

Der elektronenmikroskopische Nachweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems bei peritrichen Ciliaten

Electronmicroscopical Demonstration of the Fibrillar Nature of the Silverline System in Peritrich Ciliates

Wilhelm Foissner

Zoologisches Institut der Universität Salzburg

(Z. Naturforsch. 30 c, 818—822 [1975]; eingegangen am 8. Juli 1975)

Peritrich Ciliates, Silverlines, Fibrills, Ultrastructure

A comparative light and electronmicroscopical study about the structure of the cortex, and the location and nature of the silverlines of *Tetotrochidium elongatum* was performed. There is a fibril in the epiplasm below each pellicular ridge. Ultrathin sections of silver stained specimens demonstrate that silver is deposited at and in these fibrills, not only in animals stained with the wet silver method but also in animals stained with the dry one. These findings confirm Klein's and our own view about the fibrillar nature of the silverline system. The significance of our findings for the elucidation of the structure and function of the cortex is discussed.

Das 1926 von Klein¹ entdeckte Silberliniensystem der Ciliaten ist trotz seiner außerordentlichen Bedeutung für biologische und taxonomische Studien (vgl.²) feinstrukturell und funktionell noch weitgehend unbekannt. Die bereits allgemein akzeptierte Hypothese von Puytorac³, Pitelka⁴, Dipell⁵ und Bradbury⁶, daß die lichtmikroskopisch sichtbaren Silberlinien durch Anlagerung von Silber an die Membranstoßpunkte der pelliculären Alveolen gebildet würden, konnte vor kurzem auf Grund elektronenmikroskopischer Untersuchungen an versilberten *Colpidium colpoda* widerlegt werden⁷. Diese Studien bestätigten die schon von Klein⁸ vermutete subpelliculäre Lage des Silberliniensystems. Der Nachweis der Fibrillennatur der Silberlinien, den Klein^{8,9}, Gelei¹⁰ und Foissner^{11,12} auf Grund von morphologischen und experimentellen Untersuchungen gefordert hatten, gelang bei dieser Spezies aber nicht, vermutlich mangels einer geeigneten Präparationsmethode.

Die Festlegung der Lage und Natur der Silberlinien wird bei den holotrichen und spirotrichen Ciliaten auch dadurch ungemein erschwert, daß sich in ihrem Cortex viele verschiedene Fibrillensysteme befinden, die manchmal einen dem Silberliniensystem ähnlichen Verlauf zeigen und wohl teilweise mit ihm identisch sein können. Eine bemerkenswerte Ausnahme sind dagegen die peritrichen Ciliaten, in

deren Cortex bisher nur eine einzige Fibrillenart nachgewiesen werden konnte. Auf Grund von lichtmikroskopischen Studien verschiedener peritricher Ciliaten, waren wir schon früher zu dem Schluß gekommen, daß diese Fibrillen die Silberlinien repräsentieren müßten¹³. Die vorliegende Arbeit bringt nun den elektronenmikroskopischen Nachweis für die Richtigkeit dieser Vorstellung und somit erstmals den Beweis der fibrillären Natur des Silberliniensystems.

Material und Methoden

Tetotrochidium elongatum (Abb. 1 *) ist ein in polysaproben Tümpeln häufig anzutreffender 80—145 µm großer freischwimmender peritricher Ciliat. Das hier bearbeitete Material entstammt einem polysaproben Tümpel aus der Nähe von Linz. Da die Tiere dort in großer Anzahl vorhanden waren, erübrigte sich eine Kultur. Für die licht- und elektronenmikroskopischen Präparationen wurden die Tiere vorsichtig zentrifugiert und ohne vorhergehendes Waschen mit dem Fixans übergossen.

Die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen erfolgten vergleichend an trocken^{14,15} und naß¹⁶ präparierten Silberliniensystemen. Die nasse Präparation wurde genau nach der von Corliss¹⁷ angegebenen Vorschrift durchgeführt.

Sonderdruckanforderungen an W. Foissner, Zoologisches Institut der Universität Salzburg, Akademiestraße 26, A-5020 Salzburg, Austria.

* Abbn. 1—8 siehe Tafel auf Seite 820 a.

Elektronenmikroskopische Präparationen

a. Fixierung nach Palade¹⁸ bei pH 7,5 auf 15 min. Nach Auswaschen des Osmiumtetroxides in der Pufferstammlösung wurde über die aufsteigende Alkoholreihe entwässert und nach 30 min langem Aufenthalt in Propylenoxid in EPON 812 eingebettet.

b. Fixierung nach Champy^{7, 17} auf 3-min. Dieses Fixans wurde in zweimal gewechseltem Da Fano-Gemisch^{7, 17} 15 min lang ausgewaschen. Über die aufsteigende Alkoholreihe und Propylenoxid wurde wieder in EPON 812 eingebettet.

c. Bis in 50-prozentigen Alkohol geführte, naß versilberte *T. elongatum* wurden mitsamt der Gelatineschicht mit einer Rasierklinge vom Objektträger abgelöst und dann in der aufsteigenden Alkoholreihe weitergeführt. Über Propylenoxid wurden dann die versilberten Ciliaten mitsamt der Gelatineschicht in EPON 812 eingebettet.

d. Trocken versilberte *T. elongatum* wurden nach der Reduktion des Silbers für 5 min mit destilliertem Wasser überschichtet. Dann wurden die Tiere mitsamt der darunterliegenden Eiweißschicht mit einer Rasierklinge vom Objektträger abgeschabt. Über die aufsteigende Alkoholreihe und Propylenoxid wurde wieder in EPON 812 eingebettet.

e. Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen (vgl.¹⁹) wurden die Tiere auf einem mit Hühnereiweiß bestrichenen Objektträger eingetrocknet und nach lichtmikroskopischer Kontrolle quadratische Stücke von ca. 4 × 4 mm Seitenlänge mit einem Diamanten herausgeschnitten und auf einem SEM-Objektträger mit UHU-hart aufgeklebt. Glasobjektträger und SEM-Objektträger wurden durch eine Leitsilberbrücke miteinander verbunden. Die Untersuchung der Präparate erfolgte mit einem Rasterelektronenmikroskop „Cambridge Mark II“ nach Gold-Kohle-Bedampfung bei einem Kippwinkel von 30° und 5 kV.

