfahrungen mit einer trockenen Silberimprägnationsmethode zur Darstellung argyrophiler Strukturen bei Protisten. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 115, 68-79.
- Foissner W. 1977: Revision der Genera *Astylozoon* (Engelmann) und *Hastatella* (Erlanger) (Ciliata, Nantantina). Protistologica (im Druck).
- Foissner W. und Schiffmann H. 1974: Vergleichende Studien an argyrophilen Strukturen von vierzehn peritrichen Ciliaten. Protistologica, 10, 489-508.
- Jankowski A. W. 1967: Infuzorii iz mantijnoj połosti *Balanus* v Barencevom Morie. Parazitologja, 1, 82-93.
- Kahl A. 1930-35: Wimpertiere oder Ciliata. In: Die Tierwelt Deutschlands. (ed. Dahl F), G. Fischer, Jena.
- Kralik U. 1961: Ein Beitrag zur Biologie von loricate peritrichen Ziliaten, insbesondere von *Platycola truncata* Frommentel 1874. Arch. Protistenk., 105, 201-258.
- Lom J. 1964: The morphology and morphogenesis of the buccal ciliary organelles in some peritrichous ciliates. Arch. Protistenk., 107, 131-162.
- Lom J. 1966: Sessiline peritrichs from the surface of some freshwater fishes. Fol. Parasitologica, 13, 36-56.
- Lom J. and Vavra J. 1961: *Epistylis lwoffii* (?) from the skin of Perches. Acta Soc. Zool. Bohem., 25, 273-276.
- Lust S. 1950: Symphorionte Peritriche auf Käfer und Wanzen. Zool. Jb. (Syst.), 79, 353-463.
- Matthes D. 1950: Die Kiemenfauna unserer Landasseln. Zool. Jb. (Syst.), 78, 573-640.
- Matthes D. 1958: Das peritriche Ciliat *Cyclodonta bipartita* (Stokes) nov. gen. Arch. Protistenk., 102, 481-500.
- Matthes D. und Scheubel J. 1970: *Epistylis galea* Ehrenberg, ein polymorphes Peritrich. Arch. Protistenk., 112, 30-64.
- Matthes D. und Guhl W. 1973: Adaptive Reduktion des Wimperapparates in der Gattung *Orbopercularia* (Ciliata, Peritricha). Protistologica, 9, 349-352.
- Nenninger U. 1948: Die Peritrichenfauna der Umgebung von Erlangen mit besonderer Berücksichtigung der Wirtsspezifität. Zool. Jb. (Syst.), 77, 167-266.
- Raabe Z. 1952: *Ambiphrya miri* g. n., sp. n. — eine Übergangsform zwischen *Peritricha* — *Mobilis* und *Peritricha* — *Sessilia*. Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Sect. C, 6, 339-358.
- Scheubel J. 1973: Die sessilen Ciliaten unserer Süßwasserfische unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Apiosoma* Blanchard. Zool. Jb. (Syst.), 100, 1-63.
- Stammer H. J. 1948: Eine neue eigenartige entoparasitische Peritriche, *Operculariella parasitica* n. g. n. sp. Zool. Jb. (Syst.), 77, 163-168.
- Wilbert N. 1975: Eine verbesserte Technik der Protargolimprägnation für Ciliaten. Mikrokosmos, 6, 171-179.
- Zagon I. S. and Small E. B. 1970: *Carchesium polypinum*: Somatic and buccal structure analysis after protargol staining. Trans. Amer. Microsc. Soc., 89, 443-449.



W. Foissner et G. Schubert

auctores phot.





LEGENDEN ZU DEN TAFELN I-III

- 1: Teil einer Kolonie von *Heteropolaria colisarum* mit gestreckten und kontrahierten (K) Zooiden und einem Schwärmer (S). Der dichte Bakterienbesatz (Pfeil) an den Stielen ist deutlich erkennbar. Lebendaufnahme
- 2: Gestrecktes Zooid, das die trichterförmige Anordnung von cytoplasmatischen Einschlüssen klar zeigt. Lebendaufnahme
- 3: Mundregion von *Colisa fasciata* mit zwei Kolonien (Pfeile) von *Heteropolaria colisarum*. Lebendaufnahme
- 4: Oraler Teil des Silberliniensystems, der die den Silberlinien anliegenden Pelluculaporen zeigt. Im unteren Bildteil findet sich ein Übergang zur Pseudostreifung. Trockene Silberimprägation
- 5: Typische Pseudostreifung, die durch das sehr enge Zusammenrücken der Silberlinien bei der Kontraktion des Tieres entsteht. Trockene Silberimprägation
- 6: Anlage des aboralen Wimperkranzes (Pfeil) nach Protargolimprägation. Die Myoneme ziehen dicht unterhalb der Anlage ununterbrochen hindurch
- 7: Die Scopula läßt nach trockener Silberimprägation ein sehr engmaschiges Silberliniennetz erkennen
- 8: Nach Protargolimprägation sind auf der Scopula die Ansatzstellen der Stiel-fibrillen als kleine argyrophile Körnchen erkennbar. Die Myoneme sind in der Umgebung der Scopula sehr dicht angeordnet
- 9: Kleine Kolonie mit schlanken, wurmförmigen Zooiden. Lebendaufnahme
- 10: Übersichtsaufnahme, die den Makro- und Mikronucleus (Mi) und die drei Peniculi (P_{1-3}) zeigt. Protargolimprägation
- 11: Konjugierende Individuen. Der Makronucleus des Mikrogamonten (Pfeil) ist noch unverändert, der des Makrogamonten hat sich in viele voluminöse Teile aufgelöst. Das Myonemsystem des Makro- und Mikrogamonten ist gut erkennbar. Protargolimprägation
- 12, 13: Aufsicht auf ein Zooid bei verschiedener Fokussierung, um die einzelnen Teile des Myonemsystems ($My_{1,3,5}$) zu zeigen. Am Eingang zum Vestibulum (Ve) sind die My_3 torbogenartig ausgespart. Haplo- und Polykinete (Hi+Pi) steigen nach etwa eineinhalb Umgängen in das Vestibulum hinab. Protargolimprägation
- 14: Verlauf von Haplo- und Polykinete im Vestibulum (nähere Erklärung s. Textfigur 3). Protargolimprägation.
- 15: Ansicht eines Schwärmers von der aboralen Seite. Die deutlich azentral verlagerte Scopula (S) und das Myonemsystem sind erkennbar. Protargolimprägation
- 16: Oraler Teil des Myonemsystems. Das vom Peristomkragen in den Peristomdiskus ziehende Myonem (My_2) ist hier besonders gut sichtbar. Protargolimprägation
- 17, 18: Ansicht zweier Schwärmer von der oralen Seite. Der gesamte Oralapparat (Hi+Pi, Pfeil) sowie das Myonemsystem bleiben unverändert erhalten. Protargolimprägation