Die Dünnschnitte wurden mit Hilfe von Diamantmessern an einem REICHERT OMU-2 hergestellt und auf kohleverstärkten pioloformbefilmten Objektträgern aufgebracht. Die Kontrastierung erfolgte je 15 min mit äthanolischer (50%) Uranylacetatlösung und Bleicitrat nach Reynolds²⁰. Für die elektronenmikroskopische Untersuchung stand das Elektronenmikroskop EM 9S der Firma ZEISS zur Verfügung.

Resultate

1. Lichtmikroskopische Untersuchungen

a. Das Silberliniensystem von *Telotrochidium elongatum* nach trockener Silberimprägnation

Da vor kurzem eine ausführliche Beschreibung des Silberliniensystems von *T. elongatum* nach trockener Imprägnation veröffentlicht worden ist²¹, sei hier nur eine ganz kurze, durch Abbildungen ergänzte Darstellung gegeben. Ähnlich wie bei vielen anderen peritrichen Ciliaten verlaufen die Silberlinien in konzentrischen Kreisen um das Tier (Abb. 4). Diese horizontalen Silberlinien, denen viele stark argyrophile Pelliculaporen (Abb. 6, Pfeil) an- und aufliegen, werden in unregelmäßigen Abständen durch feine, vertikal verlaufende Silberlinien verbunden (Abb. 7). Die Silberlinien weisen außerdem häufig einen mehr oder weniger ausgeprägten körnigen Zerfall auf, was vermutlich auf eine geringe Schädigung bei der Präparation zurückzuführen ist (Abb. 7).

b. Das Silberliniensystem von *Telotrochidium elongatum* nach nasser Silberimprägnation

Diese Methode bringt prinzipiell dieselben Resultate wie die vorige. Meist ist jedoch zu bemerken, daß die Silberlinien infolge verminderter Silberanlagerung sehr viel dünner erscheinen als bei trockener Imprägnation (vgl. Abb. 3 mit Abb. 7). Häufig sind sie so fein imprägniert, daß sie beinahe unsichtbar werden und die stärker argyrophilen Pelliculaporen, bei denen sich eine ringförmige Silberanlagerung nachweisen läßt (Abb. 5, Pfeil), besonders auffällig hervortreten.

2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

a. Untersuchung von nach Methode a und e präparierten *Telotrochidium elongatum*

Die Organisation des Cortex von *T. elongatum* entspricht vollkommen der anderer peritricher Ciliaten (vgl. z. B. 6, 22–25). Typisch ist die in regelmäßigen Abständen aufgefaltete Pellicula (Abb. 10*), wodurch die bereits lichtmikroskopisch sichtbaren ringförmigen Erhebungen und Einschnürungen entstehen (vgl. 13). Die Höhe dieser Auffaltungen ist vom Kontraktionszustand der Tiere abhängig und kann regional verschieden sein. Die Auffaltungen lassen sich auch rasterelektronenmikroskopisch an eingetrockneten Tieren gut demonstrieren (Abb. 2).

Die Pellicula besteht aus der äußeren Zellmembran, die kontinuierlich die ganze Zelle überzieht und den membranbegrenzten Alveolen (Abb. 10, A). Die Grenzen der Alveolen sind meist recht

* Abbn. 9–13 siehe Tafel auf Seite 820 b.

schwer zu erkennen und häufig bekommt man den Eindruck, daß sie sich über mehrere pelliculäre Auffaltungen hinweg erstrecken. An den Stoßpunkten (Abb. 10, Pfeil) der mit granulärem Material gefüllten Alveolen sollte sich nach der bisherigen Auffassung das Silber anlagern und so das lichtmikroskopisch sichtbare Silberliniensystem bilden⁶.

Die erste auffällige, an die innere Alveolenmembran anschließende subpelliculäre Differenzierung ist das Epiplasma²³ (Abb. 10, E). Diese etwa 30 nm dicke Schicht ist nach Palade-Fixierung wenig auffällig und besteht aus einem fibro-granulärem Material. Unterhalb jeder pelliculären Auffaltung liegt eine in das Epiplasma eingebettete Fibrille (Abb. 10, F). Rund um diese Fibrille findet sich häufig eine etwas heller kontrastierte Zone (vgl. ²⁵).

Die Pelliculaporen erscheinen im Längsschnitt als sackartige Vertiefungen der Pellicula (Abb. 13, P). Sie werden vom Epiplasma umgeben und von den subpelliculären Fibrillen ringförmig umschlossen.

b. Untersuchung von nach Methode b präparierten *Telotrochidium elongatum*

Die für die lichtmikroskopische Darstellung des Silberliniensystems verwendete Champy-Fixierung ergibt auch für die Elektronenmikroskopie brauchbare Resultate (Abbn. 11, 12). Besonders auffällig sind nach dieser Fixierung der Alveoleninhalt und das Epiplasma, die als dunkel kontrastierte Zonen deutlich hervortreten (Abb. 12, A, E). Die subpelliculären Fibrillen erscheinen unverändert (Abbn. 11, 12). Die Membranstoßpunkte der pelliculären Alveolen lassen sich dagegen nicht mehr nachweisen. Bei *Colpidium colpoda* wurden mit dieser Fixierung ähnliche Resultate erhalten (vgl. ⁷).

c. Untersuchung von nach Methode c präparierten *Telotrochidium elongatum*

Durch den Versilberungsvorgang, wahrscheinlich vor allem durch die Gelatineeinbettung werden die Pelliculamembranen meist schwer geschädigt. Nur selten lassen sich die pelliculären Membranen und die subpelliculären Fibrillen mit ausreichender Klarheit erkennen. Ein erschwerender Umstand für die vorliegenden Untersuchungen war die Tatsache, daß sich im Semidünnschnitt nur sehr schwer feststellen läßt, ob man ein gut imprägniertes Tier angeschnitten hat oder nicht. Die Erfahrung hat gezeigt, daß 1–2 von 10 Tieren für die Elektronenmikroskopie ausreichend gut präpariert sind. Erschwerend war weiterhin auch, daß die Silberniederschläge häufig

sehr fein waren und teilweise auch die Pellicula mehr oder weniger kräftig imprägniert worden war (s. z. B. Abb. 15 *). In diesen Fällen erhält man dann keine eindeutigen Befunde, da die Silberaggregate in und auf der Pellicula kontinuierlich in die eigentlichen Silberlinien übergehen. Dennoch dürfte ein Teil der sich zwischen den pelliculären Auffaltungen befindlichen Silberablagerungen nicht nur ein Präparationsartefakt sein. Lassen sich doch auch lichtmikroskopisch vertikal verlaufende Silberlinien nachweisen (Abb. 7).

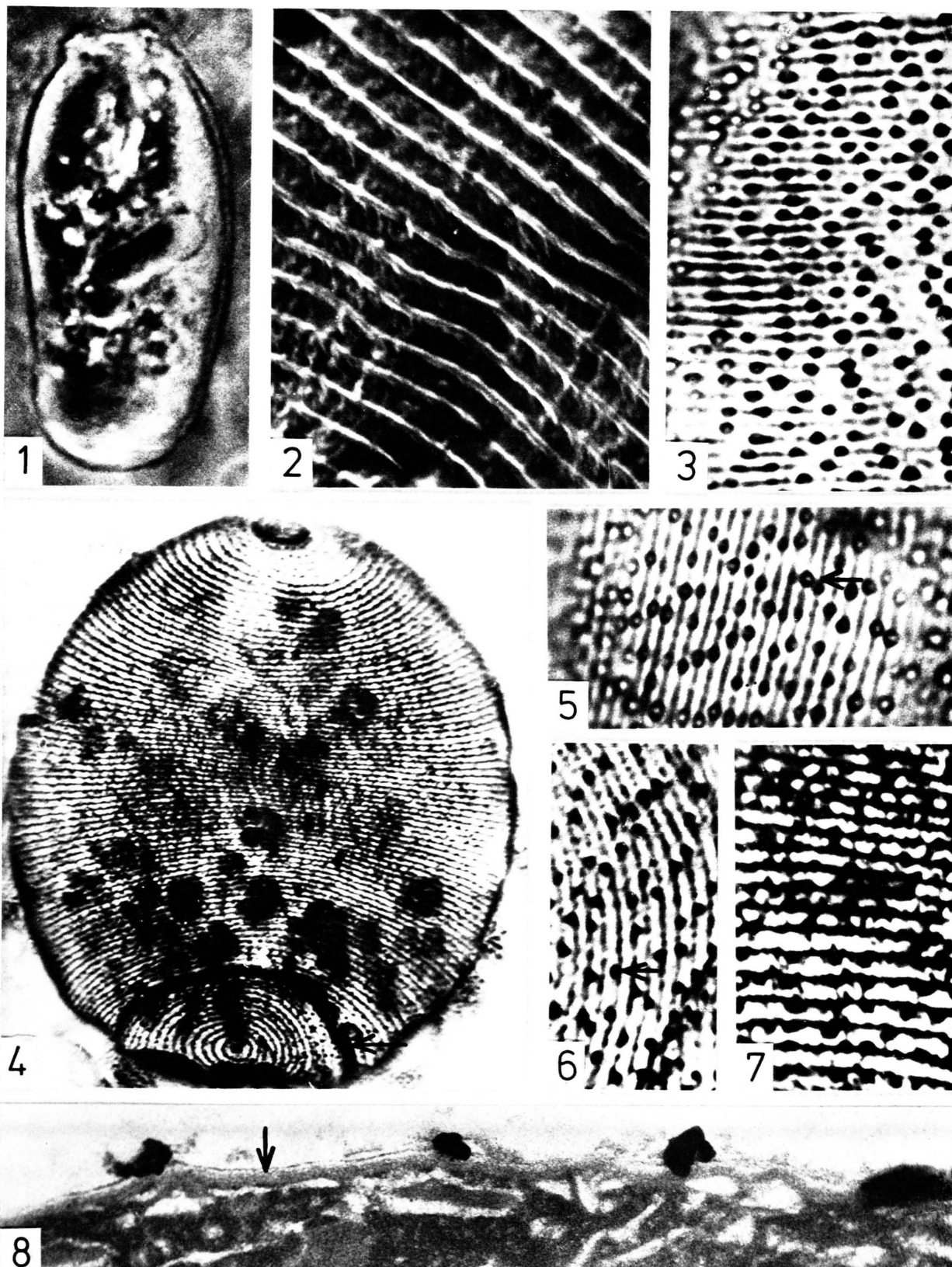
Wie die Abb. 13–18 eindeutig belegen, wird der Großteil des Silbers unterhalb der pelliculären Auffaltungen angelagert, und zwar genau dort, wo sich die subpelliculären Fibrillen befinden. Das Silber findet sich bei fein imprägnierten Tieren häufig nur an der Peripherie der Fibrillen, in jenem Raum, der nach Palade-Fixierung heller kontrastiert erscheint (Abb. 10). Dadurch ist die Fibrille manchmal noch eindeutig identifizierbar (Abbn. 15–17, Pfeile) und jede Fehldeutung der Befunde ausgeschlossen. Bei kräftiger imprägnierten Tieren ist jedoch auch die Fibrille von Silberaggregaten bedeckt (Abbn. 13, 14).

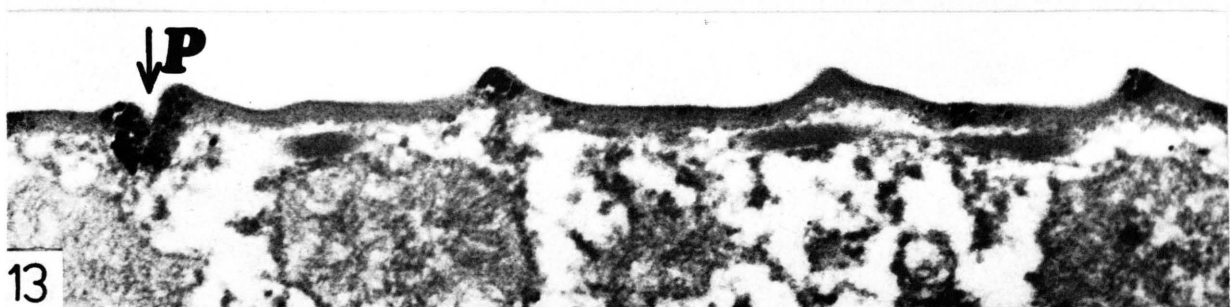
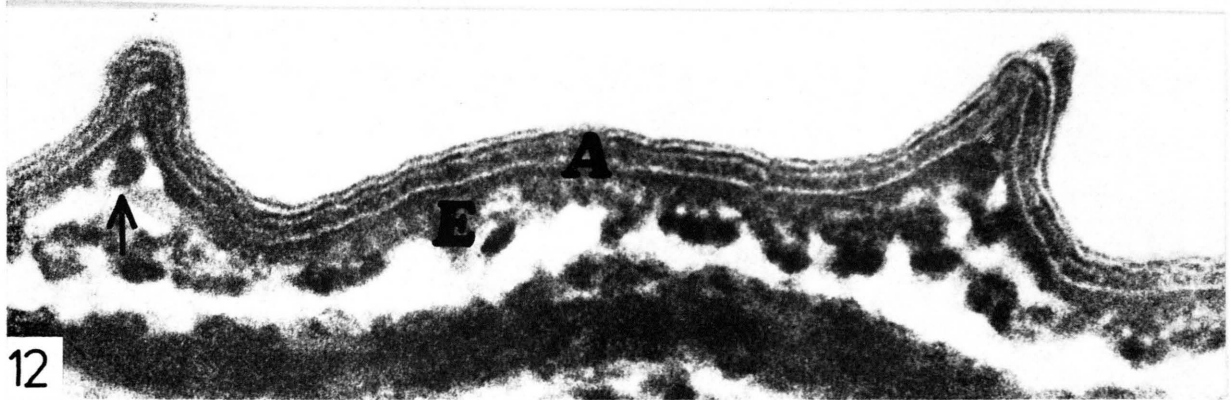
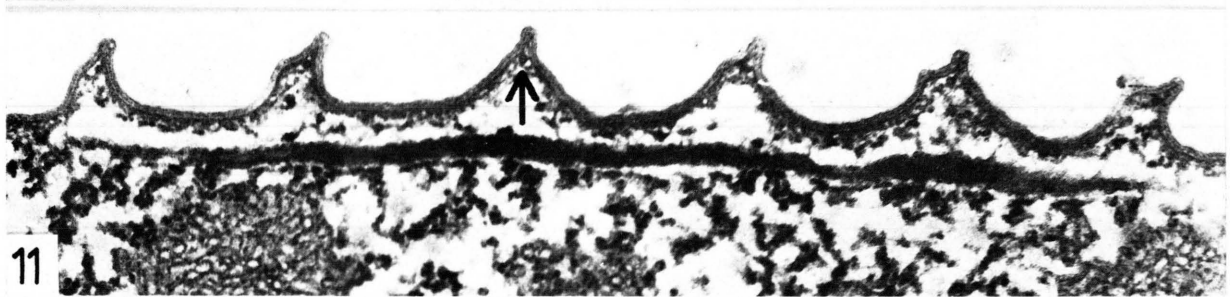
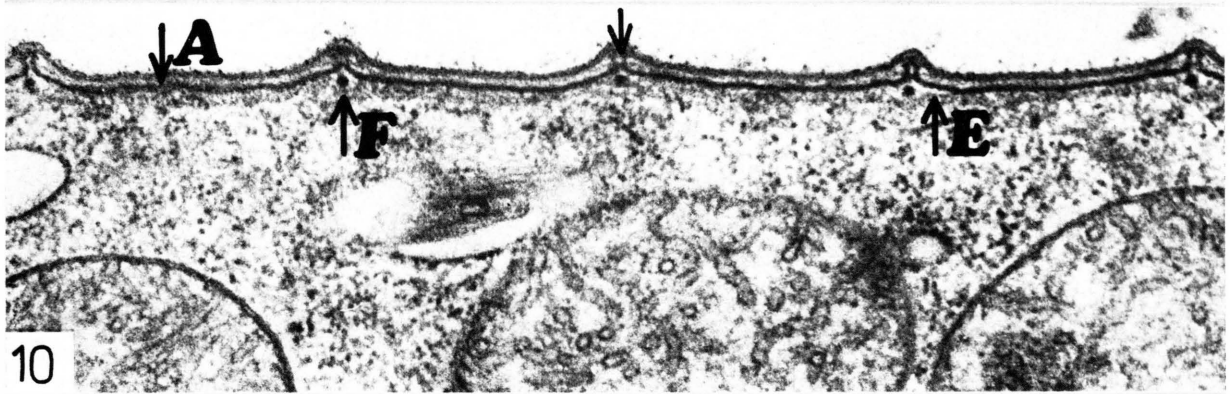
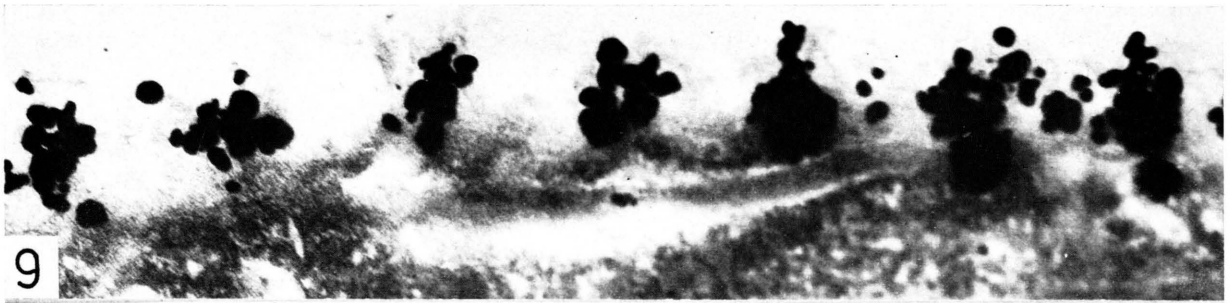
Bei den Pelliculaporen findet sich im Quer- und Schrägschnitt eine kreisförmige Anlagerung des Silbers (Abb. 17, P). Längsschnitte lassen erkennen, daß die Poren von einem Mantel aus Silberaggregaten umgeben sind (Abb. 13, P). Bei besonders kräftig imprägnierten Tieren erscheint auch das Lumen der Pori mehr oder weniger vollständig mit Silber ausgefüllt.

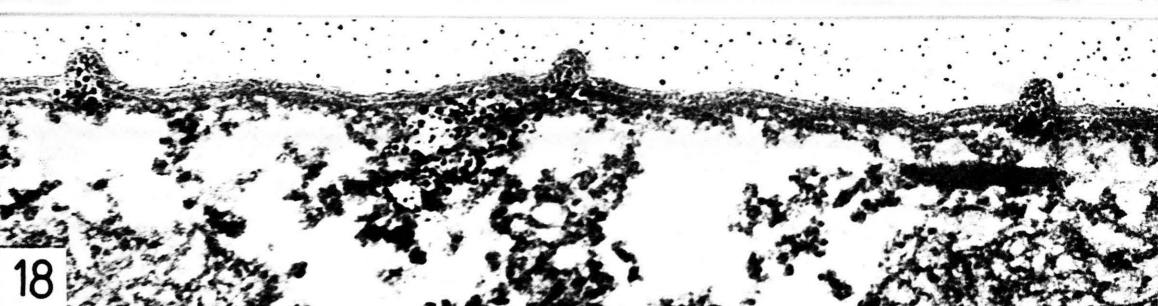
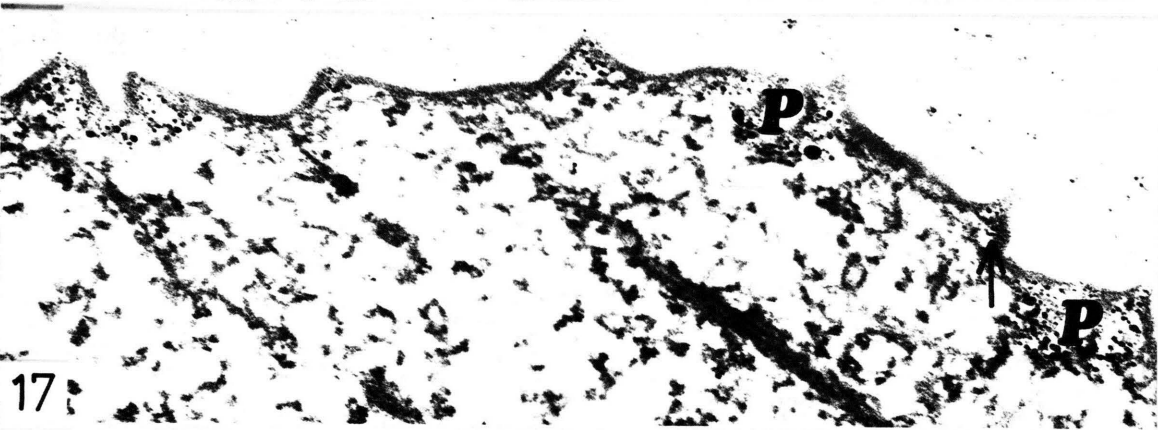
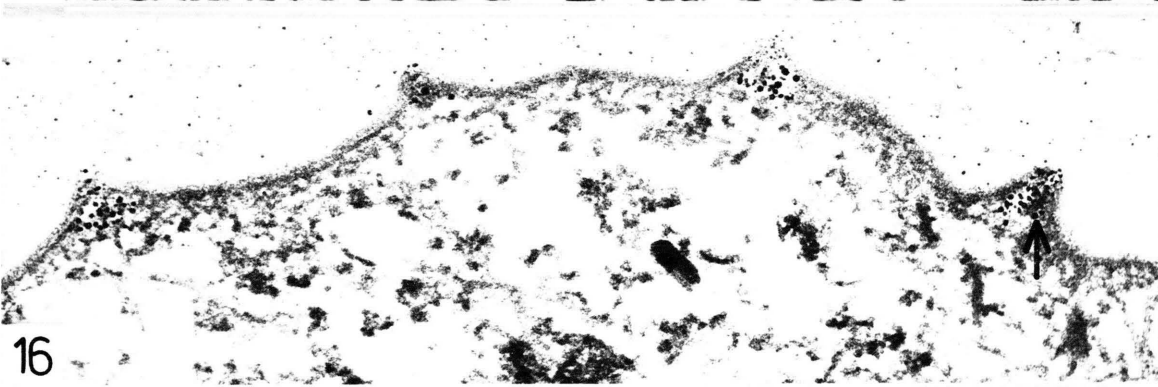
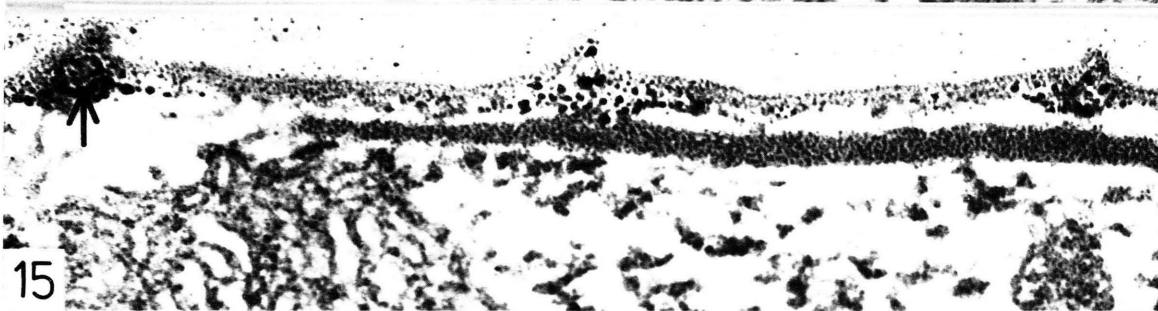
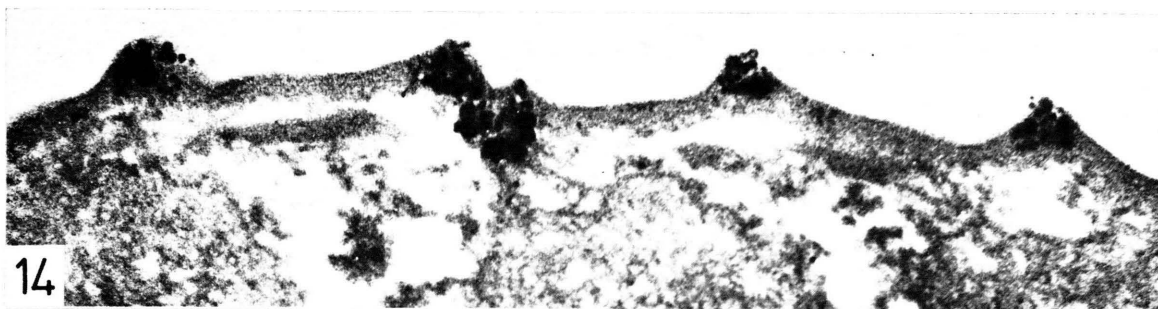
d. Untersuchung von nach Methode d präparierten *Telotrochidium elongatum*

Mit dieser Methode sollte die schon wiederholt aufgeworfene Frage^{8, 26–28} geklärt werden, ob sich bei trockener und bei nasser Silberimprägnation dieselben Strukturen imprägnieren. Die Pelliculamembranen werden bei dieser Präparation meist vollständig zerstört. Abb. 8 zeigt ein trocken versilbertes *T. elongatum*, bei dem die innere Alveolenmembran noch teilweise erhalten geblieben ist. Ganz allgemein sind auch die Silberaggregate viel grobkörniger als nach nasser Präparation (vgl. z. B. die Abb. 9 mit Abb. 18). Wenn sich auch die subpelliculären Fibrillen nicht mehr nachweisen ließen, so war dennoch die charakteristische Anlagerung des Silbers in und unterhalb der pelliculären Auf-

* Abbn. 14–18 siehe Tafel auf Seite 820 c.







faltungen in allen Fällen eindeutig erkennbar (Abbn. 8, 9). Daraus darf geschlossen werden, daß sich bei beiden Methoden die subpelliculären Fibrillen imprägnieren.

Folgerungen und Diskussion

Aus den hier vorgelegten Untersuchungen ergeben sich zwei wichtige Folgerungen: 1. Das Silberliniensystem der peritrichen Ciliaten ist eine fibrilläre Differenzierung des Cortex (Abbn. 13–18). 2. Bei den heute meist verwendeten Silberimprägnationsverfahren, den trockenen Entquellungs-Versilberungsmethoden^{1, 14} und den nassen Fixierungsmethoden^{16, 17}, werden die gleichen Strukturen imprägniert und dargestellt (Abbn. 8, 9).

Auf Grund dieser Ergebnisse muß zumindest für die peritrichen Ciliaten die derzeit häufig vertretene Auffassung, daß das Silberliniensystem durch Anlagerung von Silber an die pelliculären Membranstoßpunkte gebildet wird^{3, 4, 6, 29, 30} endgültig aufgegeben werden. Dieser Verallgemeinerung steht nicht entgegen, daß wir diese Folgerung nur aus der Untersuchung einer einzigen Art ableiten, weil bei

den meisten peritrichen Ciliaten das Silberliniensystem lichtmikroskopisch einen so einheitlichen Aufbau aufweist (vgl.^{13, 21}), daß wir mit Recht annehmen dürfen, daß der Imprägnation gleiche Strukturen zugrunde liegen. Vermutlich gilt dasselbe auch für die neuerdings beschriebenen gitterförmigen Silberliniensysteme der Gattungen *Pseudovorticella* und *Campanella*¹³. Diese Auffassung wird ferner auch durch alle bisher vorliegenden elektronenmikroskopischen Befunde über den Aufbau des Cortex der sessilen Peritrichida gestützt. Stets findet sich unterhalb der Membranstoßpunkte der pelliculären Alveolen die auch bei *Tetotrochidium elongatum* nachgewiesene (Abb. 10), in das Epiplasma eingebettete Fibrille (vgl. z. B. 6, 22, 23, 25).

Neueste Untersuchungen (Foissner, Manuskript in Vorbereitung) an *Paramecium* und *Euplotes* haben den Beweis erbracht, daß auch bei diesen Ciliaten das Silberliniensystem aus Fibrillen aufgebaut ist. Damit wird die zuerst von Klein⁹ geäußerte Auffassung, der sich später viele andere Forscher angeschlossen haben (z. B.^{10, 31–33}), der Fibrillennatur des Silberliniensystems bestätigt. Diese Ergebnisse zwingen uns dazu, die modernen

Legenden zu den Abbildungen 1 bis 18.

Abb. 1. *Tetotrochidium elongatum* während der Nahrungsaufnahme (600:1).

Abb. 2. Teil der Pellicula eines eingetrockneten Tieres. Die Höhe der pelliculären Auffaltungen ist vom Kontraktionszustand der Ciliaten abhängig. Methode c (5000:1).

Abbn. 3, 5. Stark vergrößerte Teile des Silberliniensystems nach nasser Präparation. Die Silberlinien sind teilweise einen körnigen Zerfall auf (Abb. 3). Um die Pelliculaporen findet sich eine ringförmige Silberanlagerung (Abb. 5, Pfeil) (3200:1).

Abb. 4. Gesamtansicht des Silberliniensystems nach trockener Präparation. Der Pfeil weist auf den aboralen Wimperkranz (1000:1).

Abbn. 6, 7. Stark vergrößerte Teile des Silberliniensystems trocken präparierter Tiere. Die Silberlinien sind teilweise körnig zerfallen (Abb. 6). Der Pfeil in Abb. 6 weist auf eine Pelliculapore. Häufig werden die horizontalen Silberlinien durch sehr fein imprägnierte vertikal verlaufende Silberlinien untereinander verbunden (Abb. 7) (3200:1).

Abbn. 8, 9. Längsschnitte von trocken versilberten *T. elongatum*. Der Großteil des Silbers wird unterhalb der pelliculären Auffaltungen angelagert. Die äußeren Pelliculamembranen wurden durch die Präparation weitgehend zerstört. Der Pfeil in Abb. 8 weist auf die noch erhaltene innere Alveolenmembran. Methode d (Abb. 8, 64000:1, Abb. 9, 40000:1).

Abb. 10. Der periphere Teil einer Zelle nach Palade-Fixierung. Unterhalb der pelliculären Auffaltungen liegt jeweils eine in das Epiplasma (E) eingebettete Fibrille (F). Nähere Erklärungen im Text. Methode a (48000:1).

Abbn. 11, 12. Periphere Teile von *T. elongatum* nach Champy-Fixierung. Der Alveoleninhalt (Abb. 12, A) und das Epiplasma (Abb. 12, E) treten als dunkel kontrastierte Zonen deutlich hervor. Die subpelliculären Fibrillen (Pfeile) erscheinen unverändert. Methode b (Abb. 11, 40000:1, Abb. 12, 156000:1).

Abbn. 13–18. Längsschnitte von naß versilberten *T. elongatum*. Der Großteil des Silbers hat sich in der Umgebung der subpelliculären Fibrillen (Abbn. 15, 16, 17, Pfeile) angelagert. Bei kräftiger imprägnierten Tieren erscheinen auch die Fibrillen von Silberaggregaten bedeckt (Abbn. 13, 14). Um die Pelliculaporen findet sich eine ringförmige Silberanlagerung (Abb. 17, P). Nähere Erklärungen im Text. Methode c (Abb. 13, 34400:1, Abb. 14, 52000:1, Abb. 15, 64000:1, Abb. 16, 48000:1, Abb. 17, 40000:1, Abb. 18, 64000:1).

Vorstellungen über den Aufbau des Cortex der Ciliaten, zumindest teilweise zu revidieren. Wurde doch in allen neueren morphologischen und physiologischen Untersuchungen das Silberliniensystem, das sich nun als eine reale, fibrilläre Differenzierung des Cortex erwiesen hat, nicht in die Diskussion miteinbezogen. Daß aber einem derartigen System, das sich bei allen Ciliaten nachweisen läßt⁸, mit allen lokomotorischen und effektorischen Organellen in engster Verbindung steht⁸, während der Cytomorphogenese vielfältige Umbildungen zeigt^{8, 32, 34} und auf verschiedenste experimentelle Einwirkungen sehr empfindlich reagiert^{11, 12, 26, 35, 36}, eine wichtige Funktion zukommen muß, steht außer Frage. Ob das Silberliniensystem tatsächlich eine neurale und formbildende Leistung erbringt, wie es Klein³⁷ und Foissner^{11, 12} auf Grund morphologischer und experimenteller Untersuchungen zu beweisen versuchten, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen.

Erwartungsgemäß ergaben auch die elektronenmikroskopischen Untersuchungen, daß mit den trockenen und nassen Versilberungsmethoden die-

selben Strukturen imprägniert werden. Ob dies auch bei anderen Ciliaten und bei anderen nassen Versilberungsmethoden zutrifft, läßt sich vorläufig nicht sicher entscheiden. Bei der weitgehenden morphologischen Übereinstimmung der mit den verschiedenen Imprägnationsverfahren darstellbaren Strukturen, ist aber ein ähnliches Ergebnis wie bei den peritrichen Ciliaten zu erwarten. Bei der auf anderer Basis arbeitenden Protargol-Versilberungsmethode³⁸, wird das Silber dagegen in den Alveolen der Pellicula abgelagert³⁹. Vermutlich bildet der Alveoleninhalt Aggregate, die mit dem Silber-Gold-Kupfer-Komplex reagieren.

Für Ihre unermüdliche, sorgfältige technische Assistenz danke ich Frau Repp.

Ausgeführt mit dankenswerter Unterstützung durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Projekt Nr. 1838 und 2058, Forschungsschwerpunktprogramm Nr. N 39), die Gesellschaft zur Förderung der Hochschule für Bodenkultur in Wien (Projekt Nr. 33) und die Ludwig Boltzmann-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften.

¹ B. M. Klein, Zool. Anz. **67**, 1 [1926].

² J. O. Corliss, *The Ciliated Protozoa*, Pergamon Press, New York 1961.

³ P. de Puytorac, C. R. Ass. Anat. **46**, 675 [1959].

⁴ D. R. Pitelka, J. Protozool. **8**, 75 [1961].

⁵ R. V. Dipell, J. Protozool. **9**, Suppl. 24 [1962].

⁶ P. C. Bradbury, J. Protozool. **12**, 345 [1965].

⁷ W. Foissner and P. Simonsberger, *Protoplasma* (im Druck).

⁸ B. M. Klein, Ann. naturhist. Mus. Wien **53**, 156 [1942].

⁹ B. M. Klein, Erg. Biol. **8**, 75 [1932].

¹⁰ J. v. Gelei, Arch. Protistenk. **77**, 152 [1932].

¹¹ W. Foissner, *Protoplasma* **68**, 23 [1969].

¹² W. Foissner, *Protoplasma* **68**, 433 [1969].

¹³ W. Foissner and H. Schiffmann, *Protistologica* **10**, 489 [1974].

¹⁴ W. Foissner, *Mikrokosmos* **53**, (4), 122 [1967].

¹⁵ W. Foissner, *Mitteilungsbl. Mikrograph. Ges. Wien* **3**, 30 [1968].

¹⁶ E. Chatton and A. Lwoff, C. R. Soc. Biol. **104**, 834 [1930].

¹⁷ J. O. Corliss, *Stain Techn.* **28**, 97 [1953].

¹⁸ G. E. Palade, J. Exp. Med. **95**, 285 [1952].

¹⁹ W. Foissner and P. Simonsberger, *Mikroskopie* (im Druck).

²⁰ E. Reynolds, J. Cell Biol. **17**, 208 [1963].

²¹ W. Foissner, *Protistologica* (im Druck).

²² R. D. Allen, J. Cell Biol. **56**, 559 [1973].

²³ E. Fauré-Fremiet, P. Favard, and N. Carasso, J. Microscopie **1**, 287 [1962].

²⁴ H. E. Finley, V. S. Ranganathan, and E. B. Small, Trans. Amer. Micros. Soc. **91**, 492 [1972].

²⁵ J. Lom and J. O. Corliss, Trans. Amer. Micros. Soc. **87**, 493 [1968].

²⁶ H. Schiffmann, *Mikrokosmos* **57**, 213 [1971].

²⁷ J. P. Turner, Biol. Bull. **64**, 53 [1933].

²⁸ C. A. Kofoed and L. Rosenberg, Proc. Amer. Philos. Soc. **82**, 421 [1940].

²⁹ C. F. Ehret and E. L. Powers, Int. Rev. Cytol. **8**, 97 [1959].

³⁰ D. R. Pitelka, *Research in Protozoology* (Tze-Tuan-Chen, ed.), Pergamon Press, New York 1969.

³¹ J. v. Gelei, Biol. Zentralbl. **55**, 436 [1935].

³² R. F. MacLennan, Arch. Protistenk. **86**, 191 [1935].

³³ Z. Raabe, Ann. Mus. Zool. Polon. **14**, 21 [1949].

³⁴ W. Foissner, *Acta Protozool.* **8**, 129 [1970].

³⁵ B. M. Klein, Ann. Ist. sup. Agrar. Milano **4**, 1 [1934].

³⁶ B. M. Klein, Ann. Ist. sup. Agrar. Milano **6**, 1 [1935].

³⁷ B. M. Klein, *Acta Neuroveg.* **10**, 344 [1958].

³⁸ M. Tuffrau, Arch. Zool. exp. Gen. **104**, 186 [1964].

³⁹ I. S. Zagon, Trans. Amer. Micros. Soc. **89**, 450 [1970].